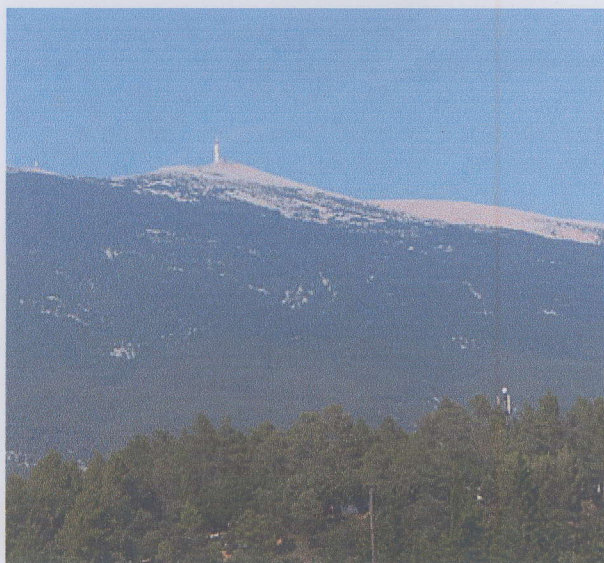




GILLMANN Marion
2^{ème} année DUT Agronomie

RAPPORT DE STAGE



Etude de l'impact des changements climatiques sur la dynamique de débourrement en fonction de l'écologie des arbres

Maître de stage : Hendrik DAVI, chargé de recherches à l'Unité de la Recherche Forestière Méditerranéenne

Laboratoire d'accueil : Unité Expérimentale Forestière Méditerranéenne
Site Agro parc
Domaine Saint Paul
84 914 AVIGNON cedex 9

Sommaire

I. Présentation de l'INRA	2
1. L'INRA, un institut national.....	2
a. Ses missions.....	2
b. Son organisation	2
c. Son avenir	2
2. Le centre INRA d'Avignon	2
a. L'Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes (URFM).....	3
b. L'Unité Expérimentale Forestière Méditerranéenne (UEFM).....	3
II. Introduction.....	4
1. Les changements globaux et leurs impacts sur la végétation	4
a. Le changement global	4
b. Les impacts de ces changements sur la végétation	4
2. La phénologie, un processus d'étude sensible au changement climatique.....	5
a. Définition.....	5
b. La phénologie sensible au changement climatique.....	6
c. La température : premier facteur modifiant la phénologie.....	6
d. Les autres facteurs modifiant la phénologie	7
La modélisation du débourrement	7
e. Qu'est ce qu'un modèle de débourrement ?.....	7
f. L'Application de ces modèles.....	8
3. Notre étude	8
III. Matériel et méthodes	8
Le biotope	8
Par ailleurs, des mesures de diversité génétique, de production de graines, et de dendrométrie (circonférence et hauteur) ont été faites sur les hêtres (versant nord et sud) et sapins (versant nord). On dispose de cartes versant sud et nord avec la localisation des individus suivis.	9
Les espèces étudiées	10
Analyse du débourrement sur le gradient	10
Les mesures météorologiques.....	11
Analyse statistique.....	12
La modélisation	12
IV. Résultats.....	13
Analyse climatique	13
a. Sur la période 2000-2006.....	13
b. Analyse météorologique en 2006 et 2007.....	14
2. Analyse phénologique	17
a. Effet espèce.....	18
b. Effet année.....	19
c. Effet altitude	20
d. Effet versant	21
e. Interaction année, altitude et espèce (cf. tableaux annexe III)	22
3. Effet du climat sur la dynamique de débourrement	23
V. Discussion – Conclusion	25
1. Le gradient thermique du Mont Ventoux.....	25
2. Facteurs climatiques, facteurs extérieurs et dynamique de débourrement	26
3. La prédiction du débourrement.....	27
4. Phénologie et gelées tardives	27

I. Présentation de l'INRA

1. L'INRA¹, un institut national

L'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) est un organisme de recherche scientifique publique finalisée, placé sous la double tutelle du ministère délégué à l'Enseignement supérieur et à la Recherche et du ministère de l'Agriculture et de la Pêche.

Il a été fondé en 1946 et il est aujourd'hui le premier institut européen de recherche agronomique. Actuellement, la présidente directrice générale est Marion GUILLOU.

Les recherches de l'institut concernent l'agriculture, l'alimentation et la sécurité des aliments, l'environnement et la gestion des territoires, avec un accent tout particulier en faveur du développement durable.

a. Ses missions

L'INRA est au service d'enjeux de société majeurs, que sont l'alimentation, l'agriculture et l'environnement.

Il assure donc différentes missions telles que la production et la diffusion de connaissances scientifiques, la conception d'innovations et de savoir-faire pour la société, le développement de la culture scientifique et technique, la participation au débat science/société. De plus, il éclaire, par son expertise, les décisions des acteurs publics et privés et il forme à la recherche et par la recherche.

L'INRA entretient de multiples collaborations et échanges avec la communauté scientifique internationale dans de nombreux pays en Europe, Amérique, Asie et Afrique.

b. Son organisation

En France, l'institut est organisé en 14 départements scientifiques, 21 centres de recherches régionaux, plus de 150 implantations et 417 unités de recherche, d'expérimentation, d'appui à la recherche et de service. Son budget en 2005 était de 606 millions d'euros. A l'étranger, les représentants de l'INRA sont les cellules et les laboratoires mixtes de recherches, avec notamment une présence en Chine et au Brésil.

c. Son avenir

Pour l'avenir, l'INRA a des priorités importantes en contribuant au renforcement et à l'évolution du dispositif de recherche français, en étant acteur dans la construction de l'Europe de la recherche et en identifiant et explorant les nouvelles questions de la recherche.

2. Le centre INRA d'Avignon

Le centre INRA d'Avignon a été fondé en 1953 et constitue un maillon important de la recherche de l'Inra, non seulement par sa taille mais aussi par ses thématiques de recherches.

Le centre compte 580 agents permanents répartis en 27 unités, distribuées sur 8 sites, principalement en Région Provence Alpes Côte d'Azur mais aussi en Rhône-Alpes et en Languedoc-Roussillon.

Les recherches sur le Centre s'organisent autour de trois pôles de compétences :

Le pôle Production Horticole Intégrée

Le pôle Adaptation au Changement Global

Le pôle Santé des Plantes

¹ <http://www.inra.fr/>

Le président du centre INRA d'Avignon est Jérôme Guérif.

Dans le pôle Adaptation au Changement Global se trouve sept unités : UMR Climat Sol et Environnement (CSE), UR Forêts Méditerranéennes (URFM), UR Géochimie du Sol et des Eaux, UR Ecodéveloppement, US AgroClim Avignon, UE Forêts Méditerranéennes (UEFM), UE Environnement et Agronomie.

C'est au sein de l'unité de recherche et de l'unité expérimentale forestière méditerranéenne que mon stage s'est déroulé.

a. L'Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes (URFM)

L'unité mène des recherches pluridisciplinaires en écologie sur les écosystèmes forestiers méditerranéens, et fournit ainsi des outils d'aide à leur gestion durable dans le contexte du changement global. Cette unité est dirigée par François Lefèvre, et elle est divisée en cinq équipes :

- Croissance et conduite des Peuplements Forestiers
- Génétique, Croissance et Conduite des peuplements forestiers
- Entomologie
- Prévention des incendies de forêt
- Ecophysiologie

Leur action se situe dans le cadre de la conservation et de la protection de la forêt méditerranéenne, d'une part en aidant au choix des espèces de reboisement par la connaissance de leur adaptation à la sécheresse et aux autres contraintes du climat méditerranéen, d'autre part en précisant l'influence des actions humaines (sylviculture, autres actions anthropiques ...) sur le fonctionnement des arbres et des peuplements forestiers. L'activité de l'URFM porte sur la croissance, le comportement écophysiologique des arbres et des peuplements forestiers en réponse aux contraintes du climat méditerranéen (sécheresse édaphique estivale, forte température estivale et risques de gelées printanières) et aux contraintes anthropiques (sylviculture...). Elle incorpore les aspects de conservation génétique et de dynamique naturelle des forêts (dispersion, incendie, ravageurs). Leurs recherches s'appuient sur un partenariat scientifique résolument régional ([IFR 112](#), Ecoles Doctorales d'[Aix-Marseille](#) et de [Montpellier](#)) et européen ([Réseau d'Excellence Evoltree](#)...), mais aussi international (USA, Canada, pays du Bassin Méditerranéen).

b. L'Unité Expérimentale Forestière Méditerranéenne (UEFM)

L'Inra dispose de 62 unités expérimentales (UE) qui gèrent des domaines agricoles, des élevages expérimentaux ou des collections au service de ses recherches. Ces dispositifs expérimentaux sont uniques, ils permettent la conservation des ressources génétiques et le transfert de technologie. Parmi ces unités expérimentales, il y a l'unité expérimentale forestière méditerranéenne (UEFM).

L'UEFM met en œuvre des expérimentations pour les programmes de recherche en écologie des forêts méditerranéennes. Cette unité a trois missions : réaliser les protocoles d'expérimentations, faire des expérimentations directes (par exemple sur le bombyx disparate) et faire des suivis sur le long terme. Cette unité est dirigée par Jean-Claude Martin.

II. Introduction

1. Les changements globaux et leurs impacts sur la végétation

a. Le changement global

Au cours du siècle dernier, la température moyenne a augmenté de 0.3 à 0.6°C et continue d'augmenter rapidement (Subrahmanyam et al. 1995). D'après une étude menée par Badeck et al. (2004), on distingue une période de réchauffement de la fin du XIX^{ème} siècle jusque dans les années cinquante, suivie d'une période de stabilisation des températures, et enfin une dernière phase de réchauffement accélérée des années soixante dix à nos jours.

Le réchauffement climatique se poursuit à l'échelle planétaire. L'année 2002 a été l'année la plus chaude depuis que l'on effectue des mesures régulières dans le monde (environ 140 ans), à l'exception de l'année 1998 qui détient le record de chaleur au niveau planétaire. Ces années ne sont pas isolées puisque les sept années les plus chaudes du XX^{ème} siècle sont comprises dans la période des années 1990 (www.meteofrance.com).

Durant ces dernières décennies, l'hémisphère Nord a subi un réchauffement considérable, et l'impact de ces changements dans de multiples écosystèmes est en cours d'évaluation (Houghton et al. 2001). Dans les régions tempérées quelques effets sont déjà visibles. D'ici à 2100, on prévoit une augmentation de la température allant de 2,2 à 5,1 °C pour le sud de l'Europe, associée à des diminutions de 4 à 27 % des précipitations annuelles et surtout estivales (Christensen et al. 2007 : IPCC 2007).

L'augmentation des gaz à effet de serre est l'une des principales causes du changement climatique. De nos jours, la concentration en CO₂ atmosphérique n'a jamais été aussi élevée et dépasse plus du double de la concentration minimale glaciaire (Petit et al. 1999 ; Pearson et Palmer, 2000). L'accroissement du taux de CO₂ en lui-même modifie le fonctionnement de tous les végétaux en agissant sur la photosynthèse. Un doublement de la concentration de CO₂ peut augmenter de 20 à 30 % la production photosynthétique des forêts. En revanche, cette tendance potentielle peut-être affectée, voire inversée, par des températures excessives, des épisodes de sécheresse et des dépôts d'ozone.

Par ailleurs, l'agriculture et la sylviculture ont un rôle important à jouer dans la réduction des gaz à effet de serre, notamment du CO₂. Le phénomène naturel de stockage du carbone par les forêts et les sols est une des options qui permettraient de limiter temporairement l'augmentation du CO₂ atmosphérique.

b. Les impacts de ces changements sur la végétation

Au cours des temps géologiques, sous l'effet de l'alternance des périodes glaciaires et interglaciaires, la végétation a profondément évolué. Ainsi, les arbres ont connus des périodes de températures plus chaudes et plus froides leur permettant, pour certains, de s'acclimater à un climat plus chaud (Jacobson et Dieffenbacher-Krall 1995).

Bien que plusieurs espèces aient répondu aux changements climatiques à travers l'évolution historique, il y a une inquiétude concernant la réponse des écosystèmes à un changement climatique rapide.

Effectivement, les changements globaux (hausse de la température, augmentation du stress, augmentation du gaz carbonique) ont des incidences sur des populations animales et végétales.

Par observations satellitaires, Myneni et al. (1997) ont par exemple estimé, que la durée de végétation a augmenté globalement de plus de 12 jours entre 1981 et 1991. Dans une synthèse des données phénologiques observées depuis 30 ans en Europe, Menzel et Fabian (1999) ont confirmé cette tendance. Plus récemment, par modélisation (Davi et al. 2006), ont estimé que d'ici 2100, la durée de végétation augmenterait de 38 jours (55% de cet effet est due à un débourrement plus précoce). Cette augmentation est le second facteur contribuant potentiellement le plus à l'augmentation du stockage de carbone selon la même étude.

Le changement climatique risque aussi d'entraîner des dépérissements massifs de peuplements à cause de l'augmentation du stress hydrique (Bréda et al. 2006 ; Dossier Forêt de France 2004) et des dégâts associés aux pathogènes (Rouault et al. 2006). Certains sont déjà observés et inquiètent fortement les forestiers : en France, le Sapin dans les Pyrénées et les Alpes du sud, l'Epicéa dans le sud du massif central, puis le Douglas en Sologne, le chêne pédonculé à Vierzon, ou le cèdre au Maroc et en Algérie...

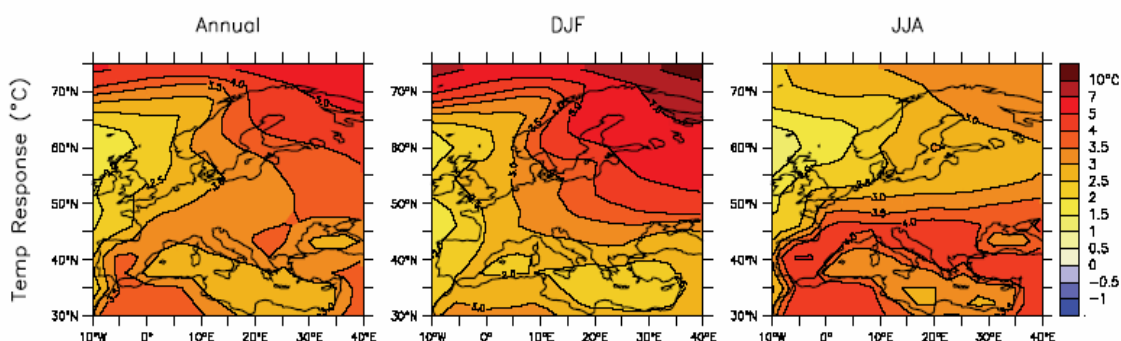


Figure n°1 : Evolution de la température d'ici 2100 : a) annuelle ; b) de décembre-janvier-février ; c) de juin-juillet-août.

2. La phénologie, un processus d'étude sensible au changement climatique

a. Définition

La phénologie est l'étude de l'apparition d'événements périodiques déterminés par les variations saisonnières du [climat](#). On étudie surtout la phénologie des [végétaux](#), mais aussi celle des animaux. Les événements périodiques sont, par exemple, le débourrement, la floraison, la feuillaison, la fructification, la coloration des feuilles des végétaux, ou encore l'arrivée d'oiseaux migrateurs, l'apparition des formes adultes des insectes (fr.wikipedia.org). L'apparition de ces différents événements chaque année est principalement déterminée par la [température](#), mais aussi par la photopériode.

La phénologie est une science ancienne qui est un peu tombée en désuétude au cours des cinquante dernières années mais qui connaît un regain d'intérêt à cause du changement climatique global (Menzel et Fabian 1999 ; Schwartz 1998). L'étude des stades phénologiques (débourrement, floraison, chute des feuilles...) peut être assimilée à l'un des traits les plus sensibles au changement climatique qui est facilement observable (F.W. Badeck et al. 2004). La phénologie est une des composantes qui participe au succès de la reproduction, et à la survie des arbres qui sont sujets à des pressions sélectives dépendantes du climat (I. Chuine et al. 1999).

b. La phénologie sensible au changement climatique

De nombreux travaux scientifiques ont montré que le réchauffement climatique a fortement modifié la phénologie végétale et animale. En effet, beaucoup d'évènements phénologiques ont été avancés en raison du récent changement climatique (O. Gordo et J.J. Sanz 2005). Notamment, les événements printaniers tels que la floraison, la feuillaison qui arrivent de plus en plus tôt (Cayan et al. 2001, Menzel et Fabian 1999, Schwartz et Reiter 2000) alors que les événements d'automne comme la coloration des feuilles ont tendance à arriver de plus en plus tard.

En effet, les futurs changements atmosphériques et climatiques peuvent altérer la phénologie de la plante avec des conséquences inconnues ou imprévisibles (R.J. Norby et al. 2003). Les travaux de plusieurs chercheurs (Kramer et al. 2000, Linkosalo 2000, Chuine et al. 1999) montrent que les réponses phénologiques des arbres, vis à vis de l'augmentation des températures, dépendent de l'espèce végétale.

Les observations phénologiques permettent de savoir comment les plantes réagissent aux changements climatiques et aux conditions climatiques locales (Chmielewski et Rötzer 2005). Le moment des événements d'un cycle de vie devient donc un excellent indicateur biologique en raison de sa sensibilité et de sa dépendance face à plusieurs variables climatiques telles que la température ambiante ou la disponibilité de l'eau.

c. La température : premier facteur modifiant la phénologie

La durée de la période de végétation des espèces végétales des zones tempérées et boréales est fortement influencée par le climat (Parker 1963 ; Woodward 1987 ; Stephenson 1990, Hakkinen et Hari 1988, Hanninen 1990, Hunter et Lechowicz 1992, Chuine et al. 1998) et en particulier par la température (Parker 1963) et l'humidité (Stephenson 1990 ; Pigott et Pigott 1993). La croissance peut être prolongée par des températures plus chaudes et réduite par des températures plus froides (Heide 1974 ; Hanninen et al. 1990 ; Oleksyn et al. 1992).

A haute altitude, le développement des feuilles et des fleurs peut-être compromis par des températures trop faibles alors qu'à basse altitude, le développement des feuilles et des fleurs peut être compromis par des températures trop élevées qui ne permettent pas de lever la dormance (Chuine et Beaudien 2001).

Par conséquent, une accélération soudaine du débourrement est une des réponses à l'augmentation des températures (Norby et al. 2003). En effet, d'après Chmielewski et Rötzer (2001), le réchauffement de 1°C au printemps entraîne une progression d'environ 7 jours du début de la croissance. De plus, ce débourrement précoce pourrait accroître les dégâts dus au gel (Hänninen 1991, Heide 1993).

Au niveau européen, Rötzer et Chmielewski (2001) trouvent des différences régionales dans la moyenne du début de la croissance (1961-1998) allant jusqu'à 3 mois, et des différences d'environ 22 jours entre 1970 et 1990 sur la durée de la croissance.

La phénologie du débourrement est fondamentale pour la survie et la croissance des arbres dans les régions tempérées et boréales du monde (Sakai et Larcher 1987).

d. Les autres facteurs modifiant la phénologie

Penuelas et al. (2004) ont suggérés que la pluie et la disponibilité de l'eau sont d'autres facteurs importants du changement climatique menant à des changements phénologiques spécialement dans la région méditerranéenne.

Les conditions climatiques du site phénologique et de la station météorologique, par exemple l'exposition et l'inclinaison (Schnelle 1955 ; Chen 1994), de plus l'âge et la hauteur de l'arbre influence cette phénologie du feuillage (Seiwa 1999) et le génotype des espèces végétales peut aussi affecter le moment des phases phénologiques.

D'autres paramètres climatiques comme l'humidité de l'air, les précipitations (Wielgolaski 2000), les radiations (Cenci et Ceschia 2000), peuvent avoir une influence sur les phases phénologiques, et les paramètres non climatiques tel que l'humidité du sol et le niveau d'éléments nutritifs, ou le CO₂ peuvent aussi changer les moments des phases phénologiques. Cependant, Asshoff et al (2006) n'ont trouvés aucun effet entre l'éclatement des bourgeons et l'élévation du CO₂.

Plusieurs rapports ont montré que les réponses phénologiques à la température (froid), dans les climats nordiques peuvent être simulées le long d'un gradient altitudinal.

Par ailleurs, certaines espèces sont capables de s'adapter phénologiquement aux changements climatiques. Les espèces avec une faible adaptabilité phénologique doivent faire face à une augmentation du stress (Nina L. Bradley et al. 1999).

La modélisation du débourrement

e. Qu'est ce qu'un modèle de débourrement ?

Un modèle représente l'ensemble des expressions mathématiques décrivant formellement certains phénomènes. (Schneider 1994).

La température est reconnue comme le principal facteur influençant le moment du débourrement (Chuine et al. 1998). C'est donc une des variables de base des modèles qui prédisent le débourrement. Mais la comparaison de l'exactitude des différents modèles (c'est à dire les différentes relations entre la température et la date de débourrement) pour différentes espèces montre qu'il n'y a pas de modèle consensus (Chuine et al. 1999).

Le facteur température agit de façon diverse selon les stades. Par exemple, le moment du débourrement et les risques de dégâts du gel de *Betula spp.* en réponse au réchauffement climatique en Finlande sont examinés avec deux modèles (Linkosalo et al. 2000). Le premier modèle est basé sur le travail de Sarvas (1972, 1974) et décrit la condition de froid requise pendant la dormance devant être réalisée avant le développement ontogénétique. Le second modèle, se réfère au modèle « light-climate-triggered », et suppose qu'une fois la condition de froid requise rencontrée, les plantes n'acquièrent pas immédiatement l'aptitude au développement ontogénétique.

En 2001, Saxe et al. ont montré que la durée de la photopériode est le second facteur le plus important dans l'évolution des stades phénologiques. Or, les différents modèles phénologiques développés pour prédire les dates de débourrement des arbres (Murray et al.

1989, Hänninen 1990, Hunter et Lechowicz 1992, Kramer 1994, Chuine et al. 1999) utilisent les températures moyennes et pas la photopériode.

f. L'Application de ces modèles

Les modèles simulant les événements phénologiques sont utilisés pour prédire les effets du changement climatique sur la production forestière, la compétition des espèces, la santé publique... (Jörg Schaber, Franz-W. Badeck 2003).

Le réchauffement climatique a un impact sur la répartition des espèces végétales. Les modèles qui incluent des occurrences extrêmes aux changements climatiques prévus, fournissent des indications concrètes sur le déplacement des aires de répartition potentielles des essences. Cependant, peu de modèles sont capables de prédire cette répartition. Par exemple, le modèle PHENOFIT prédit la répartition des espèces d'arbres à feuilles caduques (Chuine et Beaudien 2001).

3. Notre étude

Dans le contexte du changement global et dans le cadre du programme d'écologie pour la gestion des écosystèmes et de leurs ressources (ECOGER), un suivi phénologique de différentes espèces de feuillus (*Acer opalus* Mill., *Fagus sylvatica* L., *Quercus Pubescens* Willd., *Sorbus aria* L.) et de résineux (*Abies alba* Mill., *Pinus sylvestris* L., *Pinus nigra* Arnold, *Pinus uncinata* Ramond) a été entrepris au printemps 2006 par l'unité expérimentale forestière méditerranéenne et par l'unité de recherche forestière méditerranéenne de l'INRA d'Avignon. Ce suivi phénologique s'effectue sur deux gradients altitudinaux nord et sud du Mont Ventoux, mimant un gradient thermique qui permet d'apprécier les réponses phénologiques aux différentes conditions climatiques.

Dans un premier temps, l'objectif est de mieux appréhender les variations interindividuelles, interspécifiques et entre altitude, puis dans un second temps d'évaluer et de comprendre le rôle de la température sur le débourrement.

Ainsi, nous pourrions envisager les réponses phénologiques des espèces ligneuses face au réchauffement climatique local et global, et savoir comment évoluent les dates de débourrement observées en fonction du climat, et si les différentes espèces ligneuses réagissent de manière identique ou non face à la température.

III. Matériel et méthodes

Le biotope

Pour cette étude, le milieu d'étude choisi est le « Mont Ventoux ». Le Massif du Mont Ventoux est situé en région Provence Alpes Côte d'Azur, dans le département du Vaucluse (84). Il est surnommé le « géant de Provence » et culmine à 1909m d'altitude (coordonnées Lambert : x = 835,175 ; y = 212,400). Il est caractérisé par un versant nord très abrupt et un versant sud avec des pentes relativement douces. On y rencontre une flore méditerranéenne, médio européenne, des espèces alpines, des forêts de mélèzes, de sapins, de cèdres et de hêtres.

Ce massif présente un couvert végétal issu en grande partie de restaurations anthropiques. En effet, en 1861, une campagne de reboisement est entreprise (Restauration des Terrains de Montagne) et permet l'introduction d'essences ligneuses à croissance rapide comme le pin sylvestre, le pin noir d'Autriche et le cèdre de l'atlas. Ainsi, ce reboisement a permis

d'accélérer la dynamique naturelle du peuplement végétal. Petit à petit, on observe une recolonisation par des espèces plus tardives dans la succession comme le sapin et le hêtre.

En 1990, le Mont Ventoux est classé par l'UNESCO « réserve de biosphère », car il présente une flore d'une diversité rare qui varie en fonction de l'altitude. Cette végétation présente un bon échantillon des groupements végétaux méditerranéens français non littoraux.

Dans le cadre du programme d'écologie pour la gestion des écosystèmes et de leurs ressources (ECOGER), l'étude a été réalisée le long d'un gradient altitudinal sur le Versant Nord et Sud du Mont Ventoux (Fig. n°2 et n°3).

Le gradient altitudinal Nord (Fig. n°3), établi depuis le printemps 2006, est réparti sur cinq niveaux entre 960 et 1530 m, et quatre placettes ont été mises en place en 2007 sur le versant sud entre 850 m et 1550 m d'altitude.

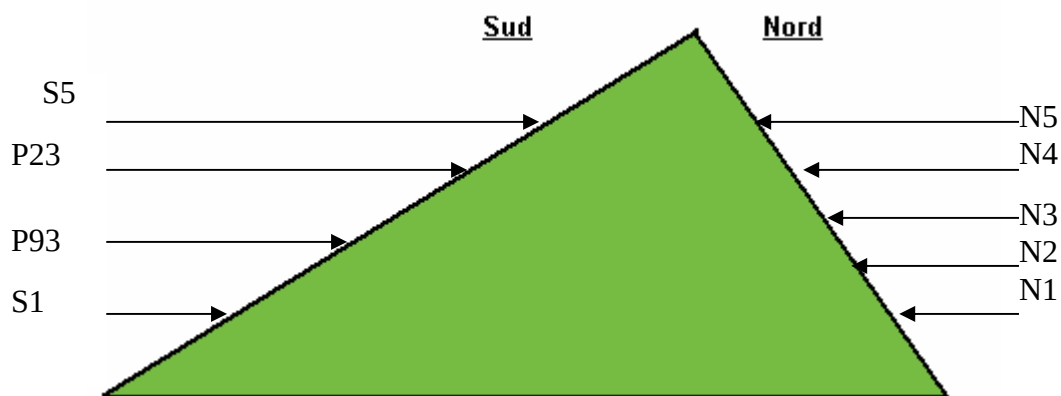


Figure n°2 : Le Mont Ventoux

a)

	NORD	SUD	N1	S1	N2	P93	N3	P23	N4	S5	N5
			960-1080 m	905-1005 m	1140-1201 m	1230-1450 m	1450-1530 m		1350-1550 m	1550-1530 m	1530 m

b)

Tableau n°1 : Les classes d'altitudes des différentes espèces du Mont Ventoux : a) versant nord ; b) versant sud.

Ce gradient altitudinal permet de mimer le changement climatique, en terme de températures, et ainsi d'obtenir un suivi phénologique des individus soumis à différentes températures. A chacun des niveaux, le microclimat a été mesuré.

Par ailleurs, des mesures de diversité génétique, de production de graines, et de dendrométrie (circonférence et hauteur) ont été faites sur les hêtres (versant nord et sud) et sapins (versant nord). On dispose de cartes versant sud et nord avec la localisation des individus suivis.

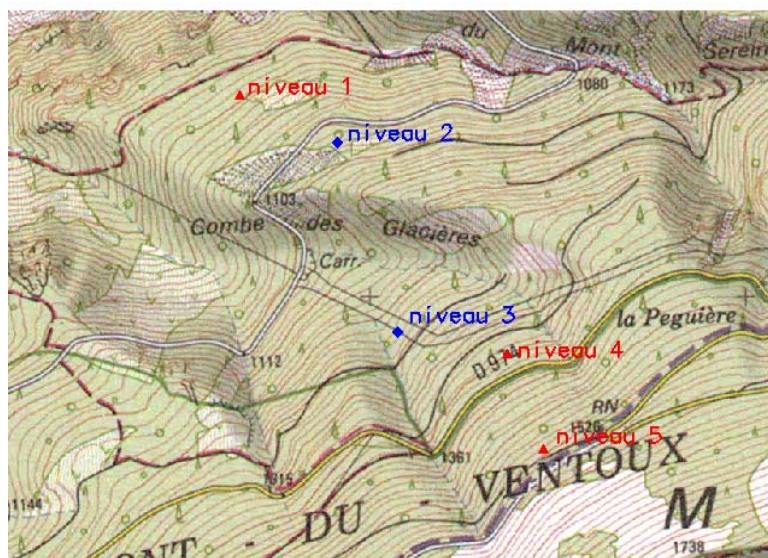


Figure n°3 : Localisation des différents niveaux d'études sur le gradient altitudinal Nord du Mont Ventoux.

Les espèces étudiées

Sur le Versant Nord, six espèces ligneuses ont été suivies : *Abies alba* L. (sapin pectiné), *Acer opalus* Mill. (Erable à feuilles d'obier), *Fagus sylvatica* L. (Hêtre), *Pinus sylvestris* L. (Pin sylvestre), *Pinus uncinata* Ramond (Pin à crochets) et *Sorbus aria* L. (Alisier blanc).

Sur le versant sud quatre espèces ont été suivies : *Fagus sylvatica* L. (Hêtre), *Quercus Pubescens* Willd. (Chêne Pubescent), *Pinus nigra* Arnold (Pin noir d'Autriche) et *Pinus sylvestris* L. (Pin sylvestre).

Au nord, les espèces ont été choisies le long du gradient altitudinal mis en place au printemps 2006.

Ce gradient est divisé en deux à cause d'une ligne rocheuse (Combe des Glacières). C'est pour cela qu'il y a un transect haut qui comprend trois niveaux (N5, N4, N3) et un transect bas qui comprend deux niveaux (N2 et N1).

Au total, 269 arbres ont été suivis par des mesures phénologiques, dont 128 sur le transect haut et 141 sur le transect bas.

Parmi ces 269 arbres, il y a 66 sapins, 65 hêtres, 56 alisiers blancs, 46 pins sylvestres, 30 érables à feuilles d'obier et 6 pins à crochets.

Au sud, les espèces sont réparties sur quatre placettes. Au total, 190 arbres ont été suivis par des mesures phénologiques dont 90 hêtres communs, 60 pins noirs d'Autriche, 20 chênes pubescents et 20 pins sylvestres.

Les caractéristiques morphologiques et écologiques de ces espèces sont présentées en annexe I.

Analyse du débourrement sur le gradient

Le suivi phénologique du débourrement a commencé durant l'année 2006, il a été effectué une fois par semaine sur la période du 4 avril au 4 juillet 2006. Puis, il a continué durant l'année 2007, du 22 février au 19 juin 2007.

Différents stades de débourrement ont été distingués (cf. annexe II) et à chaque stade les bourgeons ont été notés.

Cette notation est divisée en six stades :

- o stade 1 : Bourgeons dormants ou semblants comme tels
- o stade 2 : Bourgeons gonflés s'arrondissant (extrémité verte)
- o stade 3 : Bourgeons gonflés ayant éclatés
- o stade 4 : Bourgeons éclatés, feuilles enroulées
- o stade 5 : Feuilles étalées mais n'ayant pas encore atteint la taille adulte
- o stade 6 : Les premières feuilles ont atteint leurs tailles définitives

Cette notation du débourrement s'effectue, sur 269 arbres pour le Versant Nord et 190 arbres pour le versant Sud du Mont Ventoux, à l'aide de jumelles (Svarowski *40).

Deux notes de débourrement sont attribuées à chaque arbre, une pour le haut et une pour le bas du houppier. Pour les houppiers difficiles à observer, il est nécessaire de grimper aux arbres.

Les données sont enregistrées sur un ordinateur portable (ITRONIX).

Les mesures météorologiques

Dans le cadre du programme ECOGER, des mesures météorologiques ont été effectuées sur les cinq niveaux du versant Nord du Mont Ventoux, ainsi que sur les quatre placettes du versant sud.

Pour enregistrer la température et le taux de précipitation, on a utilisé des enregistreurs miniatures « hobos » (Fig. n°4).

Figure n°4 : Les enregistreurs miniatures autonomes a) de précipitations (pendant event) ; b) de températures (pro V2).

Le hobo « pendant event » est un enregistreur miniature autonome de température et d'évènements tels que les précipitations. Ce hobo permet de déterminer le taux de précipitations, leur instant et leur durée à l'aide d'un capteur (fig. n°4a).

Le hobo « pro V2 » est un enregistreur miniature autonome de températures et d'humidité relative (fig. n°4b).

Les enregistrements ont lieu toutes les dix minutes et s'effectuent grâce à une sonde interne de température intégrée dans le hobo.

Le paramétrage de ces hobos s'effectue à l'aide du logiciel HOBOWARE. Grâce à ce logiciel, on relie le hobo à un ordinateur par un câble USB pour transférer les données. Ce paramétrage permet de spécifier la nature, l'intervalle et les différentes options de lancement de ses enregistrements.

Ces hobos ont été réglés pour un enregistrement toutes les heures depuis le mois d'avril 2006. On a préalablement testé que les résultats en moyenne ne différaient pas par rapport à un enregistrement à plus haute fréquence (toutes les secondes).

En plus de ces trois hobos, il y a cinq stations météorologiques réparties à différentes altitudes autour du Mont Ventoux. Il y a la station de Carpentras (100m), la station de Sault (792m), la station des Tournières (1100m), la station du Mont Serein (1445m) et la station du Chalet Reynard (1455m). Ces stations apportent des données supplémentaires telle que la vitesse du vent.

Analyse statistique

L'analyse statistique a permis de décrire les éventuelles corrélations entre les différents paramètres (altitude, circonférence, étage) sur la note de débourrement et sur la somme des températures requises pour le débourrement.

Ces analyses ont été réalisées par espèce, par individu et par classe d'altitude. La phénologie du débourrement a été "représentée" par la somme des notations phénologiques (que l'on notera SNP), assignées chaque semaine pour chacun des individus.

Cet indice a permis de mieux représenter la dynamique de débourrement des différentes espèces en prenant en compte la cinétique de débourrement (Plus les bourgeons d'un individu débourrent tôt et passe rapidement d'un stade à l'autre, plus l'indice SNP est élevé).

Ces analyses ont été réalisées en utilisant le logiciel Excel.

Plusieurs analyses de variances (ANOVA) ont été réalisées pour tester l'effet de différents paramètres (année, espèce, versant et altitude) sur la somme des notations phénologiques, sur le passage au stade 3 et sur le passage au stade 6. Ces analyses de variance ont été réalisées à l'aide du logiciel matlab.

La modélisation

Grâce à Isabelle Chuine (Directrice du groupement de recherche Système d'Information phénologique pour l'étude et la gestion du changement climatique, Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive de Montpellier), nous avons obtenu un programme qui s'appelle Phenology Modelling Plateform (PMP). Ce programme contient plusieurs modèles :

- Les modèles Unified et UniChill considèrent la phase de dormance et la phase de quiescence ainsi que la température de l'année précédente à partir du 1er septembre.
- Les modèles Spring Warming et UniForc prennent en compte seulement la phase de quiescence et la température à partir du 1er janvier seulement.
- Le modèle Fructification

Dans cette étude, on a utilisé le « Spring Warming Model » (Cannell et Smith, 1983). Le « Spring warming model » est basé sur les températures, et il est défini par deux ou trois paramètres (F^* , T_b et/ou t_0). Il considère que le débourrement des bourgeons se produit quand une somme limite de degrés jours (plus couramment appelé « forcing units » F^*), au-dessus d'un certain seuil de température (T_b) et cumulée à partir d'une date (t_0), est atteinte.

Spring-Warming model

$$y \text{ such as } S_f(y) = \sum_{t_0}^y R_f(x_t) = F^*$$

$$R_f(x_t) = \begin{cases} 0 & x_t \leq T_b \\ x_t - T_b & x_t > T_b \end{cases}$$

S_f : state of forcing
 y : date of flowering
 $R_f(x_t)$: forcing rate function
 F^* : critical value of state of forcing for the transition from quiescence to flowering
 x_t : daily mean temperature (°C)

Pour modéliser ces changements climatiques, nous analysons les deux années 2006 et 2007 du programme d'étude ECOGER.

Dans ce programme, les données utilisées sont les températures journalières moyennes et les dates des événements phénologiques en jours julien (passage des bourgeons au stade 6). Le modèle a été ajusté et optimisé à partir des données recueillies sur le Mont Ventoux.

La précision des modèles a été déterminée à partir du pourcentage de variance expliquée par le modèle, soit $R^2 = (S_{\text{tot}} - S_{\text{res}})/S_{\text{tot}}$, où S_{tot} est la somme totale des carrés du modèle et S_{res} représente la somme des résidus des carrés (différence entre « observed date » et « predicted date » portée au carré).

IV. Résultats

Analyse climatique

a. Sur la période 2000-2006

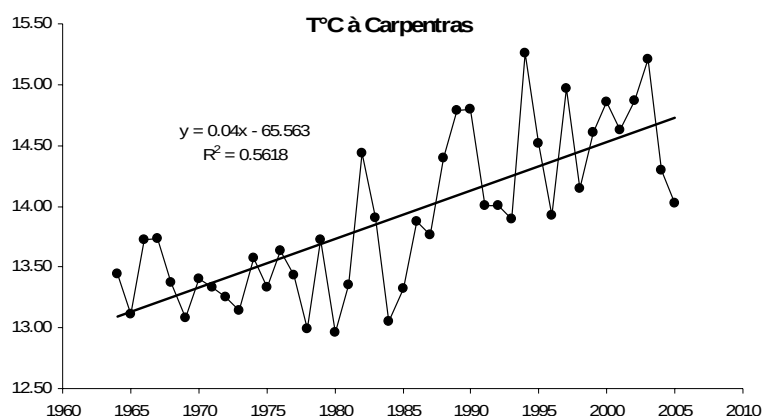


Figure n°5: Moyenne annuelle des températures à Carpentras de 1960 à nos jours.

On observe une augmentation d'environ 0,4 °C par décade, surtout visible à partir des années 1980.

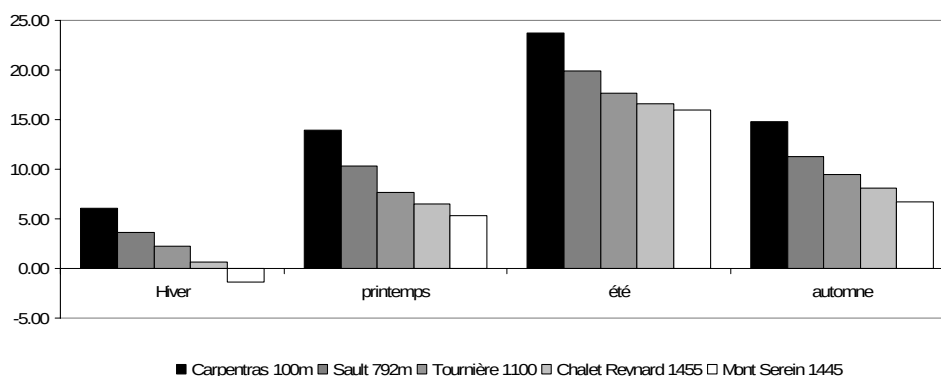


Figure n°6 : Effet du gradient altitudinal en terme de températures moyenne de 2000 à 2005 à partir des cinq stations météorologiques.

Cette figure nous montre bien le gradient thermique. Il fait plus froid en haut du gradient et plus chaud en bas du gradient.

De plus, c'est en été que les températures sont les plus élevées (maximale : 24°C, minimale : 16°C). Les températures automnales sont plus fortes (1-3°C) que les températures printanières.

b. Analyse météorologique en 2006 et 2007

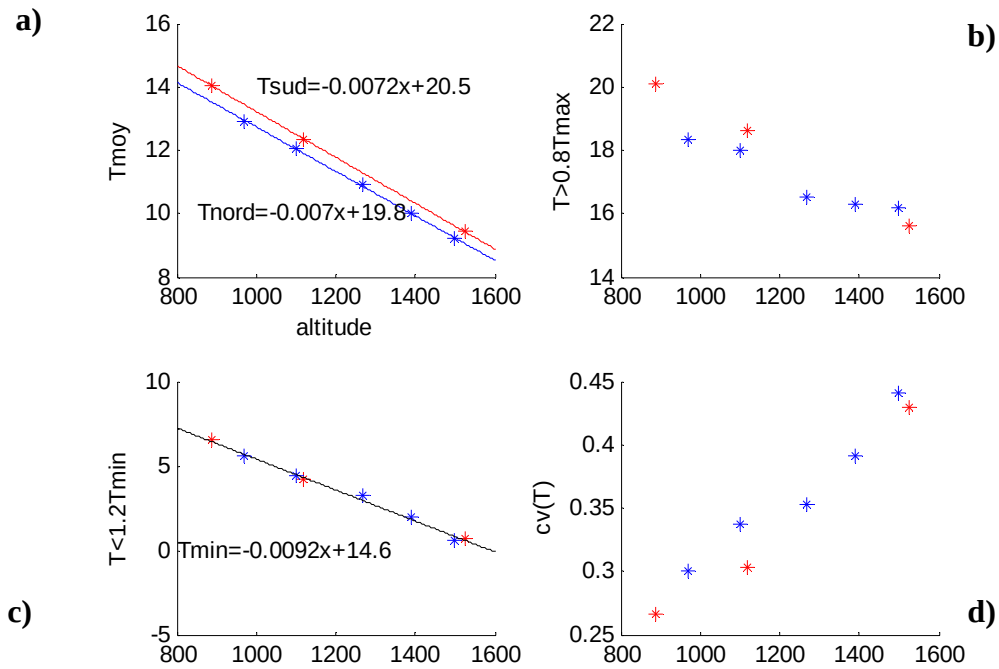


Figure n°7 : Evolution de la a) température moyenne, b) Moyenne des fortes températures, c) moyenne des faibles températures, d) coefficient de variation interjournalier de la température, entre avril et mai aux différentes altitudes depuis avril 2006 sur le Ventoux.

Les températures moyennes sont plus élevées sur le versant sud que sur le versant nord : Respectivement, pour le versant nord de Janvier à Mai 2007, un gradient de 3,66°C pour 567 m soit 0,64°C pour 100m, et pour le versant sud 4,63°C pour 662 m soit 0,69°C pour 100m. Mais la pente (de la relation entre altitude et température) est quasiment identique (sud : 0,0072 ; nord : 0,007).

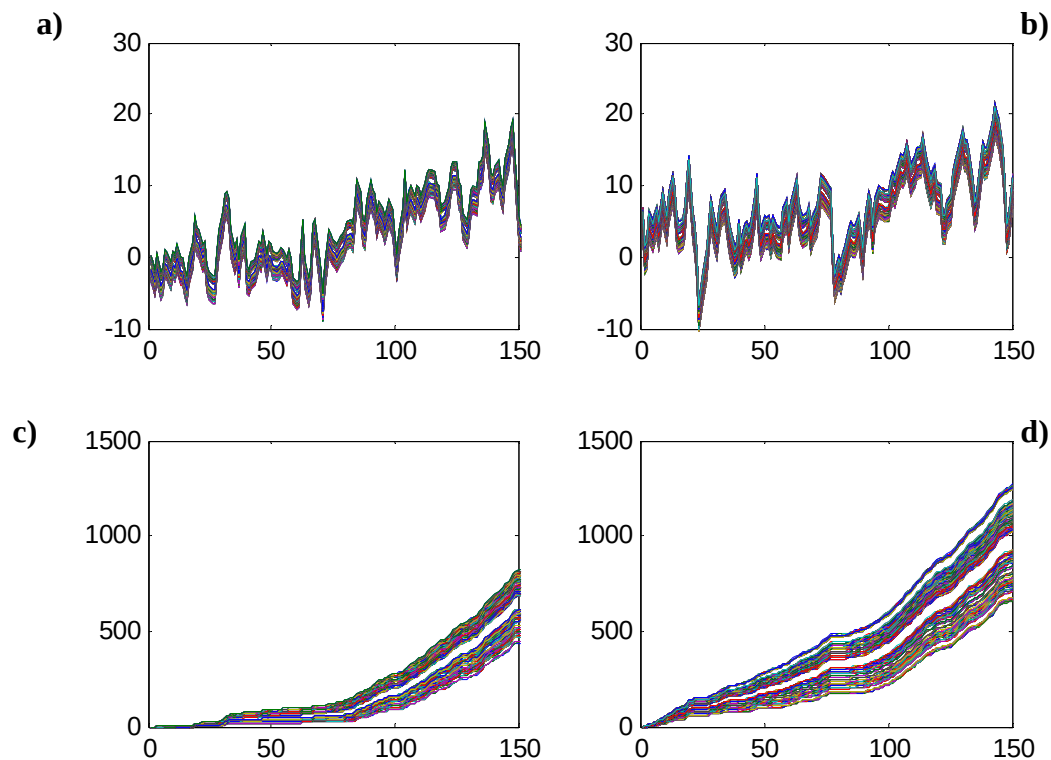


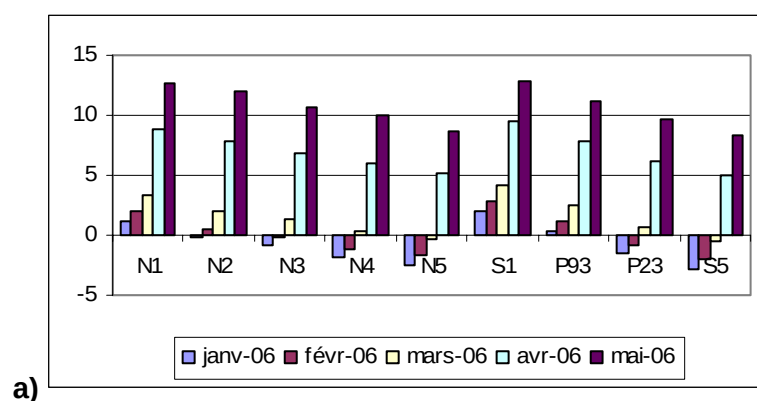
Figure n°8 : La météo recalculée pour chaque arbre selon son altitude et le versant lors de la période de notation du débourrement : a) Températures moyennes en 2006 ; b) Températures moyennes en 2007 ; c) Somme des températures en 2006 à partir du 1^{er} janvier ; d) Somme des températures en 2007 à partir du 1^{er} janvier.

Ces quatre graphiques montrent qu'il a fait plus chaud en 2007 car les températures et les sommes de températures sont plus élevées.

En effet, elles dépassent les 1000°jour en 2007 alors qu'en 2006 le maximum est en moyenne de 800°jour.

De plus, il y a eu trois grandes gelées tardives en 2007. Ces gelées ont peut-être affecté la croissance des arbres.

- **Les températures moyennes**



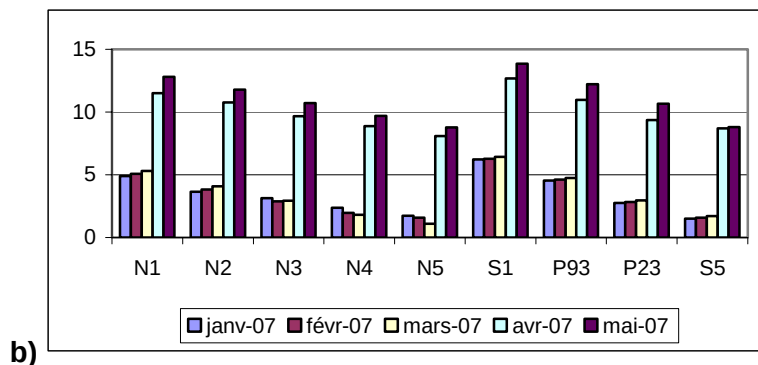


Figure n°9 : Evolution des températures moyennes : a) janvier à mai 2006 ;b) janvier à mai 2007.

Ces graphiques confirment que les températures de l'année 2007 ont été plus élevées qu'en 2006. En effet, entre 2006 et 2007, sur la période de janvier à mai, il y a eu une augmentation de 2,36°C pour le versant Nord et une augmentation de 2,84°C pour le versant Sud.

De plus, ces graphiques montrent bien le gradient thermique. En N5 et S5 (haut du gradient), les températures sont plus basses comparés à N1 et S1 (bas du gradient).

Le débourrement a lieu principalement au mois d'avril et au mois de mai. Sachant que la température est un facteur qui influence le débourrement, on compare les températures moyennes du mois d'avril et du mois de mai sur les deux années d'études (2006 et 2007).

En 2007, les températures du mois d'avril ont augmenté de 2,91°C au Nord et de 3,28°C au Sud. Alors que, les températures du mois de mai n'ont varié que de 0,87 °C au Sud et elles ont diminuées de 0,03 °C au Nord.

- **La somme des températures**

Une somme des températures est une somme de température dépassant un certain seuil (pris à zéro ici), qui est censé déterminer le temps mis par les plantes pour arriver à la floraison, à la pousse des feuilles, et plus largement à chaque étape de la vie des végétaux dépendante de la température.

Nous avons donc choisi d'étudier les sommes de températures à partir de deux dates de départ distinctes : le 1^{er} janvier et le 1^{er} avril.

En effet, la somme des températures prise à partir du 1^{er} janvier permet d'observer la réaction de l'essence forestière à la température tout au long de l'hiver et du printemps, de la phase de dormance jusqu'au dernier stade du débourrement (stade 6).

Tandis que la somme des températures prise à partir du 1^{er} avril permet d'observer la réaction des espèces face à la température du stade 1 au stade 6 c'est-à-dire sur la période de débourrement réelle car le mois d'avril est le mois où globalement la totalité des arbres commence à débourrer (stade 2 en général).

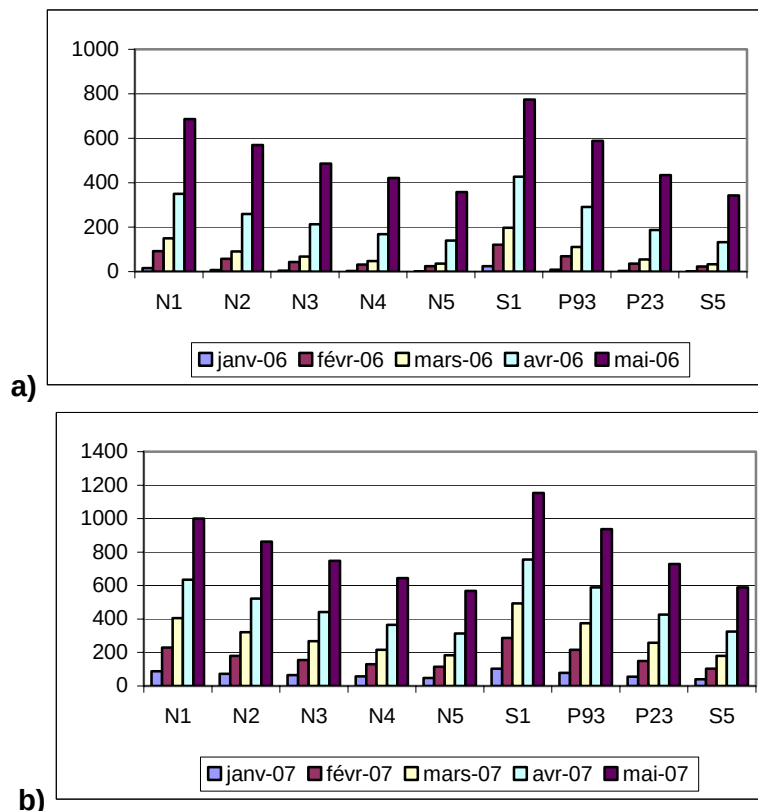


Figure n°10 : Evolution de la somme des températures moyennes : a) janvier à mai 2006 ;b) janvier à mai 2007.

Du fait de l'augmentation des températures moyennes, la somme des températures a augmenté en 2007 sur la période de janvier à mai. Une augmentation plus forte pour le versant sud (199,3 degrés jour) par rapport au versant nord (172,4 degrés jour).

On remarque une très forte augmentation de la somme des températures en avril 2007 par rapport à 2006 équivalente à 229,1 degrés jour pour le versant nord et 264,7 degrés jour pour le versant sud.

La somme des températures est plus forte en mai à cause du cumul d'avril.

2. Analyse phénologique

La dynamique de débourrement des espèces ligneuses a été étudiée sur le versant nord (2006 et 2007) et sud du Mont Ventoux (2007).

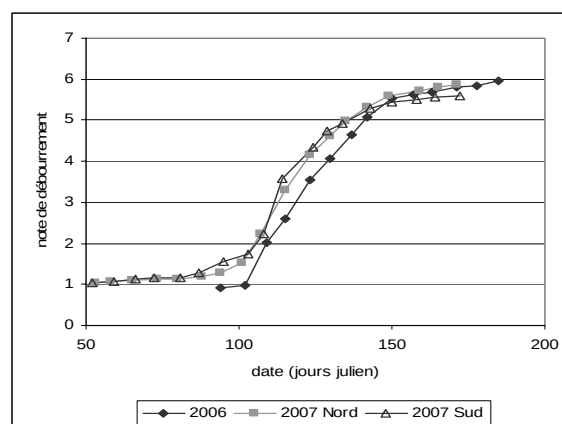


Figure n°11 : Dynamique de débournement sur le versant nord en 2006 et 2007 et sur le versant sud en 2007 du Mont Ventoux.

D'après la figure n°11, on observe qu'au jour 150, c'est-à-dire début juin, l'ensemble des espèces a débourré sur le gradient altitudinal nord en 2006 et nord-sud en 2007.

Le débourrement est en moyenne intervenu plus tôt en 2007, avec une légère avance équivalente à 11 jours en moyenne pour le passage au stade 6. On observe aussi que la dynamique de débourrement du versant sud est identique à celle du versant nord, et que globalement il n'y a pas de décalage temporel entre les deux versants.

a. Effet espèce

Sur le gradient altitudinal nord, nous avons étudié six espèces ligneuses : alisier blanc, érable à feuilles d'obier, hêtre, pin à crochets, pin sylvestre et sapin pectiné.

Sur les placettes du versant sud, nous avons étudié quatre espèces ligneuses : chêne pubescent, hêtre, pin noir d'Autriche et pin sylvestre.

Les dynamiques de débourrement de ces différentes espèces sont présentées sur la figure n°12.

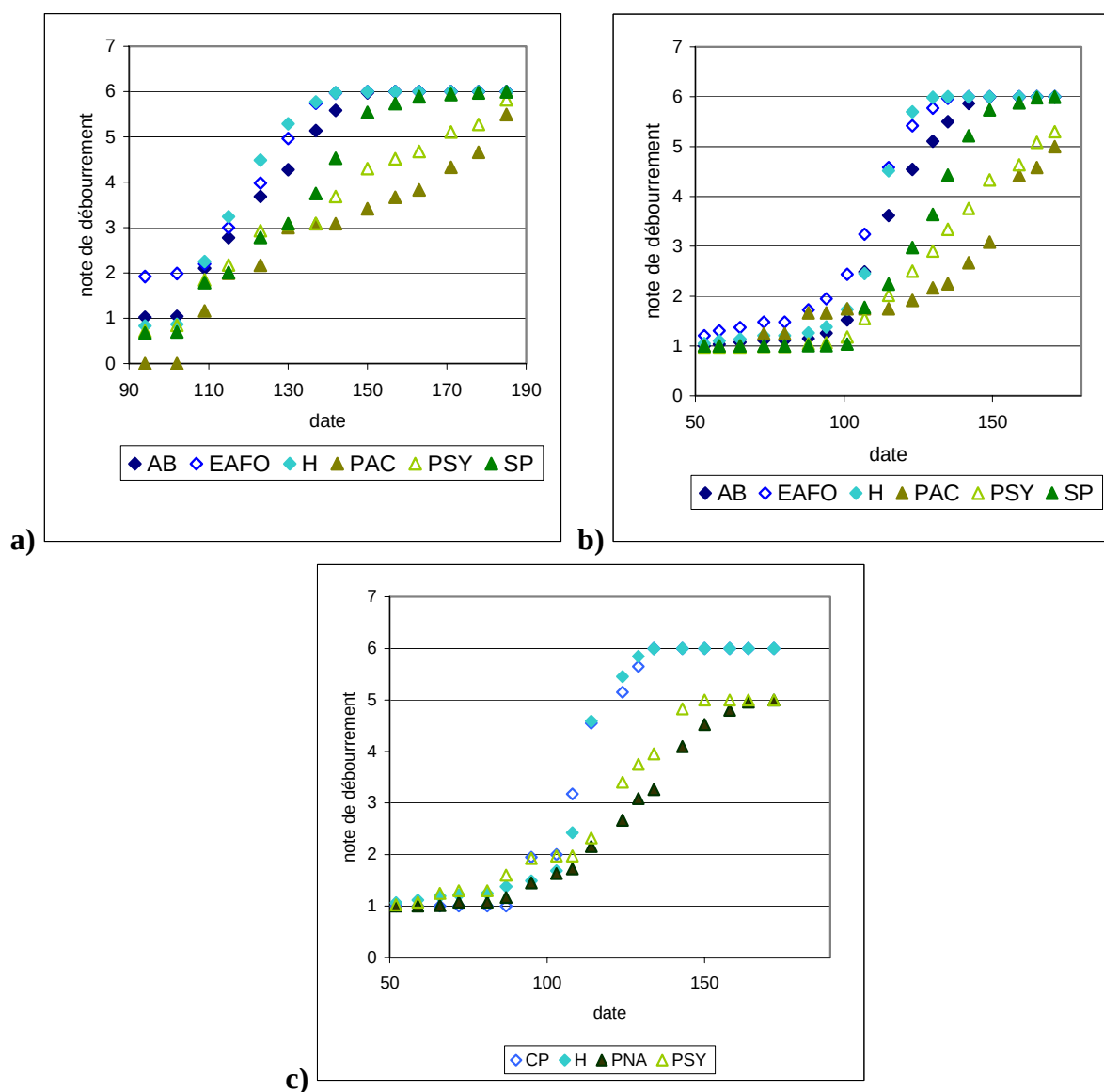


Figure n°12 : Les dynamiques de débourrement des espèces étudiées sur le Mont Ventoux : a) Sur le versant Nord en 2006 ; b) Sur le versant Nord en 2007 ; c) Sur le versant Sud en 2007.

Sur le versant nord, on observe trois types de cinétiques de débourrement sur les deux années 2006 et 2007.

En effet, les trois feuillus (alisier blanc, érable à feuilles d'obier et hêtre) sont les espèces qui débourrent plus rapidement mais avec un retard d'environ 6 jours pour l'alisier blanc (2006 et 2007). Les feuillus suivent une cinétique sigmoïdale.

Puis, il y a les deux pins (pin à crochets et pin sylvestre) qui ont une dynamique plus lente. Le pin sylvestre a une allure de sigmoïde mais avec une pente plus faible presque linéaire. Alors que la dynamique du pin à crochets semble être une exponentielle.

Enfin, le sapin suit au départ la cinétique des pins et il a tendance ensuite à rejoindre la cinétique des feuillus, tout en restant plus tardif.

Sur le versant sud, on distingue deux cinétiques de débourrement. Il y a les feuillus (chêne pubescent et hêtre) qui débourrent plus rapidement et il y a les pins (pin noir d'Autriche et pin sylvestre) qui ont une dynamique plus lente (Le pin noir est plus tardif que le pin sylvestre). Nous avons effectué une analyse de variance pour tester l'effet espèce uniquement sur l'année 2007 et sur les deux versants.

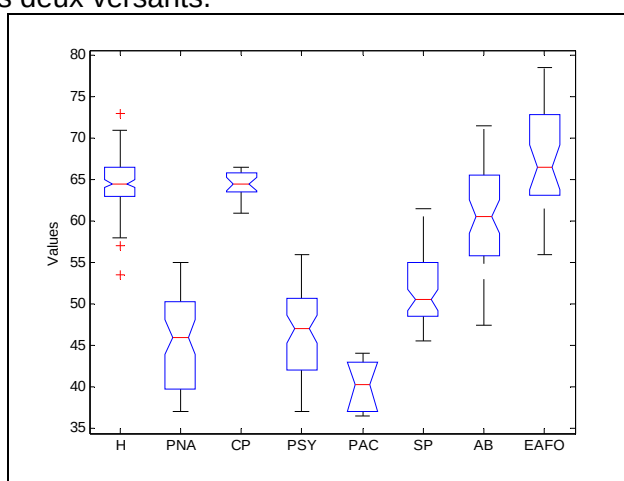


Figure n°13 : Analyse de variance de l'effet espèce sur la somme des notations phénologiques en 2007

Grâce aux sommes de notations phénologiques, on distingue 5 groupes d'espèces.

En effet, le hêtre, le chêne pubescent et l'érable à feuilles d'obier ont en moyenne la même somme de notations phénologiques et la plus élevée (« groupe 1 »). Donc ces trois espèces sont les espèces qui débourrent le plus tôt.

Ensuite, il y a le dernier feuillu : l'alisier blanc qui débourre 4 jours plus tard (« groupe 2 »).

Puis, il y a les conifères qui se distinguent les uns des autres. Le sapin est le conifère qui débourre le plus tôt (« groupe 3») puis il y a le pin sylvestre et le pin noir qui débourre en même temps (« groupe 4 ») enfin il y a le pin à crochets qui est l'espèce qui débourre le plus tard car sa somme de notations phénologiques est la plus faible (« groupe 5 »).

b. Effet année

Pour tester l'effet année, nous étudions uniquement le gradient altitudinal nord qui présente deux années d'études consécutives (2006 et 2007).

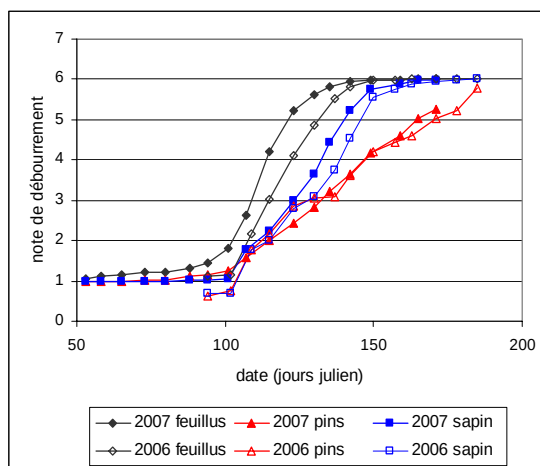


Figure n°14 : Effet de l'année sur la dynamique de débourrement sur le versant Nord en 2006 et 2007.

Le débournement est plus précoce en 2007, donc la date des évènements dépend de l'année. De plus, on remarque que l'on retrouve les mêmes formes de courbes. La sigmoïde pour les feuillus et le sapin, et une sigmoïde plus aplatie voir linéaire pour les pins. La forme des courbes est une propriété du type d'espèce (feuillus, pins ou sapin).

Comme pour l'effet espèce, nous avons effectué une analyse de variance pour tester l'effet année sur la somme des notations phénologiques, puis sur les dates de passage au stade 3 et 6.

Nous avons observé qu'il n'y a pas d'effet année sur la somme des notations phénologiques (SNP) pour les trois feuillus ni pour le pin à crochets.

Par contre, il y a un effet année sur la SNP pour le sapin et le pin sylvestre (débournement plus précoce en 2007).

Il y a un effet année sur le passage au stade 6 pour toutes les espèces, le débournement est plus précoce en 2007.

Il y a un effet année sur le passage au stade 3 pour l'alisier blanc et l'érable à feuilles d'obier (débournement plus précoce en 2007) ; également sur le pin sylvestre et le pin à crochets mais cette fois avec un débournement plus tardif en 2007.

Par contre, il n'y a pas d'effet année sur le passage au stade 3 pour le hêtre et le sapin (non significatif).

L'effet année agit donc de manière différente selon les stades et les espèces.

c. Effet altitude

Le gradient altitudinal permet de mimer les changements climatiques. Nous regardons si l'altitude a un effet sur la dynamique de débournement des espèces.

D'après la somme des notations phénologiques, on distingue clairement deux niveaux d'altitude sur le versant nord: le premier niveau regroupe N1 et N2, le deuxième niveau regroupe N3, N4 et N5. N1 et N2 ont les sommes de notations phénologiques les plus élevées.

Les espèces situées en bas du gradient débourent plus tôt que les espèces situées en haut du gradient donc il existe un effet de l'altitude sur la dynamique de débournement.

Pour le versant sud, c'est dans la placette S1 que les arbres débourent le plus tôt car leur somme de notations phénologiques est plus élevée. La parcelle S5 ne compte que des hêtres d'où une somme de notations phénologiques assez élevée (55 à 70).

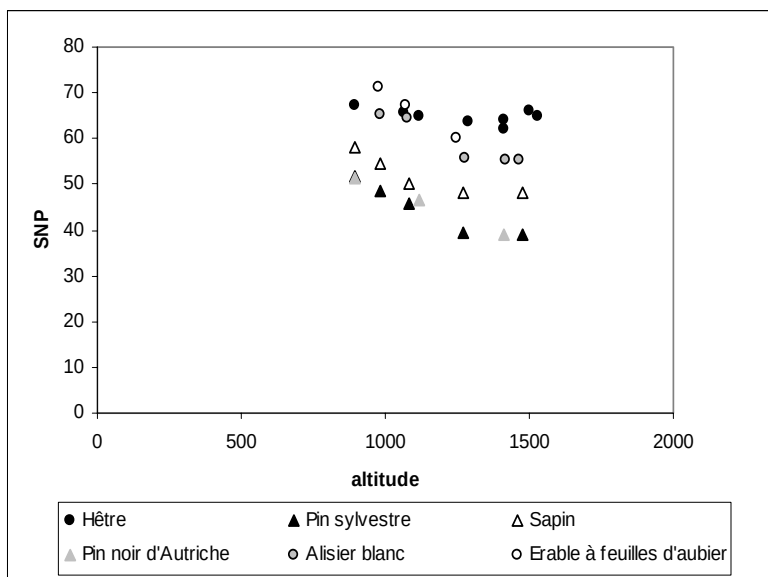


Figure n°15 : Effet de l'altitude sur la somme des notations phénologiques en 2007 sur trois espèces de feuillus et trois espèces de conifères

Rappelons que plus l'altitude augmente plus la somme de notations phénologiques diminue donc en altitude les arbres débourent plus tard.

On retrouve sur cette figure une somme des notations phénologiques des feuillus plus élevée que celle des conifères.

Par ailleurs on remarque que les conifères présentent tous une structuration avec une diminution de la somme des notations phénologiques jusqu'à un seuil aux environs de 1200m.

Pour le hêtre, il y a peu de différence entre le bas et le haut du gradient, sa dynamique est peu structurée, il y a un plus faible effet de l'altitude sur la dynamique du hêtre. Il y a un effet de l'altitude sur l'alisier blanc avec un seuil vers les 1200m comme les conifères. Il y a également un effet de l'altitude sur l'érable à feuilles d'obier mais dans cette étude il n'est présent qu'en haut du gradient donc il n'est pas assez représentatif de la population.

Les espèces ligneuses ne semblent pas répondre aux mêmes facteurs du milieu d'où l'observation de différents comportements entre les conifères et les feuillus.

d. Effet versant

Le hêtre et le pin sylvestre sont les deux espèces que l'on retrouve sur les deux versants. Mais seul le hêtre se retrouve à tous les niveaux d'altitudes. Donc on teste l'effet versant uniquement sur le hêtre. D'après la figure n°16, le versant n'agit pas sur la dynamique de débourement du hêtre. En effet, sur le versant nord et sud on a la même dynamique de débourement.

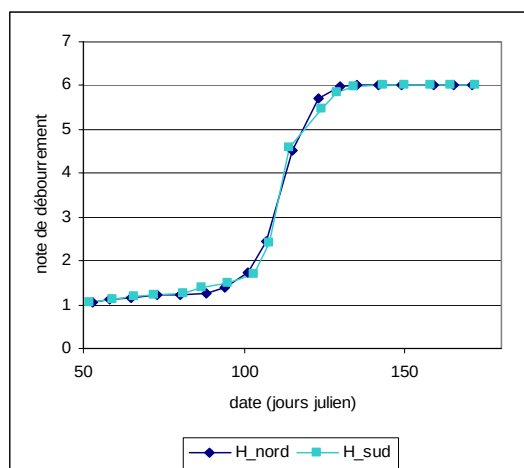


Figure n°16 : Effet du versant sur la dynamique de débourrement du hêtre

Cette absence d'effet du versant sur la Somme des Notations Phénologiques est confirmée par l'analyse de variance. Pourtant, il y a un effet versant sur la somme des températures du passage au stade 6 car les températures sont plus élevées au versant sud.

e. Interaction année, altitude et espèce (cf. tableaux annexe III)

En 2007, l'alisier blanc est plus précoce qu'en 2006 pour le passage au stade 3, il y a 10 jours d'avance en haut mais seulement 2 jours d'avance en bas. Par contre, il devient plus tardif pour le passage au stade 6 et essentiellement en haut du gradient (13 jours de retard). Ce retard est dû à un coup de gel tardif (cf. graphes températures). De ce fait, l'écart entre le haut et le bas du gradient en 2007 est très fort : 37.4 jours contre 14.3 jours en 2006.

Pour l'érable à feuilles d'obier, on observe un effet année faible en haut du gradient, par contre le bas du gradient débourre en moyenne 11 jours plus tôt en 2007 par rapport 2006. Ce débourrement plus précoce est dû à des températures plus chaudes (cf. graphes températures). La conséquence est que la différence entre le haut et le bas passe de 4 jours en 2006 à 14.7 jours en 2007.

En 2007, le Hêtre a un débourrement plus précoce en haut du gradient (11 jours en moyenne par rapport à 2006). Mais pour le bas du gradient, le passage au stade 3 est plus tardif de 5 jours, mais le passage au stade 6 est en avance de 8 jours. L'effet altitude est de 14.6 jours en 2006 et seulement 7.9 jours en 2007.

Pour le Pin à Crochets, on remarque que le passage au stade 3 est lui en retard de 17 jours en moyenne en 2007 alors que le passage au stade 6 est en avance de 18 jours en moyenne en 2007 sur la totalité du gradient.

Comme pour le Pin à Crochets, le Pin Sylvestre, passe au stade 3, 11 jours plus tard en 2007 par rapport à 2006. Alors que le passage au stade 6 est en avance de 14 jours en haut du gradient et de 6 jours en bas du gradient.

Enfin, le sapin débourre plus tard en 2007 de 3 jours en haut du gradient, mais il débourre plus tôt en bas du gradient (4-5 jours en moyenne).

Ces différences entre espèces, années et altitudes indiquent des différences de comportements des espèces dues à des effets différents des températures sur ces espèces.

Par exemple, le coup de gel tardif a ralenti la croissance de l'alisier blanc, mais pas la croissance des autres feuillus (hêtre, érable à feuilles d'obier). Les conifères (sapin, pin sylvestre, pin à crochets) ont débourrés en moyenne plus tôt en 2007 car le coup de gel leur

a été indifférent parce que ce sont des espèces à débourrement tardif. Donc on constate que chaque espèce réagit différemment à la température. Chacune doit avoir une température seuil, à partir de laquelle le débourrement est efficace et là où les températures sont importantes pour sa croissance. Cette température seuil serait la cause d'une action différente sur toutes les espèces et donc de réponses différentes selon les espèces.

Il est possible de faire un classement des espèces selon leur sensibilité au gradient température. Pour le passage au stade 6, le classement est le suivant en 2006 (AB>H>PSY>SAP>EAFO) et il change en 2007 (AB>EAFO>SAP>H>PSY). Pour le passage au stade 3, le classement est le suivant en 2006 (H>AB>PSY>SP>EAFO) et en 2007 (PSY>SP>EAFO>AB>H). On observe que d'une année sur l'autre cette sensibilité à la température n'est pas la même mais également d'un stade à l'autre.

Donc chaque espèce réagit de manière permanente et différente à la température et cela influe sur sa physiologie et son développement. Ainsi, elle ralentit ou accélère sa croissance en fonction de la température.

3. Effet du climat sur la dynamique de débourrement

Nous avons choisi d'utiliser les sommes de températures pour étudier l'effet du climat sur la dynamique de débourrement.

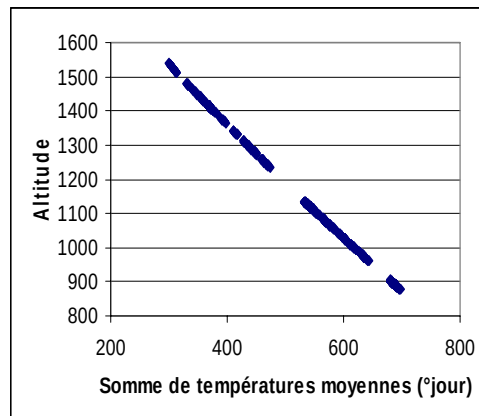


Figure n°17: Somme des températures à partir du 1^{er} janvier pour laquelle le débourrement intervient.

D'après la figure n°17, on observe que la somme des températures est corrélée négativement avec l'altitude. En effet, plus l'altitude augmente, plus la somme des températures diminue. Si l'effet altitude n'était qu'un effet température, le débourrement devrait intervenir pour la même somme de température quelque soit l'altitude. Ce n'est pas le cas. Donc les arbres situés en haut du gradient ont besoin d'une somme de températures moins importante pour débourrer contrairement aux arbres situés en bas du gradient qui ont besoin d'une somme de températures plus importante. Il y a donc une adaptation des espèces en altitude aux basses températures.

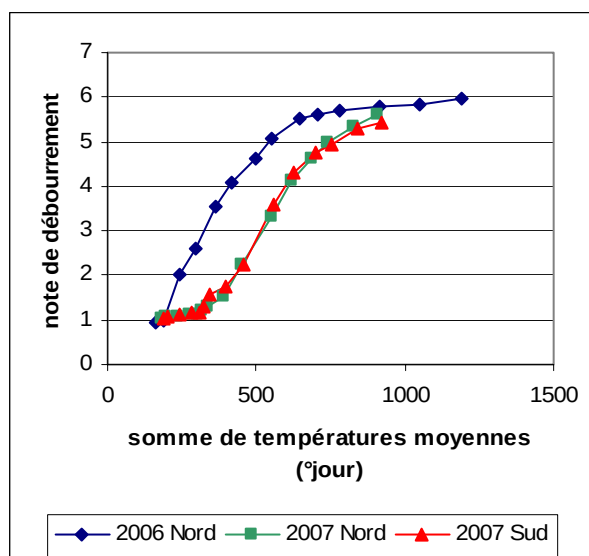


Figure n°18 : Effet de la somme des températures sur la note de débourrement sur le Mont Ventoux.

D'après la figure n°18, on observe qu'en 2006 les espèces ont déboué avec des sommes de températures plus faible pour le passage au stade 3 mais pour le passage au stade 6, on retrouve en 2006 et en 2007 sur le gradient nord les mêmes sommes de températures (environ 900°C/jour) pour passer d'un stade à un autre, mais la somme des températures varie et étaient plus faible en 2006 par rapport à 2007.

Par conséquent, la seule somme des températures ne permet d'expliquer toute la variabilité entre altitude et entre années.

De plus, on a observé que la date de débourrement était corrélée positivement avec l'altitude et la somme des températures.

Par contre la somme des notations phénologiques est corrélée négativement avec l'altitude, et la somme des températures.

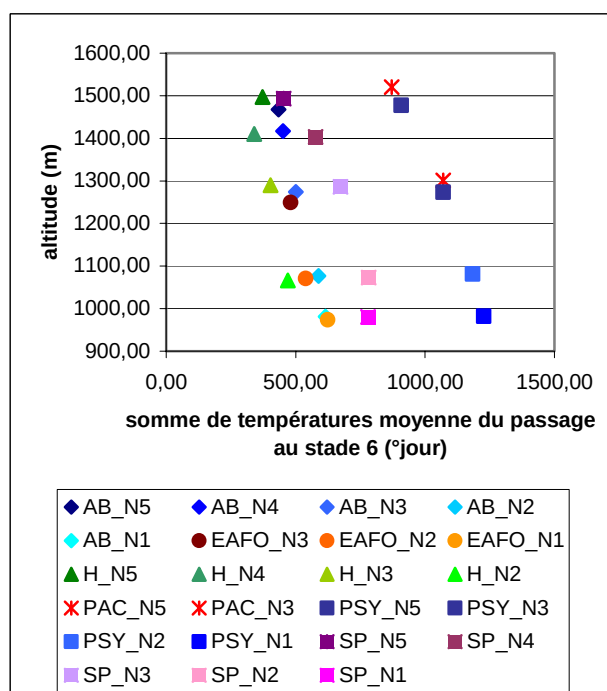


Figure n°19 : Effet de l'altitude sur la somme des températures du passage au stade 6 par espèce et par niveau d'altitude sur le gradient altitudinal nord en 2006.

On observe un comportement différent pour chaque espèce mais toutes les espèces ont besoin d'une somme de température plus faible en altitude pour passer au stade 6, alors qu'en bas du gradient (950m), les espèces ont besoin d'une somme de températures plus élevées pour passer au stade 6.

En effet, le hêtre est l'espèce qui a besoin d'une somme de température assez faible pour passer au stade 6 (respectivement 370°jour en haut du gradient et 470°jour en bas du gradient) et qui varie peu avec l'altitude (100°jour pour 567 m d'altitude).

On observe ce comportement également chez les deux autres feuillus (alisier blanc et érable à feuilles d'obier).

Par contre, les conifères présentent des comportements différents entre eux. Les pins ont besoin de somme de températures importantes pour passer au stade 6 (respectivement 800°jour en haut du gradient et 1200°jour en bas du gradient). Le sapin a besoin d'une somme de température moins importante que les pins (respectivement 450°jour en haut du gradient et 780°jour en bas du gradient).

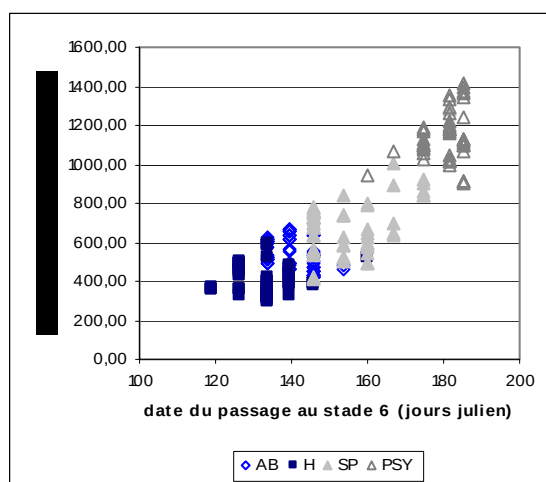


Figure n°20 : Effet de la somme des températures sur la date du passage au stade 6

Cette figure nous montre qu'il y a une forte variabilité entre les espèces c'est-à-dire un comportement différent entre les espèces face aux sommes de températures.

Le pin sylvestre a besoin d'une somme de température plus importante (entre 1000 et 1400°jour) pour passer au stade 6 contrairement au hêtre (entre 200 et 600°jour).

Le sapin a besoin d'une somme de température moins importante que le pin sylvestre pour le passage au stade 6 (entre 400 et 1000°jour).

Il existe donc une variabilité interspécifique face aux sommes de températures car la réaction de chaque espèce est très différente. Néanmoins, on remarque que les feuillus ont besoin d'une somme de température plus faible que les conifères pour débourrer.

V. Discussion - Conclusion

1. Le gradient thermique du Mont Ventoux

Les deux gradients altitudinaux mis en place sur le Mont Ventoux nous ont permis de suivre la phénologie du débourrement de huit espèces ligneuses sur un gradient thermique très peu différent selon le versant (0.64 °C pour 100 m au versant nord et 0.69 °C pour 100 m au sud).

Il a été observé que les températures ont été plus chaudes sur le versant sud que sur le versant nord mais il n'y a pas d'effet versant sur la dynamique de débourrement.

Il est sûr que la phénologie de la feuillaison est principalement conduite par les températures (Kramer 1995a ; Kramer et al 2000 ; Rötzer et al. 2004). Ainsi, en 2005, Borchert et al notent une avancée du débourrement de l'ordre de 5 jours pour une augmentation de 1°C de la température journalière moyenne.

Sur les gradients altitudinaux du Mont Ventoux, cette avancée est plus faible, en moyenne 2.5 jours pour une augmentation de 1°C (équivalent à 1.65 jours pour 100m). Ce dernier résultat est confirmé par d'autres études qui retiennent respectivement 3.2 et 2.7 jours de différence pour 100m (Rötzer et Chmielewski 2001, Dittmar et al 2005, Richardson et al 2006).

Les tendances observées pour la dynamique de débourrement suivent les gradients thermiques.

2. Facteurs climatiques, facteurs extérieurs et dynamique de débourrement

Le climat est l'une des variables qui influent sur la distribution des forêts, sur leur santé et leur productivité.

Chaque espèce a sa propre phénologie et réagit différemment à la température. Les événements phénologiques se reproduisent chaque année, mais leur date peut varier grandement d'une année sur l'autre, car ils sont fortement influencés par les conditions de l'environnement et en particulier par les facteurs climatiques (température, précipitations, ensoleillement...).

Sur le Mont Ventoux, on a observé une nette avancée du débourrement en 2007 par rapport à 2006 sur le gradient altitudinal nord, équivalent à 10 jours pour les feuillus, 14 jours pour les pins et 4 jours pour le sapin. Cette précocité est due à l'augmentation des températures en 2007 par rapport à 2006.

Cette précocité amène à un allongement de la saison de croissance d'environ 7 jours dans l'hémisphère Nord depuis les années soixante, et qui s'accroît depuis 1980 (Walther et al. 2003). Si cet effet peut sembler favorable, l'augmentation des températures printanières et estivales pourrait se traduire, à terme par une augmentation des niveaux de contraintes, soit directement à travers un effet des températures sur la capacité photosynthétique des arbres, soit indirectement à travers une augmentation du déficit hydrique du sol (Lebourgeois et al. 2001).

On sait que les dynamiques de débourrement sont régulées par la température essentiellement, mais chaque espèce ne présente pas la même dynamique de débourrement. En effet, sur le Mont Ventoux, on a observé trois cinétiques de débourrement : feuillus, pins et sapin.

Kramer (1995) a montré la grande plasticité des arbres pour s'adapter à un changement majeur dans leur climat local. Entre autres, il a montré que *Quercus robur* avait une saison de croissance plus courte avec l'augmentation des températures car la chute des feuilles est plus avancée que la feuillaison. Par contre, *Fagus sylvatica*, a la feuillaison avancée avec l'augmentation des températures.

En 2006, on a observé que le point d'inflexion de toutes les courbes de dynamiques de débourrement se situait entre le 12 et le 19 avril pour toutes les espèces étudiées sur le Mont Ventoux. Tandis qu'en 2007, on a observé ce point d'inflexion en moyenne entre le 6 et le 10 avril. Les températures du mois d'avril semblent donc jouer un rôle important dans les dynamiques de débourrement des espèces ligneuses.

En effet, la différence de température journalière moyenne n'a été que de 2.6°C pour les mois de janvier à mai, alors que pour le mois d'avril elle a été de 3.1°C.

Ainsi, il semblerait que les températures élevées du mois d'avril 2007 soient à l'origine de la précocité du débourrement.

Mais la phénologie dépend aussi de facteurs extérieurs, comme la photopériode. La photopériode (durée relative du jour et de la nuit) diffère selon les latitudes, mais pour un endroit donné elle est invariable d'une année sur l'autre.

A la sortie de l'hiver, les plantes ont besoin d'accumuler une certaine quantité de chaleur pour se développer. Cette accumulation de chaleur se fait au-dessus d'une température seuil (entre 0 et 5°C en général).

On comprend alors que la fluctuation des paramètres climatiques peut agir sur la phénologie et on peut en observer les effets. Kramer (1996) suggère, en outre, que les différences dans la réponse phénologique à la température, notamment aux températures seuils, peuvent être utilisées pour évaluer les conséquences du changement climatique sur la répartition géographique des espèces.

3. La prédiction du débourrement

Les changements climatiques globaux ont suscité la création de nombreux modèles visant à prédire le débourrement des bourgeons (Cannell et Smith 1983 ; Chuine et al 1998 ; Chuine et al 1999 ; Chuine et al 2000).

Toutefois, dans notre étude, la modélisation du débourrement des espèces ligneuses étudiées semble être problématique.

Dans cette étude la capacité du modèle Spring-Warming, à reconstituer la variance observée à partir des températures journalières moyennes a été testé. Mais les résultats obtenus par ce modèle ne sont pas satisfaisants car moins de 50 % en moyenne de la variance observée sur les données du Mont Ventoux a été expliqué par le modèle².

Le modèle ne parvient à expliquer la variance observée sur le débourrement uniquement à partir des températures journalières moyennes à partir du 1^{er} janvier. La température n'est pas un facteur suffisant pour expliquer les différences observées dans les dynamiques de débourrement.

En effet, il semblerait que la photopériode joue un rôle important dans le déterminisme du débourrement des espèces ligneuses (Nielsen et Jørgensen 2003 ; Borchert et al. 2005). Il faudrait, dans le modèle, prendre en compte cette photopériode.

4. Phénologie et gelées tardives

L'adaptation aux gelées tardives est l'un des problèmes principaux de l'évolution de la phénologie face aux changements climatiques (Kramer 1995).

Beaucoup d'études ont montrés que les dégâts dus aux gelées tardives pouvaient augmenter pour les arbres qui levaient trop tôt leur dormance au printemps (Cannell et Smith 1986 ; Repo, Hänninen et Kellomäki 1996).

Cela est confirmé par une récente étude dendroécologique portée sur le versant nord du Mont Ventoux, où la croissance des hêtres est très sensible aux températures d'avril (Résultats non publiés, Cabaillet 2007).

² Résultats non présentés dans cette étude

Selon, la même étude les individus qui débourrent tardivement (par exemple le pin sylvestre) sont les mieux adaptés aux gelées tardives (Wuehlisch 1995, Visnjic 2004).

Dans notre étude, on a observé que l'alisier blanc a été le seul arbre à réagir à une gelée tardive et cela a affecté sa croissance (4 jours de retard) sur les autres feuillus et les conifères, qui eux ont été indifférents face à cette gelée tardive.

Cannell et Smith (1986) suggère, en outre, qu'il existe des mécanismes régulant la quantité de chaleur nécessaire au débourrement, afin de limiter l'augmentation des risques liés aux gelées tardives pour des individus qui débourrent de plus en plus tôt. De plus, Lutze et al (1998) suggère qu'un doublement de la concentration de CO₂ prédispose les plantes aux dégâts du gel.

5. La variabilité interspécifique

Les variations intra spécifiques de la phénologie de la feuillaison sont connues pour être sous contrôle génétique (Nienstaedt 1974 ; Flint 1974).

Malgré l'appartenance à une même famille, on a observé des variabilités inter et intra spécifiques. Chaque espèce est adaptée à ces propres facteurs du milieu (climat, sol...) et leur développement se fait en conséquence. Si les facteurs du milieu se trouvent changés (gelées, sécheresse...), chaque espèce aura une réaction différente face aux changements locaux.

D'après Worrall (1983), les variations inter et intra spécifiques sont dues aux différences de sommes de températures et de températures seuils. Selon lui, la différence dans la date de débourrement est due aux bourgeons terminaux qui ont besoin de plus de froid, pour la rupture de la dormance, que les bourgeons latéraux.

En effet, en 2003, Nielsen et Jorgensen montre que le passage de l'état de dormance à la croissance est influencé par trois facteurs : le froid, les sommes de températures et la durée du jour (photopériode). Hors la part relative de chacun de ces mécanismes varient entre et à l'intérieur des espèces. Par exemple, les espèces des régions subarctiques et boréales sont contrôlées essentiellement par la durée du jour tandis que les espèces des zones tempérées et subtropicales sont contrôlées par les sommes de températures.

De plus, des études ont montrés une augmentation des espèces thermophiles, notamment chez le hêtre, et un retrait des espèces montagnardes au plus bas de leur répartition (Walther 1997 ; Carraro et al. 1999).

De plus, d'autres études démontrent que la maîtrise de l'initiation foliaire dans la plupart des forêts d'arbres à feuilles caduques des zones tempérées se fait grâce à la somme des températures à laquelle les bourgeons sont exposés après une période de froid (Lyr et al. 1967 ; Kramer et al. 1979 ; Valentine 1983).

Sur le gradient du Mont Ventoux, on a observé en 2007 que l'érable à feuilles d'obier et le sapin étaient plus précoces uniquement en bas du gradient alors que le hêtre est précoce uniquement en haut du gradient.

Ainsi grâce aux sommes de notations phénologiques (SNP), on a remarqué que les feuillus ne suivaient pas tous la même cinétique, notamment l'alisier blanc qui est plus tardif que le hêtre, le chêne pubescent et l'érable à feuilles d'obier. Idem pour les conifères, dans l'ordre de la SNP la plus élevée on retrouve le sapin, le pin sylvestre, le pin noir d'Autriche et le pin à crochets.

De plus, il a été montré que la somme des températures étaient corrélée négativement avec l'altitude, les espèces situées en haut du gradient ont besoin d'une somme de température

plus faible pour débourrer que les espèces situées en bas du gradient. Il y a une adaptation des espèces à l'altitude.

Cette étude nous a permis de caractériser la phénologie d'espèces ligneuses sur un gradient altitudinal marqué. Elle révèle de grandes différences dans les réponses phénologiques à la température selon les espèces, cela laisse présager d'un impact important du changement climatique sur la répartition des essences forestières. La photopériode intervient sur le débourrement, il serait donc intéressant de prendre en compte cette photopériode, car elle nous laisse présager une éventuelle corrélation avec une température seuil qui pourrait provoquer le débourrement. Cette étude soulève également l'importance de prendre en compte les dynamiques de débourrement, contrairement aux dates moyennes de débourrement.

Bibliographie

Publications scientifiques

ASSHOFF R., ZOTZ G., KÖRNER C., 2006. Growth and phenology of mature temperate forest trees in elevated CO₂. *Global Change Biology* 12, 848-861.

BADECK F-W., BONDEAU A., BÖTTCHER K., DOKTOR D., LUCHT W., SCHABER J., SITCH S., 2004. Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist* 162: 295-309.

BAILEY J.D., HARRINGTON C.A., 2006. Temperature regulation of bud-burst phenology and among years in a young Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) plantation in western Washington, USA. *Tree physiology* 26, 421-430.

BATTLES J., ROBARDS T., DAS A., WARING K., GILLESS J.K., SCHURR F., LEBLANC J., BIGING G., SIMON C., 2006. Climate change impact on forest resources.

BORCHERT R., ROBERTSON K., SCHWARTZ M.D., WILLIAMS-LINERA G., 2005. Phenology of temperate trees in tropical climates. *Int J Biometeorol* 50: 57-65.

BRADLEY N., LEOPOLD A.C., ROSS J., HUFFAKER W., 1999. Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* Vol. 96, pp. 9701-9704.

BRIFFA K. R., SCHWEINGRUBER F. H., JONES P. D., OSBORN T. J., HARRIS I.C., SHIYATOV S.G., VAGANOV E. A., GRUDD H., 1998. Trees tell of past climates: but are they speaking less clearly today ? *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 353, 65-73.

CANNELL M.G.R., R.I. SMITH, 1986. Climatic warming, spring budburst and forest damage on trees. *The journal of applied ecology*, vol. 23, n°1, p 177-191.

CESARACCIO C., SPANO D., SNYDER R., DUCE P., 2004. Chilling and forcing model to predict bud burst of crop and forest species. *Agricultural and forest meteorology* 126 1-13.

CHMIELEWSKI F.M., RÖTZER T., 2001. Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agricultural and Forest Meteorology* 108: 101-112.

CHMURA D. J., ROZKOWSKI R., 2002. Variability of beech provenances in spring and autumn phenology. *Silvae genetica* 51, 2-3.

CHUINE I., COUR P., ROUSSEAU D.D., 1998. Fitting models predicting dates of flowering of temperate-zone trees using simulated annealing. *Plant, Cell and Environment* 21, 455-466.

CHUINE I., COUR P. et ROUSSEAU D.D., 1999. Selecting models to predict the timing of flowering of temperate trees : implications for tree phenology modelling. *Plant, Cell and Environment* 22, 1-13.

CHUINE I., COUR P., 1999. Climatic determinants of budburst seasonality in four temperate-zone tree species. *New Phytol.* 143, 339-349.

CHUINE I., BELMONTE J., MIGNOT A., 2000. A modelling analysis of the genetic variation of phenology between tree populations. *Journal of ecology* 88: 561-570.

- CHUINE I., BEAUDIEN E., 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology letters*, 4: 500-510.
- CHUINE I., REHFELDT G.E., AITKEN S.N., 2006. Height growth determinants and adaptation to temperature in pines: a case study of *Pinus contorta* and *Pinus monticola*. *Can. J. For. Res* 36 : 1059-1066.
- CORLETT R., 2003. Climate change and biodiversity in tropical East Asian forests. *Global climate change and biodiversity*, 9-10.
- DITTMAR C., ELLING W., 2006. Phenological phases of common beech (*Fagus sylvatica* L.) and their dependence on region and altitude in Southern Germany. *Eur J Forest Res* 125: 181-188.
- GIMENEZ-BENAVIDES I., ESCUDERO A., IRIONDO J.M., 2007. Reproductive limits of a late-flowering high-mountain Mediterranean plant along an elevational climate gradient. *New phytologist* 173: 367-382.
- GORDO O., SANZ J. J., 2005. Phenology and climate change: a long term study in a Mediterranean locality. *Global Change Ecology , Oecologia* 146: 484-495.
- HULME M., 2003. Global climate change: climates of the future, choices for the present. *Global climate change and biodiversity*, 2-4.
- KRAMER K., 1995. Modelling comparison to evaluate the importance of phenology for the effects of climate change on growth of temperate-zone deciduous trees. *Climate research* Vol 5: 119-130.
- KRAMER K., 1996. Phenology and growth of european trees in relation to climate change. *WAU dissertation n°2040*.
- KRAMER K., LEINONEN I., LOUSTAU D., 2000. The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview. *Int J Biometeorol* 44:67-75.
- LEBOURGEOIS, A.GRANIER, N.BREDA, 2001. Une analyse des changements climatiques régionaux en France entre 1956 et 1997, réflexions en terme de conséquences pour les écosystèmes forestiers. *Ann. For. Sci* (58), p 733-754.
- LINKOSALO T., CARTER T.R., HÄKKINEN R., HARI P., 2000. Predicting spring phenology and frost damage risk of *Betula* spp. Under climatic warming : a comparison of two models. *Tree physiology* 20, 1175-1182.
- MCCARTY J.P, 2001. Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology*, pages 320-331, volume 15, n°2.
- MENZEL A., ESTRELLA N. et FABIAN P., 2001. Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996. *Blackwell Science Ltd, Global Change Biology* 7, 657-666.
- MILES L., 2003. Climate change and Amazonian forest biodiversity. *Global climate change and biodiversity* 11-12.

- MYNENI R.B., KEELING C.D., TUCKER C.J., ASRAR G., NEMANI R.R., 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Letters to nature*, vol 386.
- NIELSEN C.N., JORGENSEN F.V, 2003. Phenology and diameter increment in seedlings of European beech (*Fagus sylvatica* L.) as affected by different soil water contents: variation between and within provenances. *Forest ecology and management* 174, p 233-249.
- NORBY R.J., HARTZ-RUBIN J., VERBRUGGE M., 2003. Phenological responses in maple to experimental atmospheric warming and CO₂ enrichment. *Global Change Biology* 9, 1792-1801.
- ÖGREN E., 2001. Effects of climatic warming on cold hardiness of some northern woody plants assessed from simulation experiments. *Physiologia plantarum* 112: 71-77.
- PENUELAS J., FILELLA I., ZHANG X., LLORENS L., OGAYA R., LLORET F., COMAS P., ESTIARTE M., TERRADAS J., 2004. Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes. *New Phytologist* 161: 837-846.
- RÖTZER T., CHMIELEWSKI F.-M., 2001. Phenological maps of Europe. *Climate research* Volume 18: 249-257.
- RÖTZER T., GROTE R., PRETZSCH H., 2004. The timing of bud burst and its effect on tree growth. *Int J Biometeorol* 48: 109-118.
- SAXE H., CANNELL M., JOHNSEN O., RYAN M., VOURLITIS G., 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist* 149: 369-400.
- SCHABER J., BADECK F.-W., 2003. Physiology-based phenology models for forest tree species in Germany. *Int J Biometeorol* 47 : 193-201.
- STUDER S., APPENZELLER C., DEFILA C., 2005. Inter-annual variability and decadal trends in alpine spring phenology : a multivariate analysis approach. *Climatic change* 73: 395-414.
- VINCENS A., SCHWARTZ D., ELENGA H., REYNAUD-FARRERA I., ALEXANDRE A., BERTAUX J., MARIOTTI A., MARTIN L., MEUNIER J.-D., NGUETSOP F., SERVANT M., SERVANT-VILDARY S., WIRRMAN D., 1999. Forest response to climate changes in Atlantic Equatorial Africa during the last 4000 years and inheritance on the modern landscapes. *Journal of Biogeography*, 26, 879-885.
- VON WUEHLISCH G., KRUSCHE D., MUHS H.-J., 1995. Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances. *Silvae Genetica* 44, p 5-6.
- WALTHER G.R., 2003. Plants in a warmer world. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, vol 6/3, p 169-185.
- WANG Q., TENHUNEN J., QUOCDINH N., REICHSTEIN M., OTIENO D., GRANIER A., PILEGARRD K., 2005. Evaluation of seasonal variation of MODIS derived leaf area index at two European deciduous broadleaf forest sites. *Remote sensing of environment* 96, 475-484.
- WESOLOWSKI T., ROWINSKI P., 2006. Timing of bud burst and tree leaf development in a multispecies temperate forest. *Forest ecology and management* 237, 387-393.

WHITE M., THORNTON P., RUNNING S.W., 1997. A continental phenology model for monitoring vegetation responses to interannual climatic variability. Global biogeochemical cycles, vol 11, n°2, pages 217-234.

Sites internet

- (1) <http://www.meteofrance.com>
- (2) <http://www.inra.fr>
- (3) <http://www.ipcc.ch>
- (4) <http://fr.wikipedia.org>