

Université des Sciences et Technique du Languedoc

Master : *Biologie, Géoscience, Agroressources, Environnement*

Spécialité : *Fonctionnement des Ecosystèmes Naturels Et Cultivés*

Débourrement des bourgeons de hêtre (*Fagus Sylvatica L.*) : variation inter-individuelle et déterminisme climatique sur deux gradients altitudinaux en région Méditerranéenne

Par Thomas IBANEZ



Stage de Master1
Réalisé sous la direction de Hendik Davi
Unités de Recherche Forestière Méditerranéenne
INRA, Site Agroparc 84914 Avignon cedex 9



Soutenu le 19 juin 2007 à Montpellier

Introduction

Le débourrement des bourgeons est un évènement phénologique majeur chez les végétaux. La phénologie étant au sens de Malaisse (1967), la science qui étudie les phénomènes périodiques des plantes. Le débourrement des bourgeons est un évènement végétatif présentant une forte variation intra et inter-spécifique (Chmielewski et Rötzer 2001, Wesolowski et Rowinski 2006). Il détermine la durée de la phase de croissance des végétaux.

L'allongement de la phase de croissance s'accompagne d'une augmentation de la production primaire (Sabaté *et al* 2002, Richard *et al* 2003), et d'un stockage plus important du carbone atmosphérique. La température étant le paramètre qui pilote la phénologie printanière (Kramer 1995a, Kramer *et al* 2000 ; Rötzer *et al* 2004 ; Studer *et al* 2005), le réchauffement climatique (augmentation de la température pour le sud de l'Europe est de 2,2 à 5,1°C d'ici 2100, source IPCC 2007), a suscité de nombreuses études sur les changements phénologiques. Ces études notent une nette avancée de la phénologie printanière (Myneni *et al* 1997 ; Studer *et al* 2005 ; Gordo et Sanz 2005 ; Borchert *et al* 2005 ; Badeck *et al* 2006), alors que la phénologie automnale semble être moins affectée (Menzel *et al* 2001). Un allongement de la phase de croissance est ainsi observé (Menzel *et al* 2001 ; Chmielewski et Rötzer 2001 ; Richard *et al* 2003 ; Linderholm 2006). D'autres études font état d'une variabilité intra- et inter-spécifique dans la réponse phénologique (Kramer 1995a, Chuine I *et al* 1999a ; Rötzer and Chmielewski 2001 ; Wesolowski et Rowinski 2006). La phénologie est un caractère décisif de l'adaptation des plantes à leurs milieu (Lechowicz 1984). Une variabilité dans la réponse phénologique aux changements climatique implique donc de probables changements dans la distribution des espèces (Kramer 1995a, Chuine et Beaubien 2001). L'écologie des systèmes forestiers mixtes serait particulièrement touchée par ces changements (Kramer *et al* 2000 ; Rötzer *et al* 2004). Ces observations font parties des nombreuses conséquences des changements climatiques (voir synthèse de Saxe *et al* 2000 ; Hughes 2000 ; McCarty 2001 ; Walther 2003).

La compréhension des changements phénologiques et la prédiction des conséquences de l'évolution du climat ont suscité l'élaboration de modèles: certains pour évaluer l'effet de la réponse phénologique aux changements climatiques sur la croissance (Kramer 1995b ; Rötzer *et al* 2004), d'autres pour prédire les dates des différents évènements phénologiques (Cannel et Smith 1983 ; Chuine *et al* 1998 ; Chuine *et al* 1999a et 1999b ; Chuine 2000a ; Chuine *et al* 2000b ; Cesaraccio *et al* 2004) et en déduire la distribution potentielle des espèces considérées (Chuine et Beaubien 2001).

Dans ce contexte et dans le cadre du programme pour la gestion des écosystèmes et de leurs ressources (ECOGER), le suivi phénologique de différentes espèces de feuillus (*Quercus pubescens* Willd. , *Fagus sylvatica* L. , *Acer opalus* Mill. et *Sorbus aria* L.) , et de résineux (*Pinus sylvestris* L. , *Pinus nigra subsp nigra* Arn, *Pinus uncinata* Ramond. et *Abies alba* Mill.), a été entrepris au printemps 2006 par les Unités de Recherche et Expérimentale en écologie Forestière Méditerranéenne (URFM et UEFM) de l'INRA d'Avignon. Les observations ont lieux sur deux gradients altitudinaux nord et sud du massif du Mont Ventoux. Ceux-ci présentent entre autres des gradients thermiques qui permettent d'apprécier les réponses phénologiques aux différentes conditions climatiques.

Dans cette étude, nous avons plus particulièrement suivi la phénologie du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) au sein d'un écosystème particulier, celui du mont Ventoux, situé en limite d'aire de répartition pour cette espèce. L'objectif est de mieux appréhender les variations inter-individuelles, d'évaluer et de comprendre le rôle de la température sur le débourrement des bourgeons. Ainsi nous pourrons mieux envisager les différentes réponses phénologiques du Hêtre face au réchauffement climatique local

(figure 1). Pour cela deux sources de données seront utilisées. D'une part, le suivi local du débourrement des bourgeons de Hêtre et des conditions climatiques sur le Mont Ventoux devrait nous permettre d'avoir plus de précision sur les modalités de feuillaison. D'autre part, la base de donnée du Système d'Information Phénologique pour la Gestion et l'Etude des Changements Climatiques (GDR SIP-GECC) nous apportera une appréciation nationale du rôle des températures sur le débourrement.

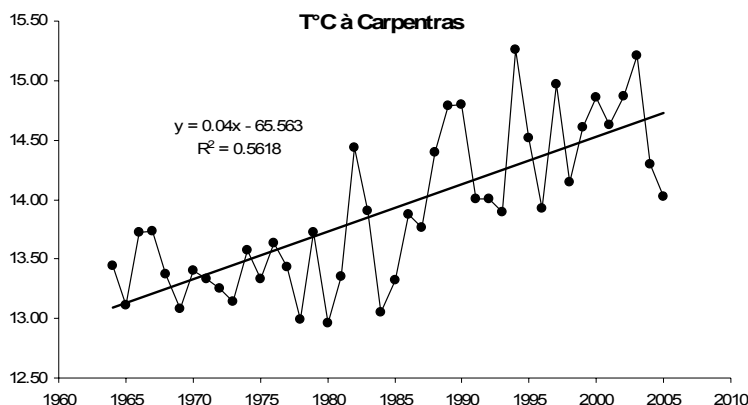


Figure 1 : Moyenne annuelle des températures à Carpentras (au pied du Mont Ventoux) durant les 40 dernières années. On observe une augmentation des températures équivalentes à 0,4°C par décennie, surtout visible à partir des années 80.

Matériels et méthodes

Le site d'étude

Le Massif du Mont Ventoux dont le sommet culmine à 1909m d'altitude (coordonnées Lambert : $x=835,175$, $y=212,400$) domine la Provence, et présente une aire d'étude particulièrement intéressante pour la dynamique forestière. Situé aux confins sud-occidentaux des Préalpes méridionales, le Ventoux est un anticlinal. Son axe principal est un arc de cercle partant de l'ouest vers l'est en s'allongeant vers le nord. Cet axe partage le Ventoux en deux versants, un versant septentrional (nord) très abrupt et un méridional (sud) incliné en pentes relativement douces. Il s'agit d'un massif calcaire (calcaire-marneux à marno-calcaire au nord) dont la face sud est très aride. Ce massif présente un couvert végétal issu en grande partie de restaurations anthropiques. En effet le défrichement ancien du Mont Ventoux, a réduit au début du 19^{ème} siècle sa végétation aux simples formations réfugiées au-dessus de 1100m. La campagne de reboisement entreprise dès 1861 par arrêté ministérielle (Restauration des Terrains de Montagne) a permis par l'introduction en masse d'essence à croissance rapide comme le Pin noir, le Pin sylvestre et le Cèdre de l'atlas, de reconstituer un couvert forestier en limitant l'érosion. Ce reboisement a permis d'accélérer la dynamique naturelle du peuplement végétal et le retour des formations "climaciques". Ainsi le Mont Ventoux présente différents types de formations à différents niveaux dans les successions végétales et offre un terrain particulièrement propice aux observations de dynamiques des peuplements forestiers.

Les sites expérimentaux rassemblent deux gradients altitudinaux, un gradient au nord établi depuis le printemps 2006 entre 1000 et 1520m d'altitude (délimité en quatre sites N2 entre 1000 et 1134m, N3 entre 1243 et 1338m, N4 entre 1365 et 1437m et N5 entre 1466 et 1520m), et un nouveau groupe de quatre placettes au sud situées entre 850m et 1550m d'altitude (S1 entre 876 et 904m, P93 entre 1113 et 1122m, P23 entre 1403 et 1416m et S5 entre 1514 et 1538m d'altitude). En tout 155 individus ont été suivis, 65 au nord (7 en N5, 17 en N4, 20 en N3 et 21 en N2) et 90 au sud (20 en S5, P23 et S1, et 30 en P93).

Le Hêtre et la hêtraie sur le Mont Ventoux

Le Hêtre (*Fagus sylvatica* L. Fagacées) est un macrophanérophyte caducifolié monoïque. C'est une espèce sciaphile qui est favorisée par des précipitations supérieures à 750mm et une humidité atmosphérique élevée (sources IDF 1989). Ainsi le Hêtre se retrouve en situation marginale dans le Sud de la France (Timbal 1974).

Il est présent sur le Mont Ventoux au sein de différentes formations végétales. Au sein de formations "climaciques" : hêtraies-sapinières sur le versant nord et hêtraie pures sur le haut du versant sud. Le long du gradient sud, il est observé dans différents stades de la reconstitution de la forêt de l'étage du Hêtre. Dans la parcelle P93, le peuplement de pins noirs implanté laisse place progressivement au hêtres régénéré en sous bois. Le milieu a été récemment ouvert, et les hêtres partagent le couvert principalement avec les Pins noirs restés en place. Au niveau de la placette P23 les pins noirs de première génération de reboisement sont encore en place et dominent en général les hêtres. Enfin en S5, niveau le plus avancé dans le processus de régénération de la végétation naturelle, le peuplement de Pins noirs abattus a laissé place à une hêtraie pure (de taillis sous futaie). A la base du gradient sud (en S1) le Hêtre se trouve en zone limite, où il entre en compétition avec le Chêne pubescent pour former des hêtraies morcelées et des hêtraies-chênaies, il s'agit alors du "climax stationnel". Il est intéressant de noter et de prendre en compte ces caractéristiques écologiques.

Le suivi phénologique

Le suivi phénologique a été effectué une fois par semaine, à différents jours pour les différentes stations expérimentales (la précision des observations a ainsi été de + ou – 7 jours). Six stades de débournements ont été retenus ((1) bourgeons dormants ou semblants comme tels ; (2) bourgeons gonflés, s'arrondissant ou s'allongeant ; (3) bourgeons éclatés ; (4) bourgeons éclatés feuilles enroulées ; (5) feuilles étalées n'ayant pas encore leurs tailles adultes ; (6) premières feuilles ayant atteint leurs tailles définitives). Deux notes de débourrement ont été attribuées à chaque arbre, une pour le haut et une autre pour le bas du houppier (la moyenne de ces deux notes a été utilisée pour les analyses statistiques et pour la modélisation). Les observations ont été effectuées à l'aide de jumelles et d'une longue vue. Pour les houppiers les moins visibles, il a été nécessaire de grimper dans les arbres afin de donner des notes de débourrement correctes.

Différentes informations sur les individus suivis ont été relevées ; des caractères quantitatifs : la circonférence (mesuré à 1,30m du sol), l'altitude ; et qualitatifs : la position phytosociologique (arbre dominant, co-dominant ou dominé) et une note de production de faînes (fruits du Hêtre), traduisant l'investissement dans la reproduction (arbre porte graines ou non, pour le versant sud).

Le suivi climatique

L'enregistrement des températures a été réalisé à l'aide de stations hobo « Pro V2 » (U23). Ce sont des enregistreurs miniatures autonomes à interface USB optique. Les hobos ont été réglés pour un enregistrement toutes les heures (à partir d'avril 2006). Une station hobo a été placée au niveau de chaque parcelle (en N2, N3, N4 et N5 sur le versant nord et en S5, P23, P93 et S1 au sud), et deux stations fixes, l'une présente près de la parcelle P93 au sud, l'autre à Carpentras (station météo-France) apporte des données supplémentaires. Ces dernières ont été utilisées afin de compléter les données climatiques grâce aux relations simples entre l'altitude et les températures, déterminées sur le Mont Ventoux.

Analyse statistique

L'analyse statistique a permis de tester l'effet des différents paramètres (altitude, versant, circonférence, position phytosociologique, production de fânes), sur la phénologie du débourrement des bourgeons. Ces analyses ont été effectuées au niveau individuelle. La phénologie du débourrement a été "représentée" par la somme des notation phénologiques (que l'on notera SNP), assignées chaque semaine pour chacun des individus. Cet indice a permis de mieux représenter la variance inter-individuelle observée dans la dynamique de débourrement du Hêtre en prenant en compte la cinétique de débourrement (plus les bourgeons d'individus passent tôt d'un stade à l'autre, plus l'indice SNP est élevé). Des analyses de variances à un et à plusieurs facteurs (ANOVAs) ont été réalisées. Trois analyses de la variance des SNP ont été réalisées. Tout d'abord, une première analyse en compilant toutes les données (versants nord et sud), puis des analyses séparées pour chacun des versants. L'altitude et le versant étant *a priori* les facteurs qui ont expliqué le plus de variance, ces deux paramètres ont été traités en premier. La variance expliquée par les autres paramètres sera étudiée sur les résidus des modèles linéaires SNP en fonction de l'altitude et du versant. Les différents modèles linéaires utilisés pour réaliser ces ANOVAs ont tout d'abord été validés par des tests de normalité (test de Shapiro), d'homoscédasticité (test de Harrison-McCabe) et d'indépendance des résidus (test de Durbin-Waston). Des tests de corrélations non paramétriques ont complété ces analyses (test de Kendall pour les échantillons inférieurs à 30 et test de Spearman pour les autres). Cette analyse a été réalisée à l'aide du logiciel R (Ihaka et Gentleman R 1996).

Approche par modélisation

Le « Spring warming model » (Cannel et Smith, 1983) a été calibré et optimisé à partir de différents jeux de données. Ce modèle est, d'après Chuine et Cour (1999a) l'un des modèles les plus précis pour prédire les événements phénologiques. 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), cumulée à partir d'une date (t_0) est atteinte.

Les données utilisées par cette plate-forme sont les températures journalières moyennes et les dates des événements phénologiques en jours julien (pour les données du Mont Ventoux : passage des bourgeons au stade 6 ; et pour celles du réseau RENECOFOR : 50% des arbres du peuplement présentent entre 20 et 50% de bourgeons ouverts). Dans un premier temps, le « Spring warming model » a été calibré et optimisé à partir de données issues du Système d'Information Phénologique pour la Gestion et l'Etude des Changements Climatiques (GDR SIP-GECC) et plus particulièrement celles recueillies par l'Office National des Forêts (ONF) au sein du réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers (RENECOFOR). Ceci correspond à 42 sites d'observation de la phénologie du Hêtre suivis sur une période de 1 à 9 ans et répartis sur l'ensemble de la France. Ainsi la capacité du modèle à prédire le débourrement des bourgeons de Hêtre à partir des températures a été testé en ajustant le modèle à différentes échelles géographiques (à l'échelle nationale, régionale et du site). Dans un second temps, 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 ($R^2 = (SStot - SSres) / SStot$ où $SStot$ est la somme des carrés des écarts à la moyenne sur les observations utilisées pour ajuster le modèle, et $SSres$ est la somme des carrés des écarts des résidus du modèle). L'ajustement des modèles a été réalisé à l'aide de la plate-forme phénologique développée par I. Chuine (au Centre d'Ecologie Fonctionnel et Evolutive, Montpellier).

Résultats

Observations phénologiques

La synthèse des observations phénologiques est présentée tableau 1. Le débourrement des bourgeons (stade 3) de Hêtre sur le versant sud du Mont Ventoux a eu lieu entre les jours julien 107 (en S1) et 112 (en S5) et entre les jours julien 106 (en N2) et 112 (en N3, N4 et N5) sur le versant nord, soit entre le 16 et le 22 avril sur l'ensemble du massif pour l'année 2007. Au sud, un décalage moyen de 9 jours pour le passage au stade 6 entre le bas et le haut du gradient (pour 634m) soit environ +1,4 jours pour +100m d'altitude a été observé. Au nord, cette différence a été de 8 jours (pour 426m) soit environ +1,9 jours pour +100m d'altitude. L'ensemble des individus du massif ont eu leur feuillage mature mis en place entre le 29 avril et le 9 mai.

Parcelles	Altitude	Altitude moyenne	SNP		Passage au stade 3		Passage au stade 6	
			Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type
N5	1466-1520	1493	42,07	1,86	112	0	127	0
N4	1365-1437	1401	40,17	2,1	112	0	125	3
N3	1243-1338	1289	39,85	1,53	112	0	124	5
N2	1000-1134	1067	41,69	2,23	106	3	119	3
S5	1514-1538	1526	34,70	3,20	112	2	129	3
P23	1403-1416	1410	32,15	2,72	112	2	126	3
P93	1113-1122	1116	34,82	2,26	110	4	121	4
S1	876-904	892	37,43	3,12	107	3	120	5

Tableau 1 : Récapitulatif des différents marqueurs de la dynamique de débourrement des bourgeons de Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) sur le Mont Ventoux. Somme moyenne des notations phénologiques (SNP), date moyenne de passage des bourgeons aux stades 3 et 6 (en jours julien), altitude (en m) de la parcelle et versant (N5, N4, N3 et N2 pour le versant nord, S5, P23, P93 et S1 pour le versant sud).

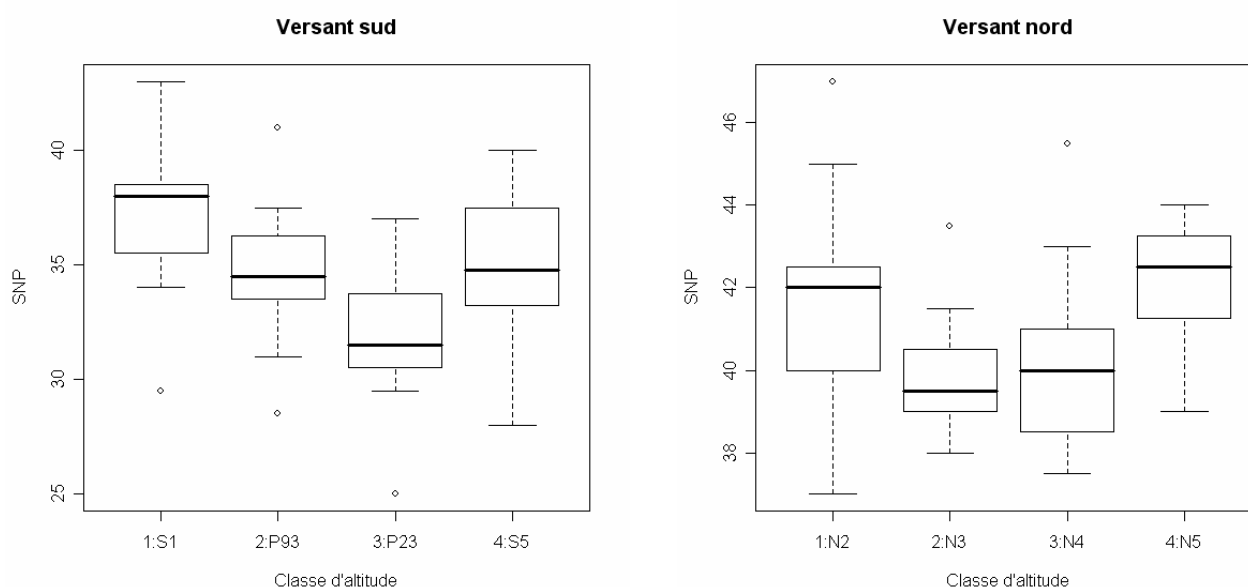
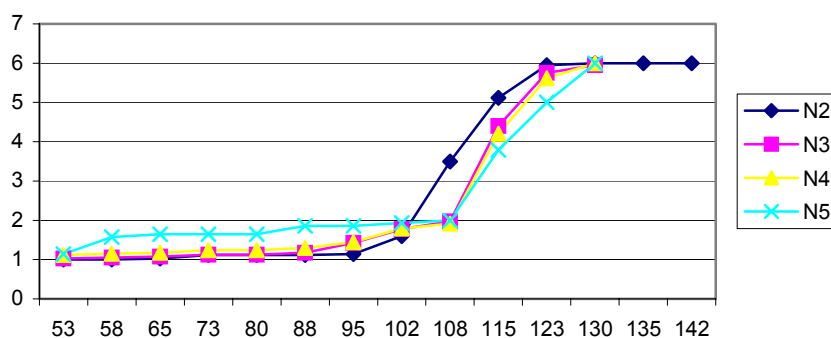


Figure 2 : Vitesse de débourrement des bourgeons de Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) en fonction du versant et de la classe d'altitude.(SNP=Somme des Notations Phénologiques).

La relation entre l'altitude et la SNP n'a pas été strictement linéaire (voir figure 2). En effet, certaines parcelles comme la S5 au sud ou et les parcelles N4 et N5 au nord se sont détachées de cette tendance linéaire. Les courbes de dynamiques de débourrement (voire figure 3), indique que les individus de ces placettes ont eu un passage au stade 2 plus rapide que les placettes situées plus basse. En revanche le passage au stade 6 a été de plus en plus tardif en prenant de l'altitude.

a) Versant nord



b) Versant sud

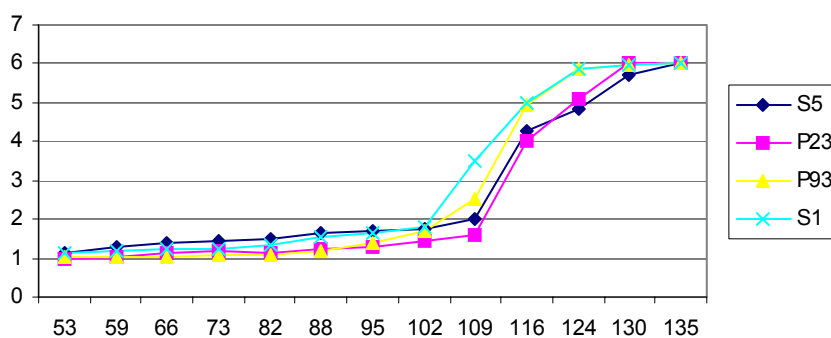


Figure 3 : Courbes de dynamique de débourrement des bourgeons de hêtre (Mont Ventoux 2007). Jours julien en ordonné et stade moyen en abscisse.

D'autre part, il faut noter que les individus situés en partie basse de versant nord (N2 1067m) ont débourré légèrement plus rapidement (SNP= 41,69 et passage moyen au stade 6= 119 jours julien) que les individus situés en partie basse du versant sud (S1 892m : SNP= 37,43 et passage moyen au stade 6 = 120 jours julien).

Analyse de variance

Deux ANOVAs à plusieurs facteurs ont été réalisées pour l'analyse d'ensemble (nord et sud). Tout d'abord une analyse sur le modèle linéaire SNP en fonction de l'altitude, du versant et de l'interaction entre ces deux paramètres puis les résidus de ce modèle en fonction de la circonférence et de la position phytosociologique. Ces modèles ont été considérés comme valides, malgré une faible indépendance des résidus (résultats des tests de validité : normalité des résidus respectivement p-value=0.366 et 0.277 ; égalité des variances p-value = 0.763 et 0.901 ; indépendance p-value = 0.0003 et 0.003). Les résultats sont présentés figure 4a. Pour les analyses de la variance inter-individuelle des SNP des versant nord et sud, la même méthode a été suivie. Les modèles linéaires SNP en fonction de l'altitude ont été analysés (résultats des tests de validité des modèles respectivement pour le nord et le sud : test de normalité des résidus p-value = 0.102 et 0.561 ; homoscedasticité p-value = 0.894

et 0.893 ; indépendance p-value = 0.0006 et 0.04709) puis les variances des résidus de ces modèles ont été étudiées en fonctions de la circonférence (la circonférence et l'altitude sont indépendantes versant sud et positivement corrélées versant nord : test de Spearman, respectivement p-value = 0.0070 et 0.0005), de la position phytosociologique (pour le nord) et de la note de production de faînes pour le sud (résultats des tests de validité des modèles respectivement pour le nord et le sud : test de normalité des résidus p-value = 0.038 et 0.185 ; homoscedasticité p-value = 0.86 et 0.816 ; indépendance p-value = 0.0006 et p-value = 0.002). Les résultats sont présentés figure 4b (pour le nord) et 4c (pour le sud).

a)	Variable	ddl	F value	p-value
	Altitude	1	44.760	***
	Versant	1	43.739	***
	Interaction	1	34.148	***
	Position phytosociologique	1	5.2422	*
	Circonférence	1	0.3456	
b)	Variable	ddl	F value	p-value
	Altitude	1	69.316	***
	Position phytosociologique	1	0.3915	
	Circonférence	1	2.1656	
c)	Variable	ddl	F value	p-value
	Altitude	1	16.767	***
	Position phytosociologique	1	7.9823	**
	Circonférence	1	0.4584	
	Fructification	1	0.0031	

Figure 4 : Analyse de variances (ANOVAs) des sommes des notations de débourrement (SNP) des bourgeons de Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) du Mont Ventoux pour l'année 2007. a) Analyse d'ensemble ; b) Analyse versant nord ; c) Analyse versant sud.***, p-value < 0,001 ; **, p-value < 0,01 ; *, p-value < 0,05 ; ".", p-value < 0,1 ; " ", p-value > 0,1.

Globalement, l'altitude et le versant ont été les principaux facteurs expliquant la variation inter-individuelle des SNP observée ; la vitesse de débourrement diminuant avec l'augmentation de l'altitude. Un effet de la position phytosociologique a été noté, au sud où les arbres dominants ont débourré plus rapidement que les arbres co-dominants et ces derniers plus rapidement que les arbres dominés. Mais ce dernier résultat n'a pas été pris en compte. D'une part, l'effet de la position phytosociologique n'a été relevé que sur le versant sud, où le couvert végétal est très hétérogène. Et d'autre part, le gradient nord étant plus continu, la variabilité des conditions stationnels a pu masquer l'effet de la position phytosociologique malgré un couvert assez homogène.

Modélisation et suivis climatique

Le modèle Spring-Warming a été en premier lieu ajusté et optimisé pour chaque site d'observation du réseau RENECOFOR qui présente plus de trois ans d'observations. Le modèle est ainsi parvenu à expliquer entre 16 et 92% de la variance observée pour la date de débourrement des bourgeons. La précision ne semble être liée ; ni au nombre d'observations utilisées pour l'ajustement (test de corrélation de Spearman : p-

value = 0.5335), ni à l'écart type du jour julien de débourrement par site (test de corrélation de Kendall : p-value = 0.9454), ni à l'écart type de la somme des températures du premier janvier à la date de débourrement par site (test de corrélation de Kendall : p-value = 0.2005) (voire annexe 1). Globalement le modèle permet d'expliquer 59% de la variance observée sur chaque site (écart-type de 25%).

Le modèle n'est pas parvenu à bien s'ajuster sur des rassemblements de sites pour avoir une optimisation des paramètres au niveau national et régional. Le pourcentage de variance expliquée obtenue par le modèle n'a été pour les différents tests que de l'ordre de 35 à 42% au niveau national et de 5 à 42% au niveau régional (en utilisant une carte de provenance écologique du Hêtre, source : Inventaire Forestier National, IFN 2001). Aucune tendance significative n'a été relevée pour les valeurs des paramètres en fonction des différentes régions.

Si l'on s'intéresse simplement au jour moyen de débourrement et à la somme des températures du premier janvier à ce dernier, aucune corrélation significative n'a été décelée ni entre la somme des températures et l'altitude (test de corrélation de Kendall : p-value=0,3319), ni entre la somme des températures et la latitude (test de corrélation de Kendall : p-value=0,76) ou la longitude (test de corrélation de Kendall : p-value=0,2734). En revanche, des effets altitude, longitude et latitude sur la variance du jour moyen de débourrement ont été mis en évidence (voir tableau 2). Le débourrement a été d'autant plus tardif que l'altitude et la longitude ont été élevées, alors que l'effet de la latitude est moins net. Le modèle Spring-Warming a expliqué 88% de la variance observée en 2006 et 2007 pour la date de débourrement des bourgeons de Hêtre suivis sur le Mont Ventoux (les paramètres du modèle sont : $t_0 = 118$, $t_b = 6,12$ et $F^* = 11,16$).

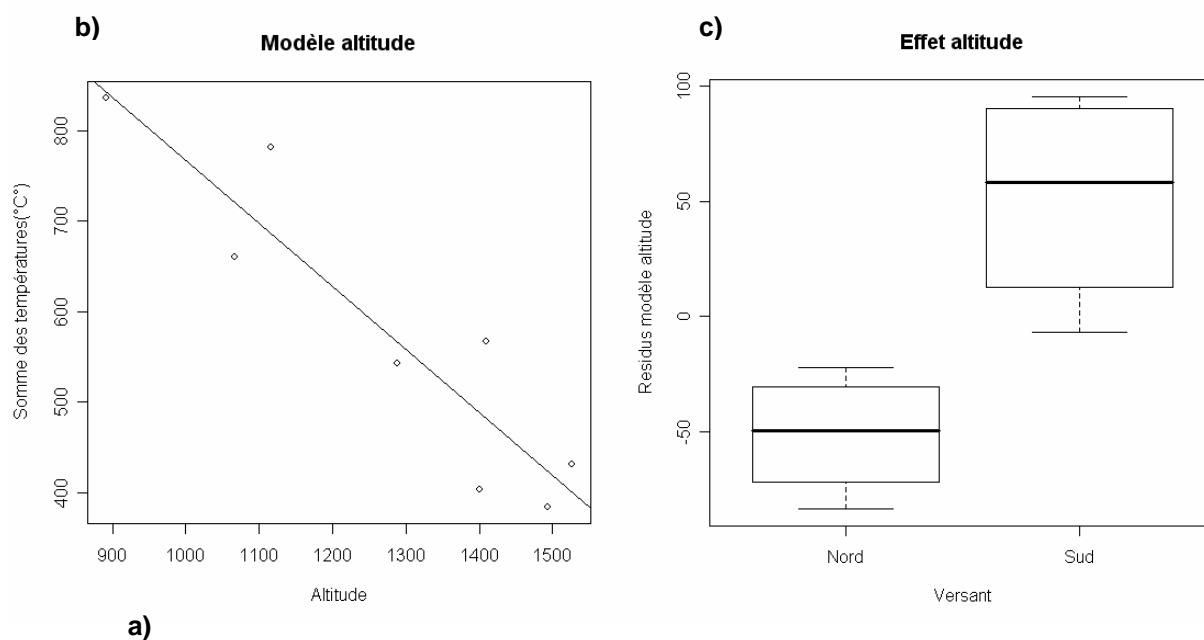
Variable	Ddl	F value	p-value
Altitude	1	12.798	**
Latitude	1	4.7847	*
Longitude	1	6.8758	*
Interaction	1	0.7527	

Tableau 2 : Analyse de variance (ANOVA) de la date de débourrement en fonction de la position géographique. p-value < 0,001 ; **, p-value < 0,01 ; *, p-value < 0,05 ; " ", p-value < 0,1 ; " ", p-value > 0,1 ; les résultats des tests de validité du modèle linéaire jours moyen en fonction de l'altitude sont : test de normalité des résidus p-value=0.6655 ; homoscedasticité p-value=0.607 ; indépendance p-value=0.02, et ceux du modèle des résidus en fonction de la longitude, de la latitude et de leur interaction sont respectivement : p-value=0,5735, 0,837 et 0,007.

Le gradient thermique a été quasiment identique sur les versants nord et sud du Mont Ventoux (respectivement 2,81°C pour 426m et 4,11°C pour 634m, soit 0,66°C/100m et 0,65°C/100m de différence moyenne entre les températures journalières moyennes). Un effet altitude et un effet versant sur la somme des températures du 1^{er} janvier à la date moyenne de passage au stade 6 ont été observés (voire figure 5a). La somme des températures du premier janvier à la date de débourrement a été négativement corrélée à l'altitude (voire figure 5b), et elle a été globalement plus élevée sur le versant sud (voire figure 5c). Il est aussi intéressant de noter, que la moyenne journalière des températures a augmenté globalement de 6,5°C entre les mois de mars et d'avril (température journalière moyenne de 3°C en mars contre 9,5°C en avril), et qu'elle a été en moyenne plus élevée de 1,06°C au sud.

Le débourrement a eu globalement lieu 10 jours plus tôt en 2007 par rapport à 2006. Au niveau des températures, la températures moyenne journalière du 1^{er} janvier

au 31 mai n'a été différente que de 2,65°C alors que les températures moyenne pour le mois d'avril ont été en moyenne 3,3°C supérieurs en 2007.



Variable	ddl	F value	p-value
Altitude	1	50,982	***
Versant	1	6,516	*

Figure 5 : Variation de la somme des températures du 1^{er} janvier à la date de débourrement. a) Résultats des ANOVAs des modèles linéaires somme des températures en fonction de l'altitude et résidus de ce modèle en fonction du versant (les résultats des tests de validité sont : normalité des résidus, respectivement p-value = 0,560 et 0,746 ; homoscédasticité : p-value = 0,363 et 0,133 ; indépendance : p-value = 0,03 et 0,531) ; b) Effet altitude: modèle linéaire somme des températures du premier janvier à la date de passage au stade 6 ; c) Effet versant : résidus du modèle altitude en fonction du versant ; altitude en mètres.

Discussion

Déterminisme géographique du débournement des bourgeons

Il est admis que la phénologie de la feuillaison est principalement conduite par les températures (Kramer 1995a, Kramer *et al* 2000 ; Rötzer *et al* 2004 ; Studer *et al* 2005). Ainsi Brochert *et al* 2005 notent une avancée moyenne de l'ordre de 5 jours du débournement des bourgeons 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 de 2,5 jours pour 1°C, soit 1,65 jours pour 100m. Ce dernier résultat rejoint ceux de Rötzer et Chmielewski 2001, Dittmar *et al* 2005 et Richardson *et al* 2006 qui retiennent respectivement 3, 2 et 2,7 jours de différence pour 100m.

La date de débournement est de ce fait déterminée par la position géographique. Les tendances observées pour la dynamique de débournement des bourgeons suivent les gradients thermiques. Le débournement des bourgeons est d'autant plus tardif que l'altitude, la longitude et la latitude sont élevées (Rötzer et Chmielewski 2001). Ces tendances ont été confirmées par l'étude des sites RENECOFOR. L'altitude est le

paramètre qui explique le plus la variance observée sur le débourrement des bourgeons. La longitude et la latitude semblent expliquer la même part de variance. Toutefois l'effet longitude est beaucoup plus net que l'effet latitude. L'altitude et la longitude ont été les paramètres qui ont déterminé le plus la dynamique de débourrement. Ces effets seraient liés aux risques de gel. Ce dernier augmente nettement avec l'altitude et la longitude alors que cette relation est moins évidente avec la latitude. Des individus provenant de l'est où le risque de gel est élevée débourrent dans les mêmes conditions plus tard que ceux provenant de l'ouest où ce risque est plus faible (Wuehlisch 1995).

Les températures journalières moyennes et le risque de gel sont donc à l'échelle nationale, les paramètres qui ont influencé le plus la dynamique de débourrement du Hêtre.

Prédiction du débourrement

Le réchauffement climatique a suscité la création de nombreux modèles visant à prédire le débourrement des bourgeons (Cannel et Smith 1983 ; Chuine *et al* 1998 ; Chuine *et al* 1999a et 1999b ; Chuine 2000a). Toutefois la modélisation du débourrement des bourgeons de Hêtre 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 testée. Entre 16 et 92% de la variance observée sur les sites du réseau RENECOFOR a été expliquée par le modèle. La variance de cette précision n'a été liée, ni à la variance de la somme des températures moyennes journalières du 1^{er} janvier à la date de débourrement, ni à la variance du jour moyen de débourrement.

Les paramètres n'étant pas indépendants, le modèle a pu être optimisé suivant différentes combinaisons de paramètres. Ainsi aucun rapprochements significatifs entre les paramètres des modèles ajustés pour une même région de provenance n'a pu être observé.

Au niveau régional et national le modèle Spring-Warming n'a permis au maximum d'expliquer que 42% de la variabilité observée. Ce modèle n'est donc pas capable de prédire le débourrement du Hêtre à de larges échelles géographiques (à moins que l'utilisation des données RENECOFOR constitue un biais). Les températures journalières moyennes au différents sites ne permettent pas de recréer la variance de la date de débourrement observée.

Le modèle calibré et optimisé sur les données du Ventoux a expliqué 86% de la variance observée. Toutefois, les températures utilisées afin de prédire le débourrement n'ont été prises en compte qu'à partir du 28 avril. De même, sur deux gradients pyrénéens où le modèle a expliqué 78% de la variance observée, les températures utilisées pour la prédiction n'ont été prises en compte qu'à partir du 2 mai (Résultats non publiés Vitasse 2005). Le modèle ne parvient pas à expliquer la variance observée sur le débourrement des bourgeons qu'à partir des températures journalières moyennes à partir du 1^{er} janvier. Pour reconstituer la variance observée à partir des températures journalières moyennes, le modèle n'a du considérer que les températures des jours précédant de peu le débourrement des bourgeons.

La photopériode pourrait jouer un rôle important dans le déterminisme de débourrement des bourgeons de Hêtre (Schaber et Badeck 2003 ; Nielsen et Jorgensen 2003, Borchert *et al* 2005). Il serait enrichissant de tester le modèle Spring-Warming en fixant la date de prise en compte des températures (t_0) en se basant sur la photopériode. Ainsi le modèle pourrait mieux expliquer la variance observée à l'échelle nationale. De plus, il faudrait tester les modèles calculant la chaleur à cumuler pour débourrer en fonction des événements de froid. C'est le cas des modèles UniChill et Unified (Chuine 2000a) proposés par la plate forme phénologique.

Dynamique de débourrement sur le Ventoux et déterminisme climatique

Le feuillage mature a été mis en place d'autant plus tôt que l'altitude est basse, alors que la SNP n'a pas été strictement négativement corrélée avec l'altitude. La dynamique de débourrement varie avec l'altitude. Les bourgeons des individus d'altitude élevée sont passés plus rapidement au stade 2 que ceux des individus de basse altitude. Le point d'inflexion des courbes de dynamique de débourrement a été globalement plus précoce pour les placettes de basse altitude. A partir de ces points d'inflexions, le passage au stade 6 a été d'autant plus rapide que l'altitude est basse. Ainsi une forte SNP ne correspond pas forcément à un passage rapide au stade 6. Ce point d'inflexion pourrait correspondre à un "signal" de débourrement. Ce "signal" a été observé entre le 12 et le 19 avril sur l'ensemble du massif mis à part pour la parcelle N2 où il a eu lieu autour du 5 avril. Ces résultats soulignent l'importance de la prise en compte de la dynamique de débourrement quand la plus parts des études ne s'intéresse qu'à la date des événements phénologiques.

La somme des températures du 1^{er} janvier à la date moyenne de passage au stade 6 a diminué en prenant de l'altitude et a été globalement plus élevée au sud qu'au nord. Cela explique pourquoi le débourrement aux parcelles S5, N4 et N5, a été rapide relativement à leurs altitudes et surtout pourquoi le feuillage mature (stade 6) a été plus rapidement mis en place au bas du versant nord qu'au bas du versant sud.

Les températures du mois d'avril semble jouer un rôle important dans la phénologie et la croissance du Hêtre. Le feuillage mature a été mis en place en moyenne 10 jours plus tôt en 2007 par rapport à 2006. La différence de températures journalières moyenne n'a été que de 2,65°C pour les mois de janvier à mai, alors qu'elle a été de 3,3°C pour le seul mois d'avril. La différence observée sur les gradients altitudinaux et de 2,5 jours/°C de température journalière moyenne. Ainsi ce sont les températures élevée du mois d'avril 2007 qui semble être à l'origine de cette précocité de débourrement.

Débourrement et risque de gelées tardives

L'adaptation aux gelées tardives et l'un des problèmes principal de l'évolution de la phénologie face aux changements climatiques (Kramer 1995). Selon une récente étude dendroécologique portée sur le versant nord du Ventoux, la croissance des hêtres est très sensible aux températures d'avril (Résultats non publiés, Cabaillet 2007). Selon la même étude, les individus qui débourrent tardivement, étant les mieux adapté aux gelées tardives (Wuehlisch 1995 et Visnjic 2004), présentent la plus forte croissance. L'avancement du débourrement des bourgeons lié aux changements climatiques pourrait provoquer une augmentation des dégâts causés par le gel et un déplacement de l'aire de répartition du Hêtre.

Conclusion

La variance des températures journalières du 1^{er} janvier à la date de débourrement ne permet pas d'expliquer la variabilité de la dynamique de débourrement observée aux échelles local et national. Le modèle Spring-Warming ne permet donc pas de prédire le débourrement des bourgeons à larges échelles géographique. Il semblerait que le froid accumuler diminue la quantité de chaleurs nécessaire au débourrement. Ainsi la somme des températures du 1^{er} janvier à la mise en place du feuillage mature diminue avec l'altitude. Un modèle évaluant la chaleur à accumuler en fonction des événements de froid serait plus apte à prédire la date de débourrement des bourgeons de Hêtre. La photopériode semble être un facteur à prendre en compte pour expliquer la variabilité de la date de débourrement observée au niveau national. De plus, il faut noter que l'évolution des températures du mois d'avril ont un impacte important sur la phénologie et la persistance du Hêtre. L'avancée du débourrement du au réchauffement climatique

augmente les risques de dégâts liés au gel, ainsi les optimums climatiques du Hêtre pourraient être déplacés.

Cette étude soulève aussi l'importance de la prise en compte de la dynamique du débourrement quand la plus parts ne s'intéresse qu'aux dates moyennes de débourrement à grande échelle géographique.

Remerciements

Je tiens à remercier toutes les personnes qui m'ont aidé à la réalisation de ce mémoire et qui ont rendu ce stage agréable et enrichissant : Hendrick Davi pour sa disponibilité, sa sympathie et son enthousiasme face aux travaux réalisés et à venir ; l'équipe de l'unité expérimental qui m'a permis de recueillir les données phénologiques et particulièrement Norbert et Olivier pour les bons moments passés sur le terrain ; Isabelle Chuine et Emmanuel Gretti pour leurs coopérations et le partage de leurs expériences pour la partie modélisation et l'utilisation de la plate forme phénologique ; Jean Claude Martin qui m'a permis de réaliser ce stage ; enfin tout les membres des unités de recherche et expérimental de recherche forestière méditerranéenne pour la bonne ambiance général et en particulier les stagiaires et thésards pour l'entre aide et les après labo.

Annexes

Code	Latitude	Longitude	Altitude	R ²	Paramètres			T°C moy*	Ecart- types**	JJ moy***	Ecart- types****
					t0	Tb	F*				
1	46,67	2,73	260	X	X	X	X	444,55	X	88	X
2	48,3	4,46	160	0,57	97,5	8,51	8,23	704,61	132,07	111	7
3	47,25	2,12	176	0,78	74,5	0	352,2	790,48	59,63	112	2
4	49,37	1,5	175	X	X	X	X	680,03	43,90	107	3
5	47,57	1,26	80	0,31	90	3,21	109,3	X	X	X	X
6	47,57	1,26	127	X	X	X	X	X	X	X	X
7	49,03	4,96	180	X	X	X	X	714,88	450,75	110	30
8	49,02	7,46	320	X	X	X	X	X	X	X	X
9	46,97	3,66	X	0,37	108,4	4,77	1	694,06	98,20	109	5
10	48,52	0,68	220	0,28	93,3	9,92	1,04	588,18	84,72	93	13
11	47,8	0,38	170	X	X	X	X	592,90	X	97	X
12	46,63	0,5	116	0,78	1,3	3,45	437	738,28	59,04	104	5
13	48,99	7,73	256	X	X	X	X	X	X	X	X
14	49,21	3,13	145	0,9	70,7	3,71	184,4	680,54	88,43	103	6
15	46,19	3	590	X	X	X	X	X	X	X	X
16	44,13	5,8	1300	0,77	96,5	11,08	21,25	954,49	89,27	119	5
17	42,93	1,28	1250	0,92	85,8	8,82	52,03	944,54	78,57	115	5
18	49,18	-0,86	400	0,36	39,5	2,98	430,1	869,81	67,02	115	5
19	47,81	4,86	400	0,32	58,6	0,87	382,5	632,39	83,92	120	7
20	47,19	6,28	570	0,45	71	0,77	483,8	895,14	102,49	128	5
21	44,92	5,3	1320	0,74	12,6	5,35	237,1	710,78	95,06	130	4
22	47,84	3,54	50	X	X	X	X	X	X	X	X
23	44,12	3,54	1400	0,25	107,2	4,81	110,3	392,66	119,09	135	6
24	47,8	5,07	440	X	X	X	X	X	X	X	X
25	48,51	6,71	325	X	X	X	X	X	X	X	X
26	48,65	6,07	390	X	X	X	X	X	X	X	X
27	49,17	5,004	250	0,16	82,6	6,83	73,64	732,14	98,31	113	4
28	49,32	2,88	138	0,7	90,5	5,75	94,1	744,25	64,89	118	5
29	43,15	0,66	400	0,7	72,7	8,69	88,1	979,92	122,82	103	10
30	43,03	0,44	850	0,79	105,4	8,85	4,45	809,95	65,46	109	5
31	49,71	1,33	210	0,65	X	X	X	710,97	77,85	118	4
32	43,41	2,18	700	0,52	97,3	7,4	1	550,22	100,82	106	9
33	48,11	6,25	400	0,24	49,1	1,65	369,8	614,39	113,89	118	6
34	X	X	X	X	X	X	X	435,55	33,95	117	3
35	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
36	44,86	3,06	1000	0,87	60,1	4,59	108,6	399,01	119,42	125	8
37	48,2	-1,55	80	X	X	X	X	947,22	89,42	118	4
38	48,85	7,71	175	0,29	92	0	269,6	612,22	92,15	128	2
39	48,93	7,44	290	0,58	68,2	4,81	231,4	750,94	99,01	115	3
40	44,71	3,97	1300	0,78	58,9	2,74	194,1	370,58	108,18	130	5
41	42,87	2,1	950	0,8	54,5	0	342,7	551,25	77,31	109	7
42	44,95	5,33	1150	0,77	53,9	0,07	493	619,75	104,62	127	5

Annexe 1 : Résultats de l'ajustement du modèle Spring-Warming au sites RENECOFOR.

(*) La moyenne des sommes des températures moyennes journalières du 1^{er} Janvier à la date de l'événement phénologique ; (**) l'écart-type entre les différentes années d'observations ; (***) la date moyenne de l'événement phénologique et (****) l'écart-type entre les différentes années en Jours julien.

Bibliographie

Périodiques

Badeck F.W, Bondeau A, Bötcher K, Doktor D, Lucht W, Schaber J and Sitch S 2006. Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist* 162, 295-309.

Borchert R, Robertson K and Schwartz M.D 2005. Phenology of temperate trees in tropical climates. *Int J Biometeorol* 50, 57-65.

Cannell M.G.R and Smith R.I 1983. Thermal time, chill days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. *Journal of Applied Ecology* 20, 951-963.

Cesaraccio C, Spano D, Snyder R.L and 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, and Rötzer T 2001. Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agricultural and Forest Meteorology* 108, 101-112.

Chuine I, Cour P and 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, and Cour P 1999 (a). Climatic determinants of budburst seasonality in four temperate-zone tree species. *New Phytologist* 143, 339-349.

Chuine I, Cour P and Rousseau D.D 1999 (b). 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 2000 (a). A unified model for budburst of trees. *J.theor.Biol* 207, 3376347.

Chuine I, Cambon G and Comtois P 2000 (b). Scaling phenology from the local to the regional level : advances from species-specific phenological models. *Global Change Biology* 6, 943-952.

Chuine I and Beaubien E.G 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters* 4, 500-510.

Dittmar C and Elling W. Phenological phases of common beech (*Fagus sylvatica* L.) and their dependence on region and altitude in Southern Germany. *Eur J Forest Res* 126, 181-188.

Gordo O and Sanz J.J 2005. Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia* 146, 484-495.

E.Holmsgaard and H.C.Olsen 1966. Experimental induction of flowering in beech. *Forstl Forsoegsvaes Dan* 30, 1-17.

Hughes L 2000 (Review). Biological consequences of global warming: is the signal already. *TREE* 15, 56-61.

Ihaka R and Gentleman R 1996. R : a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5, 299-311.

Kramer K 1995 (a). Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. *Plant cell environ* 18, 93-104.

Kramer K 1995 (b). Modelling comparison to evaluate the importance of phenology for the effects of climate change on growth of temperate-zone deciduous trees. *Climate Research* 5, 119-130.

Kramer K, Leinonen I and 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.

Lechowicz M 1984. Why do temperature deciduous tree leaf out at different times. Adaptation and ecology of forest communities. *American Naturalist* 124, 821-842.

Linderholm H.W 2006(Review). Growing season changes in the last century. *Agricultural and Forest Meteorology* 137, 1-14.

McCarty J.P 2001. Ecological consequences of Recent Climate Change. *Conservation Biology* 15, 320-331.

Malaisse F 1964. Contribution à l'étude des hêtraies d'Europe occidentale. Note 4 : quelques observations phénologiques de hêtraies en 1963. *Bull. Soc. r. Bot. Belg.*, 97, 85-97.

Menzel A, Estrella M and Fabian P 2001. Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996. *Global Change Biology* 7, 657-666.

Myeni R.B, Keeling C.D, Tucker C.J, Asrar G and Nemani R.R 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* 386, 698-702.

Nielsen C.N and Jorgensen F.W 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, 233-249.

Richard J.N, Jennifers S. Hartz-Rubin and Maria J. Verbrugge 2003. Phenological responses in maple to experimental atmospheric warming and CO₂ enrichment. *Global Change Biology* 9, 1792-1801.

Richardson A.D, Bailey A.S, Denny E.G, Martin C.W and O'Keefe J 2006. Phenology of a northern hardwood forest canopy. *Global Change Biology* 12, 1174-1188.

Rötzer T and Chmielewski F.M 2001. Phenological maps of Europe. *Climate Research* 18, 249-257.

Rötzer T, Grote R and Pretzsch H 2004. The timing of bud burst and its effect on tree growth. *Int J Biometeorol* 48, 109-118.

Sabaté S, Garcia C.A, Sanchez A 2002. Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean region. *Forest Ecology and Management* 162, 23-37.

Saxe H, Cannell M.G.R, Johnsen O, Ryan M and Vourlitis G 2000 (Review). Tree and forest functioning in response to global warming. *New Physiologist* 149 369-400.

Schaber J and Badeck F.W 2003. Physiology-based model for forest tree species in Germany. *Int J Biometeorol* 47, 193-201.

Studer S, Appenzeller C and Defila C 2005. Inter-annual variability and decadal trends in alpine spring phenology: a multivariate analysis approach. *Climatique change* 73, 395-414.

Visnjic C and Dohrenbusch A 2004. Frost resistance and phenology of European beech provenances (*Fagus sylvatica* L.). *Allgemeine frost und jagdzeitung* 175, 101-108.

Walther G.R 2003 (Review). Plants in a warmer world. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6, 169-185.

Weslowski T and Rowinski P 2006. Timing of bud burst and tree-leaf development in a multispecies temperate forest. *Forest Ecology and Management* 237, 387-393.

Wuehlisch G.V, Krusche D and Muhs H.J 1995. Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances. *Silvae Genetica* 44, 343-346.

Rapports non publiés

Cabaillet M 2007. Dendroécologie comparée du sapin pectiné et du hêtre commun le long d'un gradient altitudinal. *Mémoire de Master 2, Université des Sciences Biologiques de Bordeaux*, 34p.

Vitasse Y 2005. Mesures et modélisation des dates de débourrement des bourgeons de six espèces ligneuses le long d'un gradient altitudinal dans les Pyrénées. *Mémoire de Master 2, Université des Sciences Biologiques de Bordeaux*, 49p.

Résumé

Le débourrement des bourgeons est un événement phénologique important. Il détermine la longueur de la phase de croissance qui a un fort contrôle sur la production primaire et la séquestration du carbone atmosphérique. Face aux changements climatiques, de nombreuses études font état d'une nette avancée de cet événement phénologique. D'autres, par modélisation, tentent d'apprécier l'évolution des dates de débourrement en réponse au réchauffement. Dans cette étude, il est proposé de mieux appréhender les variations inter-individuelles, d'évaluer et de comprendre le rôle de la température sur le débourrement des bourgeons de hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Pour cela, la dynamique du débourrement des bourgeons de hêtre sur deux gradients altitudinaux de l'arrière pays méditerranéen a été suivie au cours de deux années. Ces observations ont été complétées par une approche nationale, grâce à l'analyse de 42 sites suivis sur plusieurs années par l'Office National des Forêts. Nos résultats montrent que la variance observée sur la dynamique de débourrement des bourgeons de hêtre ne peut pas être seulement expliquée par la variabilité des températures journalières prise en compte à partir du 1^{ER} janvier. D'une part, les températures cumulées permettant le débourrement des bourgeons diminue avec l'altitude. Et d'autre part, les températures du mois d'avril permettrait de mieux expliquer les variances observées.

Mots clés : phénologie ; dynamique de débourrement des bourgeons; hêtre ; températures ; gradients altitudinaux.

Abstract

The bud-burst is a major phenological event. It drives the length of the growing season. This period control the primary production and the carbon locking. Due to climate changes, many studies attempt to measure the impact of warming on the time of bud-burst. This study offers to assess the variability of the phenological response, and to understand the effect of the temperatures on the beech (*Fagus sylvatica* L.) bud-burst. The dynamic of the bud-burst had been followed during two years on two altitudinal gradients in the Mediterranean hinterland. These observations had been completed by a national approach with the analysis of 42 sites studied since several years by the National Forests Office. Our results show that the daily temperatures variability from January 1st to the phenological event cannot explain alone the variability of the bud-burst date. First, the cumulate temperatures needed to the bud-burst decreased with the altitude. Secondly, the April temperatures variability could better explain the bud-burst date variability.

Keywords : phenology ; dynamic of bud-burst ; beech ; temperature ; altitudinal gradient.