
LES FACTEURS CLIMATIQUES REGISSANT LES PROCESSUS PHENOLOGIQUE DE DORMANCE ET DE DEBOURREMENT CHEZ LE HETRE (*FAGUS SYLVATICA* L.)

Climatic factors driving the phenology processes, dormancy and budbreak, of Beech
(*Fagus sylvatica* L.)

Mémoire de Fin d'Etudes
42^{ième} promotion (2009 - 2014)
4 septembre 2014

Nom de l'enseignant Responsable :
Josiane Broyer

François Madon
Elève ingénieur ISARA-Lyon

Nom du Directeur de Mémoire :
Hendrik Davi

Ce document ayant été réalisé par des Elèves-Ingénieurs de l'ISARA-Lyon dans le cadre d'une convention avec l'INRA, toute mention, communication ou diffusion devra faire état de l'origine ISARA-Lyon.

SOMMAIRE

Sommaire	4
Remerciements	6
Table des abréviations	8
Introduction.....	1
Contexte et problématique.....	2
Réchauffement climatique et phénologie des espèces	2
Le Hêtre, essence cible pour l'observation phénologique.....	4
La dormance, un processus en trois étapes	6
Déterminisme thermique du débourrement chez le Hêtre.....	8
Rôle des températures printanières et saison de végétation.....	8
Sensibilité thermique interannuelle.....	9
Les températures de chilling et de forcing.....	10
Déterminisme photopériodique du débourrement chez le Hêtre.....	11
Effet de l'allongement de la photopériode	11
Effet d'un seuil photopériodique	12
Problématique.....	14
Le traitement du sujet.....	14
Cadres d'études et méthodes utilisées.....	16
Les sites d'étude.....	16
Géolocalisation.....	16
Caractéristiques climatiques des sites d'étude	17
Le gradient altimétrique et les données disponibles	17
Les protocoles de prélèvement et de suivis.....	18
Suivi levée de dormance	18
Suivi du débourrement.....	21
Une démarche d'analyse en trois étapes.....	21
Analyse du suivi du débourrement	21

Analyse du suivi de levée de dormance	23
Modélisation : introduction de dates de levée de dormance.....	25
Résultats.....	29
Sensibilité du débourrement aux températures printanières	29
Variations spatiales des dates de débourrement.....	29
Variations spatiotemporelles des dates de débourrement.....	31
Détermination des dates de levée de dormance	38
Détermination de la date de levée de dormance : les variations spatiales et les variations entre différentes méthodes	38
Les variations spatiotemporelles : anomalies du débourrement et levée de dormance	39
Capacité des modèles à optimiser	42
Interprétation et discussion	43
Débourrement et températures printanières	43
Sensibilité thermique du débourrement chez le Hêtre	43
Des variations thermiques et photopériodiques à l'origine des variations altitudinales des dates de débourrement.....	44
Anomalies constatées et limite de l'utilisation d'un gradient altitudinal	45
La levée de dormance	46
Difficulté à déterminer une date de levée de dormance	46
Meilleure méthode de détermination de la levée de dormance.....	47
L'évolution du délai moyen de débourrement et du taux de débourrement	47
Variations spatiotemporelles de la levée de dormance et anomalies du débourrement.....	49
Erreurs expérimentales en chambre climatique.....	54
Compréhension des mécanismes de la dormance par l'intermédiaire des meilleurs modèles	55
Conclusion.....	57
Bibliographie.....	60
Glossaire	66

REMERCIEMENTS

Chers encadrants de Mémoire et cher personnel des Unités Expérimentale et de Recherche des Forêts Méditerranéennes,

Accompagnateurs, correcteurs, collègues éphémères, rencontres informelles de couloirs, dialogueurs de café, c'est dans cet espace restreint, mais entièrement personnel, que je prends plaisir à écrire ces quelques mots et vous adresse mon dernier sourire. Du moins, dans le cadre de mon stage. Profitez-en, le ton de ce rapport deviendra par la suite (et bien heureusement pour l'obtention de mon diplôme !) beaucoup moins intime.

C'est ainsi que je tiens tout d'abord à exprimer toute ma reconnaissance à Hendrik pour son encadrement, son orientation, son aide et ses conseils précieux.

C'est ensuite à Mme Josiane Broyer que j'adresse mes plus sincères remerciements, non seulement pour son aide régulière et ses relectures au détriment des vacances, mais aussi pour nous avoir accompagné, la promotion 42 et moi, au cours des deux premières années. Je peux vous assurer que l'ensemble garde une image de vous très douce et attentive.

A Florence et Nico, cordiers faiseurs de liens, et mariolles fabricants d'humour. En vous j'ai tout de suite vu des potes potentiels, ou de bon potentiel de pote, malgré la différence générationnelle qui ne m'a jamais importé. Des atomes plus que crochus : des atomes tordus.

A Fred, pour toutes nos excursions sur le terrain, pour toutes nos discussions sur l'agriculture et le patrimoine paysan sur lesquelles nous tombions souvent d'accord, pour tes conseils toujours justes et réfléchis ; pour ta modestie, aussi. J'ai pour toi un profond respect.

A Iñaki. Si je ne t'ai pas remercié il y a deux ans, je me rattrape aujourd'hui. Pour ta bonne humeur constante, ta capacité pédagogique, tes explications très imagées, nos discussions castillanes, nos discussions françaises, tes conseils pour l'avenir, et ton intelligence caustique qui éclabousse toujours mon QI moyen.

A Marc, Isabelle, Cécile, et Sylvain, pour leurs aides sporadiques.

Le problème des remerciements en pagaille qui vont suivre, et que l'exercice d'écriture ne peut me permettre d'affranchir, est celui de l'établissement d'un ordre. Sachez qu'il n'y en a pas. A Éric, à Laurent, à Nadine pour toutes nos discussions footballistiques, à Anne-So, à Jeannot et le souvenir impérissable de ma première excursion sur le terrain avec l'enlèvement dans la neige, aux Olivier, à Marie-Joe, à Valérie ; à Gema, les rencontres imprévisibles et les dialogues espagnols ; à Marie-Claude (j'espère que ton doigt va mieux) ; à William, sa bonne humeur et les graines de courges qui envahissent actuellement tout mon jardin ; à Annie, à

Julie, à Célia, à Damien, à Marianne, à Alexis, à Sylvie , à Cindy, à Roland, à René, à Marion, à Anne, et à tous les autres. A Jean Charles Valette que j'aurais bien aimé connaître. Vous contribuez tous à l'ambiance très agréable et à la bienveillance générale de l'unité.

TABLE DES ABREVIATIONS

ACCAF-PERPHECLIM = Adaptation au Changement Climatique de l'Agriculture et de la Forêt – Perennial fruit crops and forest phenology evolution facing to climate change-Database, Modelling and Observatory network

BIOGECO = Biodiversité, gènes et communautés

CEFE = Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive

DMD = Délai moyen de débourrement

INRA = Institut National de Recherche Agronomique

LD = Levée de dormance

GES = Gaz à Effet de Serre

MECC = MEchanisms of adaptation to Climate Change

PIAF = Physique et physiologie intégratives de l'arbre fruitier et forestier

PMP = Phenology Modelling Platform

URFM = Unité de Recherche de l'écologie des Forêts Méditerranéennes

INTRODUCTION

Cette étude a été menée au sein de l'Unité de Recherche de l'écologie des Forêts Méditerranéennes (**URFM**) de l'Institut National de Recherche Agronomique (**INRA**). Située sur le centre INRA-PACA, l'URFM développe « *des recherches pluridisciplinaires sur la dynamique et le fonctionnement des forêts méditerranéennes* » sur des problématiques telles que les feux de forêts ou encore, en rapport avec notre étude, l'évolution de la dynamique et le fonctionnement des forêts et leur possibilité d'adaptation dans un contexte de changement global.

Le stage est mené dans le cadre de trois opérations plus globales qui sont :

- **ACCAF-PERPHECLIM**¹ : Méta-programme impliquant vingt-six unités de l'Inra et une du CNRS visant à mettre en place des infrastructures nécessaires pour étudier la phénologie des espèces pérennes.
- **MECC**², par l'Agence Nationale de Recherche (ANR) : Projet qui finance en partie les opérations de terrain réalisées dans cette l'étude et qui s'intéresse plus particulièrement à l'adaptation génétique de la phénologie des arbres à différentes conditions environnementales.
- **TIPTREE** : Projet européen dont l'objectif est de modéliser les dynamiques démographiques et micro-évolutives de populations d'arbres suivant différents scénarios et de déterminer les points de basculement, ainsi que de l'impact anthropique sur les potentialités d'adaptations des arbres aux changements globaux.

Dans le cadre de tous ces projets traitant de l'adaptation des espèces et des écosystèmes forestiers au changement climatique, l'objectif du mémoire est d'étudier le déterminisme environnemental du débourrement chez le Hêtre en contribuant aux mesures de terrain concernant la levée de dormance et le débourrement, puis par une analyse des données de suivis phénologiques précédemment acquises. Cette étude a plus particulièrement pour finalité d'examiner le rôle de la levée de dormance dans les variations des dates d'occurrence du débourrement chez le Hêtre.

¹ Adaptation au Changement Climatique de l'Agriculture et de la Forêt – Perennial fruit crops and forest phenology evolution facing to climate change-Database, Modelling and Observatory network

² MEchanisms of adaptation to Climate Change : how will phenotypic plasticity, microevolution and migration affect forest tree phenology

CONTEXTE ET PROBLEMATIQUE

RECHAUFFEMENT CLIMATIQUE ET PHENOLOGIE DES ESPECES

Depuis la parution des premiers travaux du Groupe d'expert intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) - qui permettent d'établir un consensus de la communauté scientifique sur la question du changement climatique - on sait que le réchauffement du système climatique est aujourd'hui sans équivoque. A l'échelle du globe nous observons une hausse des températures moyennes de l'atmosphère (+ 0,74°C) et de l'océan, une fonte massive de la neige et de la glace (- 2,7 % / décennies dans l'océan Arctique ; 215 milliards de tonnes de glaces perdues par an au Groenland) et une élévation du niveau moyen de la mer (+ 3,1 mm/an depuis 1993 ; **Figure 1** ; **GIEC, 2007**). Des observations menées par **Thompson et Clark (2008)** dans plus de 27 stations à travers le monde montrent que le cycle annuel du carbone est devenu régulièrement plus précoce au cours des dernières décennies et que les températures de régions tempérées de l'hémisphère Nord ont augmenté d'environ 1,02 °C.

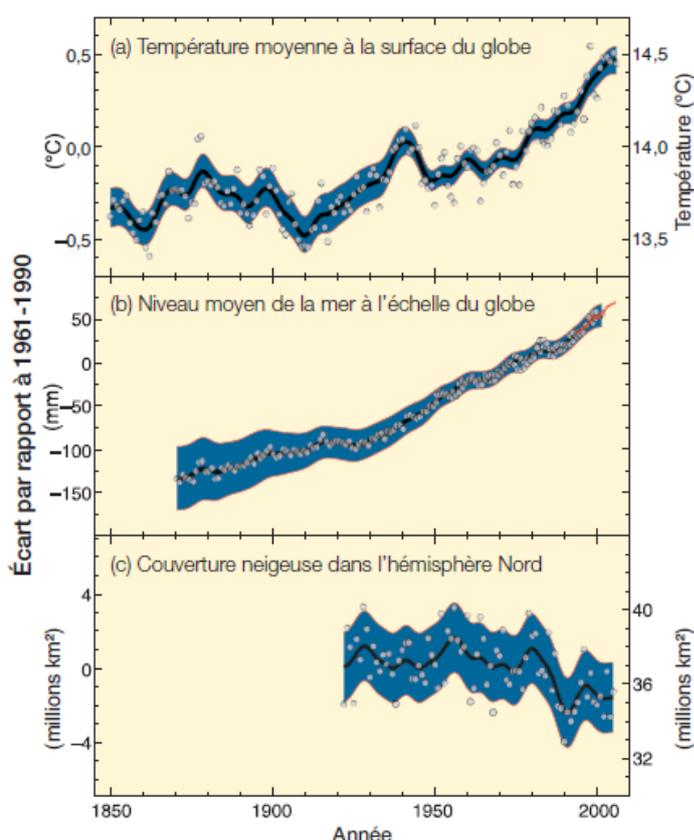


FIGURE 1 : VARIATIONS DE LA TEMPERATURE ET DU NIVEAU DE LA MER A L'ECHELLE DU GLOBE ET DE LA COUVERTURE NEIGEUSE DANS L'HEMISPHERE NORD. SOURCE : GIEC, 2007

Dans le 5^{ème} rapport du GIEC à paraître en octobre 2014, les chercheurs affirment avec un degré de confiance extrêmement élevé (+95% de chances ; **Réseau Action Climat France, 2013**) que les activités humaines menées depuis 1750 sont responsables de l'élévation de la température moyenne du globe, notamment en raison de l'utilisation des énergies

fossiles dont la combustion augmente la concentration des gaz à effet de serre dans l'atmosphère (dioxyde de carbone CO₂, méthane CH₄, oxyde nitreux N₂O, ...). Les émissions de GES¹, continueront très probablement d'augmenter au cours des prochaines décennies et

¹ Gaz à effet de serre

impacteront le système climatique pendant des siècles et de manière bien plus importante qu'au XX^{ème} siècle compte tenu des échelles de temps propres aux processus et aux rétroactions climatiques (**annexe 1 ; GIEC, 2007**).

Les observations effectuées sur tous les continents et dans la plupart des océans montrent qu'une multitude de systèmes naturels physiques et biologiques sont touchés par les changements climatiques régionaux, en particulier par la hausse des températures (**annexe 2 ; GIEC, 2007**). Le printemps serait déjà plus précoce de 4 jours par rapport à la fin des années 1950, et cette précocité engendre la migration d'espèces animales et végétales vers les pôles et vers les hauteurs, ainsi qu'une modification de leur cycle de vie (**Thompson et Clark, 2008**). Certains écosystèmes terrestres (toundra, les forêts boréales et régions montagneuses) seront plus durement touchés par l'évolution du climat en raison de leur sensibilité au réchauffement ; les écosystèmes de types méditerranéens, eux, seront plus sensibles à la diminution des précipitations. Ainsi, le réchauffement anthropique pourrait avoir des conséquences brusques ou irréversibles selon l'ampleur et le rythme de l'évolution du climat (**figure 2 ; GIEC, 2007**).

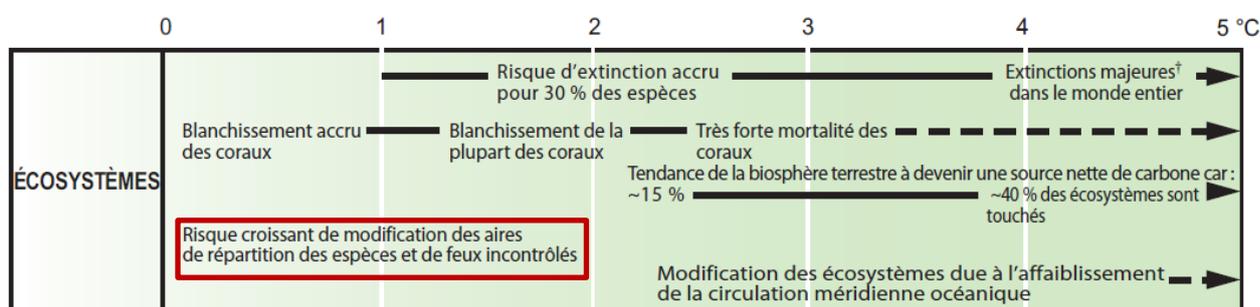


FIGURE 2 : EXEMPLE D'INCIDENCES SUR LES ECOSYSTEMES ASSOCIEES A LA VARIATION DE LA TEMPERATURE MOYENNE A LA SURFACE DU GLOBE (CES INCIDENCES VARIERONT SELON LE DEGRE D'ADAPTATION ET LE RYTHME DU RECHAUFFEMENT (D'APRES GIEC, 2007 ; POINT 3.3.1, P. 51). LES TRAITS NOIRS RELIENT LES DIVERSES INCIDENCES ENTRE ELLES, LES FLECHES EN POINTILLE INDIQUENT QUE CES INCIDENCES SE POURSUIVENT AVEC LE RECHAUFFEMENT. LA DISPOSITION DU TEXTE PERMET DE VOIR APPROXIMATIVEMENT A QUEL NIVEAU DE RECHAUFFEMENT S'AMMORCE L'EFFET MENTIONNE

Dans ce contexte, le fonctionnement global de la biosphère est impacté et l'évolution des facteurs environnementaux modifie les niches* et l'équilibre écologique de toutes les espèces. La phénologie - **l'étude du cycle de vie du monde vivant** - est un élément clé dans la détermination de la niche écologique des plantes car elle détermine leur capacité à mobiliser les ressources en présence et délimite sa durée de saison de croissance et de reproduction (**Garcia de Cortazar-Atauri, 2012**). Ainsi la phénologie est considérée comme l'un des traits les plus importants dans la distribution et l'adaptation des espèces et ce pour plusieurs raisons :

- Sous l'influence de variables environnementales comme la température, les précipitations, la latitude (photopériode), ou l'altitude, la phénologie rythme l'activité saisonnière des espèces. Il y a une réponse plastique de la phénologie en fonction de

ces signaux environnementaux. Ainsi les contraintes climatiques limitent la distribution des espèces à travers leur impact sur les processus phénologiques, et ensuite à travers la mortalité des espèces due à la sécheresse et aux gelées tardives (**Morin et al., 2007 ; Chuine, 2010**).

- C'est probablement la raison pour laquelle la phénologie est un des premiers traits qui a été défini comme hautement affecté par le changement climatique. Il va sans dire que la phénologie du développement foliaire et de mise en place des bourgeons font partie des processus les plus affectés par les variations de ces facteurs environnementaux. Les printemps plus chauds accélèrent la croissance cellulaire une fois la dormance levée (**Chuine, 2010**).
- Elle joue un rôle important dans la fitness* des espèces, c'est-à-dire dans leur succès reproducteur, et détermine par conséquent leurs aires de distribution. Des études macroécologiques ont montré que la position des niches était corrélée à la date de floraison et que ces espèces poussant dans des écorégions similaires développaient des phénologies ressemblantes (**Chuine, 2010**).

Dans ce contexte, le Hêtre est une bonne essence cible pour étudier en quoi les processus phénologiques sont de bons indicateurs du changement climatique et déterminent fortement le fonctionnement des écosystèmes forestiers.

LE HETRE, ESSENCE CIBLE POUR L'OBSERVATION PHENOLOGIQUE

Le Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) est un arbre de la Famille des Fagacée, atteignant une hauteur moyenne de 30 mètres à l'âge adulte et possédant une longévité de 150 à 200 ans. Son écorce est mince et lisse, d'une couleur gris argentée ; sa ramification est alterne et distique, et ses racines sont puissantes, pouvant s'enfoncer profondément dans le sol ou tout aussi bien rester plus en superficie en cas d'obstacle (**figure 4 ; Cros, 1981**). Les bourgeons du Hêtre sont longs, fusiformes, brun luisant avec de nombreuses écailles. De ces bourgeons peuvent naître des fleurs et/ou des feuilles. Les feuilles sont caduques, pétiolées, de forme ovale, et entière. En ce qui concerne les fleurs, *Fagus sylvatica* est un arbre monoïque, c'est-à-dire qu'il possède des fleurs femelles (pistillées) et mâles (staminées) en des endroits différents pour un même arbre (**figure 3 ; Cros, 1981**). Plus d'informations sur le Hêtre se trouvent en **annexes 4 à 8**.

	Volume sur pied	Surface où l'essence est principale ¹	Surface où l'essence forme un peuplement monospécifique ²	
Essence	1 000 000 m ³	1 000 ha	1 000 ha	%
Hêtre	265 ± 12	1 396 ± 51	626 ± 35	45

TABLEAU 1 : DIFFERENTS CHIFFRES SUR LE HETRE DANS LES FORETS FRANÇAISES. D'APRES IGN, 2013

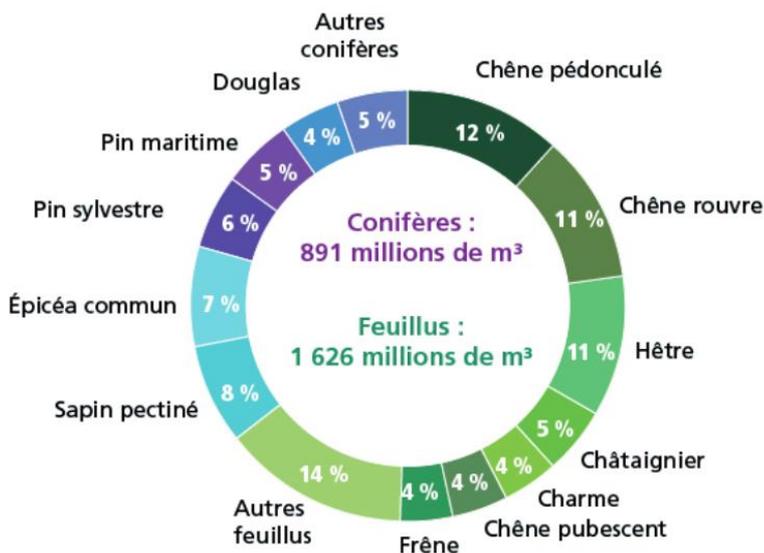


FIGURE 3 : EXTREMITÉ D'UN RAMEAU. ON VOIT LA CICATRICE DU BOURGEON LAISSANT NAÎTRE PLUSIEURS FEUILLES ET INFLORESCENCES MALES ET FEMELLES. CREDIT PHOTO : OLIVIER GILG



FIGURE 4 : HÊTRE DANS LA FORÊT DE BROCELIANDE

Le Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) est une des deux principales essences de feuillus constitutives des forêts d'Europe avec le Chêne (Vitasse et al., 2011). Elle représente 11% du volume de bois vivant sur pied des forêts françaises (graphique 1), soit environ 265 millions de m³ pour



GRAPHIQUE 1 : REPARTITION DU VOLUME DE BOIS VIVANT SUR PIED PAR ESSENCE EN FRANCE. D'APRES IGN, 2013.

une surface approximative de 1396 milliers d'hectare (tableau 1) où l'espèce est principale (IGN, 2013). Le Hêtre est donc une espèce prépondérante de nos forêts (pour comparaison voir tableau en annexe 3) et constitue une ressource importante de bois d'œuvre, d'industrie et d'énergie.

En plus de son importance économique, et d'un point de vue scientifique, le Hêtre reste un arbre dont la phénologie printanière pose de

nombreuses questions quant aux rôles respectifs de ses différents déterminants climatiques. Les rôles respectifs des températures froides pendant la dormance, des températures chaudes pendant la quiescence, et de la photopériode sont encore très largement discutés. On observe chez cette espèce des variations spatiotemporelles des dates de débourrement parfois plus difficilement interprétables (Von Wuehlisch et al., 1995 ; Falusi et Calamassi, 1996 ; Nielsen et Jorgensen, 2003 ; Morin et al. 2007 ; Vitasse et al., 2009 c ; Davi et al., 2011 ; Robson et

al., 2013 ; Vitasse et Basler, 2013 ; Olson et al., 2013). La dormance, processus intimement lié au débourrement au printemps, est particulièrement importante et longue chez ce feuillu, et l'on ne connaît pas exactement son rôle dans le développement foliaire qui s'ensuit.

LA DORMANCE, UN PROCESSUS EN TROIS ETAPES

Une caractéristique clef dans le cycle de vie des plantes pérennes est leur capacité à cesser l'activité méristématique et à établir un stade dormant dans lequel les méristèmes, sièges de la multiplication cellulaire, sont incapables de recevoir des signaux permettant d'activer la croissance avant que cette dormance ne soit levée (Rohde et Bhalerao, 2007). Une fois cette dormance levée et en conditions favorables, le développement ontogénique du bourgeon peut reprendre, les méristèmes étant à nouveau réceptifs aux signaux de promotion de croissance : c'est le **débourrement**, le moment où le bourgeon éclot pour laisser apparaître les feuilles ou fleurs.

La notion de dormance a été définie en 1987 par Lang et al. comme « *un arrêt temporaire de la croissance visible de toute structure de la plante contenant un méristème* ». Toutefois cette définition comporte des imprécisions et des ambiguïtés. En effet, il n'y a pas « d'arrêt de croissance stricte » à proprement parler : la croissance à l'intérieur des méristèmes n'est pas facilement observable mais elle est dissimulée ou minime. Par ailleurs la croissance n'est pas seulement la division cellulaire mais aussi l'élongation cellulaire et celles-ci peuvent se produire indépendamment l'une de l'autre dans le temps et dans l'espace (Rohde et Bhalerao, 2007). On pourrait alors redéfinir la dormance comme *la limitation (croissance non nulle, mais d'intensité inférieure au maximum que l'on puisse observer) temporaire du développement, des zones de croissance des plantes (les méristèmes et autres organes et cellules ayant la capacité de reprendre la croissance)*. Ce qui est important à comprendre ici est que la capacité à reprendre la croissance peut être réalisée par élongation ou division cellulaire.

Selon Lang et al., (1987) ont peut discriminer « fonctionnellement » trois étapes dans cette dormance (figure 5):

- La **paradormance** correspond à l'inhibition de croissance due à une relation physiologique avec une autre partie de la plante, distincte et éloignée du tissu dormant (par exemple l'inhibition des bourgeons axillaires par le méristème apical). Elle prend généralement place à la fin de l'été avec la diminution de la photopériode.

- **L'endodormance** est la conséquence d'une perception spécifiquement environnementale ou endogène provenant de la structure affectée seule. C'est la dormance au sens strict et la sortie de l'endodormance s'effectue une fois que des besoins en températures froides (appelées températures de « chilling ») ont été satisfaits.

- **L'écodormance**, aussi connue comme la phase de quiescence, est due à un ou plusieurs facteurs limitants environnementaux qui sont généralement non-spécifiques dans leur effet global au métabolisme de la plante. C'est une inhibition imposée par des contraintes environnementales défavorables. Le développement ontogénique du bourgeon pourra reprendre une fois que des besoins en accumulation de chaleur (appelés températures de « forcing ») seront satisfaits.

La dormance est donc une succession d'étapes qui demande, pour être levée, de recevoir une quantité de froid spécifique. S'ensuit un stade de quiescence jusqu'à l'éclatement du bourgeon en condition favorable. Selon **Schieber (2006)** la période de repos du Hêtre termine approximativement après la seconde décennie de février.

Pour expliquer avec plus de précisions les mécanismes responsables des différentes étapes, nous pouvons nous appuyer sur l'**annexe 9** accompagnée d'un tableau détaillant le cycle de vie des arbres de climat tempéré calqué sur le genre *Populus*.

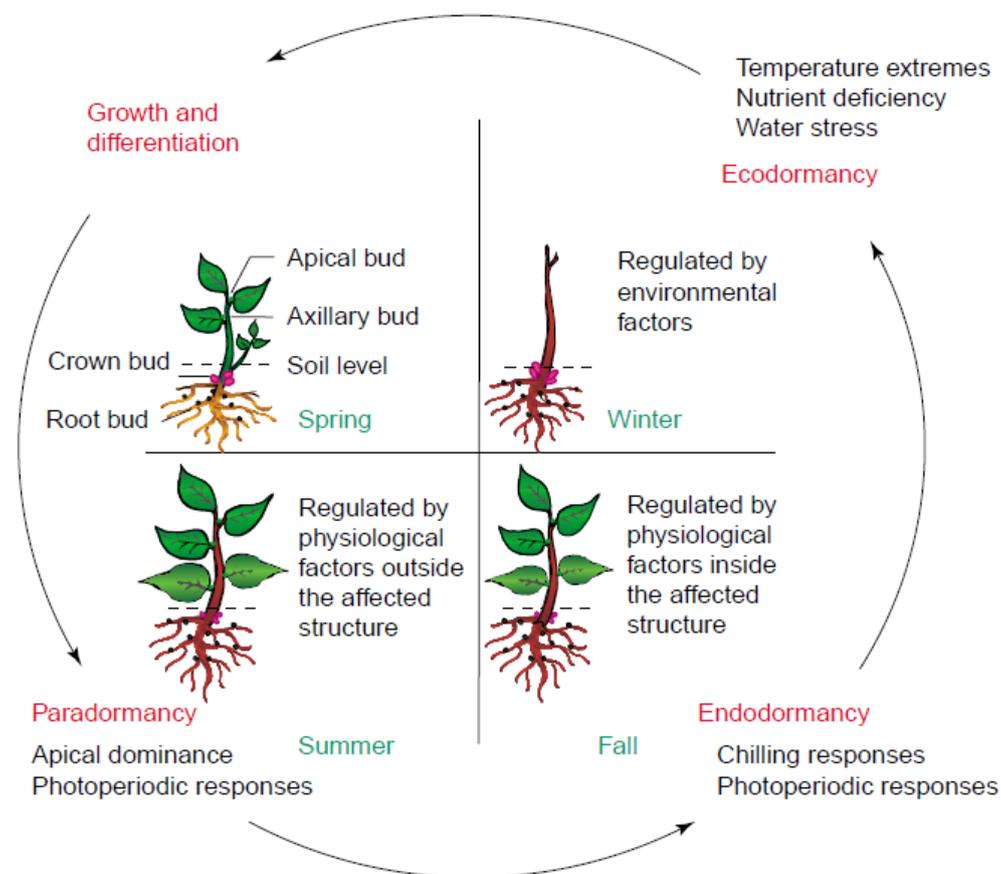


FIGURE 5 : DIAGRAMME DES SIGNAUX ET DES SAISONS CORRESPONDANTS AUX DIFFERENTS TYPES DE DORMANCE. CETTE FIGURE ILLUSTRE LE CYCLE TYPE DE LA DORMANCE CHEZ LES ARBRES. SOURCE : HORVARTH ET AL., 2003

Ainsi, la transition de la dormance vers la période végétative est influencée par au moins trois facteurs :

- La quantité de froid reçue (chilling)
- La somme des températures (forcing)
- La longueur des jours (photopériode), facteur peu mentionné jusqu'à présent, mais qui semble jouer un rôle singulier chez le Hêtre (**Falusi et Calamassi, 1990 et 1996 ; Caffarra et Donnelly, 2011 ; Basler et Körner, 2012; Fu et al., 2012 a et c, 2013 ; Vitasse et Basler, 2013**)

L'importance relative de ces mécanismes varie entre et au sein même des espèces. Les connaissances concernant la sortie de dormance sont primordiales pour comprendre et prédire comment les arbres réagissent à différents climats. Cependant les études à ce propos sont souvent contradictoires et les mécanismes toujours mal compris.

DETERMINISME THERMIQUE DU DEBOURREMENT CHEZ LE HETRE

Une fois la dormance levée, la durée de la phase d'écodormance dépend essentiellement des températures et de la photopériode.

ROLE DES TEMPERATURES PRINTANIERES ET SAISON DE VEGETATION

Il y existe une relation significative entre le débournement et les températures printanières (**Thompson et Clark, 2008 ; Vitasse et al 2009 b ; Fu et al, 2012 a**). En effet, les températures comprises entre le mois de mars et de mai, permettent d'expliquer la majeure partie de la variabilité des dates de débournement (**Lebourgeois et al., 2008 ; Vitasse et al., 2009 b ; Davi et al., 2011 ; Fu et al., 2012 c**). Au sein même des espèces à feuilles caduques le Hêtre est une des espèces qui débourne le plus tardivement, généralement vers la fin de la troisième semaine d'avril, et initie sa sénescence assez tôt, aux alentours de début octobre (**Murray et al, 1989 ; Lebourgeois et al, 2008 ; Vitasse et al., 2009 c**). Mais si le Hêtre est considéré comme étant une espèce à débournement tardif sous des climats chaud à tempéré, il ne l'est pas nécessairement sous des climats froids, où il est considéré comme précoce ou assez synchrone avec les autres espèces d'arbres dans le nord de l'Europe, ou à haute altitude (**Vitasse, 2009 ; Vitasse et Basler, 2013**). De plus le débournement du Hêtre est rapide ce qui lui permet de minimiser le temps passé à l'époque où le risque de gelées tardives est maximal (**Davi et al., 2011**).

En plaine, en conséquence de ce débournement tardif et de cette sénescence précoce, la durée de végétation du Hêtre est assez réduite et s'étend sur environ 170-180 jours alors qu'elle est de 200 jours pour le chêne (**Lebourgeois et al, 2008 ; Vitasse et al., 2009 c**). D'ailleurs cette période de croissance végétative dépend plus significativement de la date d'occurrence de la sénescence plutôt que celle du débournement (**Vitasse et al., 2009 c**). Les dates de débournement et de sénescence des arbres sont très importantes car elles affectent

directement l'assimilation du carbone puisque déterminant la durée de la saison de végétation (Vitasse et al. 2010).

SENSIBILITE THERMIQUE INTERANNUELLE

Par rapport à de très nombreuses espèces à feuilles caduques, le Hêtre montre une moindre sensibilité aux variations de températures entre les années (figure 6 ; Lebourgeois et al., 2008 ; Vitasse et al., 2009, a et b ; Fu et al., 2013). Cette moindre sensibilité thermique ne varie pas beaucoup entre les différentes populations de Hêtre et au cours du temps comme l'attestent plusieurs études qui montrent que les dates de débournement du Hêtre ont faiblement avancé au cours de la seconde moitié du XX^{ème} siècle, tandis qu'on enregistrait une hausse des températures (Vitasse, 2009 ; Vitasse et al. 2009 b). On remarque sur la figure 6 que cette sensibilité varie avec l'altitude : les individus présent au-dessus de 500 m d'altitude présentant une pente plus forte, et donc plus de sensibilité par rapport aux températures de mars.

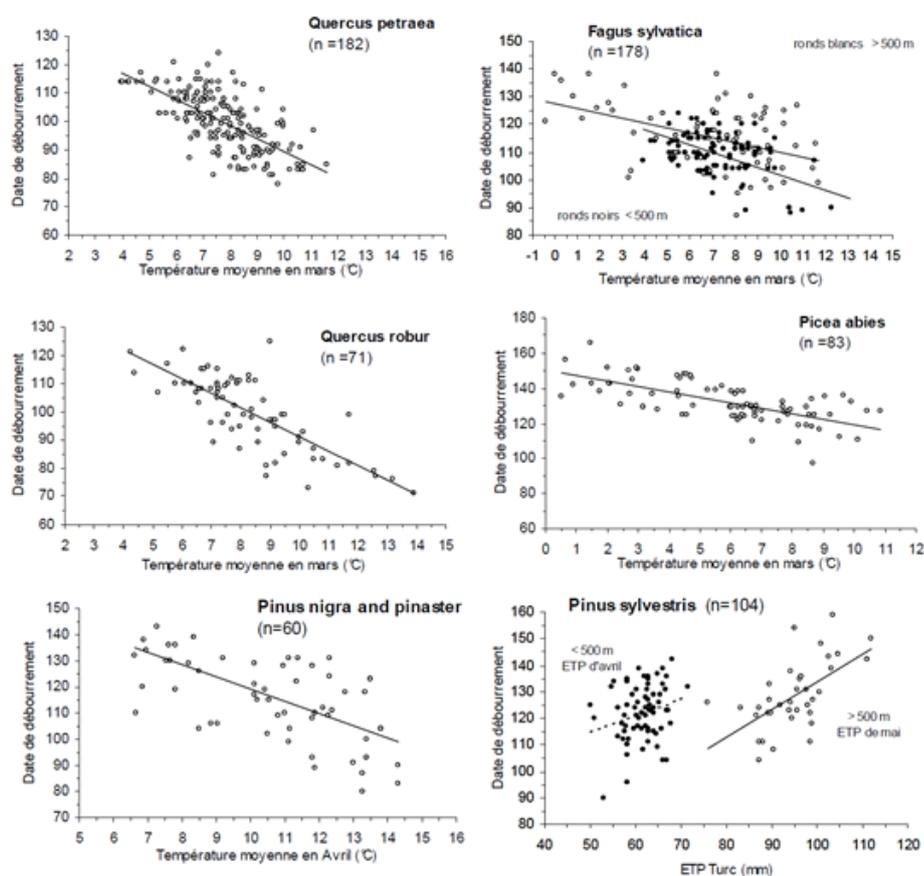


FIGURE 6 : RELATION ENTRE LA DATE DE DEBOURREMENT (DD1) ET LES CONDITIONS THERMIQUES PRINTANIERES. POUR LE HETRE ET LE PIN SYLVESTRE DEUX ALTITUDES ONT ETE CONSIDEREES (> OU < 500 M). SOURCE : LEBOURGEOIS ET AL., 2008.

LES TEMPERATURES DE CHILLING ET DE FORCING

Pour les arbres de climat tempéré, deux classes de température semblent contrôler les dates de débournement et sont à mettre étroitement en lien avec les différentes catégories de dormance, notamment l'endodormance et l'écodormance (Murray et al., 1989 ; Kramer, 1994 ; Schieber, 2006 ; Morin et al., 2009 ; Vitasse et al., 2009 a ; Davi et al., 2010 ; Cufar et al., 2012). En effet, le développement végétatif est la conséquence du niveau d'accumulation en froid, suivi par l'accumulation de besoins en chaud au printemps :

- Les températures froides hivernales (appelées températures de « chilling ») permettent de lever l'endodormance (dormance au sens strict du terme)
- Les températures chaudes printanières (appelées températures de « forcing ») provoquent la sortie de la phase de quiescence et le développement ontogénique qui permet au bourgeon de débourrer.

L'importance de chaque catégorie de température varie selon les espèces. Ainsi dans le cas du Hêtre, il est très important de prendre en compte les températures de chilling dans le débournement (Murray et al., 1989 ; Morin et al., 2009). En effet, la demande en températures de chilling pour lever dormance semble très élevée (Murray et al., 1989 ; Thompson et Clark, 2008 ; Caffara et Donnelly, 2011). Même après 145 jours d'exposition à des températures de chilling la dormance n'est pas levée (Murray et al., 1989).

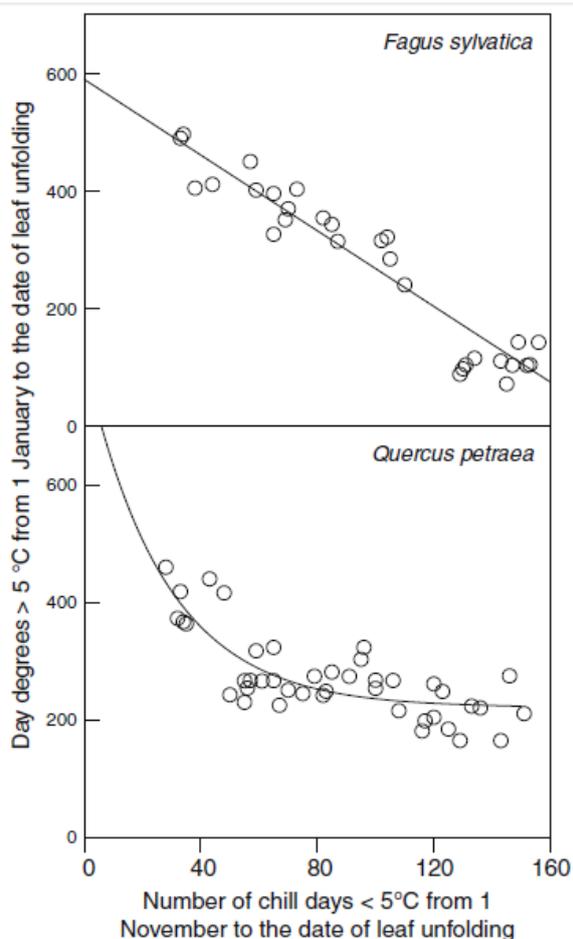


FIGURE 7 : RELATION ENTRE LES TEMPERATURES DE FORCING NECESSAIRES AU DEBOURREMENT ET LE NOMBRE DE JOURS DE CHILLING

En plus de cette forte demande en températures froides hivernales, la relation entre les deux catégories de température semble assez complexe. Des études ont montré que le temps d'accumulation des températures chaudes printanières diminue fortement avec l'augmentation de l'accumulation des températures de chilling. En d'autres termes, *F. sylvatica* possède un haut niveau de dormance qui demande, pour être levée, de forts « besoin en froid ». Mieux ces « besoins en froid » seront satisfaits, plus rapide sera la sortie de dormance, et meilleure sera la réaction aux

températures de forcing qui mène au débourrement (Murray et al., 1989 ; Schaber et Bardeck, 2003 ; Caffara et Donnelly, 2011). L'augmentation de l'exposition aux températures de chilling réduit linéairement les temps thermiques menant au débourrement (Vitasse et Basler, 2013 ; figure 7).

DETERMINISME PHOTOPERIODIQUE DU DEBOURREMENT CHEZ LE HETRE

Quel que soit le site, le Hêtre présente la plus faible amplitude dans la date de débourrement, suggérant ainsi que la température n'est pas le seul facteur permettant de déclencher le début de la période végétative (Kramer, 1995 ; Vitasse et al., 2009 b citant Heide en 1993).

EFFET DE L'ALLONGEMENT DE LA PHOTOPERIODE

L'influence de la photopériode a été prouvée expérimentalement pour la phase de développement des bourgeons. Par exemple, Falusi et Calamassi, (1990) montrent que la croissance des rameaux était plus rapide avec 13h de photopériode qu'avec 9h pour des individus n'ayant pas « complété leurs besoins en froid » et qui aurait donc mal levé la dormance (figure 8). Ceci suggère qu'un état dans lequel les bourgeons dépendent de la photopériode est induit uniquement chez les individus n'ayant pas été suffisamment exposés aux températures de chilling (Falusi et Calamassi, 1990 ; Fu et al., 2013).

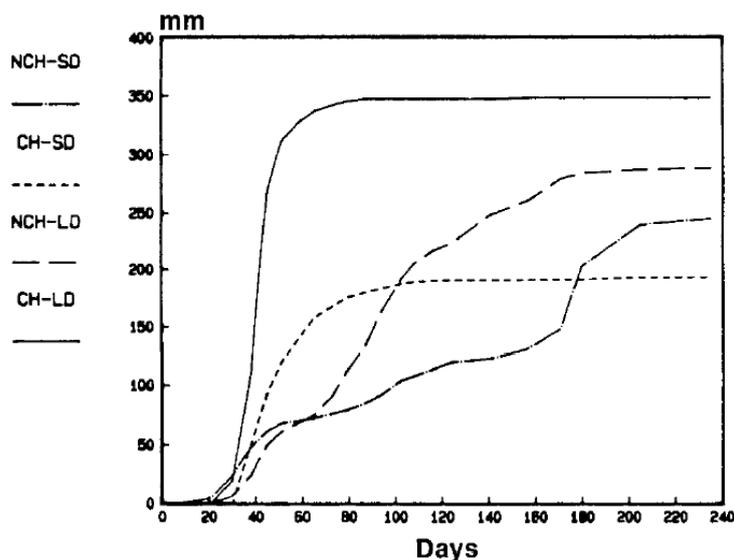


FIGURE 8 : CROISSANCE DES RAMEAUX EN FONCTION DES TRAITEMENTS (SOMME DE LA LONGUEUR DE CHAQUE RAMEAUX QUI ONT DEBOURRE DURANT L'EXPERIENCE)

NCH → NON-CHILLED
 CH → CHILLED
 SD → SHORT DAYS
 LD → LONG DAYS

SOURCE: FALUSI ET CALAMASSI, 1990

Un effet significatif de la photopériode a été observé sur le débourrement des bourgeons de la population de hêtres la plus septentrionale (population Casentino NCH-LD) n'ayant pas été suffisamment exposée à des températures de chilling (figure 9). Les jours longs pourraient donc partiellement se substituer au manque de chilling (Falusi and Calamassi, 1996). Mais cet effet décroît rapidement avec l'augmentation du temps d'exposition au chilling, et devient négligeable quand les plantes ont parfaitement complété leurs besoins en froid.

Le fait que seule la population la plus septentrionale réponde à la photopériode dans cette expérience démontre un effet écotypique, c'est-à-dire un effet en fonction des populations, des variétés, de hêtre. Les réponses à la photopériode varient en fonction des provenances des arbres étudiés. **Basler et Körner (2012)** ont aussi retrouvé un effet écotypique de la photopériode avec l'altitude : une réponse à de courtes photopériodes différentes dans le débournement à haute altitude qu'à basse altitude.

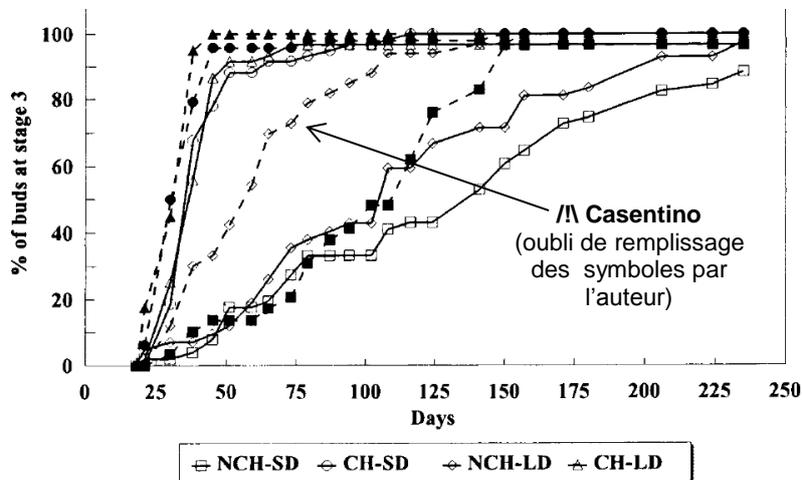


FIGURE 9 : MODELE DE DEBOURREMENT DES BOURGEONS (APICAUX ET LATERAUX) CHEZ DES PLANTS PROVENANT D'ASPROMONTE (SYMBOLES VIDES) ET DE CASENTINO (SYMBOLES REMPLIS). SOURCE : FALUSI ET CALAMASSI, 1996

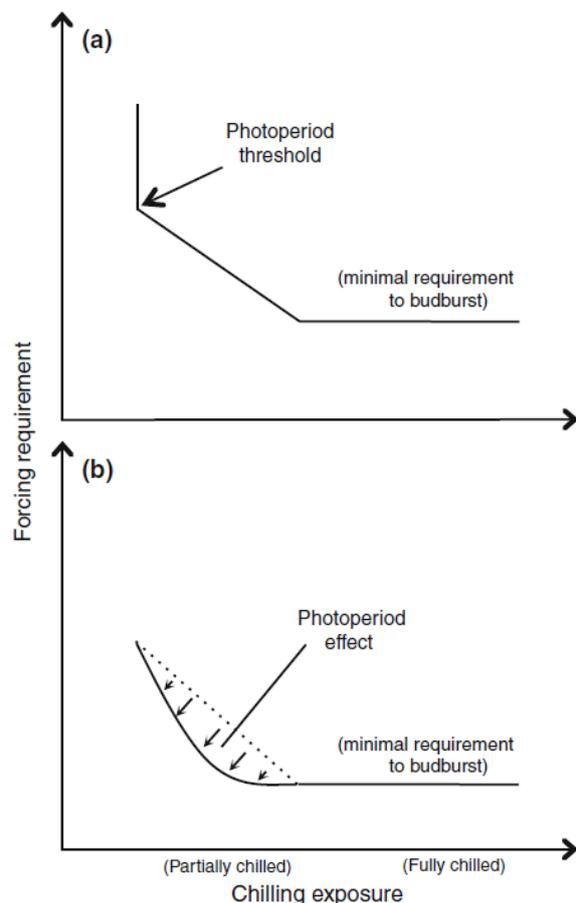
Les « besoins en forçage » pour le débournement diminuent jusqu'à une valeur minimale quand les besoins en froid sont parfaitement atteints.

Une augmentation de la photopériode permet d'accélérer ce processus (figure 10 b). **Caffarra et Donnelly (2011)** confirment ce mécanisme. Ils expliquent que la photopériode est capable d'accélérer le débournement lorsque les individus ont été insuffisamment exposés au froid.

EFFET D'UN SEUIL PHOTOPERIODIQUE

FIGURE 10 : SCHEMA CONCEPTUEL DES DEUX HYPOTHESES DE VITASSE ET BASLER SUR LE ROLE DE LA PHOTOPERIODE SUR LES BESOINS EN FORCING DANS LA PHENOLOGIE DU DEBOURREMENT CHEZ LE HETRE COMMUN. SOURCE : VITASSE ET BASLER, 2013

Il semblerait que les courtes photopériodes soient utilisées comme un signal pour empêcher la croissance jusqu'à ce qu'une exposition modérée au chilling soit atteinte (Vitasse, 2009). On suppose l'existence d'un seuil minimum de photopériode qui, une fois franchi, permettrait l'initiation du développement ontogénique du bourgeon (figure 10 a). Les observations de Vitasse



et Basler (2013) : n'indiquent jamais un débourrement antérieur au 110ème jour de l'année (20 avril) aussi bien dans les Pyrénées qu'à Fontainebleau, et ce même lorsqu'un printemps est extrêmement doux. Idem chez **Caffarra et Donnelly (2011)** qui indiquent que l'on n'a jamais vu un débourrement du Hêtre avant mars dans des environnements subtropicaux.

Fu et al. (2012 a et c) indiquent aussi que des arbres comme le Chêne ou le Hêtre semblent avoir un seuil de "courte photopériode", c'est-à-dire que les jours courts de fin d'hiver et de début de printemps permettraient d'inhiber le débourrement dans des conditions extrêmes de réchauffement printanier afin de prévenir le bourgeon contre les dommages liés aux gelées. La photopériode semble agir comme un facteur limitant durant les mois d'hiver (**Caffarra et Donnelly, 2011**).

Nous avons synthétisé les différentes informations tirées de la littérature concernant la phénologie du Hêtre et ses déterminants environnementaux dans la **figure 11**.

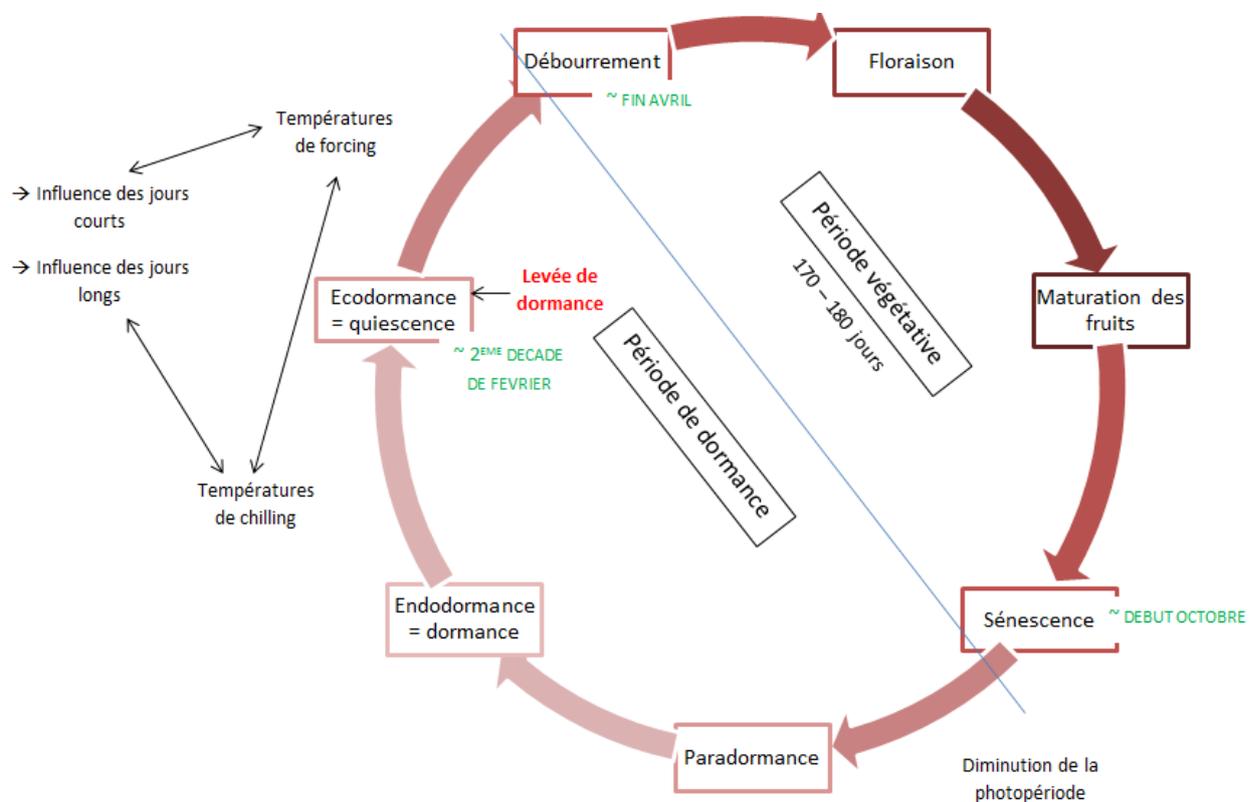


FIGURE 11: PHENOLOGIE DU HETRE ET FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX

PROBLEMATIQUE

La phénologie printanière des arbres des forêts tempérées s'établit selon le même modèle et se divise en deux étapes primordiales : la dormance suivie du débourrement. Ce sont des processus phénologiques étroitement liés. La régulation du débourrement dépend essentiellement de deux parties fonctionnelles de la dormance qui sont l'endodormance suivie de la quiescence. Ces deux parties fonctionnelles de la dormance dépendent à leur tour de conditions climatiques. La dormance peut être levée une fois qu'une certaine exposition à des températures de chilling a été satisfaite. S'ensuit alors le stade de quiescence, qui permet le développement ontogénique du bourgeon en conditions favorables, c'est-à-dire lorsque celui-ci est exposé à des températures de forcing. Le Hêtre est une essence particulièrement intéressante car il possède un haut niveau de dormance avec de forts besoins en froid, et parce que les interactions entre les températures de chilling, les températures de forcing et la photopériode sont encore mal définies. Suite à cette synthèse bibliographique et afin d'orienter l'étude, nous avons défini la problématique suivante :

La levée de dormance permet-elle d'expliquer les incompréhensions des variations spatiotemporelles du débourrement chez le Hêtre et d'éclaircir le rôle des mécanismes climatiques à l'origine de ce processus phénologique ?

LE TRAITEMENT DU SUJET

A partir de bases de données compilant des observations phénologiques de suivis de levée de dormance et de débourrement le long de gradient altitudinaux sur 3 sites différents (Mont-Ventoux, Clermont-Ferrand, Pyrénées), nous essaierons d'observer les effets « site », « année », ou « altitude » en repérant les anomalies du débourrement, c'est-à-dire :

- une absence de variations dans les dates de débourrement entre les niveaux altimétriques d'un même site
- ou des points sortant de la relation entre date de débourrement et température

Les anomalies dans la relation température printanière et débourrement impliquent l'intervention d'autres facteurs. Regarder comment s'est déroulées la dormance et la sortie de dormance ces années-là peut apporter une part de réponse. Pour ce faire il faut déterminer la date de levée de dormance à travers différentes méthodes

- A l'aide de l'établissement d'un seuil dans le délai moyen de débourrement
- En repérant un palier, une stabilisation, du délai moyen de débourrement
- En repérant une augmentation subite suivie d'une stabilisation du taux de débourrement

Enfin nous introduirons les dates de levée de dormance déterminées de trois manières différentes dans des modèles phénologiques pour voir quelles simulations sont les plus performantes dans la prédiction des dates de levée de dormance. La modélisation nous permettra de déterminer, d'une part les meilleurs modèles de prédiction et de nous intéresser aux mécanismes pris en compte dans le fonctionnement de ces modèles, et d'autre part de connaître la meilleure méthode de détermination de la levée de dormance utilisée ultérieurement.

CADRES D'ETUDES ET METHODES UTILISEES

LES SITES D'ETUDE

GEOLOCALISATION

L'étude a été menée sur trois sites différents avec un ou plusieurs niveaux altitudinaux. Aux données de levée de dormance et de débourrement disponibles à l'URFM, ont pu être ajoutées les données provenant des unités PIAF¹ et BIOGECO², respectivement localisées à Clermont-Ferrand et Bordeaux, ce qui nous permet d'effectuer des comparaisons entre les différents sites. Ainsi nous avons trois sites d'études (**carte 1**) avec :

- le **Mont-Ventoux** se situant dans le département du Vaucluse (84), données acquises par l'URFM à Avignon
- **Clermont-Ferrand** dans le département du Puy-de-Dôme (63), données acquises par l'unité PIAF dans la même ville.
- Et la **Vallée des Gaves** dans le département des Hautes-Pyrénées (65), données acquises par l'unité BIOGECO à Bordeaux.



CARTE 1 : GEOLOCALISATION DES DIFFERENTS SITES D'ETUDE

¹ Physique et Physiologie Intégratives de l'Arbre Fruitier et Forestier

² Biodiversité, Gènes et Communautés

CARACTERISTIQUES CLIMATIQUES DES SITES D'ETUDE

Le Ventoux est une montagne du Vaucluse au Sud-Ouest des Alpes dont le point culminant s'élève à 1909 m. Le climat y est typique des montagnes de faible altitude avec des influences méditerranéennes. La ville la plus proche, Carpentras, connaît une température annuelle moyenne est de 14,35°C et la hauteur des précipitations est de 648,2 mm (**annexe 10 A**). D'après **Davi et al., 2011**, sur le Ventoux même, à 1000 m sur le versant sud, la température moyenne annuelle est de 9,25°C et les précipitations s'élèvent à 1068 mm en moyenne annuellement sur la période allant de 2000 à 2005. La durée d'éclairement au 1^{er} mai est de 14h12 (**ptaff, 2014**).

Abrité par la chaîne des Puys, Clermont Ferrand connaît quant à elle un climat semi-continental avec une température moyenne annuelle de 11,7°C pour 578,9 mm de hauteur de précipitations annuelles (**annexe 10 B**). La durée d'éclairement au 1^{er} mai est de 14h20 (**ptaff, 2014**).

Le département des Hautes-Pyrénées est caractérisé par un climat montagnard océanique avec une moyenne annuelle de 12,6°C et des précipitations de 1047,4 mm pour la ville de Tarbes (**annexe 10 C**). Les températures moyennes annuelles diminuent linéairement avec l'altitude de 0,43°C pour 100 m d'augmentation altimétrique (moyennes sur 2005 – 2011 ; **Dantec et al., 2013**). La durée d'éclairement au 1^{er} mai est de 14h07 12h44 (**ptaff, 2014**).

LE GRADIENT ALTIMETRIQUE ET LES DONNEES DISPONIBLES

Nous avons deux types de données qui sont les données de *débourrement* et de *levée de dormance*. Les données de levée de dormance sont généralement moins fournies que celles du débourrement car les expérimentations plus difficiles à mettre en œuvre ont commencé plus tard, ou bien sont ponctuelles comme c'est le cas à Bordeaux avec une seule année de donnée de levée de dormance disponible en 2011.

Sur certains sites, comme le Mont Ventoux ou dans la vallée de la Gave, nous avons plusieurs niveaux altitudinaux établis le long d'un gradient altimétrique. Ce gradient altitudinal sur lequel sont effectuées les observations de levée de dormance et du débourrement permet de pallier l'absence de données sur le long terme. En effet, le gradient altimétrique mime le gradient temporel car on considère que les variations spatiales peuvent préfigurer les variations temporelles, c'est-à-dire que les variations de conditions climatiques selon l'altitude sont semblables à un climat passé ou futur. Il y a trois parcelles expérimentales le long d'un gradient altimétrique sur le Mont Ventoux, et deux autres sur le site de la Vallée des Gaves, dans les Hautes Pyrénées. Tandis que les deux parcelles d'observations sur Clermont ne sont pas sur

un gradient. Entre 2011 et 2012 la parcelle d'étude a été déplacée de *Fontfreyde* à *La prairie* passant ainsi de 925 à 875 m d'altitude.

Les différentes informations relatives aux sites d'études et les années des données disponibles peuvent être consultées dans le **tableau 2** ci-dessous :

Unités de provenance des données	Site d'étude	Coordonnées géographiques	Niveaux altitudinaux (nom, lieu-dit)	Altitude (mètre)	Données disponibles	
					Levée de dormance	Débourrement
URFM (INRA Avignon)	Mont Ventoux	44°11'N, 05°17'E	N1	900	2012-2014	2012-2014
			N2	1100		2008-2014
			N4	1400	2011-2014	2008 et 2010-2014
BIOGECO (INRA Bordeaux)	Vallée des Gaves	43°0'N, 00°6'W	Laveyron	150	2011	2005-2007 et 2009-2012
			Barèges	1650		
PIAF (INRA Clermont-Ferrand)	Clermont-Ferrand	45°46'N, 03°4'E	Fontfreyde	925	2008-2011	2008-2014
			La Prairie	875	2012-2014	

TABLEAU 2 : SITUATION GEOGRAPHIQUE, NIVEAUX ALTITUDINAUX ET DONNEES DISPONIBLES DES DIFFERENTS SITES D'ETUDE

En **annexe 12** et **13** se trouve la géolocalisation des différentes parcelles sur les gradients altimétrique Mont Ventoux et dans la vallée des Gaves.

LES PROTOCOLES DE PRELEVEMENT ET DE SUIVIS

SUIVI LEVEE DE DORMANCE

Les suivis de levé de dormance s'effectuent en deux étapes : (1) des prélèvements de rameaux sur le terrain, (2) des observations en chambre climatique. L'objectif général de ce suivi est **d'évaluer les besoins en froid nécessaires au débourrement, et d'en déduire une date de sortie de dormance, afin de caractériser les éventuelles différences entre populations ou entre années**. Nous entendons par populations, différents groupes d'arbre vivant dans des situations géographiques différentes avec des conditions climatiques contrastées. Ces situations géographiques varient selon un gradient altitudinal ou latitudinal

Sur chaque niveau altitudinal des prélèvements sont effectués sur plusieurs arbres, avec 2 branches par arbres. Les prélèvements se font successivement de la fin de l'automne jusqu'au début du printemps, à une fréquence variable selon les sites. Généralement les intervalles de prélèvement évoluent de manière décroissante au fur et à mesure que nous approchons de la période supposée de levée de dormance (**annexe 14** dans le cas des prélèvements aux Mont Ventoux). Sur le Ventoux et dans les Pyrénées, les prélèvements sont effectués sur 10 arbres par niveaux altitudinal, tandis qu'à Clermont-Ferrand seul 5 individus sont suivis. Soit 30 arbres au Mont-Ventoux, 20 dans la vallée des Gaves et 5 à Clermont –Ferrand. Nous avons **au total 55 arbres suivis** dans le cadre des expérimentations concernant la levée de dormance.

Le conditionnement des échantillons doit empêcher les phénomènes de **cavitation**, c'est-à-dire la formation de poches et de bulles d'air au sein d'un milieu liquide initialement homogène (**Franc, 1995**). Plus concrètement il s'agit de ne pas rompre le milieu continu du liquide, la colonne de sève tout le long du rameau en la laissant à l'air libre. Ce phénomène nuirait au bon fonctionnement de l'expérience en empêchant le débourrement de certains bourgeons. C'est pourquoi les rameaux, sélectionnés à environ 10 m de hauteur dans le houppier à l'aide d'un échenilloir doivent être rapidement plongés dans l'eau après la coupe. La coupe initiale sur l'arbre doit être effectuée bien en amont de la coupe finale dans l'eau afin d'avoir une marge suffisante pour éviter l'embolie, ce qui nécessite de prélever des rameaux de grandes tailles. La base de l'échantillon doit ainsi rester dans l'eau du tube en permanence jusqu'à la fin des observations en chambre climatique. Les rameaux prélevés doivent avoir une taille d'environ 20 cm puisque des rameaux de plus petite taille meurent rapidement. Les rameaux de cette taille possèdent en moyenne une trentaine de bourgeons.

Les rameaux prélevés sont ensuite placés en **chambre climatique** qui permet de reproduire les conditions de température de forcing afin d'induire le débourrement des bourgeons. On peut voir ainsi si les températures de froid reçues sur le terrain jusqu'à une certaine date de prélèvement ont été suffisantes pour lever la dormance. Les rameaux sont suivis en chambre climatique dans les conditions suivantes maintenues constantes :

- Température de 25°C
- Humidité > 70 %
- Photopériode de 16 h
- Intensité lumineuse variable selon les laboratoires

Par ailleurs, afin de caractériser précisément le besoin en froid de l'essence étudiée, des Hobos ProV2 (appareils permettant de mesurer certaines conditions du milieu) sont utilisés pour mesurer la température et l'humidité *in situ*. Dans la chambre climatique un troisième type de Hobo Temp/light enregistre la lumière et ainsi la photopériode.

Une fois dans la chambre climatique le suivi se fait de manière hebdomadaire puis tous les 2 à 3 jours quand on est proche du stade de débourrement ciblé (**figure 12**). Ces « stades ciblés » correspondent aux stades 07, 09, et 10 suivant la norme BBCH. La description précise de ces stades BBCH est disponible en **annexes 15** et **16**. Plus généralement on considère que **le code BBCH 9 représente le stade clef du débourrement** : lorsque le bout des premières feuilles dépasse l'extrémité des écailles du bourgeon.



FIGURE 12 : LES NOTATIONS EN CHAMBRE CLIMATIQUE. A DROITE DEUX BOURGEONS AU STADE BBCH 9, LORSQUE LES FEUILLES COMMENCENT A DEPASSER LES ECALLES

La notation des bourgeons qui ont débourré, couplée avec celle du nombre de bourgeons totaux par rameaux, nous permet de calculer le **taux de débourrement** et le **délai moyen de débourrement** aux différentes dates de prélèvement.

Dans le **tableau 3** ci-dessous sont recensées les divergences de protocoles selon les sites d'observation et d'expérimentation :

Site	Prélèvements			Chambre climatique
	Nombre d'arbres	Intervalle	Période	Intensité lumineuse
Mont Ventoux (Avignon)	30 arbres	1 mois, 2 semaines, puis 1 semaine	mi-octobre à fin mars	$61 \mu\text{mol}_{\text{photon}}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$
Clermont-Ferrand	5 arbres	2 semaines, puis 1 semaine	début novembre à fin avril	NA
Vallée des Gaves (Bordeaux)	20 arbres	toutes les 2 semaines	mi-octobre à mi-avril	$230 \text{mol}_{\text{photon}}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$

TABLEAU 3 : PRINCIPALES DIFFERENCES ENTRE PROTOCOLES EXPERIMENTAUX

SUIVI DU DEBOURREMENT

Les suivis de débourrement correspondent à des d'**observations *in situ* permettant d'évaluer chaque année la phénologie végétative du débourrement chez le Hêtre.**

Les observations *in situ* du débourrement sont faites par deux observateurs à l'aide de jumelles durant la période allant de mars à juin. Les observations se font sur l'ensemble du houppier et selon le même **code BBCH** utilisé pour les notations en chambre climatique (**annexes 15 et 16**). On considère qu'un certain stade est atteint pour un arbre lorsque plus de la majorité des bourgeons sont arrivés à ce stade.

Sur le Ventoux, les observations sont hebdomadaires. 20 individus par niveau altitudinal sont suivis tous les ans depuis 2008. Par ailleurs on continue à observer les mêmes individus que ceux utilisés pour le prélèvement de rameaux mis ensuite en chambre climatique, mais *in situ* cette fois-ci. C'est-à-dire 10 Hêtres sur les 3 niveaux altitudinaux (N1, N2, N4). Ainsi Les suivis du débourrement permettent de suivre 80 individus au total. Dans les Pyrénées et à Clermont, les observations se font à 10 jours d'intervalle et sur les mêmes individus que pour le protocole « levée de dormance », soit 25 arbres pour les deux sites (10 pour les Pyrénées sur la période 2005 à 2012, et 5 pour Clermont-Ferrand depuis 2008). Nous avons donc 105 individus suivis pour l'observation du débourrement *in situ*.

UNE DEMARCHE D'ANALYSE EN TROIS ETAPES

L'objectif est d'étudier quel est l'impact de la levée de dormance sur le débourrement du Hêtre. La première étape de l'analyse concerne donc les données disponibles sur le suivi du débourrement des populations de Hêtre *in situ* afin de repérer les éventuelles anomalies dans l'occurrence des dates de débourrement. Dans un deuxième temps les données du suivi « levée de dormance » permettront de déterminer une date de levée de dormance susceptible d'expliquer, ou non, les anomalies constatées dans le débourrement. Ces dates de levée de dormance, déterminées grâce aux analyses, seront dans un troisième temps introduites dans les modèles de prédiction.

ANALYSE DU SUIVI DU DEBOURREMENT

A partir des observations disponibles du suivi du débourrement nous pouvons moyenner et regrouper les données par sites, parcelles, et années, et les comparer aux températures printanières moyennes. Il est possible d'abord de faire une **analyse spatiale** du débourrement en fonction des différents sites d'observations. Les gradients altitudinaux présents sur le Mont Ventoux et dans les Pyrénées permettent en plus d'établir une relation entre les variations thermiques et les écarts temporels dans les dates de débourrement entre les différents niveaux. En revanche, dans le cas de Clermont-Ferrand, les deux parcelles d'observations ne se situent

pas sur un gradient altimétrique et les années de données disponibles pour les deux sites se suivent et se superposent pas. Nous ne pourrions donc pas observer les variations spatiales sur ce site pour une année en particulier. Grâce aux différentes années d'observations *in situ*, une **analyse spatiotemporelle** du débournement est possible en parallèle. En comparant les observations pour chaque année entre les sites, et afin d'apprécier au mieux les rôles respectifs des températures de chilling, de forcing, il s'agit de regarder si l'on rencontre des anomalies dans la cinétique du débournement des populations étudiées qui ne s'expliquent pas par des variations de températures. Nous observerons donc :

- *Des points sortants de la relation normalement constatée entre la température et la date de débournement.* Pour ce faire nous calculerons les résidus issus de la relation entre date de débournement et températures printanières. Les résidus correspondent à la différence entre la date de débournement observée et le modèle établi. Plus la valeur absolue d'un résidu augmente, plus la date de levée de dormance observée s'éloigne donc de la relation débournement - température printanière et constitue donc une anomalie.
- *Une absence de variations spatiales dans les dates de débournement en dépit de conditions climatiques différentes*

Dans le cas des données provenant de la vallée des Gaves et de Clermont-Ferrand, nous disposons uniquement des dates de débournement. En revanche, au Mont Ventoux, tous les relevés annuels répertoriant l'évolution des stades phénologiques au cours du temps des individus suivis ont pu être traités et moyennés en fonction des dates de prélèvements grâce au **logiciel R** (logiciel libre de traitement des données et d'analyse statistiques). Les dates de débournement ont donc pu être déterminées par interpolation linéaire. Ceci nous permet d'effectuer deux types d'observations :

- La cinétique du débournement en fonction des jours juliens, c'est-à-dire la progression du processus de débournement au cours du temps.
- La cinétique du débournement en fonction des sommes de températures accumulées. On considère ici que les températures commencent à être accumulées à partir du 1^{er} mars ou du 1^{er} avril, puisque c'est généralement aux alentours de cette période que semble survenir la levée de dormance (**Vitasse, 2009 ; Caffarra et Donnelly, 2011**). Les températures commencent à être effective à partir d'une température de base de sorte à calculer la somme des températures supérieur à cette température seuil :

$$\Sigma(T^{\circ}\text{C}-T_{\text{seuil}})$$

Sarvas en **1972**, et plus tard **Fuchigami et Wisniewski (1997)** dans une étude sur les arbres forestiers, ont déterminé que le développement ontogénique du bourgeon prenait place entre -3°C et +5°C et qu'il semblait que la température seuil marquant la sortie

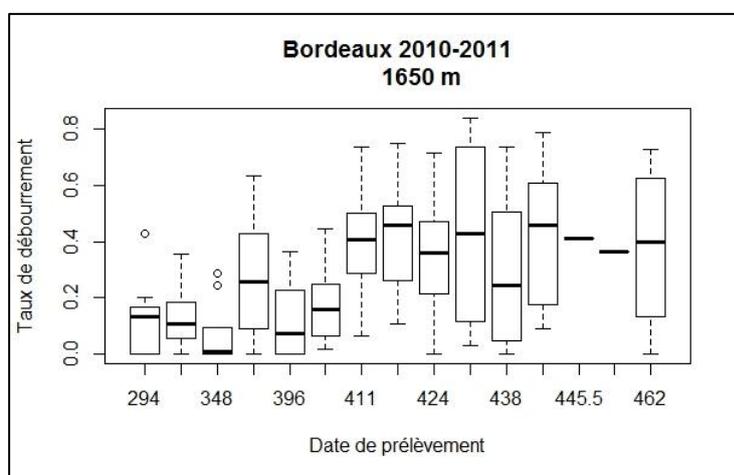
d'endodormance se situait aux alentours de 3.5°C (Chuine, 2003). Nous avons donc choisi la température seuil de 3°C.

ANALYSE DU SUIVI DE LEVEE DE DORMANCE

Le but de l'analyse des suivis de levée de dormance en chambre climatique est de nous permettre de déterminer la date et la cinétique de levée de dormance des différentes populations pour ensuite tenter d'expliquer les anomalies de variations spatiotemporelles du débourrement, et intégrer cette date de levée de dormance dans l'étape de modélisation. Pour ce faire il faut déterminer les dates de levée de dormance en fonction des sites, des niveaux altitudinaux et des années. Cela nous permet de voir l'effet de chacun de ces facteurs. La transformation des données brutes se fait à nouveau grâce à l'aide du logiciel R. Pour déterminer une date de levée de dormance, nous avons choisi trois méthodes différentes :

- Le taux de débourrement en fonction de la date de récolte :

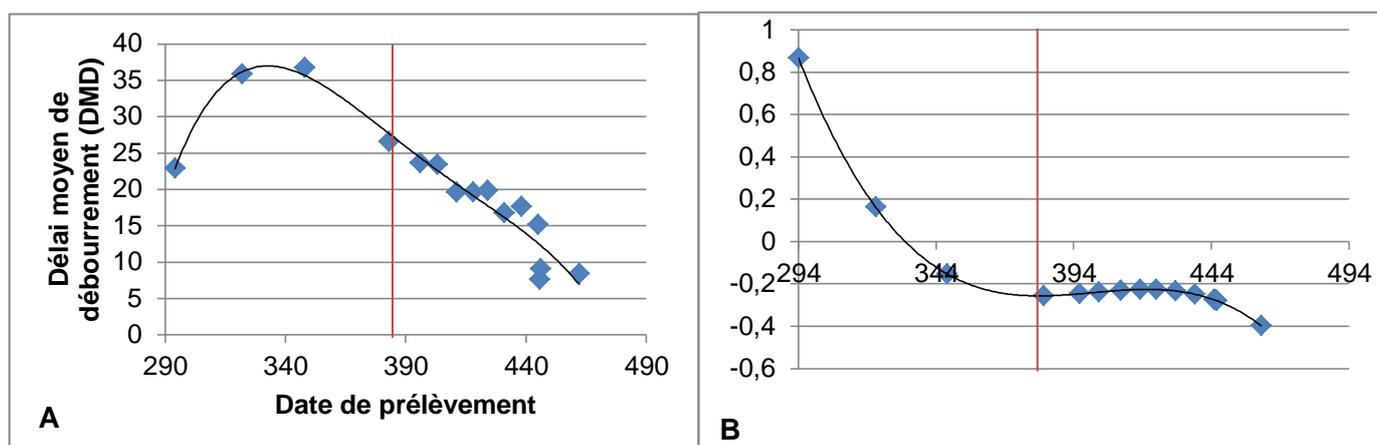
Lorsqu'on atteint un certain palier où le taux de débourrement devient relativement constant à chaque date de récolte, ou lorsque que le taux de débourrement augmente de manière significative d'une date de récolte à l'autre, nous considérons que la dormance est levée à partir de cette date. Par exemple, sur le **graphique 2** on remarque que le taux de débourrement passe de 0,067 au jour julien 348, à 0,27 au jour julien 383. On peut considérer donc qu'à Barèges, pour l'année 2010-2011, la date de levée de dormance déterminée selon la méthode du taux de débourrement se situe entre le jour 348 et le jour 383, soit le 18 janvier. Mais ce taux de débourrement chute ensuite avant de remonter et de se stabiliser au jour 411.



GRAPHIQUE 2 : TAUX ET DELAI DE DEBOURREMENT EN FONCTION DES DATES DE PRELEVEMENTS SUR LE SITE DE BAREGES (1650 M)

- **Le délai de débourrement en fonction de la date de récolte :**

Le délai moyen de débourrement représente le temps que met pour débourrer les bourgeons d'un rameau placé en conditions de forcing à partir de la date où il a été prélevé *in situ*. De la même manière que pour le taux de débourrement, lorsque le délai de débourrement se retrouve stabilisé cela signifie que la dormance est levée. Dans le cas du DMD¹ la détermination d'une date de levée de dormance est plus délicate car on peut constater plusieurs paliers ou une évolution du DMD qui décroît constamment sans réellement marquer de stabilisation. Dans ces cas on s'aide donc de la dérivée issue de la courbe de tendance polynomiale de degré 4.



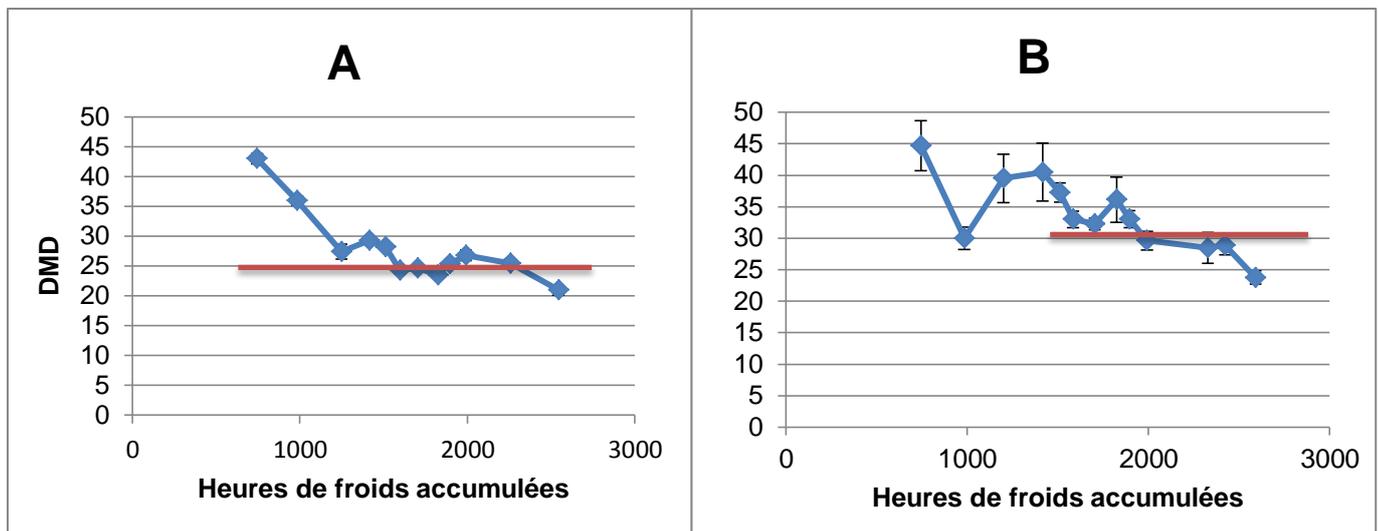
GRAPHIQUE 3 : DELAI MOYEN DE DEBOURREMENT EN FONCTION DE LA DATE DE PRELEVEMENT (A) ET DERIVEE DE LA COURBE DE TENDANCE $Y = -0,0000X^4 + 0,0004X^3 - 0,2414X^2 + 64,0060X - 6\,275,5396$ (B). SITE : BAREGES (1650 M), 2010-2011

Par exemple sur le **graphique 3**, la dérivée de la courbe du DMD en fonction de la date de récolte constitue une aide à la décision dans le choix de la date de levée de dormance. La date de levée de dormance est celle se situant au début du plateau de la courbe dérivée, c'est-à-dire au 383^{ème} jour julien, comme précédemment.

- **Le DMD seuil :**

Dans une précédente expérimentation menée par **Marc Bonhomme (résultats non publiés)**, a été calculé les délais moyens de débourrement en fonction des « doses de froids accumulées ». Cette expérience a été réalisée deux fois durant les hivers 2007-2008 et 2009-2010. A partir d'une certaine quantité de froid accumulée on observe une stabilisation du DMD. Ce seuil correspond à un DMD d'environ 25 jours après 1704 heures d'exposition aux températures froides dans la première manipulation, et à un DMD de 29,61 jours après 1992 heures d'exposition au chilling dans la seconde, comme l'attestent les **graphiques 4**.

¹ Délai moyen de débourrement



GRAPHIQUE 4 : DELAI DE DEBOURREMENT MOYEN EN FONCTION DES « DOSES DE FROIDS ACCUMULEES » EN 2007-2008 (A) ET 2009-2010 (B).TEMPERATURE DE BASE POUR L'ACCUMULATION DES CHILLING = 7,2°C. LA BARRE HORIZONTALE ROUGE REPRESENT LE DMD SEUIL.

Nous avons été amenés au cours de nos analyses à retrouver ce délai « seuil » qui se situe entre 25 et 30 jours dans la plupart de nos graphiques. Lorsqu'on approche de la date supposée de levée de dormance on observe, en parallèle du palier atteint avec le taux de débourrement aux mêmes dates de récolte, une stabilisation du DMD entre 20 et 30 jours. Ce seuil de débourrement est donc un outil supplémentaire pour déterminer une date de levée de dormance. Estimer sur nos graphiques le moment où la médiane passe en dessous de ce seuil de DMD par interpolation linéaire nous permet d'établir la date de sortie de dormance.

Ces trois types d'informations peuvent nous donner des dates déduites de levée de dormance différentes. Par ailleurs, de la même manière que pour l'analyse du suivi du débourrement nous pouvons moyenner et regrouper les données de levée de dormance par sites, parcelles, et années. Grâce aux différents sites et parcelles d'observations il est possible de reproduire le type d'analyse spatiale puis spatiotemporelle. A partir des différentes dates de levée de dormance obtenues grâce aux différentes approches, nous pourrions essayer de corrélérer ces dates avec les résidus du débourrement calculés auparavant.

MODELISATION : INTRODUCTION DE DATES DE LEVEE DE DORMANCE

La modélisation est la traduction de phénomènes naturels (dans notre cas la levée de dormance) en équations mathématiques. De cette manière il est possible de prévoir la réponse des phénomènes naturels en question à plusieurs facteurs climatiques. Avec les analyses des données de levée de dormance, il est possible d'intégrer les dates de sortie de dormance déterminées de différentes manières précédemment, couplées aux données météorologiques des années correspondantes, pour voir si leur introduction améliore la précision des modèles de simulation de la dormance. Il existe trois principaux types de modèles phénologiques :

- **Les modèles analytiques**, basés sur le compromis entre la production de feuilles et l'optimisation de l'acquisition des ressources. Ils servent à comprendre le type de stratégie adoptée concernant la durée de la phase végétative des arbres, plutôt que de comprendre les variations annuelles de la phénologie des plantes.
- **Les modèles statistiques** qui cherchent à comprendre les événements phénologiques en fonction des facteurs climatiques. Les paramètres de ces modèles s'appuient uniquement sur des données empiriques en utilisant différentes méthodes d'ajustement statistique.
- **Les modèles mécanistes** qui décrivent les connaissances ou la relation hypothétique de cause à effet entre processus phénologiques et facteurs déterminants de l'environnement de la plante. Il est important de noter que les paramètres des modèles mécanistes ont des dimensions physiques qui peuvent être, en principe, mesurées directement plutôt qu'être estimées par ajustement. La structure des modèles mécanistes est basée sur des systèmes théoriques, plutôt que sur des conventions statistiques.

C'est ce dernier type de modèle qui a été utilisé pour les modélisations effectuées. La plupart des différences entre les modèles mécanistes vient du nombre de phases phénologiques considérées et de leurs réponses en fonction des températures ou de la photopériode (**Chuine et al., 2003**). La structure des modèles mécanistes suit généralement l'équation suivante :

$$t_n \text{ tel que } S_{n,t} = \sum R_{n,t} (Z) = S_n^*$$

Avec n la phase de développement (ex : dormance, maturation, floraison...), $S_{n,t}$ l'état de développement au jour t pour la phase n , t_n la fin de la phase n , $R_{n,t}$ le taux de développement durant la phase n au jour t qui est fonction d'une ou plusieurs variables environnementales journalières ou horaire : Z (ex : température, photopériode...).

Les paramètres des modèles seront estimés en choisissant le jeu de paramètres qui minimise les écarts entre les dates de levée de dormance simulées et mesurées. Ces estimations seront faites soit en fixant d'une part plusieurs dates d'entrée en dormance, c'est-à-dire de date de début d'accumulation des températures de chilling : le 10 octobre, le 15 octobre, et le 1^{er} novembre ; soit en laissant les modèles ajuster eux-mêmes la date d'entrée en dormance (Fit ; **figure 13**).

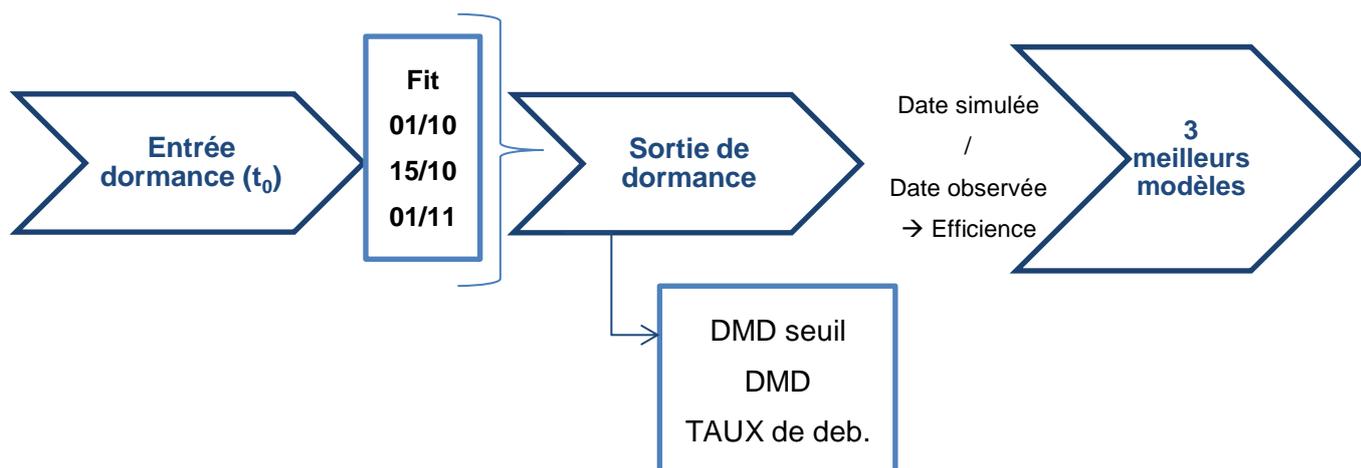


FIGURE 13 : SCHEMA EXPLICATIF DES DIFFERENTES ETAPES DE LA MODELISATION

Pour faciliter le développement et l'estimation des paramètres de ces modèles mécanistes phénologiques, un logiciel appelé **PMP**¹ a été créé. Ce logiciel permet soit de paramétrer un modèle phénologique et utilisant des données météorologiques et d'observations phénologiques, soit de générer des simulations selon différents scénarii climatiques passées ou futures avec des modèles phénologiques déjà paramétrés. Les paramètres de modèles estimés sont conjointement optimisés, c'est-à-dire qu'on les fait varier de manière à trouver la meilleure réponse possible.

Deux classes de modèles mécanistes (« process-based ») sont généralement utilisées pour simuler les phases de phénologie printanière (**Vitasse et Basler, 2013**):

- Les **1-phase models**, qui ne considèrent que les températures de forcing et qui considèrent donc implicitement que la dormance est complètement levée avant le début de l'accumulation des forcings.
- Les **2-phase models**, qui considèrent l'action des températures de chilling durant l'endodormance, puis les températures de forcing durant l'écodormance, et l'interaction entre ces deux types de températures.

Nous avons testés 6 différents modèles, dont sont précisés dans le **tableau 4** le nombre de phases considérées, le type de plante pour lequel ils étaient initialement utilisés, et les températures avec lesquelles ils ont été exploités pour la simulation.

¹ Phenology Modelling Platform

Modèles	Température utilisées	Phénophases	Types de plantes
Bidabe	T _m , T _n	EndoD + EcoD	Pommiers
Smoothed Utah	T _m , T _n , T _h	EndoD	Arbres fruitiers
Chuine	T _m , T _n , T _h	EndoD + EcoD	Arbre
Richardson inverse	T _m , T _n , T _h	/	/
Dormphot	T _m , T _n , T _h	Induction de dormance + EndoD + EcoD	Arbres forestiers
Erez : Dynamic model	T _h	EndoD	Cultures et vignes

TABLEAU 4 : RECAPITULATIF DES MODELES UTILISES. T_M = T° MOYENNES, T_N = T° MINIMALES, T_H = T° HORAIRES.

Ces modèles traduisent une réponse mathématique à la phénophase correspondante. Ce sont en quelque sorte différentes hypothèses de réponses des phases aux facteurs environnementaux. Une fois que tous les modèles ont été testés on choisit le meilleur modèle pour chaque méthode, c'est-à-dire ceux pour lequel on aura obtenu la meilleure efficacité et la plus faible erreur possible par rapport à la date de levée de dormance initialement observée. Nous pourrions ainsi déterminer quelle était la méthode de détermination de la levée de dormance la plus appropriée, et discuter autour de la capacité des différents modèles à optimiser.

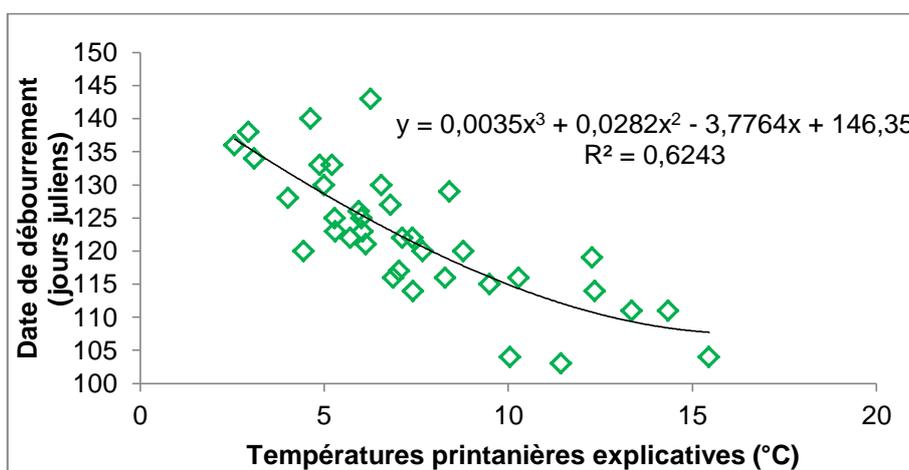
Cette étape est menée en collaboration avec Isabelle Chuine de l'unité CEFE ¹du CNRS, ainsi que de Marc Bonhomme (unité PIAF, Inra), et Iñaki de Cortazar Aauri (Emmah Climat, Inra).

¹ Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive

RESULTATS

SENSIBILITE DU DEBOURREMENT AUX TEMPERATURES PRINTANIERES

Nous avons reporté en **annexe 17** le tableau synthétique des dates de débourrement et de levée de dormance en fonction des sites, parcelles et années d'observations ; avec les températures moyennes des mois de mars et d'avril, ainsi que les résidus entre dates de débourrement et températures du ou des mois les plus corrélés au débourrement. La courbe de tendance (**graphique 5**) des dates de débourrement tous sites confondus en fonction des températures printanières présente une cassure lorsqu'on approche des 10 °C, qui fait que la relation n'est pas linéaire. Lorsque les températures moyennes printanières du mois précédent le débourrement dépassent un certain seuil, et que les températures deviennent élevées, les dates de débourrement semblent tendre vers une certaine limite.



GRAPHIQUE 5 : DATES DE DEBOURREMENT TOUS SITES CONFONDUS EN FONCTION DES TEMPERATURES DU MOIS DE MARS OU D'AVRIL

VARIATIONS SPATIALES DES DATES DE DEBOURREMENT

Le **tableau 5** synthétise les dates de débourrement et températures moyennées en fonction des parcelles d'observation. Les températures moyennes des mois ayant les meilleures corrélations avec les dates de débourrement des différentes parcelles (cf. partie suivante, graphiques 7, 8 et 9) ont été surlignées en rose dans le même tableau. Les moyennes de débourrement par parcelles sont comprises entre le 111^{ème} jour et le 133^{ème} jour julien d'une année, c'est-à-dire entre le 21 avril et le 13 mai d'une année non-bissextile. Ces deux dates correspondent respectivement aux individus des niveaux altitudinaux étudiés le plus bas et le plus haut : les deux parcelles d'études du gradient Pyrénéen, Laveyron (150 m) et Barèges (1650 m), pour des températures moyennes d'Avril de 5,44 et 12,79 °C. En moyenne, sur le mont Ventoux, la date d'occurrence du débourrement est de 121,36 jours (1^{er} mai) pour une altitude de 1133 m et

des températures d'Avril de 7,12 °C. A Clermont-Ferrand, le débourrement a lieu au 124,96^{ième} jour (5 mai) à une altitude et températures moyenne entre les deux sites de 900 m et 5.06 °C en Mars et Avril.

Site	Parcelle	Altitude (m)	Moyenne de débourrement (jours julien)	Températures moyennes (°C)		
				Mars	Avril	Mars - Avril
Ventoux	N1	900	119,00	5,62	8,10	6,86
	N2	1100	117,57	3,95	7,55	5,75
	N4	1400	127,50	2,21	5,71	3,96
Clermont-Ferrand	Fontfreyde	925	120,25	3,37	7,80	5,58
	La prairie	875	129,67	4,54	6,38	5,46
Pyrénées	Laveyron	150	111,14	9,63	12,79	11,21
	Barèges	1650	133,86	1,88	5,44	3,66

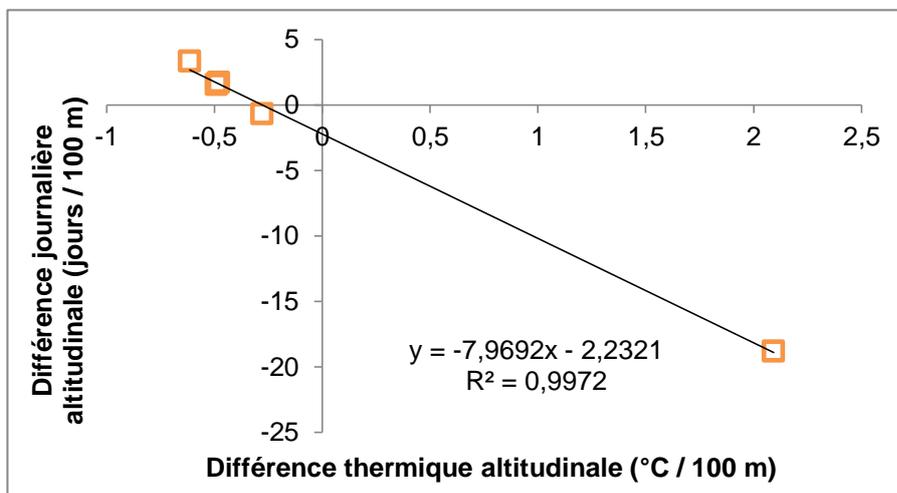
TABLEAU 5 : DATE MOYENNE DE DEBOURREMENT ET TEMPERATURES MOYENNES EN FONCTION DES DIFFERENTES PARCELLES D'OBSERVATIONS.

On peut voir sur le **tableau 6** que les populations évoluent avec un décalage du débourrement différent selon les sites. Ce décalage est en moyenne de 8,5 jours entre N4 et N1, soit +1,7 jour pour 100 m d'augmentation altitudinale au Ventoux ; et est de 22,71 jours entre Barèges et Laveyron, soit +1,51 jour pour 100 m d'augmentation altitudinale dans la vallée des Gaves. Ces variations, plutôt similaires, entre les sites sont expliquées par les variations de températures qui sont respectivement de l'ordre de -0,48 °C et -0,49 °C pour 100 m d'augmentation altitudinale au Ventoux et dans les Pyrénées. A Clermont-Ferrand le décalage entre les deux stations d'observation, qui ne se suivent pas sur gradient altimétrique, est de -18,83 jours pour 100 m d'augmentation altitudinale ; sur le même site, on constate une inversion thermique entre les deux lieux qui donne une augmentation thermique de +2,09 °C pour 100 m d'augmentation altitudinale. Ainsi on a une **relation date de débourrement / température qui se traduit par une précocité moyenne de 2,18 jours / °C au Ventoux, 2 jours / °C sur la vallée de des Gaves, et de 9 jours / °C à Clermont-Ferrand**. Par ailleurs, au Ventoux, le débourrement est en moyenne plus précoce à 1100m qu'à 900 m (-0,71 jours / 100 m) alors qu'il n'y a pas inversion thermique (-0,28 °C / 100 m), ce qui donne un cette fois-ci **un retard de - 2,54 jours / °C entre N2 et N1**. Les valeurs de variations du débourrement pour une même différence thermique et pour une même variation d'altitude sont différentes entre les sites, **la même variation de température aboutit à des décalages de phénologie printanière différents et nous avons deux valeurs aberrantes entre les placettes d'observations de Clermont et N2-N1**.

Site	Parcelle	Différence altitudinale (m)	Diff. alt. du deb (jours)	Diff. alt. du deb (jours/100m)	Diff. thermique altitudinale (°C)	Diff. thermique altitudinale (°C/100m)
Ventoux	N4 - N1	500	8,50	1,7	-2,40	-0,48
	N2 - N1	200	-1,43	-0,71	-0,55	-0,28
	N4 - N2	300	9,93	3,31	-1,84	-0,61
Clermont-Ferrand	Fontfreyde - La prairie	50	-9,42	-18,83	1,05	2,09
Pyrénées	Barèges - Laveyron	1500	22,71	1,51	-7,35	-0,49

TABLEAU 6 : DIFFERENCES JOURNALIERE ET THERMIQUE ALTITUDINALE DU DEBOURREMENT

En corrélant ces différences journalières et différences thermiques altitudinales (**graphique 6**) on s'aperçoit que la relation est parfaitement linéaire entre les sites : plus la différence thermique sur un même gradient altitudinal est grande, plus l'écart entre les dates de débourrement est important. Ainsi une **augmentation de 1 °C de la différence thermique entre niveaux altitudinaux durant le mois précédant le développement foliaire, se traduit par une différence journalière du débourrement augmentant de 10,20 jours** selon la relation : $y = -7,9692x - 2,2321$ avec un coefficient de détermination de 0,9972.



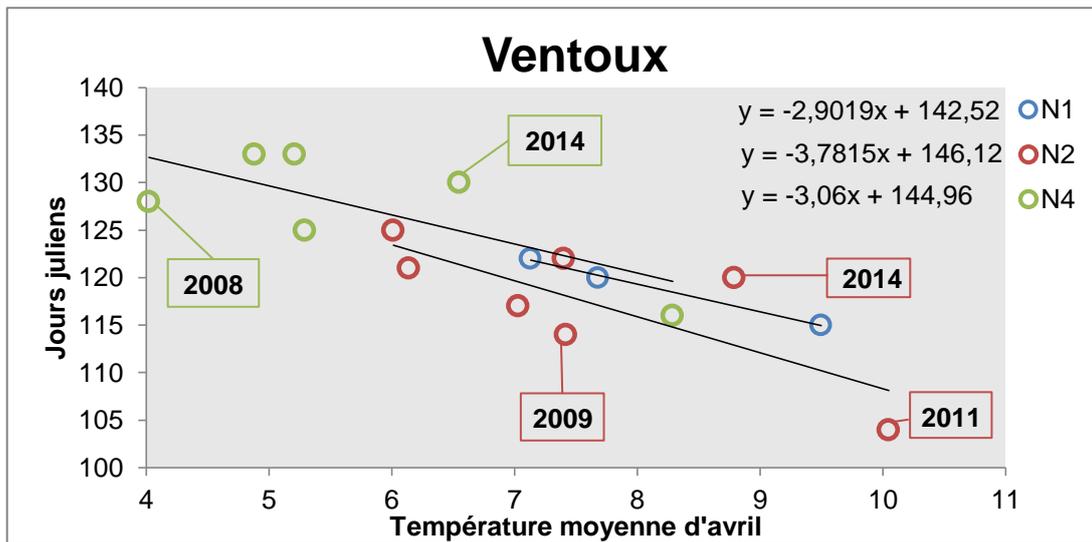
GRAPHIQUE 6 : RELATION ENTRE LES VARIATIONS JOURNALIERES DU DEBOURREMENT ET LES VARIATIONS THERMIQUES DES MOIS DE MARS OU D'AVRIL EN FONCTION DE L'ALTITUDE.

VARIATIONS SPATIOTEMPORELLES DES DATES DE DEBOURREMENT

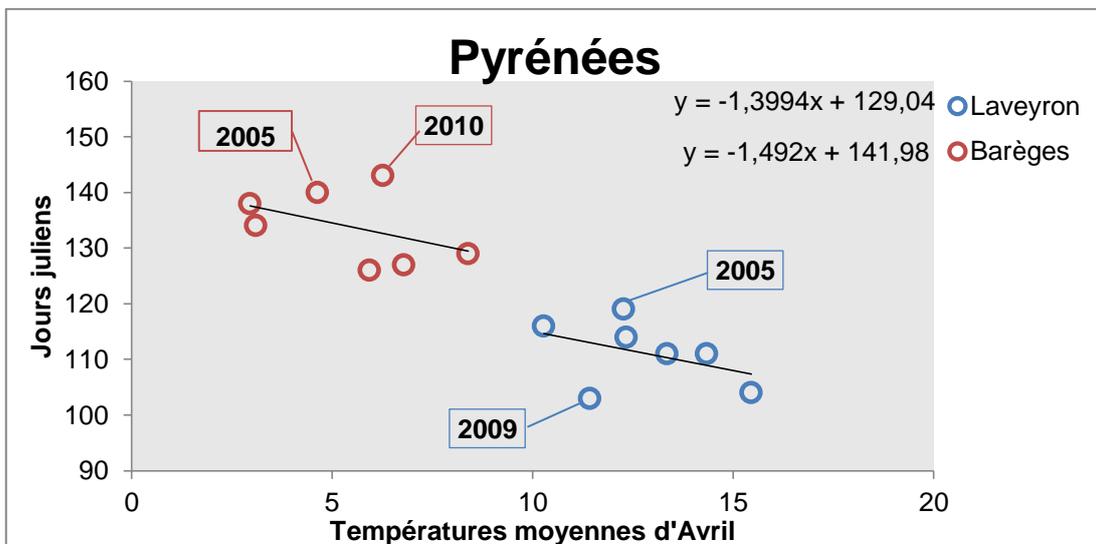
RELATION TEMPERATURE - DEBOURREMENT

Si l'on corrèle les dates de débourrement d'année en année avec les températures de Mars ou d'Avril (**graphiques 7,8, et 9**), on obtient pour chaque site les relations les plus linéaires avec :

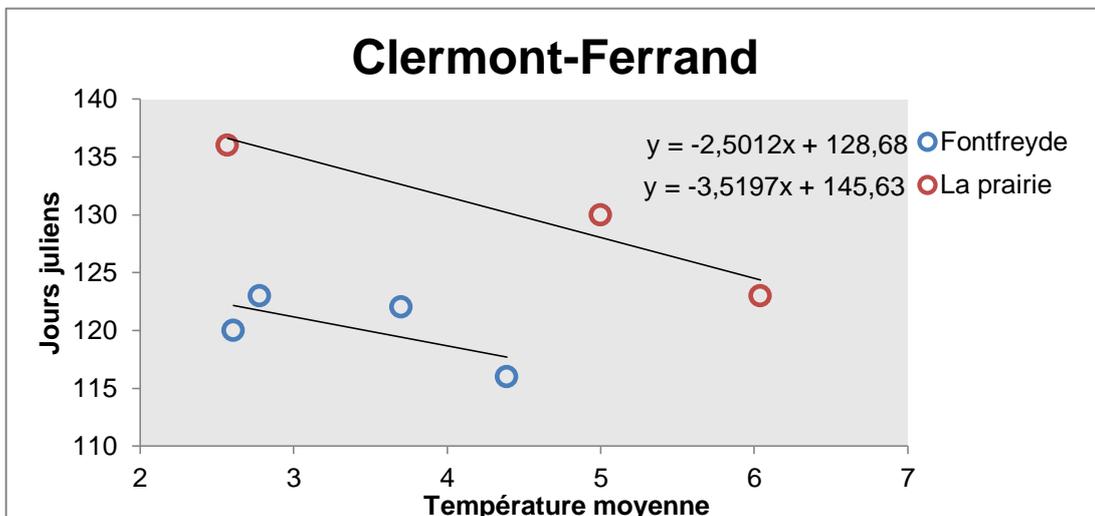
- Les températures d'Avril au Ventoux et dans les Pyrénées
- Les températures de Mars pour « La prairie » à Clermont-Ferrand
- Les températures de Mars-Avril pour Fontfreyde à Clermont Ferrand



GRAPHIQUE 7 : DATES DE DEBOUREMENT AU MONT VENTOUX EN FONCTION DES TEMPERATURES MOYENNES D'AVRIL



GRAPHIQUE 8 : DATES DE DEBOUREMENT DANS LA VALLEE DES GAVES EN FONCTION DES TEMPERATURES MOYENNES D'AVRIL



GRAPHIQUE 9 : DATES DE DEBOUREMENT A CLERMONT-FERRAND EN FONCTION DES TEMPERATURES MOYENNES DE MARS-AVRIL (FONTFREYDE) ET DE MARS (LA PRAIRIE)

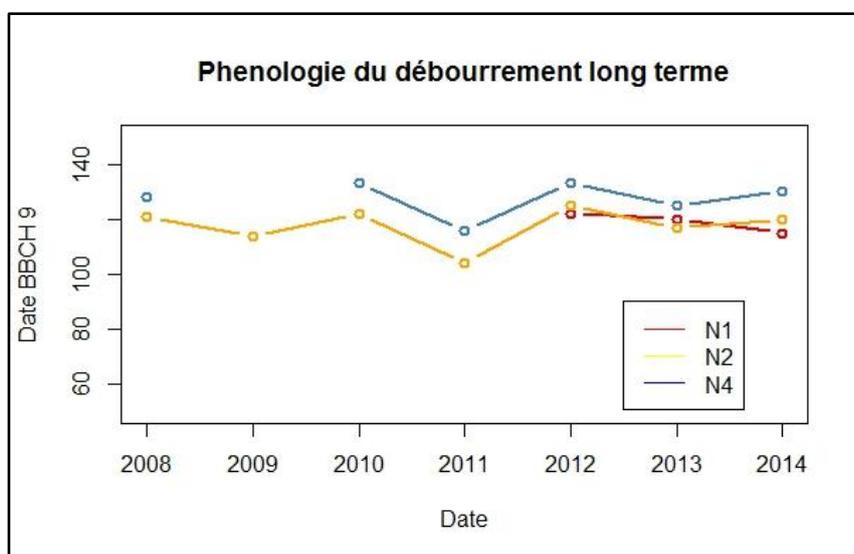
On peut d'ores et déjà remarquer grâce à ces graphiques et aux résidus calculés (écarts entre la date de débourrement constatée et la relation température-débourrement établie ; **annexe 17**), les années sortantes de la relation normalement constatées entre les températures et les dates de débourrement. Ces points sortant sont signalés par un encadré signifiant l'année concernée. Ces années où l'on constate des anomalies sont :

- 2009, 2011 et 2014 en N2 au Mont Ventoux
- 2008 et 2014 en N4 au Mont Ventoux
- 2005 et 2009 à Laveyron dans la vallée des Gaves
- 2005 et 2010 à Barèges dans la vallée des Gaves

A Barèges, nous avons choisi de ne pas considérer les années 2006 et 2007 comme des années à anomalies, malgré leur résidu supérieur à 4, car les dates des années 2005 et 2010 tirent la courbe de tendance vers le haut. On voit aussi sur le **graphique 7** que la relation linéaire représentant les dates d'occurrence du débourrement en fonction des températures d'Avril au Mont Ventoux est *plus précoce sur la parcelle N2 que sur la parcelle N1*. Ceci peut être considéré comme une anomalie puisque N1 se situe plus en contrebas (900 m) que N2 (1100m) et devrait donc débourrer plus tôt puisque les températures y sont plus chaudes (8,10 °C contre 7,55 °C). Les dates de débourrement correspondant pour ces parcelles et ces années-là ne s'expliquent pas par la relation avec les températures moyennes normalement constatée. Les dates d'occurrence du débourrement sont aussi inversées sur le Site de Clermont-Ferrand (débourrement bien plus tardif sur La prairie située 50 m plus bas que Fontfreyde) mais ceci peut s'expliquer par une inversion thermique en Avril.

EVOLUTION LONG TERME DU DEBOURREMENT

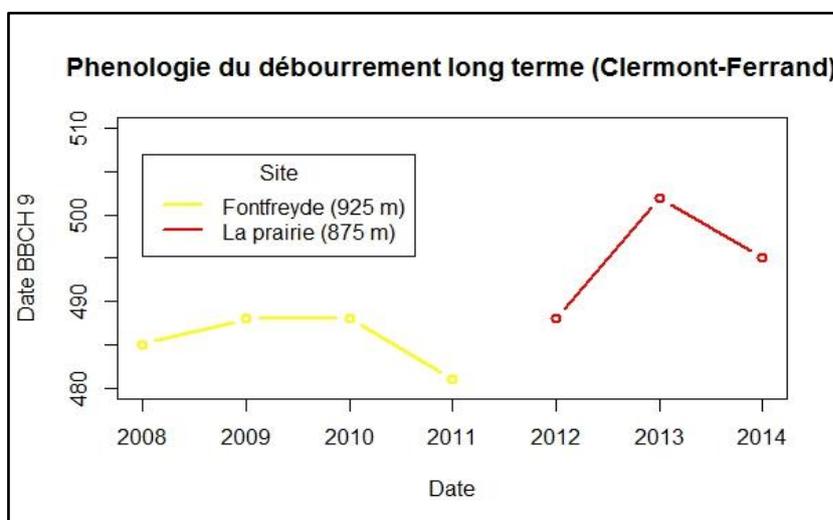
Aux Mont Ventoux (**graphique 10**), si l'on prête attention à l'évolution de la date d'occurrence du débourrement uniquement sur les placettes N2 et N4, on peut voir que les populations évoluent avec un décalage constant et régulier. Ce décalage est en moyenne de 9,93 jours pour la période 2008 – 2014, soit **+3,31 jours pour 100 m**



GRAPHIQUE 10 : OCCURRENCE DES DATES DE DEBOURREMENT SUR LES DIFFERENTES PLACETTES D'OBSERVATIONS (N1, N2, N4) DU VENTOUX DE 2008 A 2014.

d'augmentation altitudinale. Comme mentionné précédemment, on voit que les dates de débourrement des placettes N1 et N2 sont très rapprochées sur les trois années de suivis. En moyenne, les individus sur N2 débourrent plus tôt (117^{ème} jour) que les individus N1 (120^{ème} jour) en 2013, ce qui constitue une anomalie car les températures moyennes sont légèrement plus élevées en N1 qu'en N2 (7,68 °C contre 7,03 °C ; voir **annexe 17**).

Il est difficile de faire une analyse spatiale pour Clermont-Ferrand car les deux placettes ne se situent pas sur un gradient altitudinal et nous n'avons aucune année commune de données. Pourtant on peut quand même visualiser sur le **graphique 11** le débourrement en moyenne

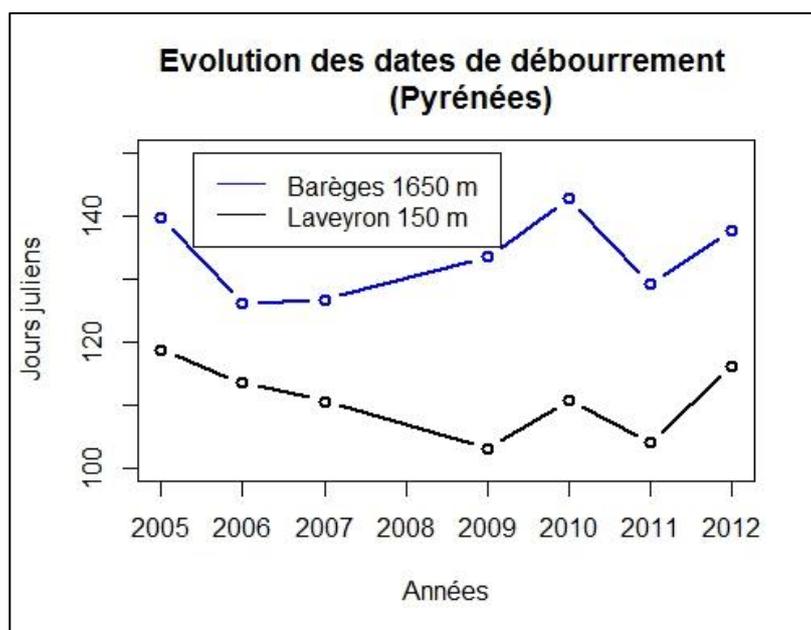


plus précoce à 925 m (Fontfreyde) qu'à 875 m (La prairie). On rappelle que ceci

GRAPHIQUE 11 : OCCURRENCE DES DATES DE DEBOURREMENT SUR LES DIFFERENTES PLACETTES D'OBSERVATIONS (FONTFREYDE, LA PRAIRIE) A CLERMONT-FERRAND DE 2008 A 2014.

est notamment dû à une inversion thermique : il fait plus chaud de 1,42 °C à Fontfreyde qu'à « La prairie » durant le mois d'avril.

On observe moins de parallélisme entre les deux placettes du transect Pyrénéens (**graphique 12**) qu'entre les placettes N2 et N4 du Ventoux. En 2009 il y a 31 jours d'écart entre les dates de débourrement des deux niveaux, alors que la différence est normalement de 22,71 jours. Mais l'écart de température est de 1°C plus important cette année-là par rapport à la moyenne, ce qui peut expliquer le décalage conséquent en terme journalier. A l'inverse en 2006 l'intervalle de débourrement s'élève

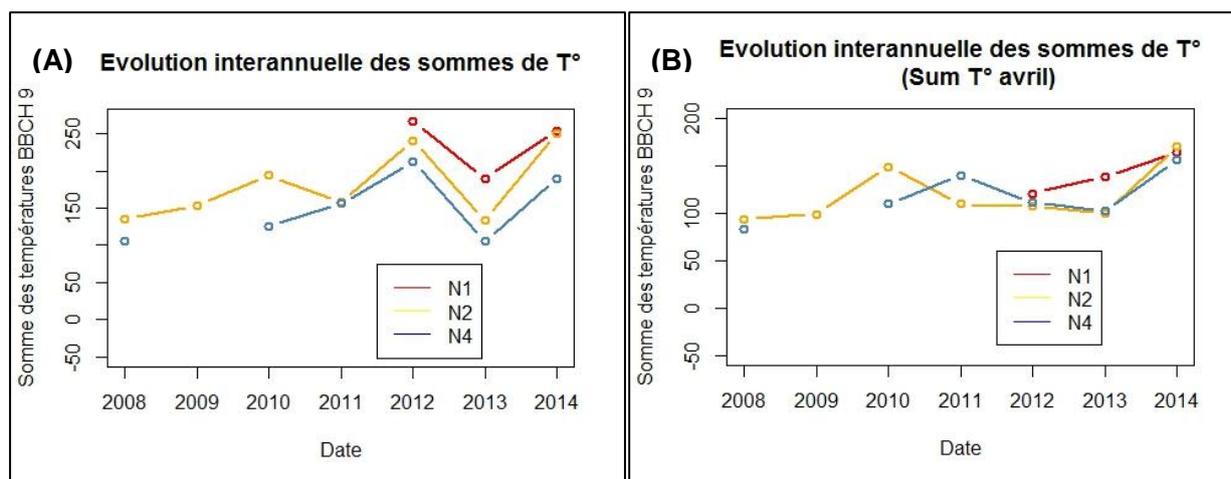


GRAPHIQUE 12 : OCCURRENCE DES DATES DE DEBOURREMENT SUR LES DIFFERENTES PLACETTES D'OBSERVATIONS (LAVEYRON, BAREGES) DANS LA VALLEE DE LA GAVE DE 2005 A 2012.

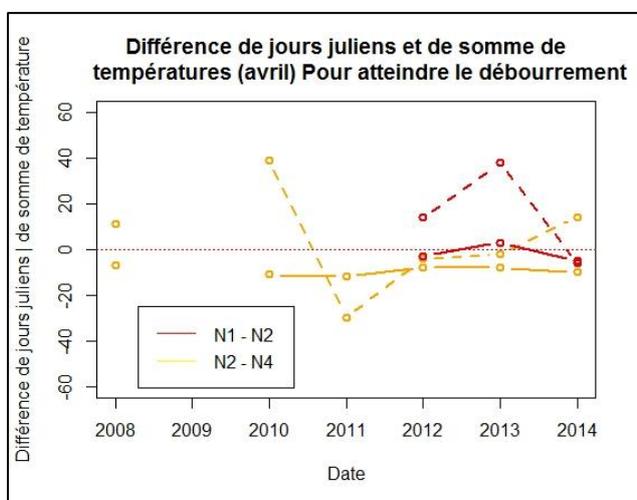
à seulement 12 jours en raison d'un écart de température moindre entre les deux parcelles.

EVOLUTION LONG TERME DES SOMMES DE TEMPERATURES MENANT AU DEBOURREMENT SUR LE VENTOUX

Selon le **graphique 13 A**, l'année 2012, où les populations de Hêtre ont connu une phénologie printanière particulièrement tardive, est l'année qui est aussi la plus chaude. Ceci constitue une anomalie puisque, plus les températures sont chaudes, plus le débourrement est censé être rapide. En revanche, si l'on commence à prendre en compte les températures de forcing uniquement à partir du mois d'avril (**graphique 13 B**) on observe une forte diminution des accumulations de températures en 2012 par rapport au graphique où les températures de forcing de mars sont prises en compte. Ce qui signifie que les températures de mars, cette année-là, ont été particulièrement élevées.



GRAPHIQUE 13 : SOMME DE TEMPERATURES NECESSAIRE POUR PROVOQUER LE DEBOURREMENT. ACCUMULATION DES T° A PARTIR DU 1^{ER} MARS (A) OU 1^{ER} AVRIL (B).



GRAPHIQUE 14 : DIFFERENCES DE JOURS (EN BAS, TRAIT PLEIN) ET DE SOMMES DE TEMPERATURE (EN HAUT, POINTILLES) POUR ATTEINDRE LE DEBOURREMENT

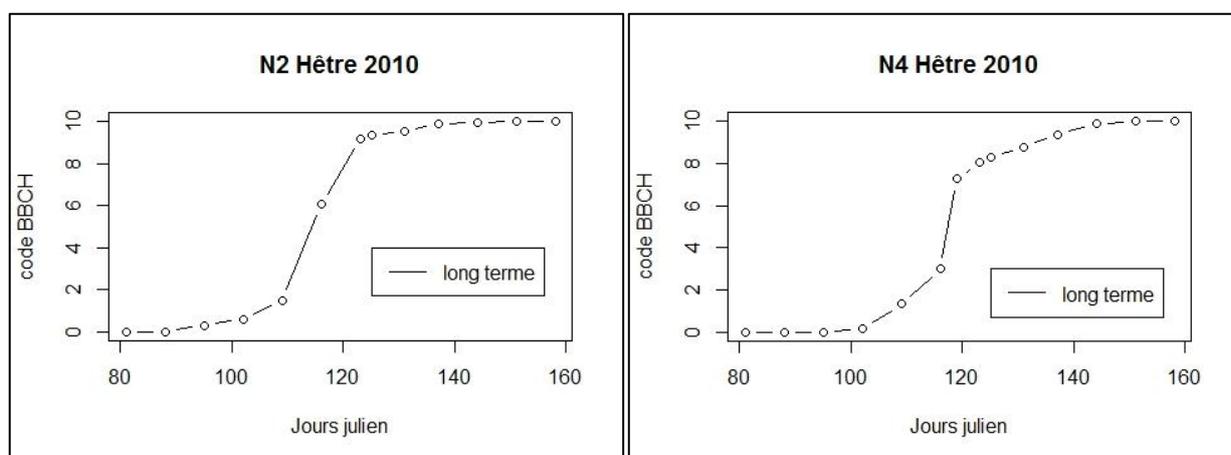
Le **graphique 13 B** confirme que la phénologie du débourrement au Ventoux est principalement régulée par les températures d'Avril.

On remarque par ailleurs que les différences thermiques sont fortement variables par rapport aux différences journalières de débourrement plutôt stables entre les niveaux altitudinaux (**graphique 14**). Les sommes de températures accumulées sont très variables en fonction des sites contrairement aux dates de débourrement qui, elles, sont plus

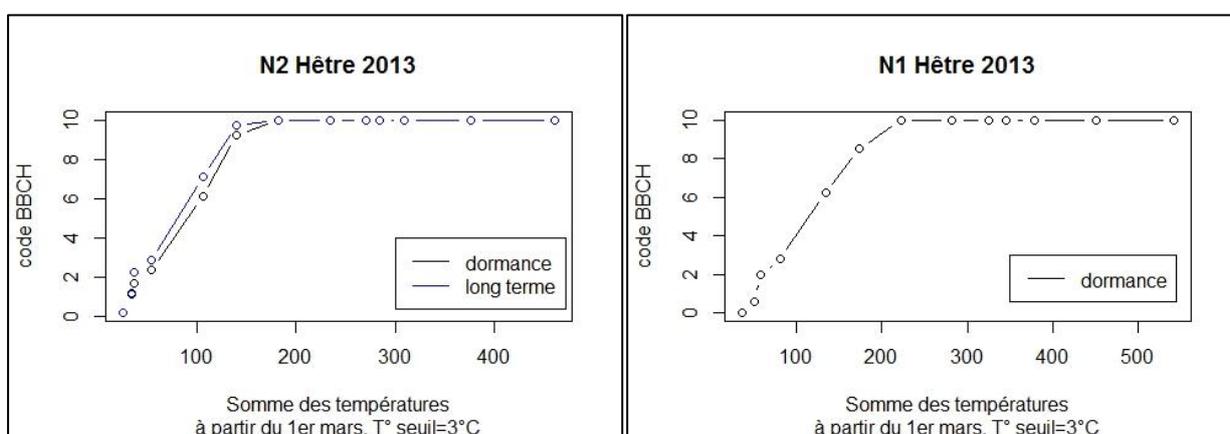
constantes dans le temps. Il y a donc une forte variabilité thermique qui ne se traduit pas dans des variations temporelles de débourrement observées, ce qui confirme la **faible sensibilité thermique du Hêtre**.

CINETIQUE DU DEBOURREMENT EN FONCTION DES JOURS JULIENS ET DES SOMMES DE TEMPERATURES

La cinétique de débourrement en fonction des jours juliens représente l'évolution de stades phénologiques BBCH en fonction du temps. La trajectoire générale des courbes (**graphiques 15**) est de forme sigmoïdale, en 3 phases : une première phase de progression assez lente, suivie d'une phase d'évolution phénologique plus rapide, en pic, et enfin, une fois que le stade 9 est atteint, la progression phénologique diminue pour atteindre un plateau au stade BBCH 10. La cinétique de ces phases peut varier selon les années et les niveaux altitudinaux, ceci signifiant des différences de conditions climatiques et notamment de conditions thermiques.



GRAPHIQUES 15 : COURBE REPRESENTANT L'EVOLUTION DU DEBOURREMENT AU COURS DU TEMPS SUR LES HETRES DES PARCELLES D'OBSERVATION N2 ET N4 AU MONT VENTOUX EN 2010. LE CODE BBCH 9 CORRESPOND AU DEBOURREMENT. DEBOURREMENT (BBCH = 9) ATTEINT AU 122^{EME} JOUR SUR N2 ET AU 133^{EME} JOUR SUR N4.



GRAPHIQUES 16 : COURBE REPRESENTANT L'EVOLUTION DU DEBOURREMENT EN FONCTION DES TEMPERATURES DE FORCING SUR LES HETRES DES PARCELLES D'OBSERVATION N1 ET N2 AU MONT VENTOUX EN 2013. LE CODE BBCH 9 CORRESPOND AU DEBOURREMENT.

La trajectoire des courbes de l'évolution des stades phénologiques BBCH en fonction des sommes de températures (**graphiques 16**) est moins sigmoïdale que celle de l'évolution phénologique en fonction des jours juliens : on observe plutôt une première phase d'évolution rapide des différents stades phénologiques, avant d'atteindre un plateau au stade BBCH 10. Ainsi la prise en compte de l'accumulation des températures de forcing linéarise la relation au débourrement. Toutefois la linéarité de cette courbe ne se vérifie pas d'années en années, on observe parfois des arrêts de l'évolution de la cinétique de débourrement malgré une accumulation croissante de températures chaudes (**annexe 18**). L'accumulation des températures de forcing est moindre en altitude : par exemple, les températures accumulées à partir du premier mars 2013 pour atteindre la date de débourrement moyenne s'élèvent à 190°C pour la population N1 et à 134°C pour la population N2.

DETERMINATION DES DATES DE LEVEE DE DORMANCE

En **annexe 17** se trouve le tableau synthétique des dates de débourrement et de levée de dormance en fonction des sites, parcelles et années d'observations ; avec les températures moyennes des mois de mars et d'avril. Les graphiques produits d'évolution du délai moyen et du taux de débourrement moyen en fonction des parcelles d'observations, des années et des dates de récolte sont présentés sous forme de boîte à moustache en fonction des dates de prélèvement en **annexe 19**. Le rectangle représente le premier et le troisième quartile, les segments aux extrémités représentent les valeurs extrêmes, et la ligne au milieu la médiane.

DETERMINATION DE LA DATE DE LEVEE DE DORMANCE : LES VARIATIONS SPATIALES ET LES VARIATIONS ENTRE DIFFERENTES METHODES

Voici dans le **tableau 7** les dates de levée dormances déterminées et moyennées entre populations selon les trois méthodes du seuil de DMD, du DMD, et du taux de débourrement.

Site	Parcelle	Altitude (m)	Moyenne de débourrement (jours)	Moyenne de LD ¹ (jours)		
				DMD seuil	DMD	Tx deb
Ventoux	N1	900	119,00	57,08	26,33	31,50
	N2	1100	117,57	64,35	31,25	47,50
	N4	1400	127,50	53,08	19,00	47,25
Clermont-Ferrand	FontFreyde	925	120,25	34,61	3,67	6,67
	La prairie	875	129,67	43,79	18,67	12,50
Pyrénées	Laveyron	150	111,14	27,88	18,00	18,00
	Barèges	1650	133,86	5,17	18,00	18,00
Moyennes Totales				40,85	19,27	25,92

TABLEAU 7 : MOYENNES DES DATES DE DEBOURREMENT ET DE LEVEE DE DORMANCE SUR LES DIFFERENTES PARCELLES D'OBSERVATIONS

On remarque que les dates de levée de dormance déterminées selon les 3 méthodes sont plus précoces avec la méthode du DMD (19 janvier), puis du taux de débourrement (26 janvier), et enfin les plus tardives avec la méthode du seuil de DMD (10 février). Les dates de levées de dormance, quelles que soient les méthodes de détermination utilisées, sont généralement plus précoces à haute altitude qu'à faible altitude, sauf entre N1 et N2. Pour ces deux niveaux altitudinaux les dates de levées de dormances sont toujours plus précoces à 900 m qu'à 1100 m.

¹ Levée de dormance

LES VARIATIONS SPATIOTEMPORELLES : ANOMALIES DU DEBOURREMENT ET LEVEE DE DORMANCE

Site	Parcelle	Code parcelle	Année	Date de débourrement	LD - seuil	LD - DMD	LD - TX	Résidus
Ventoux	N1	1	2012	122	55,5	16	NA	-0,170547
		1	2013	120	64	15	15	0,233408
		1	2014	115	51,75	48	48	-0,04805
	N2	2	2011	104	55	46	60	4,115925
		2	2012	125	54,89	16	44	-1,6181595
		2	2013	117	77	15	30	2,536055
		2	2014	120	70,52	48	56	-7,119385
	N4	3	2011	116	36	32	60	3,5926
		3	2012	133	63,83	16	44	-2,9728
		3	2013	125	57	15	44	3,7726
		3	2014	130	55,5	13	41	-5,083
	Clermont	Fontfreyde	4	2008	120	14,52	-12	-33
4			2010	123	43,31	5	19	-1,273336
4			2011	116	46	18	34	1,699732
La prairie		5	2012	123	58,12	39	NA	1,371012
		5	2013	136	45	9	17	0,584371
		5	2014	130	28,25	8	8	-1,9685
Pyrénées	Laveyron	6	2011	104	27,88	18	18	3,405276
	Barèges	7	2011	129	5,17	18	18	0,4472
			Moyennes	121,47	47,85	20,16	30,76	0,19

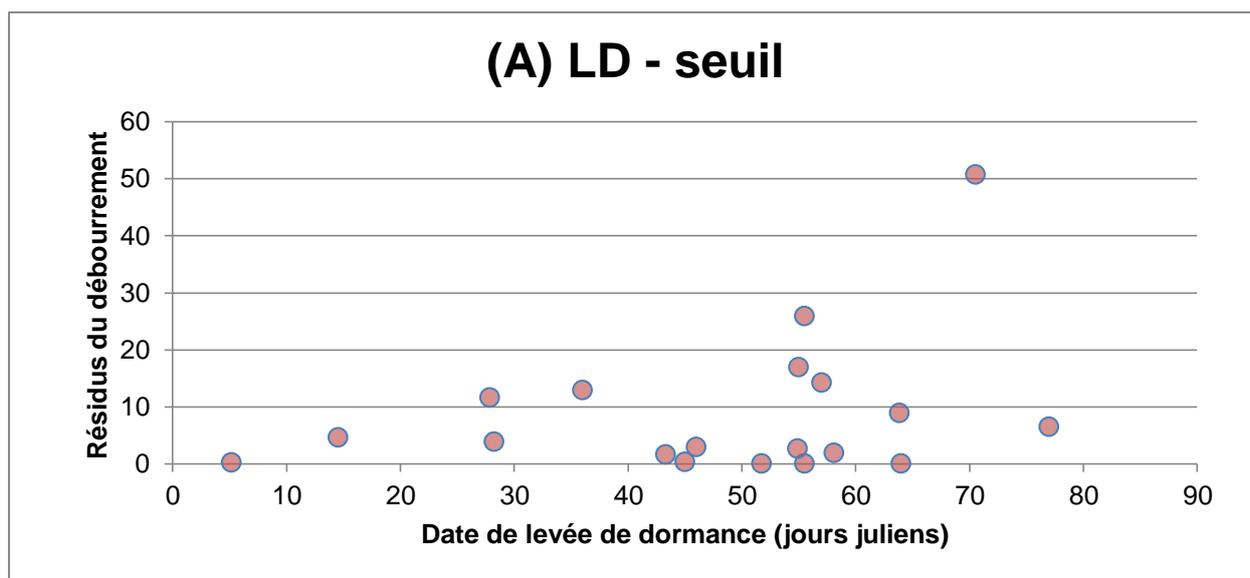
TABLEAU 8 : SYNTHÈSE DES DATES DE LEVÉE DE DORMANCE ET RÉSIDUS PAR ANNÉE ET PAR PARCELLE D'OBSERVATIONS

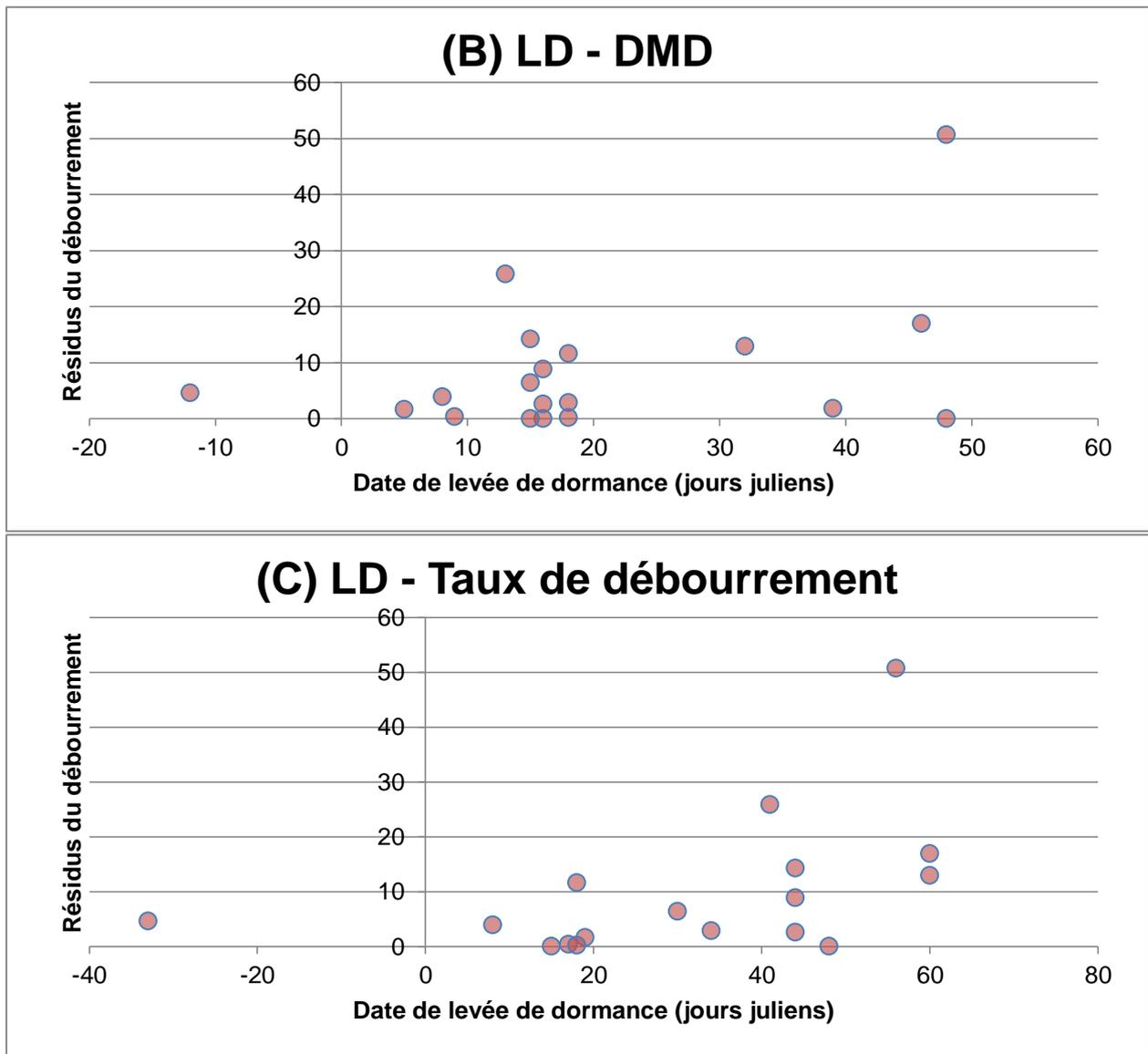
Sur le **tableau 8** sont représentées les dates de levée de dormance par année et par site. En vert sont mises en évidence les anomalies dues à une absence de variation altitudinale dans la date d'occurrence du débourrement, et en orange sont représentées les années où les points sortent de la relation normalement constatée entre débourrement et température. Toutes les anomalies restantes après avoir filtré les disponibilités en données d'observations de la levée de dormance se situent sur le Ventoux. On ne peut donc pas expliquer les anomalies du débourrement des autres sites par la levée de dormance en raison du manque de données. Pour ce qui est des anomalies dues à une absence de variation altitudinale dans la date d'occurrence du débourrement (**en vert**), la levée de dormance a toujours lieu plus tardivement en N2 qu'en N1 sauf pour la méthode de détermination du DMD : la date de levée de dormance des deux placettes survient au même moment, le 15 janvier.

En ce qui concerne les anomalies annuelles où les points sortent de la relation normalement constatée entre débourrement et température (**en orange**), on remarque :

- En 2011 sur N2 : une date de levée de dormance plus précoce que la moyenne dans le cadre de la méthode de détermination grâce au seuil de DMD (55^{ème} jour pour 64,35 de moyenne), tandis que les deux autres méthodes présentent une date de levée bien plus tardive (46^{ème} jour contre 31,25 de moyenne pour le DMD ; et 60^{ème} jour contre 47,5 de moyenne pour le taux de débourrement). Rappelons que la date de débourrement est particulièrement précoce par rapport à la moyenne de la parcelle d'observation (104^{ème} jours contre 117,57 en temps normal).
- En 2014 sur N2 : les dates de levée de dormance déterminées sont toutes supérieures aux moyennes (entre 6 et 17 jours de plus selon la méthode de détermination). Et la date de débourrement cette année-là (120^{ème} jour) est proche de la moyenne de 117,57.
- En 2014 sur N4 : les dates de levées de dormance ne s'éloignent pas trop des normales de détermination. Elle arrive presque au même moment dans le cas du DMD seuil (55,5^{ème} jour pour 53,08 de moyenne) et est quelque peu plus précoce dans le cas des deux autres méthodes (environ 6 jours d'avance en comparaison aux normales). Il en va de même pour la date de débourrement qui n'est pas tellement plus tardive que la moyenne (130^{ème} jour contre 127,5).

Les **graphiques 17 A, B, et C** suivants présentent la relation entre les dates de levée de dormance déterminées selon les différentes méthodes, et les résidus du débourrement mis au carré afin d'éviter les valeurs négatives et de mieux observer leur distribution.





GRAPHIQUE 17 : RESIDUS DU DEBOURREMENT AU CARRE EN FONCTION DES DATES DE LEVEE DE DORMANCE. METHODE DE DETERMINATION : (A) DMD-SEUIL, (B) DMD, (C) TAUX DE DEBOURREMENT.

Quelle que soit la méthode de détermination on retire la même information des trois graphiques : plus la date de levée de dormance est tardive plus les résidus sont dispersés et peuvent atteindre des valeurs fortes. Leur distribution forme une sorte de triangle rectangle dont la pointe se situerait à l'origine du graphique et le côté opposé au niveau de l'abscisse représentant les dates de levée de dormance survenant le plus tard dans le temps. Ainsi il semblerait que plus la date de levée de dormance soit tardive, plus débourrement qui s'ensuit a des chances de ne pas s'expliquer par une relation établie avec les températures printanières.

CAPACITE DES MODELES A OPTIMISER

Les résultats des simulations de dormance effectuées peuvent être consultés en **annexe 20**.

- **DMD – seuil :**

Le meilleur modèle en Fit (c'est-à-dire en simulant la dormance en laissant s'autodéterminer l'entrée en dormance) est **Erez** avec une efficacité de 64 % et un t0 de 10,30 jours (t0 = entrée en dormance), tandis que le meilleur modèle avec t0 fixé est **Dormphot** avec une efficacité de 52 % et un t0 au 1^{er} novembre en T° horaire. Dans l'ensemble les modèles Erez (entre 20 % et 64 % d'efficacité) et Dormphot (entre 29 % et 52 % d'efficacité) font de bonnes simulations. L'on retrouve souvent les modèles Chuine et Richardson inverse avec des efficacités positives, mais peu élevées, aux alentours de 10%.

- **DMD :**

Le meilleur modèle en Fit est **Chuine** en T° moyenne avec une efficacité de 44 % et un t0 à -9,90 jours, et le meilleur modèle avec t0 fixé est aussi **Chuine** en T° moyenne avec une efficacité de 0 % et un t0 au premier novembre. Le modèle Chuine est particulièrement efficace en fit quel que soit le type de température utilisé. En revanche on constate une très mauvaise efficacité de tous les modèles lors des simulations avec le t0 fixé, avec des pourcentages toujours négatifs.

- **Taux de débourrement :**

Le meilleur modèle en Fit est à nouveau **Erez** avec une efficacité de 66 % et un t0 à -5,5 jours. Malgré le fait qu'on n'ait pas pu obtenir de résultat pour un t0 fixé au 1^{er} novembre en T° minimale et horaires, le meilleur modèle avec t0 fixé est encore **Erez** avec une efficacité de 50 % et un t0 au 15 octobre. Dans l'ensemble Chuine (de -6 % à 42 %) et Erez (minimum de 42 %) sont les modèles pour lesquels on obtient les meilleures simulations.

INTERPRETATION ET DISCUSSION

DEBOURREMENT ET TEMPERATURES PRINTANIERES

SENSIBILITE THERMIQUE DU DEBOURREMENT CHEZ LE HETRE

Nous retrouvons une relation significative entre le débourrement et les températures printanières comprises entre Mars et Mai déjà rapportée par de nombreux auteurs (**Thompson et Clark, 2008 ; Vitasse et al 2009 b ; Fu et al, 2012 a**). Sur le Ventoux et dans les Pyrénées ce sont les températures d'Avril qui expliquent la majeure partie des variations de dates de débourrement entre années, tandis que ce sont plutôt les températures de Mars et d'Avril à Clermont-Ferrand. Par ailleurs, on ne retrouve pas le résultat de **Cufar et al. (2012)** avec un rôle des températures de Mars à faible altitude et des températures d'Avril à haute altitude.

Si l'on s'intéresse à la cinétique de la phénologie du débourrement du Hêtre en fonction des jours juliens ou en fonction de l'accumulation de température selon les années, on s'aperçoit que la trajectoire des courbes est différente : de trois phases évolutives lorsqu'on est en jours juliens on passe à deux phases en accumulation de température. L'évolution des phases phénologiques du débourrement en fonction de l'accumulation des températures de forcing est plus linéaire, le développement foliaire des bourgeons évolue donc de manière constante selon une relation affine en fonction des températures de forcing. Le fait que certaines années ne présentent pas d'évolution des codes BBCH malgré une augmentation des sommes de températures accumulées est dû soit à l'existence d'autres facteurs environnementaux impactant le débourrement (ex. la teneur en eau du sol), soit à des erreurs d'observations.

Sur le Mont Ventoux, lorsqu'on compare les dates de débourrement et les accumulations de températures sur le long terme, on se rend compte d'une forte variabilité thermique qui ne se traduit pas dans les variations temporelles de débourrement de la même ampleur, qui sont beaucoup plus stables dans le temps et ce malgré des variations de températures printanières moyennes pouvant fluctuer de manière importante. Ceci traduit la faible sensibilité thermique du Hêtre déjà constatée par **Lebourgeois et al., 2008, Vitasse et al., 2009, a et b, Fu et al., 2013**. Bien que nos séries phénologiques long terme ne dépassent pas les 8 années consécutives d'observations (**graphiques 10, 11, et 12**), période assez courte à l'échelle du temps, et ne nous permettent donc pas de tirer de conclusions bien tranchées, on ne remarque pas de tendances allant vers une plus grande précocité ou tardiveté. Le processus phénologique du débourrement conserve une période très régulière d'année en année.

La sélection naturelle peut induire une adaptation locale des populations aux conditions thermiques des lieux dans lesquelles elles se trouvent. Les seuils d'accumulation de

températures chaudes pour provoquer le développement ontogénique du bourgeon sont moindres à haute altitude qu'à faible altitude puisque les températures sont naturellement moins élevées en hauteur (**Nielsen et Jorgensen, 2003** ; **Davi et al., 2011** ; **Dantec et al., 2013**). Par exemple, les températures accumulées à partir du premier mars 2013 pour atteindre la date de débourrement moyenne s'élèvent à 190°C pour la population N1 et à 134°C pour la population N2.

DES VARIATIONS THERMIQUES ET PHOTOPERIODIQUES A L'ORIGINE DES VARIATIONS ALTITUDINALES DES DATES DE DEBOURREMENT

Lorsqu'on compare les dates moyennes de débourrement des différentes populations par rapport aux températures printanières des parcelles dans lesquelles elles évoluent on s'aperçoit que la réponse thermique du débourrement n'est pas cohérente entre les sites. Par exemple, la date moyenne de débourrement sur «La prairie » à Clermont-Ferrand a lieu le 30 avril pour une moyenne thermique de 4,54 °C, tandis qu'elle survient généralement plus tardivement - le 4 mai - à Barèges dans les Pyrénées alors que les normales sont plus élevées (5,44 °C). En comparant les variations journalières du débourrement aux variations thermiques entre niveaux altitudinaux, on a une corrélation significative entre le débourrement et l'altitude, les variations journalières du débourrement entre niveaux altitudinaux selon les sites fluctuent de manière significative lorsqu'elles sont rapportés à une augmentation de 100 m d'altitude : +1,7 jour / 100 m au Ventoux, +1,51 jour / 100 m dans la vallée des Gaves. Les populations présentent un débourrement plus tardif à haute altitude et ces variations correspondent à celles déjà observées par différents auteurs : +2 jour / 100 m en Allemagne (**Dittmar et Elling, 2006 a**), +1.1 à 3.4 jours / 100 m dans les Pyrénées (**Vitasse et al., 2009 b**), et enfin +2,6 jours / 100 m en Slovénie (**Čufar et al., 2012**). La variation des températures entre niveaux altitudinaux sur nos sites d'études expliquent ces différents délais : on a une précocité moyenne de 2,18 jours / °C au Ventoux, et de 2 jours / °C sur la vallée des Gaves en phase avec les résultats de **Vitasse** (1,9 jours / °C ; **2009**) et de **Lebourgeois et al.** (2,3 jours / °C ; **2008**). Malgré ces résultats en accord avec la bibliographie, sur nos sites d'études, deux corrélations inverses apparaissent entre les deux sites d'études de Clermont-Ferrand et du Ventoux (N2 et N1), et présentent des valeurs aberrantes respectives de -18,83 jours / 100 m et de -0,71 jours / 100 m. Bien loin des résultats précédent nous avons ainsi un décalage de 9 jours par °C d'augmentation altitudinale à Clermont-Ferrand et de -2,54 jours / °C entre N2 et N1. La même variation de température aboutit parfois à des décalages de phénologie printanière différents. La relation entre variations thermiques et variations journalières du débourrement établie dans le **graphique 6** montre que l'écart augmente de façon linéaire : plus le décalage de température est grand entre niveaux altitudinaux, plus l'intervalle entre les dates de débourrement des deux populations sera important. En moyenne, une différence de températures printanière

augmentant de 1 °C se traduira par un écart du débourrement de 10,20 jours plus fort, et le rapport s'inverse lorsque $x = -0,28^{\circ}\text{C}$. Soit, lorsque les températures sont moindres de 0,28 à 100 m d'altitude au-dessus, il n'y a théoriquement pas de différence entre les dates de débourrement des deux niveaux altitudinaux. Cette relation est à même de pouvoir justifier le peu de variations rencontrées entre les dates de débourrement des parcelles d'observations N1 et N2 (**graphique 10**) d'année en année ; la différence thermique pour 100 m entre ces deux parcelles est exactement de $-0,2772^{\circ}\text{C} / 100 \text{ m}$, soit tout proche des $-0,28^{\circ}\text{C}$ qui marque le point d'inversement. C'est pour cette même raison que le débourrement est bien plus tardif à 875 m qu'à 925 m à Clermont-Ferrand : le rapport est de $+2,09^{\circ}\text{C} / 100 \text{ m}$ qui donne une nette inversion thermique entre les deux parcelles malgré l'augmentation altitudinale ce qui fait que le débourrement est plus précoce de 18,83 jours pour 100 m d'élévation altimétrique.

Cette relation entre variation thermique et variation journalière du débourrement est pour le moins surprenante et difficile à interpréter car cela veut dire que pour une unité de forcing de différence pour une même variation altitudinale, les réponses du processus du débourrement sont différentes selon les sites. Existe-t-il une explication ou le point de Clermont constitue-t-il juste une valeur aberrante due à l'inversion thermique entre les deux sites ? Il est possible que des différences de photopériode (plus importante à Clermont-Ferrand) ou de dormance puissent expliquer ce comportement. Mais un travail intégrant plus de sites serait nécessaire pour vérifier cette hypothèse.

ANOMALIES CONSTATEES ET LIMITE DE L'UTILISATION D'UN GRADIENT ALTITUDINAL

A l'issue de l'analyse spatiotemporelle nous avons plusieurs anomalies du débourrement, notamment des points sortant de la relation normalement constatée entre date de débourrement et température printanière :

- 2009, 2011 et 2014 en N2 au Mont Ventoux
- 2008 et 2014 en N4 au Mont Ventoux
- 2005 et 2009 à Laveyron dans la vallée des Gaves
- 2005, 2006, 2007 et 2010 à Barèges dans la vallée des Gaves

Ainsi qu'une absence de variation altitudinale dans les dates d'occurrence du débourrement en dépit de conditions climatiques différentes :

- Les individus N2 débourent plus tôt ($117^{\text{ème}}$ jour) que les individus N1 ($120^{\text{ème}}$ jour) en 2013, alors que les températures moyennes sont légèrement plus élevées en N1 qu'en N2 (7,68 contre 7,03).

La théorie selon laquelle le gradient altitudinal est représentatif d'un gradient temporel connaît quelques limites dues à des caractéristiques spécifiques aux populations et aux milieux dans lesquelles elles ont évolué :

- Des conditions pédologiques et climatiques qui peuvent être différentes entre les niveaux altitudinaux
- Une possible adaptation génétique des différentes populations de Hêtre aux conditions locales.
- Des dynamiques naturelles : les individus des sites situés en contrebas peuvent être d'âges différents de ceux d'en haut selon la dynamique des peuplements

LA LEVEE DE DORMANCE

DIFFICULTE A DETERMINER UNE DATE DE LEVEE DE DORMANCE

La détermination de la date de levée de dormance, qui n'est pas un processus directement observable, s'est révélée très compliquée malgré tout le matériel et les méthodes mises en place. Concernant les méthodes de détermination par le DMD ou le taux de débourrement, nous avons souvent observé une décroissance ou une croissance continue de ces deux critères pour une même population et pour une même année (**annexe 19**). Ceci empêche de bien visualiser une stabilisation dans l'évolution du DMD ou du taux de débourrement et donc ne nous permet que difficilement de décider d'une date de sortie de dormance. L'établissement d'un seuil de DMD comme troisième méthode était censé nous affranchir de ce genre de difficulté décisionnelle, seulement, l'établissement de ce seuil varie selon les années et ne correspond pas toujours au 30^{ème} jour précisément. Ce qui aboutit sur une interpolation linéaire qui semble bien souvent inexacte lorsque la stabilisation du DMD se fait avant cette limite du 30^{ième} jour. Ce qui explique pourquoi la date moyenne déterminée selon cette méthode (**tableau 7**) est plus tardive que celles des deux autres méthodes (entre 15 et 20 jours de plus environ). Ainsi, selon les années, en raison de la décroissance continue du DMD, de la croissance continue du taux de débourrement, de la présence de plusieurs seuils pour ces deux indicateurs, ou encore de l'inexactitude et de la variabilité du DMD seuil, nous avons été confronté plusieurs fois à une telle absence d'évidence concernant la détermination d'une date de levée de dormance que l'on en est venu à s'interroger sur l'existence même de la sortie de dormance et de la dormance elle-même. Ce questionnement fait écho à la partie bibliographique concernant les rôles supposés ou affirmés des températures de chilling, de forcing, et de photopériode qui soulèvent une question sur la notion de « besoins en chilling » : l'accumulation des températures de chilling durant la période d'endodormance est-elle réellement un besoin physiologique de l'arbre ou constitue-t-elle uniquement un signal

quantitatif à partir duquel lever la dormance, et que la photopériode pourrait venir empêcher ou substituer selon les cas ?

MEILLEURE METHODE DE DETERMINATION DE LA LEVEE DE DORMANCE

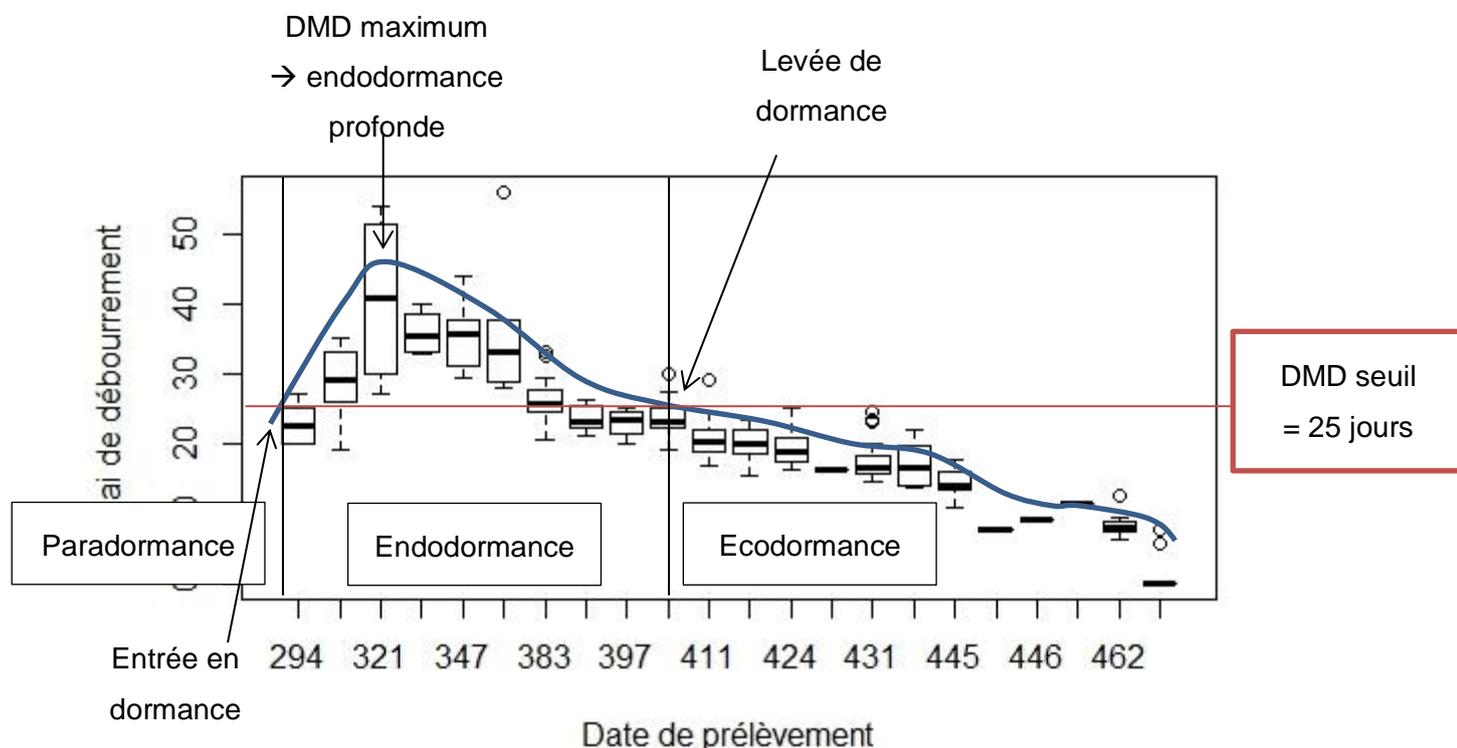
Au vu des résultats de modélisation, les meilleures prédictions se font lorsque l'entrée en dormance n'est pas fixée. Mais les t0 alors obtenus sont rarement convaincants, car compris entre -9,90 jours et 10,30 jours, c'est-à-dire entre le 22 décembre et le 10 janvier. D'après la bibliographie le Hêtre initie sa sénescence assez tôt, aux alentours de début octobre (**Murray et al, 1989 ; Lebourgeois et al, 2008 ; Vitasse et al., 2009 c**) et entre donc ensuite en paradormance aux alentours de octobre-novembre. Les simulations effectuées en Fit montrent des dates d'entrée en dormance ne correspondant pas à la réalité.

Nous devons donc nous tourner vers les simulations à t0 fixé. Selon les méthodes de détermination de la levée de dormance, les résultats de modélisation sont très différents. On obtient en effet de très mauvais résultats de la méthode DMD avec le meilleur modèle atteignant difficilement les 0 % d'efficience. Les résultats semblent un peu meilleurs avec la méthode de détermination par le taux de débourrement, mais la méthode pour laquelle les simulations ont été les plus efficaces semble être celles du **DMD seuil**. C'est aussi la méthode de détermination qui possède le meilleur modèle en t0 fixé : **Dormphot** avec 12,53 jours d'écart par rapport à la date de levée de dormance réellement observée (RMSE) pour une date d'entrée en dormance fixée au 1^{er} novembre.

Les simulations effectuées sur PMP nous amènent donc à conclure que la meilleure méthode de détermination de la levée de dormance était celle du DMD seuil.

L'EVOLUTION DU DELAI MOYEN DE DEBOURREMENT ET DU TAUX DE DEBOURREMENT

Les prélèvements d'échantillons ont débuté relativement tôt dans les Pyrénées et nous permettent de schématiser l'ensemble de la tendance générale que suivent les DMD depuis l'entrée jusqu'à la sortie de dormance (**graphique 18**).



GRAPHIQUE 18 : GRAPHIQUE TYPE DE L'ÉVOLUTION DES DMD EN FONCTION DES DATES DE PRÉLEVEMENT.

Dans les autres séries du Mont Ventoux et de Clermont-Ferrand nous n'avons bien souvent que la seconde partie de la courbe avec la décroissance du DMD puisque les expériences ont débuté plus tard. L'établissement d'un DMD seuil nous permet de découper le graphique du délai de débourrement en fonction des dates de prélèvements afin de pouvoir visualiser les trois parties fonctionnelles de la dormance (paradormance, endodormance et écodormance), et d'en déduire ainsi les dates d'entrée et de sortie de dormance. Lorsque le DMD passe au-dessus de la barre des 25 jours nous entrons dans la phase de dormance à proprement parler pour la majeure partie de l'automne et de l'hiver. Plus le DMD est important pour une date de prélèvement en particulier, plus cela signifie que la dormance est profonde. Enfin lorsque le DMD franchit à nouveau le seuil de 25 jours, cela symbolise la sortie de dormance et le passage à la phase d'écodormance dans l'attente des conditions favorables qui mèneront au développement foliaire. Le DMD est toujours supérieur à 0, il y a donc toujours un certain délai journalier à partir du moment où la dormance est levée pour atteindre le débourrement. Durant ce délai le bourgeon gonfle progressivement pour finir par éclater et laisser apparaître ses feuilles et/ou ses fleurs.

Par ailleurs, le délai moyen de débourrement semble être le principal indicateur de la levée de dormance puisque ce délai correspond au temps que met pour déboutrer les bourgeons d'un rameau placé en conditions de forcing à partir de la date où il a été prélevé *in situ*. La réduction de ce délai entre deux dates de prélèvement correspond donc à une exposition à des températures froides supplémentaires. Une stabilisation dans ce délai signifie soit une absence de températures froides, soit que la dormance a été levée. Le taux de débourrement, quant à lui, représente le nombre de bourgeons qui ont atteint le débourrement par rapport au nombre

de bourgeons total du rameau. L'augmentation du taux de débourrement correspond donc à une augmentation de la proportion des bourgeons qui sont sortis de dormance. On peut donc conclure que le délai moyen de débourrement stabilisé représente une date à partir de laquelle les premiers bourgeons sont sortis de la dormance, tandis qu'un taux de débourrement important représente une date à partir de laquelle la majorité des bourgeons ont levé la dormance, et donc une fin de levée de dormance (**figure 14**). On observe d'ailleurs un décalage moyen entre les dates déterminées par la méthode « DMD » et les dates déterminées par la méthode « taux de débourrement » (**tableau 7**) de 6,65 jours. On pourrait supposer que ce décalage correspond justement à la durée de sortie de dormance au sein de la tige.

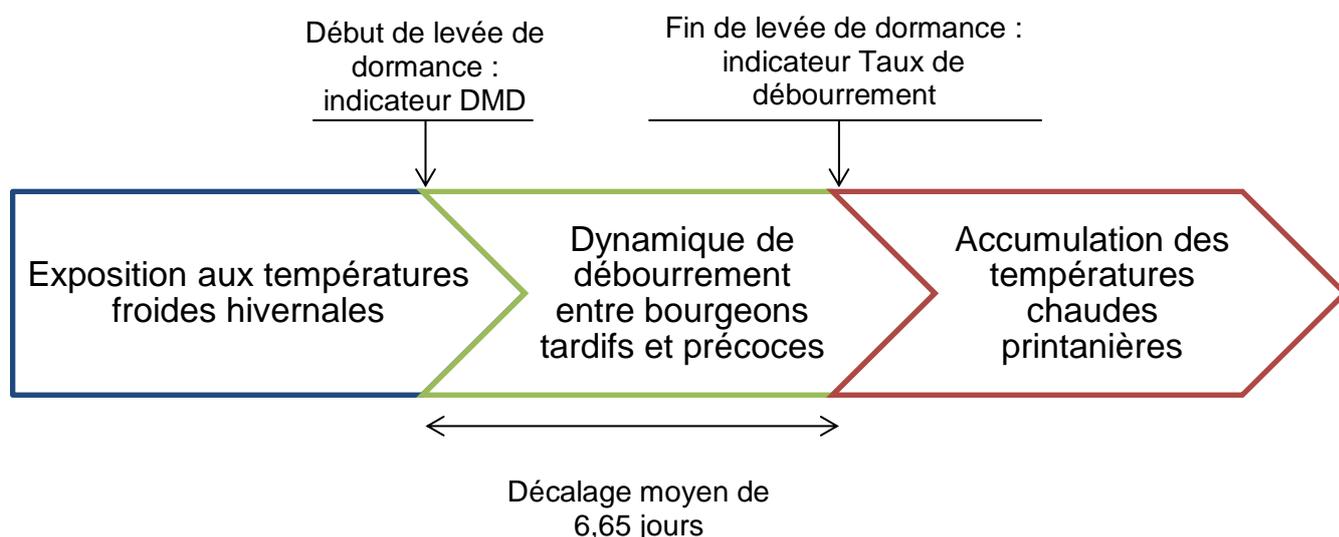


FIGURE 14 : SCHEMATISATION DE LEPRÉSENTATION DES DIFFÉRENTS INDICATEURS AUX DIFFÉRENTES PHASES DE DÉVELOPPEMENT

VARIATIONS SPATIOTEMPORELLES DE LA LEVÉE DE DORMANCE ET ANOMALIES DU DÉBOURREMENT

L'étape de modélisation nous permet de dire que la meilleure méthode de détermination s'avère être celle du DMD seuil. Voici donc le **tableau 9** récapitulatif final des dates de débourrement et de levée de dormance avec, comme précédemment, en vert les anomalies dues à une absence de variation altitudinale dans la date d'occurrence du débourrement, et en orange les années où les points sortent de la relation normalement constatée entre débourrement et température.

Site	Parcelle	Code parcelle	Année	Date de débourrement	Date de levée de dormance	Temp. Avril	Moyennes	
							DEB.	LD
Ventoux	N1	1	2012	122	55,5	7,13	119	57,08
		1	2013	120	64	7,68		
		1	2014	115	51,75	9,5		
	N2	2	2011	104	55	10,05	117,57	64,35
		2	2012	125	54,89	6,01		
		2	2013	117	77	7,03		
		2	2014	120	70,52	8,79		
	N4	3	2011	116	36	8,29	127,5	53,08
		3	2012	133	63,83	4,88		
		3	2013	125	57	5,29		
		3	2014	130	55,5	6,55		
	Clermont	Fontfreyde	4	2008	120	14,52		
4			2010	123	43,31			
4			2011	116	46			
La prairie		5	2012	123	58,12			
		5	2013	136	45			
		5	2014	130	28,25			
Pyrénées	Laveyron	6	2011	104	27,88			
	Barèges	7	2011	129	5,17			
				Moyennes	121,47	47,85		

TABLEAU 9 : SYNTHÈSE DES DATES DE DEBOURREMENT, DATE DE LEVÉE DE DORMANCE, ET TEMPÉRATURES MOYENNES SELON LES PARCELLES D'OBSERVATIONS

ANOMALIE SPATIALE

De manière ponctuelle nous avons observé une anomalie du débourrement en 2013 où le débourrement des individus N2 était plus précoce (117^{ème} jour) que les individus N1 (120^{ème} jour) en 2013, alors que N2 se situe plus en altitude et que les températures moyennes sont légèrement plus élevées en N1 qu'en N2 (7,68 contre 7,03). Le Hêtre nécessite une exposition particulièrement importante aux températures de chilling durant la dormance (Murray et al., 1989 ; Thompson et Clark, 2008 ; Caffara et Donnelly, 2011) et l'accumulation d'une certaine quantité de températures de chilling, doit être atteinte plus rapidement à haute altitude ou latitude qu'à des niveaux inférieurs (Cufar et al., 2012 ; Vitasse et Basler, 2013). Ainsi la dormance est théoriquement levée plus tôt à haute altitude qu'à faible altitude. Or c'est l'inverse qui se produit en 2013 : la sortie de dormance survient au 64^{ème} jour en N1 et au 77^{ème} jour en N2. Si les températures de chilling expliquent la régulation de la dormance, ce sont les températures de forcing qui guident la majeure partie du débourrement et sont primordiales dans sa date d'occurrence (Schaber et Bardeck, 2003 ; Vitasse, 2009). La levée de dormance

plus tardive en N2 laisse donc penser que les besoins en froid nécessaires à la levée de dormance ont été atteints plus tard qu'en N1. Ainsi la population se situant à 1100 m débourre non seulement plus tôt qu'à 900 m mais lève paradoxalement plus tard la dormance, et ceci en dépit de températures de forcing plus favorables au débourrement à 900 m qu'à 1100 m. Par ailleurs la relation inverse entre les deux catégories de température assure que plus l'exposition aux chilling est importante (et donc la levée de dormance précoce), meilleure est la réaction aux températures chaudes printanières (**Murray et al., 1989 ; Schaber et Bardeck, 2003 ; Caffara et Donnelly, 2011**). Pourtant le débourrement reste plus rapide à 1100 m qu'à 900 m. D'un point de vue des conditions thermiques, la phénologie du débourrement en N2 est absolument incompréhensible.

Cette année-là la LD a été particulièrement tardive en N2. Elle survient le 77^{ème} jour, soit 13 jours de plus comparé à la moyenne de la parcelle et c'est par ailleurs la date de levée de dormance la plus tardive de toutes nos observations. Or la relation entre date de levée de dormance et résidus des dates de débourrement nous a montré que plus la LD était tardive, plus la distribution des résidus était dispersée et plus ils pouvaient atteindre de fortes valeurs. Cette corrélation nous a permis de conclure que dans le cas d'une levée de dormance tardive, nous avons plus de chances de nous retrouver face à un débourrement qui ne s'explique pas réellement par une relation avec les températures printanières et qui impliquerait donc l'intervention d'un autre facteur de régulation du débourrement. Il faut donc chercher l'explication à l'anomalie du débourrement entre N1 et N2 en 2013 autrement que par les températures.

Falusi et Calamassi (1990, 1996) et ensuite **Fu et al. (2013)** suggèrent un effet des longues photopériodes chez les individus n'ayant pas été suffisamment exposés aux températures de chilling, notamment une stimulation de la rapidité de croissance et des taux de débourrement. On pourrait donc penser qu'en 2013, sur la parcelle N2 au Mont Ventoux, les jours longs se sont partiellement substitués au manque d'exposition aux températures de chilling. L'hiver 2012-2013 a été favorable à une LD plus précoce en N1 qu'en N2. A 1100 m, la tardiveté consécutrice de la sortie de dormance tardive est le signe de besoins en froid mal complétés et ainsi les arbres de la placette N2 devraient nécessiter un degré d'exposition au forcing plus fort qu'en N1 pour débourrer. Cependant, l'allongement de la photopériode au printemps pourrait compenser ce retard, soit par l'augmentation du taux d'accumulation des températures de forcing, ou soit par la diminution de la quantité de températures de forcing requise pour le débourrement. Malgré les conditions climatiques plus favorables au débourrement en N1, l'effet de la photopériode semble contrebalancer le manque de chilling en N2 et au final aboutir sur un débourrement plus précoce à 1100 m d'altitude qu'à 900 m.

Une autre explication à cet inversement phénologique malgré des températures de forcing plus légèrement favorables à 900 m d'altitude qu'à 1100 m est l'existence d'un cline génétique chez le Hêtre. Selon **Huxley (1938)**, un cline est un écotone* dans lequel une série de communautés expose un gradient continu de modifications morphologiques ou physiologiques. Plus techniquement un cline représente des écotypes (variétés) d'espèces montrant des différences phénotypiquement et/ou génétiquement graduelles sur une aire géographique. Ceci est le résultat d'une hétérogénéité environnementale. Les clines génétiques résultent de la modification de la fréquence d'un allèle dans la ressource génétique du groupe ou taxon en question (**Begon et al., 2006**). Les clines peuvent s'exprimer dans le temps ou l'espace (**Pianka, 2000**). Le long d'un même gradient climatique, les espèces peuvent montrer des clines génétiques opposés. Théoriquement le Hêtre est plus tardif à haute altitude, mais lorsque l'on mène des expériences en jardin commun les hêtres provenant de populations de plus hautes altitudes débourrent plus tôt que celles de basses altitudes. C'est ce que l'on appelle un *contre-gradient*. Ces clines pourraient être expliqués par des seuils d'accumulation de température moindre pour le débourrement à de hautes altitudes. Chez le Frêne et le Chêne, qui sont aussi des espèces plus tardives à haute altitude qu'à basse altitude, on observe des comportements inverses : ils gardent les mêmes tendances de débourrement le long d'un gradient altitudinal ou en jardin commun. Ils sont en co-gradient (**Von Wuehlisch et al., 1995 ; Vitasse et al., 2009 c ; Davi et al., 2011**). En dépit d'une certaine proximité entre les populations dans leur aire naturelle, l'altitude mène à des différenciations génétiques dans la phénologie et la croissance. Les populations de basses altitudes ont généralement de plus forts taux de croissance. En fait, ce trait résulte d'une différenciation de la pression de sélection en fonction de l'altitude : les populations de basse altitude tendent à s'adapter au climat doux et qui permet donc une meilleure allocation pour la croissance et la compétition, tandis que les populations de haute altitude ont surtout besoin d'accroître leur période végétative, et montrent un moindre taux de croissance et une meilleure tolérance au froid (**Vitasse et al., 2009 c**). Ainsi la population N2 aurait une phénologie du débourrement plus précoce cette année-là malgré des températures d'Avril plus élevées sur la parcelle N1 en raison d'un cline génétique en contre-gradient.

ANOMALIES TEMPORELLES

Il s'agit des années où les points sortent de la relation normalement constatée entre débourrement et température.

De la même manière que pour l'année 2013, **la levée de dormance en 2014 sur N2** constitue la seconde date la plus tardive de tous nos relevés (70,52^{ème} jour) et nous pouvons penser que ces deux dates de levées de dormance relèvent particulièrement la moyenne de LD de la parcelle d'observation N2 (64,35 sur N2 contre 47,85 tous sites confondus). La date de

débourrement n'est par ailleurs pas aussi tardive que pourrait le laisser penser la date de levée de dormance, ainsi cette date de débourrement qui ne s'explique pas par les températures printanières, peut s'expliquer par rapport au facteur photopériodique de façon équivalente à ce qui a été constaté sur N2 l'année précédente : la longue photopériode stimule le débourrement de la population N2 qui n'a pas reçu suffisamment de température de chilling durant l'hiver 2013-2014.

En 2011 sur N2, la levée de dormance est précoce (avance de 9,35 jours par rapport à la moyenne) pour débourrement précoce (13,57 jours d'avance). Les températures moyennes en Avril sont très élevées, dépassant les 10 °C, alors qu'elles sont normalement de 8,10 °C. La date de débourrement cette année est la deuxième date de débourrement la plus précoce (104^{ème} jour). De la même manière que **Vitasse et Basler en 2013**, nous avons très peu de dates de débourrement avant le 20 avril. Seulement trois dates se produisent avant ce seuil, dont deux dans les Pyrénées et celle sur N2 en 2011. Par ailleurs, la courbe de tendance des dates de débourrement tous sites confondus et fonction des températures printanières (**graphique 5**) présentait une cassure lorsqu'on approche des 10°C, et faisant tendre la courbe vers une limite proche des 100 jours (soit aux alentours du 10 avril). On pourrait donc supposer l'existence d'un facteur limitant qui empêche les arbres de débourrer de manière trop précoce lorsque les températures printanières sont anormalement élevées. **Fu et al. (2012 c)** et **Vitasse et Basler (2013)** avaient émis l'hypothèse qu'un seuil photopériodique minimum empêcherait les arbres de débourrer trop tôt dans des conditions extrêmes de réchauffement printanier afin de prévenir l'arbre contre les gelées tardives. Or c'est exactement le cas de figure auquel nous sommes confrontés ici : la levée de dormance précoce en N2 cette année-là est le signe d'une bonne exposition aux températures de chilling, mais la rapidité du débourrement semble limitée par un facteur limitant en proportion aux températures anormalement élevées du mois d'Avril. Nos résultats vont dans le sens des hypothèses des précédents auteurs : les courtes photopériodes de fin d'hiver et de début de printemps agissent sur la population N2 en 2011 comme un facteur limitant du débourrement chez le Hêtre lorsque les températures trop élevées et engendrent un risque d'exposition des bourgeons débourrés aux gelées tardives. Les gelées tardives représentent un événement écologique important qui affecte fortement la vitalité et la compétitivité des Hêtres ; la levée de dormance rend l'ébauche florale particulièrement sensible aux températures négatives, ce qui peut entraîner l'apparition de nécroses (**Legave, 1978 ; Rodrigo et Herrero, 2002 ; Caprio et Quamme, 2006**). Selon les niveaux de dégâts, la réfection ou la production de nouvelles feuilles demande de l'énergie et impacte donc la croissance radiale. Ainsi, en fonction des années, la croissance radiale peut être réduite de plus de 90% en comparaison avec la croissance moyenne des années précédentes (**Dittmar et Elling, 2006 b**).

En 2011 sur N4 : la levée de dormance se situe dans la normale (55,5^{ème} jours contre 53,08) pour un débourrement tout autant dans la moyenne (130^{ème} jours contre 127,5) malgré des températures en Avril de 6,55 °C alors qu'elles sont normalement de 5,71 °C. Si l'on en croit la relation aux températures, le débourrement aurait donc dû avoir lieu plus tôt puisque les températures étaient plus élevées que d'ordinaire. Nous pouvons penser que cette anomalie n'en était pas vraiment une puisque lorsque l'on regarde le **graphique 7** on voit que les 6 années de données de débourrement se divisent en deux de part et d'autres de la relation avec les températures d'Avril sans vraiment voir une date de débourrement rentrer exactement dans la relation. Par ailleurs la date de levée de dormance étant au 55,5^{ème} jour, soit au 24 février, nous montre que les hêtres se retrouvent cette année-là en phase d'écodormance dès Mars et commenceraient donc à être en capacité d'accumuler des températures de forcing un mois avant la relation établie. A cela vient s'ajouter des accumulations de températures de forcing dès Mars bien plus fortes en 2014 que par rapport aux autres années (**graphique 13**). Ainsi, même si nous avons constaté une meilleure corrélation générale des dates de débourrement de N4 avec les températures d'Avril il se peut qu'à 1400 m, lorsque la levée de dormance se fait relativement précocement et que les conditions sont favorables en Mars, que le débourrement s'explique par les températures du même mois ou des températures conjointe de Mars et d'Avril.

ERREURS EXPERIMENTALES EN CHAMBRE CLIMATIQUE

En ce qui concerne les mesures de levée de dormance sur le Mont Ventoux, une erreur expérimentale à Avignon, probablement due à une réinitialisation des conditions des chambres climatiques, a fait passer la photopériode de 16h à 12h entre 2012 et 2013. Sachant que la photopériode durant les mois de mars et d'avril, c'est-à-dire durant les mois précédents le débourrement, s'élève de 11h53 à 13h27 au Mont Ventoux (**ptaff, 2014**), la période d'éclairement *in situ* devient donc supérieure à la période d'éclairement en chambre expérimentale en 2013 et 2014. Cette erreur peut donc être un facteur limitant dans le cadre de notre analyse puisque les conditions de forcing ne sont pas strictement respectées.

Les interprétations quant au rôle de la photopériode expliquant les anomalies du débourrement constatées en 2013 et 2014 sur le gradient altitudinal du Mont Ventoux peuvent donc être remises en question. Toutefois cette erreur est à relativiser du fait que les 12 h de photopériode peuvent tout à fait être représentatives de conditions de forcing étant donné que ce sont plutôt les courtes photopériodes de février qui seraient un facteur limitant du débourrement dans des conditions de printemps très doux selon **Fu et al. (2012 c)**.

COMPREHENSION DES MECANISMES DE LA DORMANCE PAR L'INTERMEDIAIRE DES MEILLEURS MODELES

Les meilleurs modèles des simulations des dates de levée de dormance, ceux pour lesquelles nous avons obtenu les meilleures efficacités entre toutes les méthodes de détermination mais aussi selon la meilleure méthode de détermination (DMD seuil), sont les modèles **Erez** et **Dormphot**. S'attacher à comprendre comment les auteurs ont mis au point leur modèles, quels paramètres et quels facteurs ont-ils pris en compte dans leur élaboration, peut nous aider à avancer dans la compréhension des mécanismes de régulation de la dormance.

Le modèle de Erez, le *Dynamic Model*, s'attache à expliquer la dormance et le débourrement sur un fonctionnement biochimique complexe et suppose que le degré d'achèvement de la dormance dépend du niveau d'un certain facteur permettant de rompre la dormance et qui s'accumule dans les bourgeons selon un processus en deux étapes (**figure 15**). La première étape est supposée être un processus réversible produisant un précurseur thermiquement labile. La formation de ce précurseur (comme la transformation de l'amidon en sucres solubles par exemple) est favorisée par l'accumulation des températures de chilling, tandis que les fortes températures rendent le procédé réversible. Une fois qu'une part conséquente du précurseur est accumulée, il est transformé, dans une seconde phase et de manière irréversible cette fois-ci, en une part stable du facteur permettant de rompre la dormance (Chilling portion). Une fois formé, les températures de forcing ultérieures ne peuvent pas diminuer cette part de chilling accumulé et vont plutôt amener le bourgeon vers le débourrement grâce à l'utilisation des sucres solubles produits (**Glozer et al., 2005**).



FIGURE 15 : LE MODELE DYNAMIQUE, UN PROCESSUS EN DEUX ETAPES. D'APRES GLOZER ET AL., 2005

Le modèle Dormphot mis au point par **Caffarra et al. (2011)** est l'aboutissement de la représentation des résultats expérimentaux effectués sur le Hêtre qui montre une interaction de la photopériode avec les températures durant l'écodormance, où une longue photopériode abaisserait la température optimale de développement et accélérerait la croissance des bourgeons (**Chuine et al., 2003**). Par ailleurs le rôle de la photopériode varie en fonction de la quantité de chilling accumulée : le rôle de la photopériode serait plus important lorsque les accumulations de chilling sont insuffisantes.

Nos simulations montrent donc qu'il faudrait créer un modèle dynamique prenant en compte l'effet photopériodique pour modéliser plus exactement la dormance chez le Hêtre.

CONCLUSION

L'étude menée nous a donc permis de confirmer plusieurs lieux communs concernant la sensibilité thermique du débourrement chez *Fagus sylvatica*. Tout d'abord, le débourrement est majoritairement expliqué par les températures printanières, notamment par les températures de Mars et d'Avril puisque nous avons observé une relation significative avec les conditions thermiques des mêmes mois. Pour la majorité des années, le développement foliaire des bourgeons évolue de façon très régulière selon une relation linéaire en fonction des températures de forcing. Ensuite, le Hêtre est une espèce d'arbre pour laquelle les variations thermiques printanières entre les années n'affectent pas la phénologie du débourrement qui reste relativement stable. Cette moindre sensibilité thermique par rapport à d'autres espèces peut être due à l'adaptation génétique, à la dormance, ou à la photopériode. Enfin, selon l'altitude, les hêtres présentent des seuils de somme de températures qui mènent au débourrement, différents en raison d'une adaptation locale des populations aux conditions thermiques. Ces seuils sont moindres à haute altitude puisque les températures y sont naturellement moins élevées qu'en plaine.

Nous avons par la suite mis en évidence une relation étonnante entre variations thermiques et variations journalières altitudinales du débourrement. La comparaison des dates de débourrement et des températures moyennes explicatives de ce processus entre les parcelles d'observations montre parfois des incohérences. Il y a en effet une corrélation significative entre le débourrement et l'altitude, mais les variations journalières du débournement pour une même variation altitudinale présentent de fortes inégalités, notamment à Clermont-Ferrand et entre N1 et N2 au Ventoux. Mettre en corrélation ces variations journalières et thermiques entre niveaux altitudinaux rapportés à 100 m nous permet de constater que la relation est parfaitement linéaire. C'est-à-dire que plus le décalage thermique est important entre deux niveaux altitudinaux d'un même site, plus l'intervalle entre les dates de débournement des deux populations de Hêtre sera important. La relation linéaire devient négative lorsqu'on franchit un seuil situé à $-0,28 \text{ °C} / 100 \text{ m}$. Au-delà de ce seuil, le débournement devient plus précoce à haute altitude qu'à faible altitude. Cette relation peut être due au couple levée de dormance / photopériode qui pourrait expliquer les inversions phénologiques altitudinales à Clermont-Ferrand et au Ventoux : lorsque la variation thermique est inférieure à $-0,2772 \text{ °C} / 100 \text{ m}$ alors le débournement devient plus précoce en altitude.

Les expérimentations conséquentes mises en place et les différentes méthodes utilisées, ne se sont pas avérées très efficaces dans la détermination d'une date de levée de dormance. L'absence notoire de stabilisation dans l'évolution des indicateurs de délai et taux de débournement, ainsi que l'inexactitude de la méthode du DMD seuil, nous amènent à nous

interroger sur la définition de la « sortie de dormance » ? Est-ce réellement une date figée, où l'on passe brutalement de l'exposition aux températures de chilling à l'accumulation des températures de chilling, ou est-ce plutôt un processus dynamique dépendant dans le même temps des deux catégories de températures ? Quoi qu'il en soit les modélisations effectuées sur PMP nous ont montré que les simulations effectuées avec fit de la date d'entrée en dormance ne correspondaient pas à la réalité des dates d'entrée en dormance. Les simulations aux efficacités les plus positives avec des dates d'entrée en dormance fixées nous amènent ainsi à dire que la meilleure méthode de détermination d'une date de LD était celle du « DMD seuil ». Par ailleurs, les prélèvements de rameaux commençant dès le 22 octobre dans les Pyrénées nous ont permis de visualiser les phases de paradormance, d'endodormance et d'écodormance en fonction de la meilleure méthode de détermination, c'est-à-dire le délai moyen de débourrement, et de son seuil fixé à 25 jour dans la vallée des Gaves. Si le délai moyen semble représenter une date de début de levée de dormance, le taux de débourrement semble plus représentatif d'une fin de levée de dormance à l'échelle de la tige.

L'analyse spatiotemporelle du débourrement nous a permis de déterminer les différents types d'anomalies du débourrement selon les sites, mais les correspondances avec des dates de levée de dormance - permettant d'expliquer ces anomalies - n'étaient disponibles que sur le Ventoux.

Ainsi l'absence de variation spatiale du débourrement entre N1 et N2 en 2013 et le débourrement ne s'expliquant pas par les températures en 2014, nous ont amené à considérer les théories concernant **l'effet des longues photopériodes**. En effet, d'un point de vue de conditions thermiques et en connaissance des dates de levée de dormance, la phénologie du débourrement restait incompréhensible pour ces anomalies constatées. Une relation établie entre les dates de levée de dormance et les résidus des dates de débourrement nous a montré plus la LD était tardive, plus le débourrement qui s'ensuivait avait des chances de s'expliquer par un facteur autre que les températures. Nous avons donc pu déduire que l'effet d'une longue photopériode lorsque les dates de dormances sont tardives, et donc que l'exposition aux températures de chilling a été insuffisante, permet de stimuler le débourrement. Ces anomalies peuvent aussi être expliquées par l'existence d'un cline génétique altitudinal en contre-gradient chez le Hêtre : en jardin commun, les populations de haute altitude débourent plus tôt que les populations de basse altitude pour une même quantité de température de forcing donnée. Ces cliniques pourraient être expliquées par des seuils d'accumulation de température moindre pour le débourrement à de hautes altitudes.

La relation entre dates de débourrement et températures printanières présentait une cassure lorsqu'on approchait des 10°C, ce qui laissait supposer l'existence d'un facteur limitant qui empêche le Hêtre de débourent lorsque les températures printanières sont anormalement

élevées. Ce facteur limitant pourrait être la photopériode et son effet a déjà été prouvé auparavant. Ainsi lorsque la dormance se passe relativement bien mais que les conditions thermiques printanières dépassent un certain seuil trop tôt dans l'année, les courtes photopériodes agissent de manière à stopper le développement ontologique des bourgeons. Ce qui explique l'anomalie constatée en 2011 sur N2.

D'un point de vue de modélisation, les meilleurs modèles, Erez et Dormphot, s'attachent à :

- Décrire les processus internes de levée de dormance par l'accumulation réversible d'un précurseur (sucres solubles). Si les températures de chilling ont été suffisantes, l'accumulation de ce précurseur franchit un seuil de suffisance qui permet de rompre la dormance.
- Intégrer l'effet des longues photopériodes sur la stimulation du débourrement et l'interaction avec les températures de chilling.

Il faudrait donc créer, pour simuler plus exactement la dormance, un modèle dynamique prenant en compte l'effet photopériodique. Par ailleurs cette étape de modélisation de la levée de dormance pourra être prolongée à l'avenir par une modélisation du débourrement. D'une part en modélisant le débourrement sans prendre en compte la levée de dormance, et d'autre part en prenant en compte la levée de dormance selon les 3 meilleurs modèles des différentes méthodes de déterminations de la LD, à titre de comparaison.

Nous nous sommes attachés, à travers cette étude, à comprendre des mécanismes de régulation essentiels dans la détermination de la période végétative, et donc de la survie, d'une essence d'arbre prépondérante des forêts européennes. La stratégie de débourrement d'une espèce est bien souvent un compromis entre la maximisation de la croissance avant les sécheresses estivales, et la probabilité de gelée tardives au moment de la levée de dormance. Les arbres ont donc mis au point des systèmes de régulation en fonction des facteurs environnementaux parfois très complexes, comme c'est le cas chez le Hêtre. Le réchauffement climatique d'origine anthropique met en exergue le comportement adaptatif de nombreuses espèces et les relations abscones qui les relient. Cette étape de recherche fondamentale est donc essentielle afin de comprendre de quelle manière les espèces vont réagir au changement global en cours. L'informatique et l'internet ont permis de considérablement faciliter l'échange et la diffusion des recherches mondiales s'effectuant sur le sujet d'une part, ainsi que l'analyse de la réponse phénologique à des conditions climatiques spécifiques via des logiciels d'analyses ou de modélisation d'autre part.

BIBLIOGRAPHIE

BASLER, David et KOERNER, Christian, 2012. Photoperiod sensitivity of bud burst in 14 temperate forest tree species. *Agricultural and Forest Meteorology*. 15 novembre 2012. Vol. 165, pp. 73-81. DOI 10.1016/j.agrformet.2012.06.001.
WOS:000309312800008

BEDNÁŘOVÁ, E., KUČERA, J. et MERKLOVÁ, L., 2010. The onset and duration of vegetative phenological stages in european beech (*Fagus sylvatica* L.) under changing conditions of the environment. *Acta universitatis agriculturae et silviculturae mendelianae brunensis*. 2010. Vol. 58, n° 4, pp. 23-30.

BEGON, Michael, TOWNSEND, Colin R et HARPER, John L, 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Malden, MA : Blackwell Pub.
ISBN 9781405111171 1405111178.

CAFFARRA, Amelia et DONNELLY, Alison, 2011. The ecological significance of phenology in four different tree species: effects of light and temperature on bud burst. *International Journal of Biometeorology*. septembre 2011. Vol. 55, n° 5, pp. 711-721.
DOI 10.1007/s00484-010-0386-1.
WOS:000298394300005

CAPRIO, J. M. et QUAMME, H. A., 2006. Influence of weather on apricot, peach and sweet cherry production in the Okanagan Valley of British Columbia. *Canadian Journal of Plant Science*. janvier 2006. Vol. 86, n° 1, pp. 259-267.
WOS:000240051300074

CHMURA, D. J. et ROZKOWSKI, R., [sans date]. Variability of beech provenances in spring and autumn phenology. *Silvae genetica*. Vol. 51, n° 2-3, pp. 123-127.

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*. janvier 1999. Vol. 22, n° 1, pp. 1-13. DOI 10.1046/j.1365-3040.1999.00395.x.
WOS:000080741300001

CHUINE, I. et COUR, P., 1999. Climatic determinants of budburst seasonality in four temperate-zone tree species. *New Phytologist*. août 1999. Vol. 143, n° 2, pp. 339-349.
DOI 10.1046/j.1469-8137.1999.00445.x.
WOS:000082206200012

CHUINE, I., 2000. A unified model for budburst of trees. *Journal of Theoretical Biology*. 7 décembre 2000. Vol. 207, n° 3, pp. 337-347. DOI 10.1006/jtbi.2000.2178.
WOS:000165644600005

CHUINE, Isabelle, KRAMER, Koen et HÄNNINEN, Heikki, 2003. Plant Development Models. In : *Phenology: An Integrative Environmental Science* [en ligne]. Springer Netherlands. pp. 217-235. Tasks for Vegetation Science, 39.
[Consulté le 11 août 2014]. ISBN 978-1-4020-1580-9, 978-94-007-0632-3. Disponible à l'adresse : http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-007-0632-3_14

CHUINE, Isabelle, 2010. Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*. 12 octobre 2010. Vol. 365, n° 1555, pp. 3149-3160. DOI 10.1098/rstb.2010.0142.
WOS:000281611800004

CROS, Eric Teissier du, 1981. *Le Hêtre*. Inra. Inra. ISBN 2-85340-372-6.

ČUFAR, Katarina, LUIS, Martin De, SAZ, Miguel Angel, ČREPINŠEK, Zalika et KAJFEŽ-BOGATAJ, Lučka, 2012. Temporal shifts in leaf phenology of beech (*Fagus sylvatica*) depend on elevation. *Trees*. 1 août 2012. Vol. 26, n° 4, pp. 1091-1100. DOI 10.1007/s00468-012-0686-7.

DANTEC, Cécile F., VITASSE, Yann, BONHOMME, Marc, LOUVET, Jean-Marc, KREMER, Antoine et DELZON, Sylvain, 2013. Chilling and heat requirements for leaf unfolding in European beech and sessile oak populations at the southern limit of their distribution range. *International Journal of Biometeorology*. 2013. pp. 1-12. DOI 10.1007/s00484-014-0787-7.

DAVI, H., GILLMANN, M., IBANEZ, T., CAILLERET, M., BONTEMPS, A., FADY, B. et LEFÈVRE, F., 2011. Diversity of leaf unfolding dynamics among tree species: New insights from a study along an altitudinal gradient. *Agricultural and Forest Meteorology*. 15 décembre 2011. Vol. 151, n° 12, pp. 1504-1513. DOI 10.1016/j.agrformet.2011.06.008.

DITTMAR, Christoph et ELLING, Wolfram, 2006. Phenological phases of common beech (*Fagus sylvatica* L.) and their dependence on region and altitude in Southern Germany. *European Journal of Forest Research*. 1 mai 2006. Vol. 125, n° 2, pp. 181-188. DOI 10.1007/s10342-005-0099-x.

DITTMAR, Christoph, FRICKE, Wolfgang et ELLING, Wolfram, 2006. Impact of late frost events on radial growth of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Germany. *European Journal of Forest Research*. juillet 2006. Vol. 125, n° 3, pp. 249-259. DOI 10.1007/s10342-005-0098-y. WOS:000239457800006
FALUSI, M. et CALAMASSI, R., 1990. Bud dormancy in beech (*Fagus sylvatica* L.). Effect of chilling and photoperiod on dormancy release of beech seedlings. *Tree Physiology*. 12 janvier 1990. Vol. 6, n° 4, pp. 429-438. DOI 10.1093/treephys/6.4.429. PMID: 14972934

FALUSI, M. et CALAMASSI, R., 1996. Geographic variation and bud dormancy in beech seedlings (*Fagus sylvatica* L.). *Annales Des Sciences Forestieres*. 1996. Vol. 53, n° 5, pp. 967-979. DOI 10.1051/forest:19960505.
WOS:A1996VT84700005

FALUSI, M. et CALAMASSI, R., 2003. Dormancy of *Fagus sylvatica* L. buds III. Temperature and hormones in the evolution of dormancy in one-node cuttings. *Plant Biosystems*. 2003. Vol. 137, n° 2, pp. 185-191. DOI 10.1080/11263500312331351451. WOS:000184727200008

FRANC, Jean-Pierre, 1995. *La cavitation: mécanismes physiques et aspects industriels*. Presses universitaires de Grenoble. ISBN 9782868834515.

FU, Yongshuo H., CAMPIOLI, Matteo, DECKMYN, Gaby et JANSSENS, Ivan A., 2012. The Impact of Winter and Spring Temperatures on Temperate Tree Budburst Dates:

Results from an Experimental Climate Manipulation. *Plos One*. 10 octobre 2012. Vol. 7, n° 10, pp. e47324. DOI 10.1371/journal.pone.0047324.
WOS:000312385200105

FU, Yongshuo H., CAMPIOLI, Matteo, DECKMYN, Gaby et JANSSENS, Ivan A., 2013. Sensitivity of leaf unfolding to experimental warming in three temperate tree species. *Agricultural and Forest Meteorology*. 15 novembre 2013. Vol. 181, pp. 125-132. DOI 10.1016/j.agrformet.2013.07.016.
WOS:000325242500010

FU, Yongshuo H., CAMPIOLI, Matteo, DEMAREE, Gaston, DECKMYN, Alex, HAMDJ, Rafiq, JANSSENS, Ivan A. et DECKMYN, Gaby, 2012. Bayesian calibration of the Unified budburst model in six temperate tree species. *International Journal of Biometeorology*. janvier 2012. Vol. 56, n° 1, pp. 153-164. DOI 10.1007/s00484-011-0408-7.
WOS:000298393800016

FU, Yongshuo H., CAMPIOLI, Matteo, VAN OIJEN, Marcel, DECKMYN, Gaby et JANSSENS, Ivan A., 2012. Bayesian comparison of six different temperature-based budburst models for four temperate tree species. *Ecological Modelling*. 10 avril 2012. Vol. 230, pp. 92-100. DOI 10.1016/j.ecolmodel.2012.01.010.
WOS:000302517200009

FUCHIGAMI, L. H. et WISNIEWSKI, M., 1997. Quantifying bud dormancy: Physiological approaches. *Hortscience*. juillet 1997. Vol. 32, n° 4, pp. 618-623.
WOS:A1997XF90700009

GARCIA DE CORTAZAR-ATAURI, Iñaki, 2012. Changement climatique et agriculture - Evolutions récentes et impacts futurs. Dijon. 2012.

GLOZER, Kitren, GRANT, Joseph A. et COATES, William W., 2005. Evaluation of Chill Models in 'Bing' Sweet Cherry Rest-breaking Trials in California from 1994 to the Present: Validation of the Dynamic Model. *HortScience*. 7 janvier 2005. Vol. 40, n° 4, pp. 1141-1141.

GÖMÖRY, Dušan et PAULE, Ladislav, 2011. Trade-off between height growth and spring flushing in common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science*. 1 août 2011. Vol. 68, n° 5, pp. 975-984. DOI 10.1007/s13595-011-0103-1.

HEIDE, Om, 1993. Dormancy Release in Beech Buds (*fagus-Sylvatica*) Requires Both Chilling and Long Days. *Physiologia Plantarum*. septembre 1993. Vol. 89, n° 1, pp. 187-191. DOI 10.1111/j.1399-3054.1993.tb01804.x.
WOS:A1993MA44100027

HORVATH, D. P., ANDERSON, J. V., CHAO, W. S. et FOLEY, M. E., 2003. Knowing when to grow: signals regulating bud dormancy. *Trends in Plant Science*. novembre 2003. Vol. 8, n° 11, pp. 534-540. DOI 10.1016/j.tplants.2003.09.013.
WOS:000186796900005

HUTCHINSON, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 1957. Vol. 22, n° 2, pp. 415-427.

HUXLEY, Julian, 1938. Clines: an Auxiliary Taxonomic Principle. *Nature*. 30 juillet 1938. Vol. 142, n° 3587, pp. 219-220.

INSTITUT NATIONAL DE L'INFORMATION GÉOGRAPHIQUE ET FORESTIÈRE, 2013. *La forêt en chiffre et en cartes*. Inventaire forestier. IGN.

JULIAN, Carme, HERRERO, Maria et RODRIGO, Javier, 2007. Flower bud drop and pre-blossom frost damage in apricot (*Prunus armeniaca* L.). *Journal of Applied Botany and Food Quality-Angewandte Botanik*. juin 2007. Vol. 81, n° 1, pp. 21-25.
WOS:000248645000004

KRAMER, K., FRIEND, A. et LEINONEN, I., 1996. Modelling comparison to evaluate the importance of phenology and spring frost damage for the effects of climate change on growth of mixed temperate-zone deciduous forests. *Climate Research*. 1996. Vol. 7, n° 1, pp. 31–41.

KRAMER, K., 1994. Selecting a Model to Predict the Onset of Growth of *Fagus-Sylvatica*. *Journal of Applied Ecology*. février 1994. Vol. 31, n° 1, pp. 172-181.
DOI 10.2307/2404609.
WOS:A1994ND76300016

KRAMER, Koen, 1995. Modelling comparison to evaluate the importance of phenology for the effects of climate change on growth of temperate-zone deciduous trees. *Clim Res*. 1995. Vol. 5, pp. 119–130.

LANG, Ga, EARLY, Jd, MARTIN, Gc et DARNELL, RI, 1987. Endodormancy, Paradormancy, and Ecodormancy - Physiological Terminology and Classification for Dormancy Research. *Hortscience*. juin 1987. Vol. 22, n° 3, pp. 371-377.
WOS:A1987H630300005

LEBOURGEOIS, François, PIERRAT, Jean-Claude, PEREZ, Vincent, PIEDALLU, Christian, CECCHINI, Sébastien et ULRICH, Erwin, 2008. Phenological timing in French temperate forests - A study on stands in the Renecofor network. *Revue Forestière Française*. 2008. N° 3, pp. 323-343.

LECHOWICZ, Martin J., 1984. Why Do Temperate Deciduous Trees Leaf Out at Different Times? Adaptation and Ecology of Forest Communities. *The American Naturalist*. 1 décembre 1984. Vol. 124, n° 6, pp. 821-842.

LEGAVE, JM, 1978. Some Aspects of Flower Necroses Before Blooming on Apricot Tree. *Annales De L Amelioration Des Plantes*. 1978. Vol. 28, n° 3, pp. 333-340.
WOS:A1978FX86100006

MADON, Olivier, 1999. *La flore du Ventoux : des plantes et des hommes*. A. Barthélemy. Avignon : Alain Barthélemy. ISBN 2-87923-076-4.

MORIN, Xavier, AUGSPURGER, Carol et CHUINE, Isabelle, 2007. Process-based modeling of species' distributions: what limits temperate tree species' range boundaries. *Ecology*. 1 septembre 2007. Vol. 88, n° 9, pp. 2280-2291. DOI 10.1890/06-1591.1.

MORIN, Xavier, LECHOWICZ, Martin J., AUGSPURGER, Carol, O'KEEFE, John, VINER, David et CHUINE, Isabelle, 2009. Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century. *Global Change Biology*. 2009. Vol. 15, n° 4, pp. 961–975. DOI 10.1111/j.1365-2486.2008.01735.x.

MURRAY, M. B., CANNELL, M. G. R. et SMITH, R. I., 1989. Date of Budburst of Fifteen Tree Species in Britain Following Climatic Warming. *Journal of Applied Ecology*. 1 août 1989. Vol. 26, n° 2, pp. 693-700. DOI 10.2307/2404093.

NIELSEN, Christian Nørgård et JØRGENSEN, Finn Vanman, 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*. 17 février 2003. Vol. 174, n° 1–3, pp. 233-249. DOI 10.1016/S0378-1127(02)00042-7.

OLSSON, Cecilia, BOLMGREN, Kjell, LINDSTROEM, Johan et JOENSSON, Anna Maria, 2013. Performance of tree phenology models along a bioclimatic gradient in Sweden. *Ecological Modelling*. 24 septembre 2013. Vol. 266, pp. 103-117. DOI 10.1016/j.ecolmodel.2013.06.026. WOS:000324356500011

PACHAURI, R.K. et REISINGER, A., 2007. 4: *Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat*. Genève, Suisse, ... : GIEC (IPCC).

PIANKA, Eric R., 2000. *Evolutionary Ecology, 6th ed.* Pearson Education. University of Texas at Austin.

PTAFF, 2005. Lever, coucher, durée du jour. [en ligne]. 14 août 2005. [Consulté le 27 mai 2014]. Disponible à l'adresse : http://ptaff.ca/soleil/?l1pays=France&l1etat=Vaucluse&l1ville=Orange&l2pays=&l2etat=&l1cityname=Orange%2C+Vaucluse%2C+France&l1ld=44&l1ltm=08&l1lts=0&l1ltx=N&l1lgd=04&l1lgm=47&l1lgs=0&l1lgx=E&l1tz=1.0&l1dst=EU&l2cityname=&l2ld=&l2ltm=&l2lts=&l2ltx=N&l2lgd=&l2lgm=&l2lgs=&l2lgx=E&l2tz=0&l2dst=&year=2014&month=06&day=21&lang=fr_CA&go=Voir+le+graphe%21
Graphiques des heures du lever et coucher du soleil ainsi que de la durée d'éclaircissement, n'importe où sur le globe.

RÉSEAU ACTION CLIMAT FRANCE, 2013. Le 5ème rapport du GIEC décrypté | Les changements climatiques et leurs évolutions futures. [en ligne]. 2013. [Consulté le 25 juillet 2014]. Disponible à l'adresse : <http://leclimatchange.fr/>

ROBSON, T. Matthew, RASZTOVITS, Erwin, APHALO, Pedro J., ALIA, Ricardo et ARANDA, Ismael, 2013. Flushing phenology and fitness of European beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances from a trial in La Rioja, Spain, segregate according to their climate of origin. *Agricultural and Forest Meteorology*. 15 octobre 2013. Vol. 180, pp. 76-85. DOI 10.1016/j.agrformet.2013.05.008. WOS:000324511100008

RODRIGO, J. et HERRERO, M., 2002. Effects of pre-blossom temperatures on flower development and fruit set in apricot. *Scientia Horticulturae*. 31 janvier 2002. Vol. 92, n° 2, pp. 125-135. DOI 10.1016/S0304-4238(01)00289-8. WOS:000173299000005

ROHDE, Antje et BHALERAO, Rishikesh P., 2007. Plant dormancy in the perennial context. *Trends in Plant Science*. mai 2007. Vol. 12, n° 5, pp. 217-223. DOI 10.1016/j.tplants.2007.03.012. WOS:000247046200006

ROOT, Terry L., PRICE, Jeff T., HALL, Kimberly R., SCHNEIDER, Stephen H., ROSENZWEIG, Cynthia et POUNDS, J. Alan, 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*. 2 janvier 2003. Vol. 421, n° 6918, pp. 57-60. DOI 10.1038/nature01333.

SCHABER, Jörg et BADECK, Franz-W., 2003. Physiology-based phenology models for forest tree species in Germany. *International Journal of Biometeorology*. 1 août 2003. Vol. 47, n° 4, pp. 193-201. DOI 10.1007/s00484-003-0171-5.

SCHIEBER, B., 2006. Spring phenology of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a submountain beech stand with different stocking in 1995–2004. *Journal of Forest Science*. 2006. Vol. 52, pp. 208–216.

THOMPSON, R. et CLARK, R. M., 2008. Is spring starting earlier? *Holocene*. janvier 2008. Vol. 18, n° 1, pp. 95-104. DOI 10.1177/0959683607085599. WOS:000254220200008

VITASSE, Yann et BASLER, David, 2013. What role for photoperiod in the bud burst phenology of European beech. *European Journal of Forest Research*. janvier 2013. Vol. 132, n° 1, pp. 1-8. DOI 10.1007/s10342-012-0661-2. WOS:000313037300001

VITASSE, Yann, BRESSON, Caroline C., KREMER, Antoine, MICHALET, Richard et DELZON, Sylvain, 2010. Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. *Functional Ecology*. 2010. Vol. 24, n° 6, pp. 1211–1218. DOI 10.1111/j.1365-2435.2010.01748.x.

VITASSE, Yann, DELZON, Sylvain, BRESSON, Caroline C., MICHALET, Richard et KREMER, Antoine, 2009. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Canadian Journal of Forest Research*. 2009. Vol. 39, n° 7, pp. 1259–1269.

VITASSE, Yann, DELZON, Sylvain, DUFRENE, Eric, PONTAILLER, Jean-Yves, LOUVET, Jean-Marc, KREMER, Antoine et MICHALET, Richard, 2009. Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: Do within-species populations exhibit similar responses? *Agricultural and Forest Meteorology*. 7 mai 2009. Vol. 149, n° 5, pp. 735-744. DOI 10.1016/j.agrformet.2008.10.019. WOS:000264248800001

VITASSE, Yann, FRANCOIS, Christophe, DELPIERRE, Nicolas, DUFRENE, Eric, KREMER, Antoine, CHUINE, Isabelle et DELZON, Sylvain, 2011. Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees. *Agricultural and Forest Meteorology*. 15 juillet 2011. Vol. 151, n° 7, pp. 969-980. DOI 10.1016/j.agrformet.2011.03.003. WOS:000291283300021

VITASSE, Yann, PORTÉ, Annabel Josée, KREMER, Antoine, MICHALET, Richard et DELZON, Sylvain, 2009. Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology. *Oecologia*. 1 août 2009. Vol. 161, n° 1, pp. 187-198. DOI 10.1007/s00442-009-1363-4.

VITASSE, Yann, 2009. *Déterminisme environnemental et génétique de la phénologie des arbres de climat tempéré - Suivi des dates de débournement et de sénescence le long d'un gradient altitudinal et en tests de provenances*. Bordeaux 1.

VONWUEHLISCH, G., KRUSCHE, D. et MUHS, H. J., 1995. Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances. *Silvae Genetica*. 1995. Vol. 44, n° 5-6, pp. 343-346.
WOS:A1995UF16400019

GLOSSAIRE

Cline génétique: écotone dans lequel une série de communautés expose un gradient continu de modifications morphologiques ou physiologiques. Plus techniquement un cline représente des écotypes d'espèces montrant des différences phénotypiquement et/ou génétiquement graduelles sur une aire géographique.

Ecotone : zone de transition écologique entre deux écosystèmes.

Fitness : c'est la valeur sélective ou adaptative, ou le succès reproducteur ; c'est-à-dire la capacité d'un individu d'un certain génotype à se reproduire.

Niche écologique : région dans un espace multidimensionnel de facteurs environnementaux qui affectent le bien-être d'une espèce. C'est l'ensemble des traits qui permet à une certaine espèce de survivre dans un environnement particulier.