



Analyse de la variabilité spatiale et temporelle et du déterminisme climatique de la phénologie des peuplements du Réseau National de Suivi à Long Terme des Ecosystèmes Forestiers (RENECOFOR)

François F. Lebourgeois, Philippe Godfroy

► To cite this version:

François F. Lebourgeois, Philippe Godfroy. Analyse de la variabilité spatiale et temporelle et du déterminisme climatique de la phénologie des peuplements du Réseau National de Suivi à Long Terme des Ecosystèmes Forestiers (RENECOFOR). 2006. hal-02818233

HAL Id: hal-02818233

<https://hal.inrae.fr/hal-02818233>

Submitted on 6 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

*Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois
Unité Mixte de Recherches INRA-ENGREF 1092*

*Equipe Ecologie Forestière
ENGREF – 14 rue Girardet - Nancy*

**Analyse de la variabilité spatiale et temporelle et du déterminisme climatique
de la phénologie des peuplements
du Réseau National de Suivi à Long Terme des Ecosystèmes Forestiers
(RENECOFOR)**

par

**F. Lebourgeois
et
P. Godfroy**

Février 2006

*Mots clés : RENECOFOR – phénologie – débourrement – saison de végétation - température – climat
Keywords : RENECOFOR – phenology – budburst – growing season – temperature - climate*

Sommaire

1. INTRODUCTION	3
2. MATERIELS ET METHODES	5
2.1. Sites échantillonnés	5
2.2. Protocole des observations phénologiques	7
2.2.1. Débourrement (feuillus et résineux)	7
2.2.2. Sénescence (jaunissement pour les feuillus et le mélèze)	7
2.2.3. La longueur de la saison de végétation	7
2.3. Données stationnelles et météorologiques disponibles	9
2.4. Méthodes statistiques utilisées	10
3. RÉSULTATS	12
3.1. Structuration spatiale des données	12
3.2. Analyse des corrélations simples	19
3.3. Modèles liant phénologie et climat (modèles « prédictifs »)	22
3.3.1. Modèle général pour le débourrement	22
3.3.2. Modèles intraspécifiques pour les différentes phénophases	27
4. DISCUSSION	31
4.1. Variabilité spatiale et spécifique	31
4.2. Déterminisme climatique des phénophases	32
4.3. Variations des cycles phénologiques et conséquences sur les écosystèmes forestiers	35
4.3.1. Tendances déjà observées	35
4.3.2. Conséquences sur les risques de gelées	36
4.3.3. Conséquences sur le bilan de carbone	37
5. CONCLUSIONS	37
6. BIBLIOGRAPHIE	38

Ce travail est la version corrigée et augmentée du rapport de DEA de Biologie Forestière – Université Henri Poincaré – Nancy présenté le 30 août 2005 par Philippe Godfroy.

Jury composé de : JC Hervé, JM Ottorini (rapporteur), JC Pierrat (rapporteur) et F. Lebourgeois (maître de stage)

Les auteurs remercient C. Piedallu et J.C. Pierrat pour leurs remarques et leur aide technique.

Cette étude a été soutenue financièrement par l'Office National des Forêts (Département Recherches – Réseau RENECOFOR). Les auteurs remercient Erwin Ulrich (responsable du réseau) et ses collaborateurs pour la transmission des données phénologiques et climatiques ainsi que tous les responsables et les suppléants du réseau qui assurent depuis 1997 les relevés des données et sans qui une telle étude n'aurait pas été possible. Nous remercions également le service Météo-France pour l'aide quant à la sélection des stations météorologiques.

Résumé

La variabilité spatiale et temporelle et le déterminisme climatique des cycles phénologiques (débourrement, jaunissement et durée de la saison de végétation) de 79 des 102 peuplements feuillus et résineux du réseau RENECOFOR ont été étudiés sur la période 1997-2003. Sur la période 1997-2003, la saison de végétation débute, en plaine, entre la première et la troisième semaine d'avril. En contexte montagnard, elle débute plus tardivement dans les 15 premiers jours de mai. La fin de la saison correspond à la troisième semaine d'octobre (jaunissement 90%) et la saison de végétation dure généralement entre 180 et 200 jours (feuillus uniquement). Elle est plus longue dans le Sud et l'Ouest que dans l'Est et le Nord (décalage de plus d'un mois pour certaines années). Il apparaît également un effet espèce très fort dans les cycles phénologiques. Ainsi, le débourrement des chênes est plus précoce d'environ 15 jours par rapport à celui du hêtre : fin de la première semaine d'avril pour les chênes (stade 10% : jour julien moyen = 95) contre troisième semaine pour le hêtre (jj=111). Le jaunissement des chênes étant plus tardif que celui du hêtre (jj=297 contre jj=291), la durée de la saison est plus longue de près de 20 jours pour les chênes (188 jours contre 170). Le débourrement des résineux apparaît globalement plus tardif mais comme la majorité des peuplements est localisé en contexte de montagne l'effet altitude joue certainement un rôle majeur. Pour l'épicéa et le sapin (altitude moyenne des peuplements = 1000 m), le débourrement a lieu en moyenne vers le 20 mai (jj=141).

Notre étude montre qu'il est plus facile de prédire la date de débourrement que la date de jaunissement. Pour le débourrement, il a été plus facile de modéliser la date de débourrement 10% (10% des arbres présentent sur au moins 20% du houppier des bourgeons qui commencent à s'ouvrir) que la date de débourrement 90% (90% des arbres présentent ces caractéristiques). Pour le jaunissement, le stade 90% (90% des arbres présentent sur au moins 20% du houppier des feuilles jaunes) a été plus facile à modéliser que le stade 10%. L'élaboration des modèles concernant la longueur de la saison de végétation a révélé qu'il s'agissait de la longueur comprenant ces deux stades qui était une des mieux prédites.

Au niveau global, la date de débourrement et la durée de la saison de végétation peuvent être prédites avec une assez grande précision (entre 5 et 7 jours) avec quelques paramètres facilement accessibles : l'altitude, la latitude, l'essence (feuillus ou résineux) et le régime thermique annuel ou du début du printemps (mars-avril). Le meilleur modèle fait intervenir 4 paramètres et explique plus de 80% de la variation de la date de débourrement (stade 10%) avec une erreur inférieure à 6 jours. Pour les peuplements étudiés, une augmentation de 100 m d'altitude se traduit par un retard de débourrement de 2 jours (feuillus, F et résineux, R ; gamme 15 à 1850 m) et de 3 jours sur la longueur de la saison de végétation (placettes de feuillus uniquement). Une augmentation de 1°C de la température (printanière ou annuelle) se traduit par une précocité de 6 jours du débourrement (F et R) et une augmentation de 10 jours de la saison de végétation (F uniquement). Les modèles intraspécifiques font également ressortir le rôle central de l'altitude et de la latitude dans les cycles phénologiques ainsi que l'importance du régime thermique printanier (février à avril). La photopériode semble également jouer un certain rôle (secondaire) car, dans ces modèles, des radiations et/ou des durées d'insolation pour certaines périodes apparaissent significatifs. L'ensemble des résultats est discuté dans le cadre des effets potentiels du réchauffement sur les cycles phénologiques.

1. INTRODUCTION

La phénologie désigne, au sens large, l'ensemble des particularités morphologiques du cycle de développement d'un végétal ou d'un animal, avec mention des époques de l'année correspondantes. Au sens strict, pour la végétation, c'est l'étude des relations entre les phénomènes climatiques et les caractères morphologiques externes du développement (Malaisse 1967). Par développement, on entend toute modification qualitative dans la forme de la plante (Durand 1967). Le champ d'étude de la phénologie consiste donc à enregistrer, dans le temps, le retour des étapes de croissance et de développement des êtres vivants et à étudier les facteurs qui l'influencent (Defila et Clot 2000).

Si dans le domaine agronomique les progrès techniques ont permis dans certaines situations de s'affranchir ou de minimiser les contraintes climatiques, le climat rythme toujours le cycle de vie de la plupart des espèces (hors zone tropicale), en particulier des espèces forestières. La connaissance des différents cycles et de leur déterminisme est un enjeu majeur et constitue un élément important de l'autécologie des essences (Galoux 1966 ; Lechowicz 1984 ; Basi *et al.* 1996 ; Theurillat et Schlüssel 2000). Elle fournit une base de données avec laquelle les relations existant entre les variations de divers facteurs (climatiques essentiellement) et le développement des plantes peuvent être étudiées (Lavarenne-Allary 1965 ; Galoux *et al.* 1967 ; Becker 1981 ; Courbet 1981 ; Comps *et al.* 1987 ; Sparks et Carey 1995 ; Sparks *et al.* 1997 ; Stefancik 1997 ; Spano *et al.* 1999 ; Hartmut 2000). La variabilité des phénomènes observés peuvent être expliquée en fonction de la diversité des conditions écologiques et/ou de considérations touchant à la variabilité génétique de l'espèce (Oleksyn *et al.* 1992a, b ; Kramer 1995b). Afin de survivre et d'optimiser leur succès reproductif et de profiter au mieux des conditions favorables de croissance, on sait que les plantes règlent le début et la fin de leur période active. Chez les arbres, les dates de débourrement végétatif (mise en place des feuilles au printemps) et de sénescence (jaunissement et chute des feuilles ou des aiguilles en automne) déterminent la durée de la période de végétation. Afin de minimiser les risques de dégâts occasionnés, par exemple, par les gelées précoces (en début d'automne) et tardives (au début du printemps), il apparaît que les populations naturelles sont étroitement adaptées à leur situation climatique locale (Kramer 1997 ; Chuine et Beaubien 2001). Cette adaptation locale a fait l'œuvre de nombreuses études dans le cadre des programmes d'amélioration génétique des essences d'arboriculture et forestières. Historiquement, c'est dans ce domaine que les cycles de développement et leur déterminisme ont été les plus étudiés (Chuine *et al.* 2003). Pour les essences forestières, la date de sortie des feuilles est un caractère essentiel à prendre en compte car elle est considérée comme un critère d'adaptation majeur. Ainsi, dans les plantations comparatives de provenances, son observation permet l'étude de la stratégie adaptative des populations forestières et, à terme, le choix des semenciers pour la production des graines et des plants. La connaissance précise de ces cycles permet de choisir les espèces et les provenances les mieux adaptées à un contexte climatique particulier en vue de leur utilisation en reboisement (Ducouso *et al.* 1996).

Depuis ces dernières années, l'étude du cycle de développement a pris une importance croissante dans le cadre des études sur les répercussions possibles du réchauffement climatique sur la dynamique des écosystèmes forestiers (Menzel 2000 ; Kramer *et al.* 2000 ; Menzel *et al.* 2001 ; Rötzer et Chmielewski 2001 ; Ahas *et al.* 2002). En effet, la phénologie affecte, entre autre, les flux d'eau et de carbone échangés avec l'atmosphère, car elle détermine la période d'activité photosynthétique de la végétation à feuillage caduque (Kramer *et al.* 2000 ; Leinonen et Kramer 2002). Elle est de ce fait une composante majeure des modèles globaux de fonctionnement de la végétation associés aux modèles de circulation atmosphérique (Potter et Klooster 1999). Les cycles de développement étant essentiellement sous déterminisme climatique (température et durée d'insolation), les variations du climat déjà observées dans de nombreuses régions du globe (Brazdil *et al.* 1996 ; Easterling *et al.* 1997 ; Balling *et al.* 1998) et en France (Dessens et Barés 1996 ; Moisselin *et al.* 2002 ; Lebourgeois *et al.* 2001) pourraient avoir d'importantes répercussions sur la durée de la saison de végétation des espèces herbacées et des arbres, c'est-à-dire, à terme, sur le bilan de carbone des écosystèmes forestiers (Kramer 1995a ; Saugier 1999 ; Leinonen et Kramer 2001). A partir de longues séries issues d'observations réalisées en Europe du Nord et de l'Est, Menzel et Fabian (1999) ont d'ailleurs montré une augmentation de 10,8 jours de la saison de végétation depuis

le début des années 1960 (débourrement plus précoce de 6 jours et sénescence plus tardive de 4,8 jours) attribuée à une augmentation de la température de l'air.

Il existe dans le monde quelques séries d'observations phénologiques remarquables soit par leur longueur, soit par leur qualité (Garnier 1955 ; Klaveness et Wielgolaski 1996 ; Zhang et Jiang 1996 ; Sparks et Carey 1995 ; Sparks *et al.* 1997 ; Chuine *et al.* 2004). Ces séries sont soit l'œuvre de l'histoire et de la culture d'un pays comme par exemple la série des dates de vendange de Bourgogne (1370 à l'actuel) (Ganichot 2002) ou la série des dates de floraison du prunus à Kyoto au Japon (9e siècle à l'actuel) ; soit l'œuvre de naturalistes du 18e et 19e siècle telle la série de Thomas Mikesell en Ohio (1883-1912) ou la série de la famille Marsham en Angleterre (1736-1925). Mais il existe beaucoup d'autres séries d'observation qui ont été l'initiative d'organismes nationaux, en général les instituts Météorologiques ou les instituts agronomiques. L'Allemagne a elle seule possède 6423 stations d'observations phénologiques gérées depuis 1951 par l'institut météorologique allemand. C'est d'ailleurs sous l'impulsion des allemands Schnelle et Volkert, que le réseau « International Phenological Gardens » a été mis en place dans années 1960 (Chmielewski 1996). Ce réseau fonde ses observations sur un certain nombre d'essences forestières ; dans chaque pays participant les mêmes clones sont utilisés afin de dresser des cartes de stades phénologiques en fonction des dates et des différences météorologiques entre grandes régions. La France n'a malheureusement pas participé au réseau européen ce qui fait que les liens existant entre l'apparition d'un stade phénologique donné et les facteurs qui l'influencent, au niveau régional, sont encore largement méconnus, sauf pour certaines espèces étudiées par les améliorateurs (Ulrich 1997). Elle dispose cependant d'un certain nombre d'observations d'origines diverses. C'est en 1880 sous l'impulsion d'Angot, que Météo France initia un grand programme d'observation de ces événements dans l'ensemble de ses stations météorologiques. Ainsi, chaque année la feuillaison, la floraison, la maturation et la coloration des feuilles de dizaines de taxons étaient observées, ainsi que l'apparition d'oiseaux migrateurs ou autres animaux (Chuine *et al.* 2004). Ces observations ont perduré jusqu'en 1950 dans tous les départements et seuls quelques départements les ont poursuivies jusque dans les années 1970, un seul département les ayant poursuivi jusqu'à aujourd'hui. Ces observations avaient pour but d'utiliser la phénologie comme marqueur des conditions météorologiques en vue d'applications pour la recherche météorologique. Parallèlement à ces observations, le service des forêts a également réalisé les mêmes observations sur des placettes forestières entre 1880 et 1932. A la même époque d'autres observations étaient réalisées dans des jardins botaniques, le jardin de St Maur (1875 à 1947), les jardins de Versailles ou dans des arboretums, tel l'arboretum des Barres. D'autres organismes ont également réalisé ce genre d'observations dans les dernières décennies (1970 à nos jours) mais de façon indépendante et pour différentes applications. C'est le cas de l'INRA, qui a réalisé des observations sur les fruitiers et autres espèces forestières cultivées dans des unités expérimentales ou des tests de provenances ou de descendance à des fins de sélection. Des observations ont été reprises également dans certains jardins botaniques comme le Jardin des Plantes de Paris depuis 2000 (PhenoFlore). Au niveau des peuplements forestiers adultes en conditions naturelles, ce sont les observations réalisées depuis 1997 dans le cadre du Réseau National de Suivi à long terme des Ecosystèmes Forestiers (RENECOFOR) qui constituent actuellement la base forestière la plus « complète » en terme de diversité d'essences (10 espèces), de répartition géographique (90 peuplements répartis sur la France entière) et du nombre d'années (1997-2003) (Ulrich 1997). En 2001, une première analyse des données du réseau a été réalisée (Differt 2001 ; Lebourgeois *et al.* 2002). Elle a permis de dégager les grands traits du comportement phénologique des principales essences forestières arborées. Cependant, le faible nombre d'années disponibles (1997-1999) et l'absence de données dans certains contextes n'ont pas permis une analyse fine du déterminisme climatique des différentes phases du cycle de développement des arbres.

Les objectifs de cette étude sont 1) de dresser un nouveau bilan de la variabilité spatiale et temporelle des observations phénologiques des peuplements du réseau RENECOFOR (90 peuplements disposant de 3 à 7 ans d'observation), et 2) d'élaborer des modèles globaux de prédiction à l'échelle annuelle des différentes phases du cycle de feuillaison des arbres à partir de l'ensemble des données géographiques, stationnelles et météorologiques disponibles.

2. MATERIELS ET METHODES

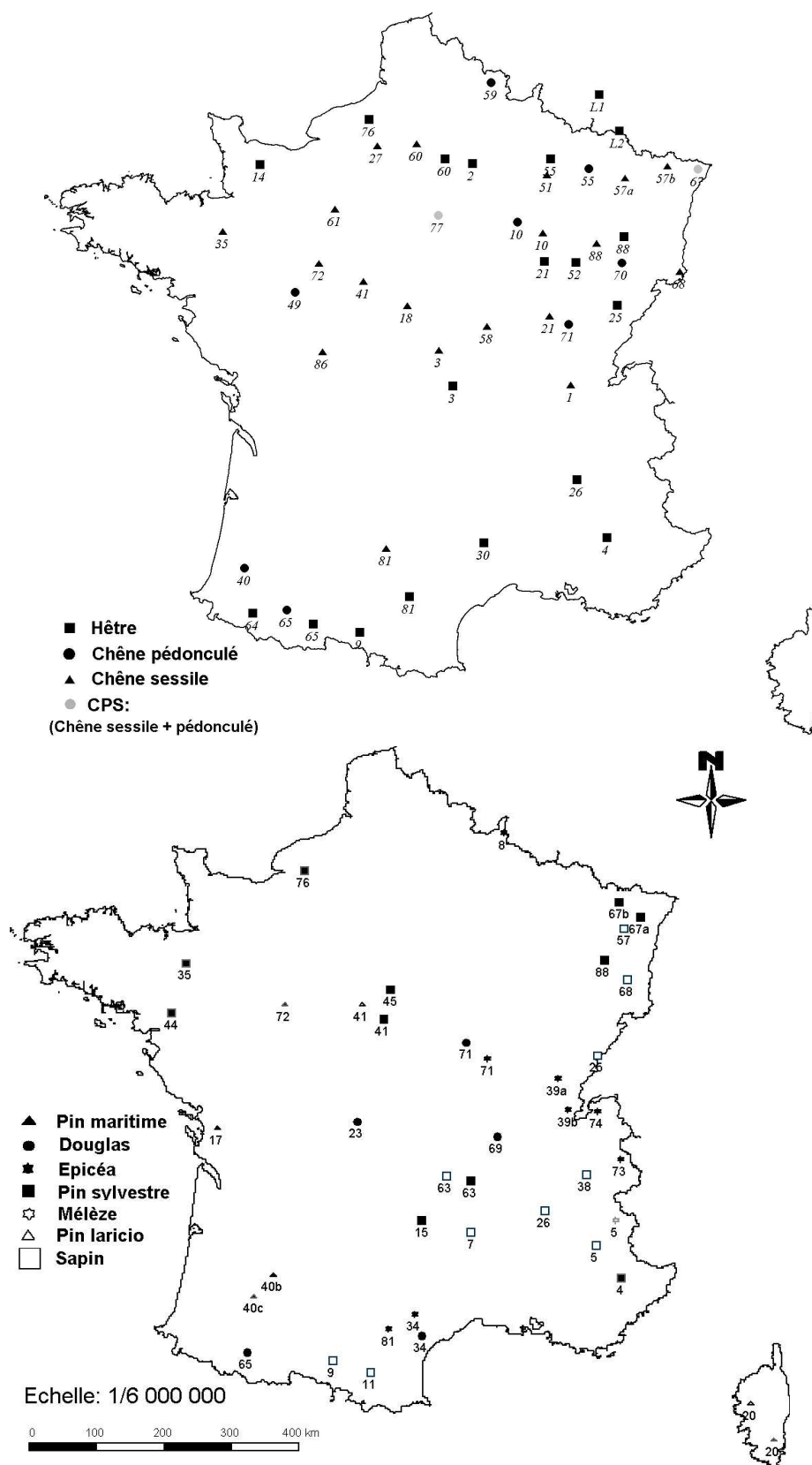
2.1. Sites échantillonnés

Le Réseau National de suivi à long terme des écosystèmes forestiers (RENECOFOR) comporte 102 sites répartis sur l'ensemble du territoire national et au Luxembourg (deux sites) (Ulrich 1995). Il couvre les 10 principales essences forestières de production. Les sites correspondent à des peuplements adultes monospécifiques traités en futaie régulière ou taillis-sous-futaie dans la majorité des cas (Lebourgeois 1997 ; Cluzeau *et al.* 1998). Les différentes mesures et observations concernant le peuplement (croissance, phénologie, etc.) sont faites sur les 36 arbres échantillons localisés dans la zone centrale de 0,5 ha.

Parmi les 102 peuplements, seuls les 90 sites (48 feuillus et 42 résineux) ayant fait l'objet d'au moins 3 années d'observation phénologiques sur la période 1997-2003 ont été pris en compte (**Tableau 1 et Carte 1**). Près de 90% des peuplements disposent d'au moins 5 années d'observation et 51% d'une série complète de 7 ans. Parmi ces 90 sites, seules 79 placettes disposent de données climatiques utilisables pour la modélisation : stations météorologiques proches des peuplements à des altitudes comparables et avec des données thermique et/ou d'insolation homogènes et continues sur la période.

	Nb de placettes dans le réseau	Nb de placettes prises en compte pour l'étude de la variabilité spatiale et temporelle	Nb de placettes avec des données météo disponibles	Nb d'années observées		
				3-4	5-6	7
Chêne pédonculé (CHP)	8	8	8	1	4	3
Chêne sessile (CHS)	19	19	15	4	7	8
Mélange CHS-CHP	2	2	1	1	1	0
Douglas (DOU)	6	5	4	0	2	3
Epicéa (EPC)	10	8	8	0	3	5
Hêtre (HET)	22	19	18	1	7	11
Pin laricio (PL)	2	2	2	1	1	0
Pin maritime (PM)	7	5	2	1	2	2
Pin Sylvestre (PS)	14	11	10	1	3	7
Sapin (SP)	11	10	10	1	3	6
Mélèze (MEL)	1	1	1	0	0	1
Total	102	90	79	11	33	46

Tableau 1. Caractéristiques de l'échantillonnage utilisé pour l'étude du déterminisme de la phénologie des peuplements du réseau RENECOFOR.



Carte 1. Localisation géographique des 90 placettes du réseau RENECOFOR utilisées pour l'étude de la phénologie : 48 placettes de feuillus (carte du haut) et 42 placettes de résineux (carte du bas). Le chiffre indique le numéro du département correspondant.

2.2. Protocole des observations phénologiques

Sur chaque peuplement et pour chaque année, les observations ont été réalisées hebdomadairement de mars à juin pour le débourrement et de septembre à novembre pour le jaunissement. Toutes les notations concernent exclusivement le cycle de feuillaison (débourrement et sénescence). La floraison et la fructification ne sont pas considérées directement (informations partiellement disponibles via les chutes de litière). Les notations se rapportent aux dates de l'année (exprimées en jour julien, c'est-à-dire en nombre de jours depuis le 1 janvier) pour lesquelles une proportion donnée des 36 arbres a atteint un stade de développement précis. Pour chaque événement du cycle, deux dates sont considérées. Il est important de noter que les variabilités inter-arbre dans le peuplement ainsi que celle intra-couronne pour chaque arbre (évolution différentielle des bourgeons selon leur position dans le houppier) ne sont donc pas prises en compte dans la notation. Les notations correspondent donc à une échelle moyenne au niveau d'un peuplement et non pas à des notations individuelles.

2.2.1. Débourrement (feuillus et résineux)

Au printemps, c'est la proportion des 36 arbres échantillons présentant des bourgeons épanouis avec, dans la majorité des cas, une jeune feuille déjà étalée (stades b5 ou b4 des échelles de notation phénologique) qui est pris en compte (**Figure 1**). La première date (**DD1**) correspond à la date en jour julien pour laquelle 10% des arbres présentent sur au moins 20% du houppier des bourgeons ouverts avec l'apparition des premières petites feuilles ou aiguilles. La seconde date (**DD9**) correspond au jour julien à laquelle 90% des arbres présentent ces caractéristiques. La différence entre ces deux dates permet d'appréhender la durée du débourrement.

2.2.2. Sénescence (jaunissement pour les feuillus et le mélèze)

A l'automne, c'est la proportion d'arbres présentant un jaunissement des feuilles qui est observée (sénescence marquée par la décoloration partielle des feuilles ou aiguilles). La première notation (**JJ1**) correspond à la date (en jour julien) à laquelle 10% des arbres présentent un début de jaunissement sur au moins 20% du houppier. La seconde date (**JJ9**) correspond à la date à laquelle 90% des arbres présentent ces caractéristiques. La différence entre ces deux dates permet d'appréhender la durée de la sénescence.

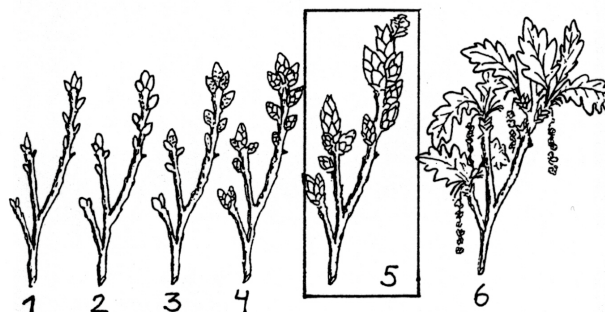
2.2.3. La longueur de la saison de végétation

La longueur de la saison de végétation correspond à la durée écoulée (en nombre de jours) entre le débourrement et la sénescence. Elle n'a pu être calculée que pour les feuillus et la placette de mélèze. Selon la prise en compte des dates 10% et 90% pour la sénescence et des dates 10% et 90% pour le débourrement, 4 durées différentes peuvent être calculées :

- **LSV11** : différence entre les stades 10% pour le débourrement et 10% pour le jaunissement (durée la plus longue) ;
- **LSV19** : différence entre les stades 10% pour le débourrement et 90% pour le jaunissement ;
- **LSV91** : différence entre les stades 90% pour le débourrement et 10% pour le jaunissement ;
- **LSV99** : différence entre les stades 90% pour le débourrement et 90% pour le jaunissement (durée la plus courte).

Au total, 8 paramètres phénologiques différents sont donc disponibles pour cette étude.

Les chênes



Source du schéma : Abgrall et Soutrenon (1991), d'après Schütte (1957)

- 1) bourgeons entièrement fermés (stade hivernal)
- 2) bourgeons allongés, écailles non décollées
- 3) bourgeons tendres, début de décollement des écailles
- 4) bourgeons ouverts, les écailles s'ouvrent
- 5) **bourgeons épanouis, souvent une feuille se déplie déjà et on voit du vert → C'EST LE STADE RECHERCHE !**
- 6) pousse courbée, plusieurs feuilles libres dépliées

Le hêtre



Source du schéma : Becker (1981) d'après Malaisse (1964)

- 1) bourgeons entièrement fermés (stade hivernal)
- 2) bourgeons allongés et gonflés, écailles non décollées
- 3) bourgeons tendres, début de décollement des écailles
- 4) **bourgeons épanouis, souvent une feuille se déplie déjà → C'EST LE STADE RECHERCHE !**
- 5) pousse courbée, plusieurs feuilles libres dépliées

Figure 1. Description détaillée des stades phénologiques de débourrement des chênes et du hêtre utilisés pour les notations du réseau RENECOFOR (d'après Ulrich 1997)

2.3. Données stationnelles et météorologiques disponibles

Chacun des 90 peuplements est caractérisé par ses coordonnées géographiques (latitude et longitude exprimées en degrés, minutes, secondes) ainsi que par un ensemble de données stationnelles telles que l'altitude (15 à 1850 m ; moy : 520 m), l'exposition (6 modalités) et la pente (en %).

Pour 79 placettes, des données journalières de température (minimale et maximale en °C) et/ou de durée d'insolation (en minutes) sont disponibles sur la période 1997-2003. Ces données proviennent de deux sources différentes. D'une part, des stations météorologiques propres au réseau et installées à proximité de certains sites (n=20 stations) et, d'autre part, du réseau national Météo-France (Tableau 2).

Plac	Station de référence pour les données de... (période 1996-2003)						Plac	Station de référence pour les données de... (période 1996-2003)					
	Température (°C)	Nb	%	Durée insolation (min)	Nb	%		Température (°C)	Nb	%	Durée insolation (min)	Nb	%
CHP10	Renecofor	289	4,9%	Barberey	0	0,0%	HET L1	Renecofor	256	4,4%	nd		
CHP40	Renecofor	0	0,0%	Dax	0	0,0%	HET L2	Renecofor	125	2,1%	nd		
CHP49	Avrillé-Beaucousé	0	0,0%	Avrillé-Beaucousé	12	0,4%	HET02	Bonneuil-en-France	0	0,0%	Bonneuil-en-France	0	0,0%
CHP55	Augny-Metz	19	0,3%	Augny-Metz	0	0,0%	HET04	Château-Arnoux-St-Auban	0	0,0%	Château-Arnoux-St-Auban	0	0,0%
CHP59	Renecofor	29	0,5%	Fontaine-les-clerks	16	0,5%	HET14	Caen	0	0,0%	Caen	0	0,0%
CHP65	Ossun-Tarbes	0	0,0%	Ossun-Tarbes	0	0,0%	HET21	Langres	0	0,0%	Langres	2	0,1%
CHP70	Luxeuil-Saint-Sauveur	0	0,0%	Luxeuil-Saint-Sauveur	0	0,0%	HET25	Besançon	0	0,0%	Besançon	0	0,0%
CHP71	Dijon	0	0,0%	Dijon	0	0,0%	HET26	Combovin	0	0,0%	nd		
CHS03	Isle-et-Barbais	220	3,8%	Farges-en-Septaine	0	0,0%	HET30	Renecofor	179	3,1%	Millau	0	0,0%
CHS10	Renecofor	289	4,9%	Barberey	0	0,0%	HET52	Langres	0	0,0%	Langres	2	0,1%
CHS18	Bourges	0	0,0%	Bourges	0	0,0%	HET55	Saint-Dizier	0	0,0%	Saint-Dizier	0	0,0%
CHS21	Dijon	0	0,0%	Dijon	0	0,0%	HET64	Renecofor	29	0,5%	nd		
CHS35	Renecofor	56	1,0%	Saint-Jacques-de-la-Lande	0	0,0%	HET65	Nestier	0	0,0%	nd		
CHS41	Renecofor	36	0,6%	nd			HET76	Buchy	0	0,0%	Boos	0	0,0%
CHS58	Marzy	0	0,0%	Marzy	0	0,0%	HET81	Martys	0	0,0%	nd		
CHS60	Tille	0	0,0%	Tille	0	0,0%	HET88	Epinal	0	0,0%	Epinal	0	0,0%
CHS61	Alençon	0	0,0%	nd			MEL05	Embrun	0	0,0%	Embrun	0	0,0%
CHS81	Toulouse	0	0,0%	Toulouse	0	0,0%	PL20	Renecofor	60	1,0%	nd		
CHS86	Biard-Poitiers	0	0,0%	Biard-Poitiers	0	0,0%	PL41	Orléans	0	0,0%	Orléans	0	0,0%
CPS77	Montereau-sur-le-Jard	0	0,0%	Montereau-sur-le-Jard	0	0,0%	PM17	La Rochelle	0	0,0%	La Rochelle	0	0,0%
DOU23	Guéret	0	0,0%	Limoges	0	0,0%	PS04	Saint-André-les-Alpes	0	0,0%	nd		
DOU34	Courniou	0	0,0%	nd			PS15	Deux-Verges	0	0,0%	Aurillac	8	0,3%
DOU65	Ossun-Tarbes	0	0,0%	Ossun-Tarbes	0	0,0%	PS35	Renecofor	56	1,0%	Saint-Jacques-de-la-Lande	0	0,0%
DOU71	Renecofor	0	0,0%	Château-Chinon	10	0,3%	PS41	Orléans	0	0,0%	Orléans	0	0,0%
EPC08	Charleville-Mézières	0	0,0%	Charleville-Mézières	0	0,0%	PS44	Renecofor	0	0,0%	Bouguenais	0	0,0%
EPC34	Berlou	0	0,0%	Millau	0	0,0%	PS45	Orléans	0	0,0%	Orléans	0	0,0%
EPC39a	St Laurent en Grandvaux	0	0,0%	Montmorot	0	0,0%	PS63	Marsac	0	0,0%	Chaspuzac	0	0,0%
EPC39b	Les Rousses	0	0,0%	nd			PS67a	Entzheim	0	0,0%	Entzheim	0	0,0%
EPC73	Bourg-St-Maurice	0	0,0%	Bourg-St-Maurice	0	0,0%	PS67b	Entzheim	0	0,0%	Entzheim	0	0,0%
EPC74	Renecofor	165	2,8%	nd			PS76	Renecofor	196	3,4%	nd		
EPC81	Mazamet	0	0,0%	nd			SP05	Renecofor	29	1,0%	nd		
							SP07	Issanlas	0	0,0%	nd		
							SP09	Lorp-Sentaraille	0	0,0%	Lorp-Sentaraille	0	0,0%
							SP11	Renecofor	110	1,9%	Renecofor	0	0,0%
							SP25	Renecofor	190	3,3%	Renecofor	0	0,0%
							SP26	La Chapelle-en-Vercors	0	0,0%	nd		
							SP38	Renecofor	107	1,8%	Renecofor	107	3,7%
							SP57	Renecofor	53	0,9%	nd		
							SP63	Marsac	0	0,0%	Chaspuzac	0	0,0%
							SP68	Geishouse	0	0,0%	Geishouse	0	0,0%

Tableau 2. Stations météorologiques utilisées pour l'étude du déterminisme climatique de la phénologie des placettes. Nb = nombre de données manquantes ; % : pourcentage de données manquantes. Nd = données non disponibles.

Les 58 stations du réseau national utilisées dans cette étude ont été sélectionnées avec l'aide du Service Central de la Météorologie localisé à Toulouse selon deux critères : disponibilité de données journalières homogènes et continues sur la période 1996-2003 et proximité des stations aux placettes du réseau étudiées. Pour chaque peuplement, le pourcentage de données manquantes a été calculé sur toute la période : 2922 données journalières pour chaque paramètre soit un total de 8766 données par site. Sur la période 1996-2003, le pourcentage de données journalières manquantes a été inférieur à 1% dans plus de 80% des cas (max : 4,9%). Selon les cas, les valeurs manquantes ont été remplacées par les valeurs moyennes ou par des valeurs estimées à partir de certaines corrélations entre facteurs (relations entre la Tmin et la Tmax ou entre la Tmax et la durée d'insolation, par exemple).. Par la suite, ces données journalières ont été moyennées mensuellement, annuellement ou sur des périodes particulières pour chaque année et pour la période 1997-2003.

Les données d'insolation issues des stations météorologiques ont été complétées par des données de rayonnement global théorique (en MJ/cm²) issues d'une modélisation des radiations solaires (Piedallu 2005). Ce calcul a été réalisé à l'ENGREF par C. Piedallu. Les paramètres d'entrée sont un Modèle Numérique de Terrain et des données de nébulosité. Le calcul prend en compte le jour, l'heure, la pente, l'exposition, l'altitude, les effets de masque, la latitude et la nébulosité. Il donne une valeur de rayonnement pour chaque jour de l'année et à chaque point du territoire à une échelle de 50 mètres. Ces données modélisées peuvent être sommées ou moyennées selon différentes périodes.

2.4. Méthodes statistiques utilisées

A partir des coordonnées géographiques des différents sites, un certain nombre de cartes a été réalisé sous Géoconcept 5.5 représentant, entre autres, les dates moyennes des différentes phases du cycle de feuillaison pour les différents peuplements. Des Analyses en Composantes Principales (sous le logiciel ADE), des régressions simples et multiples pas-à-pas et des modèles linéaires mixtes (sous SPLUS version 6.0) ont permis de mettre en évidence les corrélations entre les différents facteurs et d'établir des modèles prédictifs des dates de débourrement (deux modalités : dd1 et dd9), de sénescence (jj1 et jj9) et de la durée de la saison de végétation (lsv11, lsv19, lsv91, lsv99). Pour la détermination des modèles, les principales variables prises en compte ont été :

- Les coordonnées géographiques (Lat. et Long.) exprimées en degrés, minutes et secondes ;
- L'altitude en mètres (15 à 1850 m) ;
- La nature de l'essence en considérant la distinction feuillus (code 0) et résineux (code 1) ;
- L'exposition selon 6 modalités codées de 1 à 6 ;
- Les différentes variables climatiques disponibles : températures moyennes, minimales, maximales, durée d'insolation et rayonnement global considérés au niveau mensuel, annuel ou saisonnier.

Pour la modélisation, ce sont les valeurs moyennes sur la période 1997-2003 des dates des 8 paramètres phénologiques qui ont été considérées. L'objectif de cette analyse était de savoir si on pouvait, à partir de quelques données stationnelles ou climatiques « simples », élaborer des modèles permettant de prédire avec la meilleure précision possible les dates moyennes des différentes phases du cycle de feuillaison des peuplements forestiers à l'échelle de la France entière. Différents types de modèles ont été élaborés : modèle global c'est-à-dire sans distinction de l'essence (n=79 placettes), modèles feuillus (n=42) et résineux (n=37), modèle hêtre (n=18), modèle chênes (n=24). Pour les résineux, le nombre trop faible de placettes par essence n'a pas permis d'élaborer des modèles spécifiques.

Pour le modèle global, les mêmes analyses ont été effectuées en prenant en compte les données annuelles sur la période 1997-2003 soit 553 valeurs (79 placettes * 7 années). Le jeu de données initiales a été séparé en deux sous-ensembles de façon à définir une période de calibration du modèle (1997-2000) et une période de vérification (2001-2003).

La pertinence des différents modèles a été jugée à partir du calcul de différents écarts entre les valeurs prédites et les valeurs observées :

- L'écart moyen (Ecm) donne une indication sur le centrage des estimations c'est-à-dire si les valeurs prédites sont plutôt sous-estimées ou surestimées.

$$Ecm = \frac{\sum_{i=1}^n (\text{valeurs prédites} - \text{valeurs observées})}{n}$$

- L'écart absolu moyen (EcAm) donne une indication sur l'incertitude des estimations c'est-à-dire sur la différence moyenne absolue entre les valeurs prédites par le modèle et les valeurs observées.

$$EcAm = \frac{\sum_{i=1}^n |\text{valeurs prédites} - \text{valeurs observées}|}{n}$$

- L'écart quadratique moyen (EcQm) renseigne sur la dispersion des écarts d'estimation car le poids des écarts d'estimation les plus forts est amplifié.

$$EcQm = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (\text{valeurs prédites} - \text{valeurs observées})^2}{n}}$$

De nombreux essais ont été effectués et seuls les modèles les plus **statistiquement valides** (taux d'explication les plus élevés avec écarts les plus faibles), les plus **pertinents biologiquement** et les plus **facilement applicables** (données d'entrée dans le modèle facilement accessibles) ont été retenus. Généralement, seules les variables significatives au moins au seuil de 5% ont été retenues. Lorsque la probabilité est < 5%, la corrélation est dite « statistiquement significative », c'est-à-dire qu'elle est suffisamment importante par rapport aux fluctuations aléatoires pour que sa probabilité d'être observée en l'absence de réelle corrélation soit inférieure au seuil préalablement choisi de 5%. Plus la valeur de cette probabilité est faible (1% ou 1 p. mille), plus la probabilité d'un seul effet aléatoire est faible.

3. RÉSULTATS

3.1. Structuration spatiale des données

La distribution des peuplements dans le plan factoriel 1-2 de l'ACP effectuée sur les données climatiques moyennes relatives à chaque site révèle une première structuration liée à la longitude (60,6% de la variance totale pour l'axe 1) (**Figure 2**). D'une façon non surprenante le gradient Est-Ouest s'exprime essentiellement à travers le régime thermique annuel et les températures hivernales. La structuration le long de l'axe 2 (18,0% de la variance) est liée à la latitude. Le gradient Nord-Sud s'exprime, entre autres, par des différences importantes quant aux durées d'insolation. L'axe 2 sépare également nettement les placettes essentiellement résineuses des régions Rhône-Alpes et PACA caractérisées par les altitudes les plus élevées (> 1000 m). Globalement, 8 grands ensembles régionaux peuvent donc être définis (**Tableau 3**).

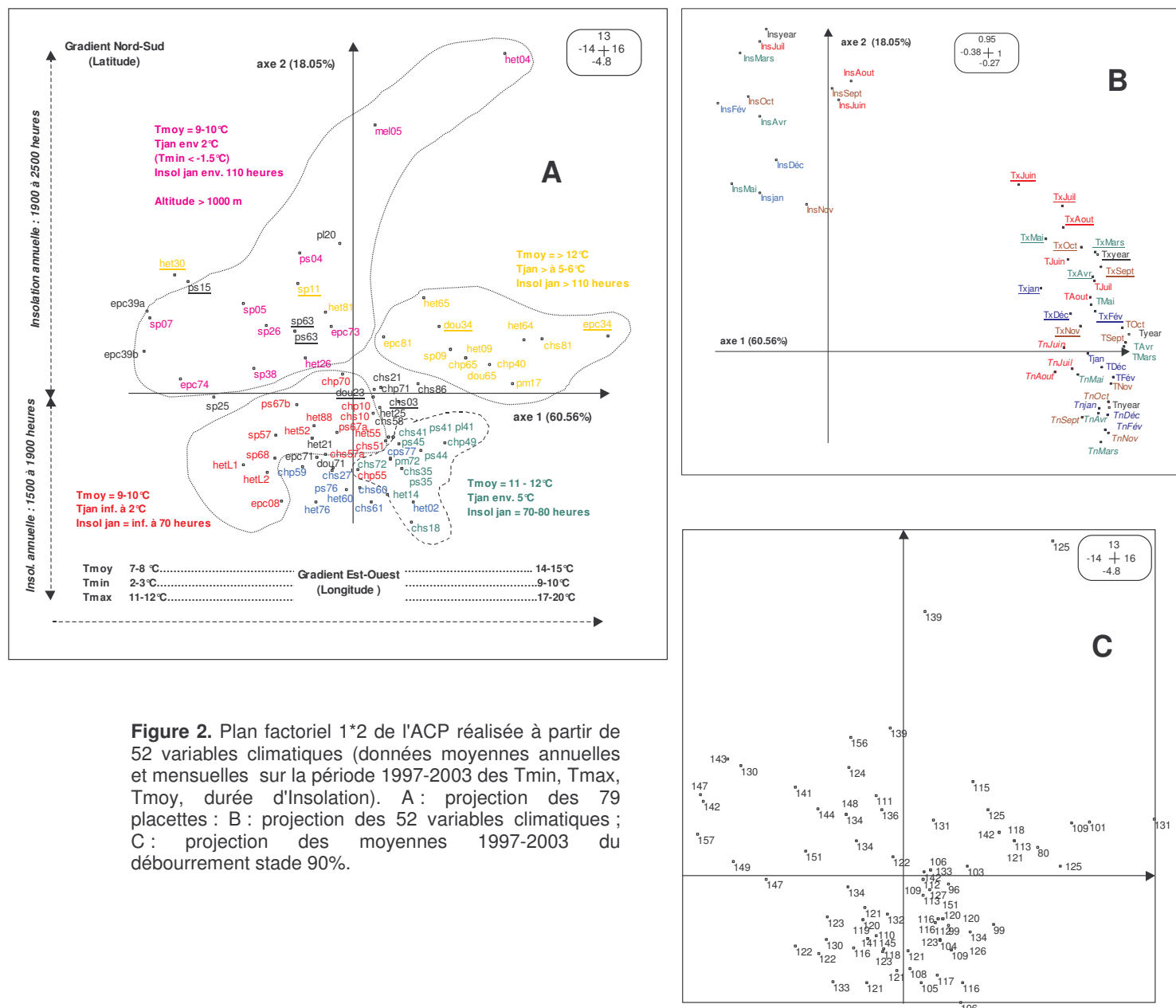


Figure 2. Plan factoriel 1*2 de l'ACP réalisée à partir de 52 variables climatiques (données moyennes annuelles et mensuelles sur la période 1997-2003 des T_{min} , T_{max} , T_{moy} , durée d'insolation). A : projection des 79 placettes ; B : projection des 52 variables climatiques ; C : projection des moyennes 1997-2003 du débourrement stade 90%.

Cette structuration régionale se traduit par une variabilité notable des différents événements phénologiques (**Tableau 3, Figure 2C et Figure 3, page 18**). Par exemple, les dates moyennes de débourrement les plus précoces sont observées dans le Centre-Ouest, le Sud et le Sud-Ouest et les plus tardives en régions Centre-Est et Sud-Est PACA. Cette première analyse doit être considérée avec précaution car il apparaît que pour ces deux régions les peuplements sont majoritairement des résineux situés en altitude.

Région	Nb Plac	Alt. (m)	Débourrement				Sénescence*			Long. Saison Végétation	
			10%	90%	durée	N	10%	90%	Durée	d9-j1	d9-j9
Nord-Est	16	324	111,7	121,0	9,4	11	270,7	288,6	17,9	150,6	171,2
Nord	9	138	105,9	116,0	10,0	8	288,6	300,6	12,1	174,3	186,1
Centre-Ouest	13	116	104,7	116,1	11,4	7	281,6	298,5	16,9	174,5	191,3
Est	10	608	119,4	133,3	13,9	5	280,3	297,6	17,3	160,7	177,9
Centre	5	732	120,0	129,8	9,8	1					
Centre-Est	7	1296	132,0	139,8	7,8	2	262,4	283,2	20,8	132,9	153,8
Sud-Est-PACA	4	1495	131,9	143,5	11,6	1					
Sud et Sud-Ouest	15	688	106,1	119,0	13,0	8	278,3	297,7	19,4	167,3	187,1

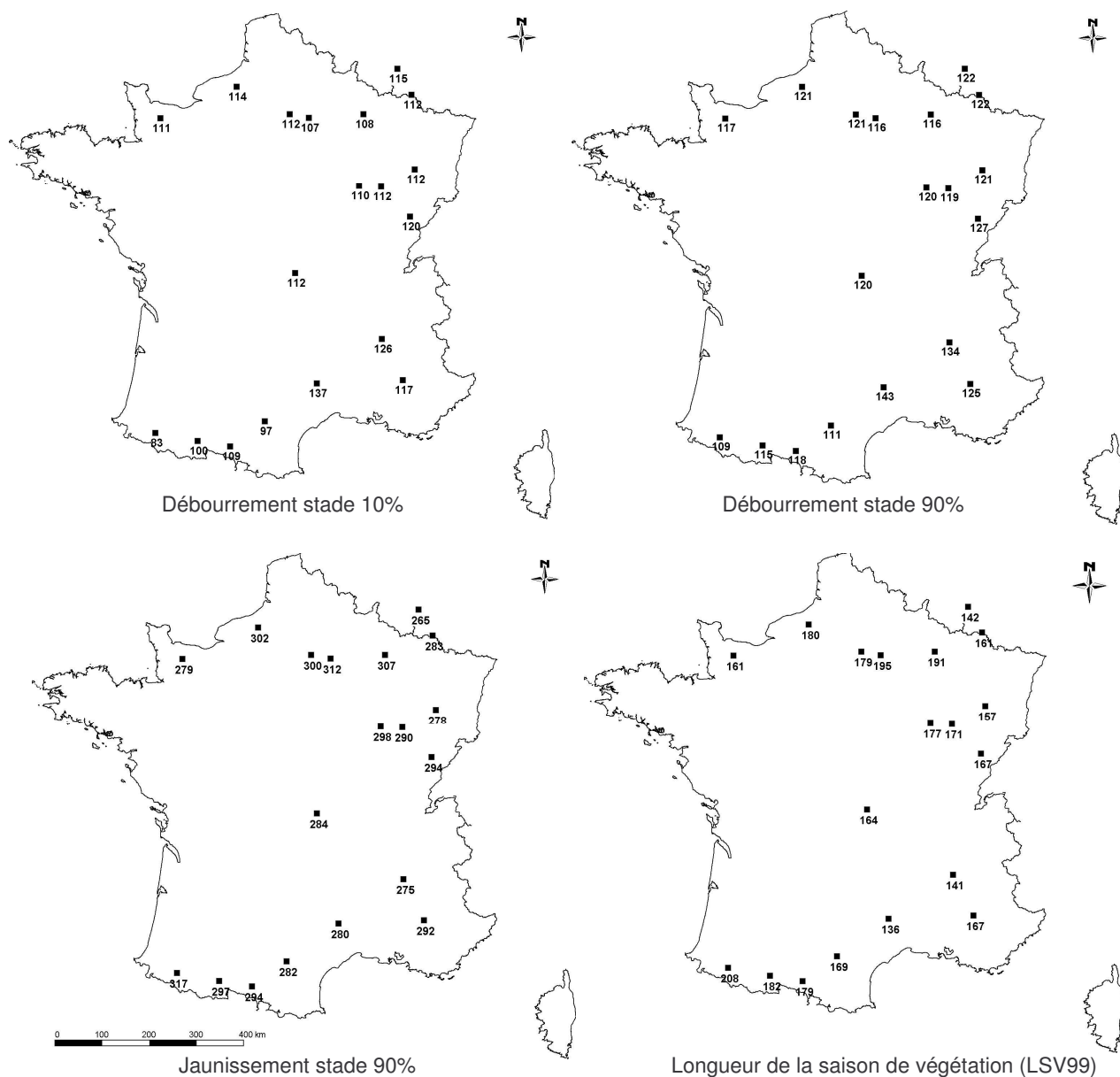
Région	Temp. de Jan.		Temp. de Juil.			Temp. Année			Durée insol. (h)		Radiation (MJ/cm²)		
	min	max	moy.	min	max	moy.	min	max	moy.	Jan	Juil.	Jan.	Juil.
Nord-Est	-0,88	4,82	1,97	12,5	23,7	18,1	5,8	14,9	10,3	65,9	218,1	2922	23215
Nord	0,94	6,52	3,73	12,2	23,4	17,8	6,4	15,5	10,9	66,6	207,6	2890	22721
Centre-Ouest	1,95	7,54	4,75	13,1	24,4	18,8	7,4	16,3	11,8	72,2	218,3	3312	23613
Est	-1,35	5,17	1,91	12,2	23,1	17,7	5,2	14,5	9,8	72,9	228,5	3560	24883
Centre	-1,12	6,52	2,70	11,1	24,1	17,6	4,8	15,4	10,1	90,6	245,7	3872	24461
Centre-Est	-1,67	5,49	1,91	12,1	23,2	17,7	5,0	14,1	9,5	106,6	249,7	4832	25877
Sud-Est-PACA	-2,61	6,73	2,06	11,4	25,7	18,6	4,1	15,9	10,0	123,8	253,5	6352	27731
Sud et Sud-Ouest	1,74	9,39	5,56	14,2	24,3	19,3	7,7	16,9	12,3	111,4	238,2	4987	25094

Tableau 3. Caractéristiques moyennes de la phénologie (en jour julien) et du climat pour les 8 groupes régionaux mis en évidence à l'issu de l'ACP sur les variables climatiques. Pour le débourrement, toutes les essences ont été confondues. Pour la sénescence et la saison de végétation (*), les valeurs ont été calculées à partir des peuplements feuillus.

Les différences et les interactions entre espèce, région et contexte stationnel apparaissent par ailleurs fortes. Par exemple, pour les hêtraies, le débourrement commence en moyenne à partir du 21 avril (**Carte 2, Tableau 4 et Figure 3, page 18**). Une différence d'un mois et demi sépare les placettes les plus précoces (10 avril Sud-Ouest) des plus tardives (Gard et Drome). La fin du jaunissement apparaît en moyenne le 18 octobre. Deux mois séparent la hêtraie la plus précoce (Luxembourg L1, 22 sept.) de la plus tardive (Pyrénées-Atlantiques, 13 nov.). La longueur de la saison de végétation dure en moyenne 170 jours ; elle est plus courte pour les hêtraies d'altitude à influence continentale que pour les hêtraies de faible altitude à influence océanique. Entre les années, il existe également une certaine variabilité. Pour les 7 années considérées, l'année la plus précoce a été 2002 (date moyenne de débourrement : 16 avril) et la plus tardive 1998 (27 avril).

Pour les chênaies, le débourrement commence début avril c'est-à-dire en moyenne quinze jours plus tôt par rapport aux hêtraies (**Carte 3, Tableau 4 et Figure 3, page 18**). La durée du débourrement est plus longue que celle des hêtraies (13 jours contre 9 jours). Un mois sépare les chênaies les plus précoces (Allier, Loir et Cher) des plus tardives situées dans le quart Nord-Est (Moselle, Vosges, Marnes, Alsace). Ces dernières jaunissent plus tôt et ont donc une saison de végétation plus courte. Les peuplements du Loir-et-cher, de l'Oise bénéficient des longueurs les plus importantes. Globalement la saison de végétation dure près de 190 jours soit environ 20 jours de plus que celle observée pour le hêtre. A cette échelle d'analyse, il n'apparaît pas de différence notable entre les deux espèces.

Pour les peuplements résineux, les données ont été rassemblées dans **Carte 4** et le **Tableau 5**. Les essences résineuses débourent en moyenne quinze jours après les derniers feuillus, début mai. Les exigences autécologiques très différentes des espèces considérées - affinités montagnardes du sapin et plutôt atlantique du pin maritime - ainsi que le nombre très différent de placettes pour chaque essence ne permettent pas de comparer le comportement pour chaque essence.



Carte 2 : Phénophases moyennes observées pour les 19 placettes de **Hêtre**. Toutes les moyennes ont été calculées avec au moins 3 années d'observation sur la période 1997-2003. Les chiffres attribués correspondent au jour julien moyen ou au nombre de jours pour la longueur de la saison de végétation ;

Chêne sessile (n=19)								
	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	1997-2003
N	11	18	17	14	19	16	16	111
dd1	96	100	95	103	96	95	90	96
std	8	11	8	10	11	10	10	10
min	83	89	81	87	78	84	83	78
max	111	124	109	115	120	112	111	124
dd9	111	112	107	112	108	105	103	108
std	16	11	9	8	11	9	11	11
min	97	89	88	94	92	91	90	88
max	153	131	116	122	127	119	118	153
jj1	280	278	278	284	284	279	287	281
std	12	15	14	14	17	14	10	14
min	258	250	249	248	260	259	272	248
max	307	306	312	325	330	308	314	330
jj9	297	291	294	302	302	294	300	297
std	11	12	10	9	10	10	7	10
min	272	264	277	290	288	273	286	264
max	307	306	312	325	330	308	314	330
lsv19	201	191	199	200	206	199	210	201
std	15	16	16	12	17	17	10	16
min	175	154	168	189	175	168	182	154
max	224	217	231	224	238	224	224	238

Chêne pédonculé (n=8)								
	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	1997-2003
N	5	8	8	6	7	6	7	47
dd1	98	100	99	101	95	96	95	98
std	30	12	13	16	13	15	14	15
min	48	82	81	73	71	77	76	48
max	125	110	116	115	113	112	111	125
dd9	111	115	113	110	112	105	109	111
std	32	13	18	17	18	17	17	18
min	55	89	88	80	78	84	83	55
max	132	131	137	122	134	119	132	137
jj1	282	275	285	289	283	280	277	281
std	17	12	15	11	13	17	18	15
min	258	264	270	276	274	266	251	251
max	314	320	326	311	316	322	321	326
jj9	297	295	302	299	303	296	295	298
std	16	14	14	8	12	14	14	13
min	272	278	284	290	288	280	279	272
max	314	320	326	311	316	322	321	326
lsv19	199	195	204	198	208	201	200	201
std	40	24	25	22	19	26	27	25
min	161	168	175	175	189	175	175	161
max	266	238	245	238	245	245	245	266

Hêtre (n=19)								
	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	1997-2003
N	17	20	18	16	19	17	17	124
dd1	112	116	110	113	113	105	110	111
std	20	11	11	9	13	12	8	13
min	90	89	88	87	71	77	90	71
max	181	138	130	122	134	126	125	181
dd9	121	123	120	121	125	115	117	120
std	19	7	6	8	8	8	7	10
min	104	110	109	108	106	98	104	98
max	188	138	137	143	141	133	132	188
jj1	275	274	273	276	278	274	270	274
std	18	15	16	14	17	15	23	17
min	237	236	242	241	239	245	223	223
max	307	320	326	311	323	315	314	326
jj9	290	289	290	290	296	287	290	290
std	16	16	17	12	18	15	18	16
min	251	257	263	262	267	259	244	244
max	307	320	326	311	323	315	314	326
lsv19	178	173	180	177	183	182	180	179
std	25	24	25	14	27	20	22	23
min	112	133	140	154	140	154	133	112
max	203	231	238	203	245	238	224	245

Tableau 4. Caractéristiques moyennes (valeurs en gras) des phénophases pour les sept années d'observation et les 3 essences de feuillus. N = Nombre d'observations. Std: écart-type (Voir page 7 pour l'explication des abréviations en gras). Pour dd1, dd9, jj1 et jj9, les données sont exprimées en jour julien. Pour lsv19, les chiffres correspondent à un nombre de jours. Par exemple, pour le débourrement, la valeur 100 correspond au 10 avril et la valeur 121 au 1 mai. Pour le jaunissement, la valeur 280 correspond au 7 octobre et la valeur 300 au 27 octobre.

Douglas (n=5)								
	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	1997-2003
N	4	5	5	4	5	4	5	32
dd1	115	123	122	119	127	126	119	122
std	13	9	9	9	13	17	12	11
min	97	110	109	108	113	105	104	97
max	125	131	130	129	141	140	132	141
dd9	136	134	131	131	138	140	131	134
std	18	12	9	11	8	21	12	12
min	111	117	123	122	127	119	118	111
max	153	145	144	143	148	161	139	161

Epicéa (n=8)								
	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	1997-2003
N	6	8	8	8	8	7	8	53
dd1	126	131	132	132	135	128	128	130
std	17	12	12	7	9	14	11	12
min	97	117	109	129	127	112	111	97
max	146	152	151	150	148	147	146	152
dd9	137	141	139	142	145	139	139	140
std	11	12	13	10	10	11	11	11
min	118	124	114	134	134	126	118	114
max	153	159	158	157	162	154	153	162

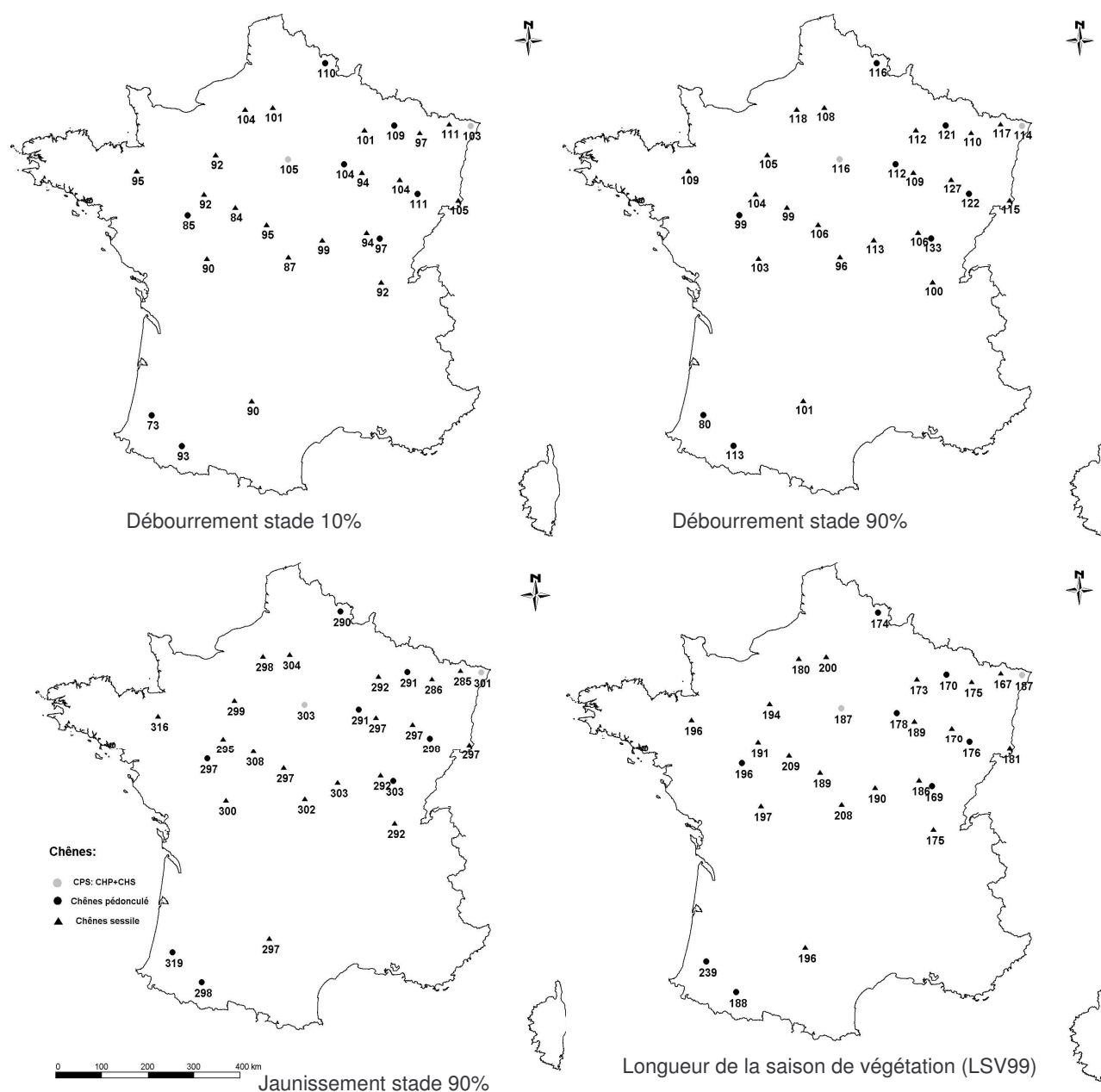
Pin laricio (n=2)								
	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	1997-2003
N	1	2	2	2	1	2	1	10
dd1	159	120	122	113	126	104	120	
std		15	10	10		0	17	
min	159	109	115	106	126	104	104	
max	159	130	129	120	126	104	159	
dd9	166	129	132	127	118	131		
std		21	4	10	0	16		
min	166	114	129	120	118	114		
max	166	144	134	134	118	166		

Pin maritime (n=5)								
	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	1997-2003
N	4	5	5	3	3	4	5	29
dd1	115	121	117	124	113	110	108	115
std	13	11	12	15	19	13	22	15
min	104	110	102	108	99	91	83	83
max	132	131	130	136	134	119	139	139
dd9	123	131	127	135	126	124	118	126
std	17	7	12	14	19	13	22	14
min	111	124	116	122	111	105	97	97
max	146	138	144	150	148	133	146	150

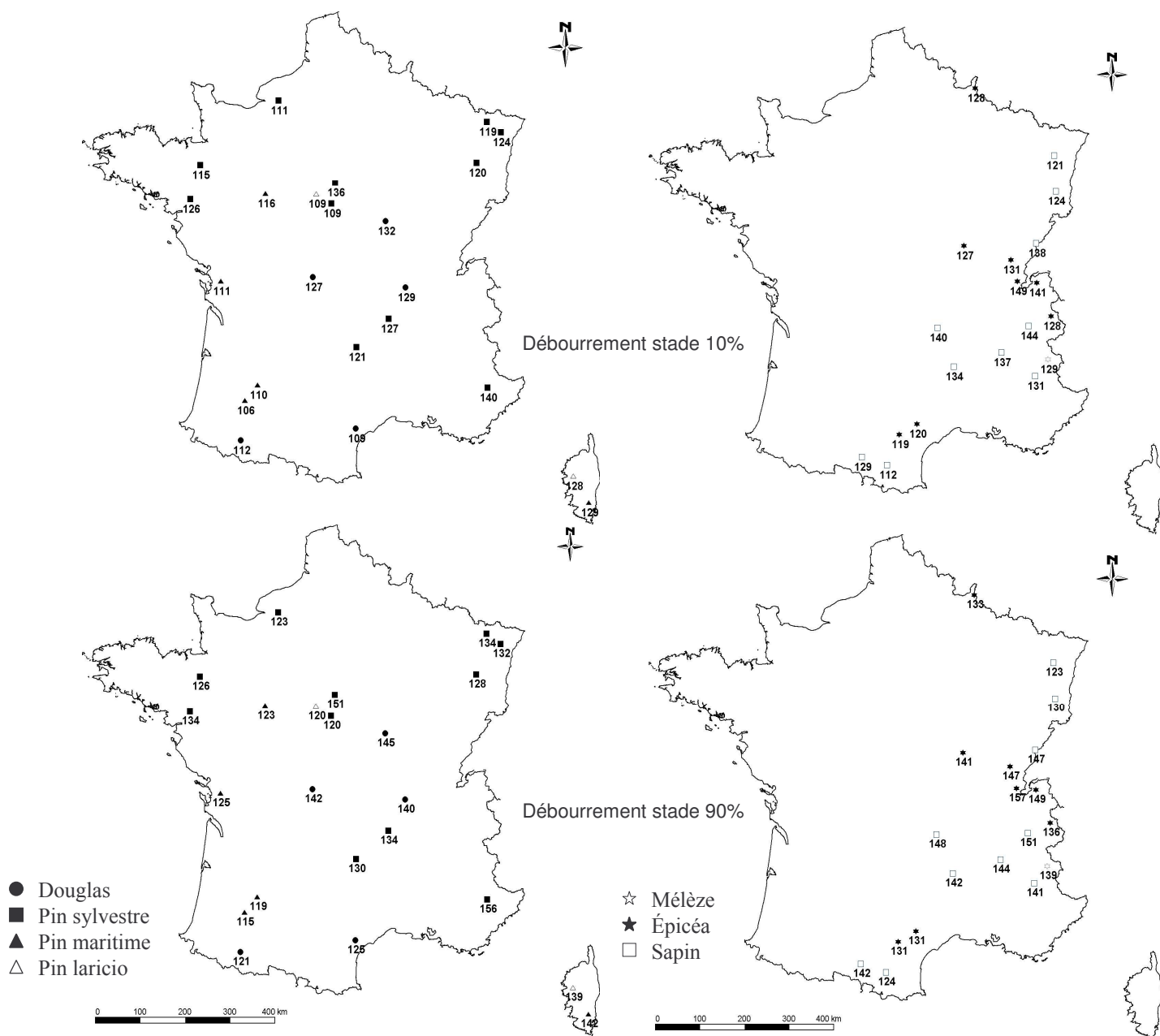
Pin sylvestre (n=11)								
	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	1997-2003
N	9	9	11	9	11	10	11	70
dd1	120	122	123	124	125	128	118	123
std	14	13	10	11	11	12	14	12
min	90	96	109	108	106	112	104	90
max	139	138	144	143	148	154	139	154
dd9	130	138	133	135	137	138	128	134
std	13	13	14	12	11	12	15	13
min	104	117	114	122	120	119	111	104
max	146	159	158	164	162	161	160	164

Sapin pectiné (n=10)								
	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	1997-2003
N	10	10	10	9	9	8	7	63
dd1	126	132	134	131	134	135	131	132
std	10	10	19	10	13	6	3	11
min	104	117	102	115	106	126	125	102
max	139	145	172	143	148	140	132	172
dd9	141	140	143	139	141	142	136	140
std	8	10	18	10	13	6	7	11
min	125	124	116	122	120	133	118	116
max	153	152	179	150	155	147	139	179

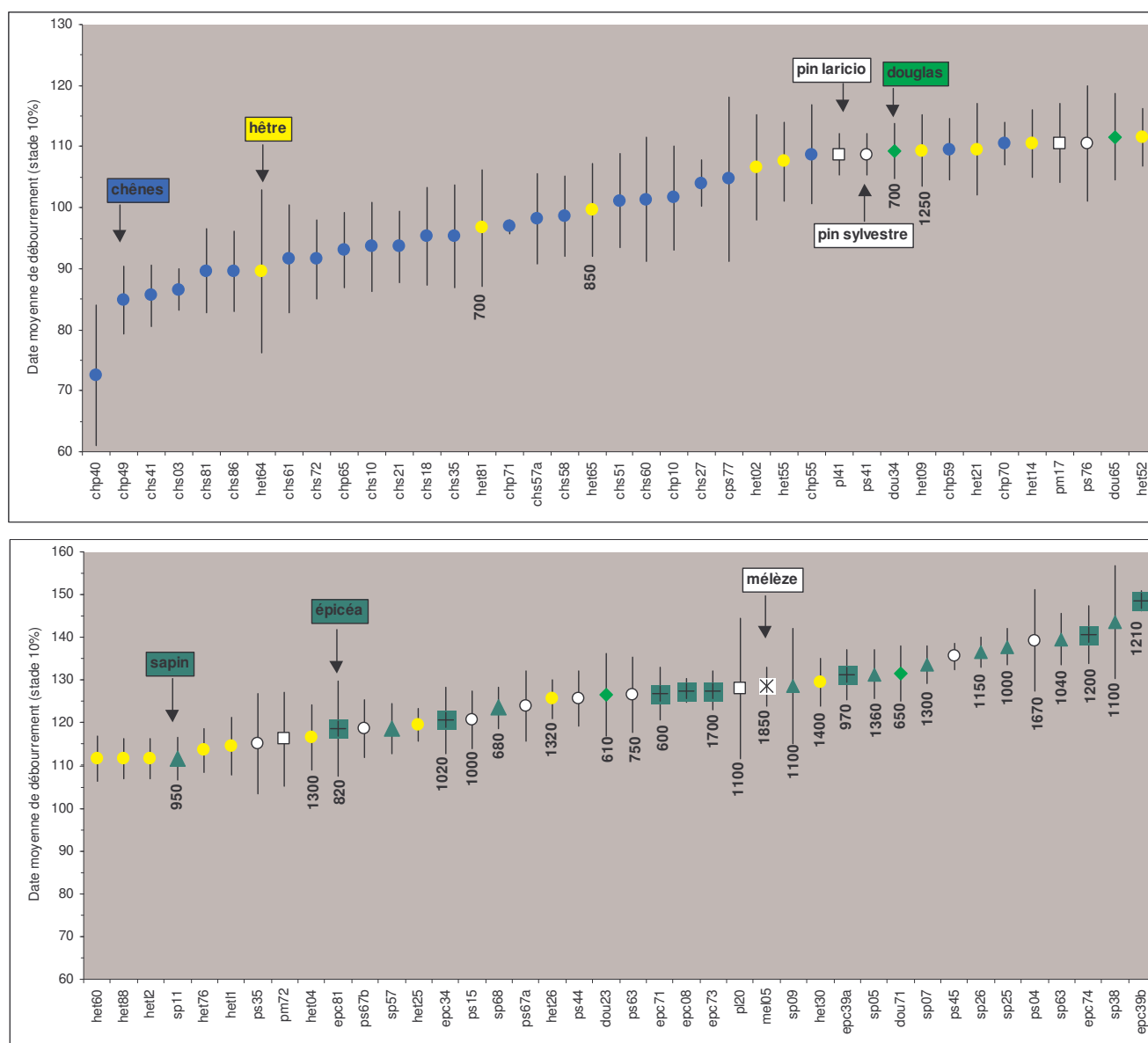
Tableau 5. Caractéristiques moyennes (valeurs en gras) des phénophases pour les sept années d'observation et les 7 essences de résineux N = Nombre d'observations. Std: écart-type (Voir page 7 pour l'explication des abréviations en gras). Pour dd1, dd9, les données sont exprimées en jour julien. Par exemple, la valeur 121 correspond au 1 mai et la valeur 140 au 20 mai.



Carte 3. Phénophases moyennes observées pour les 27 placettes de **Chênes sessile et pédonculé**. Toutes les moyennes ont été calculées avec au moins 3 années d'observation sur la période 1997-2003. Les chiffres attribués correspondent au jour julien moyen ou au nombre de jours pour la longueur de la saison de végétation ;



Carte 4. Phénophases moyennes observées pour les résineux. Toutes les moyennes ont été calculées avec au moins 3 années d'observation sur la période 1997-2003. Les chiffres attribués correspondent au nombre de jour julien.



	Débourrement (stade 10%)		
	Moy.	std.	Nb. Obs.
Ch. Sessile	94.4	8.4	105
Ch. Pédonculé	97.2	14.2	56
Hêtre	110.8	11.2	126
Pin maritime	113.4	9.2	14
Pin laricio	118.4	15.1	14
Douglas	119.8	11.8	28
Pin sylvestre	122.5	12.2	70
Mélèze	128.6	4.6	7
Epicéa	130.2	11.2	56
Sapin pectiné	130.5	11.8	70

Figure 3. Classement par ordre croissant des 79 peuplements selon la date moyenne de débourrement (stade 10%). La barre verticale représente l'écart-type (période 1997-2003). Les chiffres sous les symboles correspondent aux altitudes supérieures à 600 m.

3.2. Analyse des corrélations simples

Pour le débourrement, les corrélations les plus élevées sont obtenues en prenant en compte le stade 10% et ceci pour tous les paramètres considérés (**Tableau 6**). L'altitude explique à elle seule environ 44% de la variabilité observée. Globalement, **la date de débourrement (stade 10%) est retardée d'environ 2 jours par 100 m d'altitude** (gamme 15 m à 1850 m) (**Figure 4**). Pour le stade 90%, les résultats sont similaires avec une équation du type : $dd90 = 0,0213 (\text{alt}) + 112,54$.

	DEBOUREMENT (n=79)						JAUNISSEMENT (n=42)						
	10 % (dd1)			90 % (dd9)			10% (jj1)			90% (jj9)			
Variable	(Fe) Tmoy [†]	Tmin	Tmax	Tmoy	Tmin	Tmax	Tmoy	Tmin	Tmax	Tmoy	Tmin	Tmax	
année	0,45	0,3784	0,3591	0,2787	0,321	0,319	0,2245	0,1423	0,1546	0,3859	0,2947	0,3565	
janvier	0,42	0,3127	0,3567	0,1857	0,2603	0,3202	0,1398	0,1736	0,1687	0,1392*	0,3532	0,3191	0,2976
février	0,47	0,4113	0,4121	0,2875	0,3587	0,3812	0,233	0,2165	0,1765	0,1851	0,4102	0,3201	0,3618
mars	0,49	0,3997	0,3657	0,2892	0,3383	0,3305	0,2286	0,1739	0,1062*	0,1669	0,4281	0,297	0,3848
avril	0,47	0,4107	0,3439	0,3481	0,3606	0,3054	0,3025	0,1465	0,1752		0,3971	0,2698	0,3877
mai	0,32	0,3045	0,2889	0,2086	0,2648	0,2555	0,1782				0,2494	0,1804	0,2306
juin	0,22	0,2278	0,2345	0,1290	0,1869	0,1975	0,1022				0,1557	0,1285*	0,1337*
juillet	0,21	0,2355	0,2481	0,1397	0,1913	0,208	0,109				0,1517	0,1094*	0,1397*
août	0,25	0,2817	0,2309	0,1996	0,2351	0,1931	0,1662				0,1919	0,1207*	0,1773*
septembre	0,42	0,3659	0,2775	0,3151	0,3066	0,2384	0,2586	0,111*	0,179		0,3437	0,1585	0,3848
octobre	0,43	0,346	0,3435	0,2433	0,2859	0,2993	0,1897	0,1339*	0,1515		0,356	0,2613	0,3453
novembre	0,44	0,3831	0,40	0,282	0,3331	0,3714	0,2279	0,2275	0,168	0,2198	0,4106	0,3196	0,3849
décembre	0,44	0,3797	0,4048	0,2592	0,3248	0,3753	0,2014	0,2098	0,1997	0,1746	0,4006	0,32	0,346

	Lat.	Long.	Alt.
dd1		0,2671	0,44
dd9		0,2399	0,4317
jj1		0,1614	0,1523
jj9		0,2018	0,1875

Tableau 6. Corrélations simples (r^2) entre les variables climatiques et stationnelles et les phénophases (moyenne 1997-2003). Corrélations significatives au seuil d'au moins 1% (sauf * : 5% ; vide = ns). Aucune corrélation n'a été observée pour la latitude et la durée d'insolation. Le jaunissement ne prend en compte que les 42 placettes de feuillus. Pour la Tmoy et dd1, la première colonne correspond aux r^2 pour les seuls feuillus (Fe ; n=42).

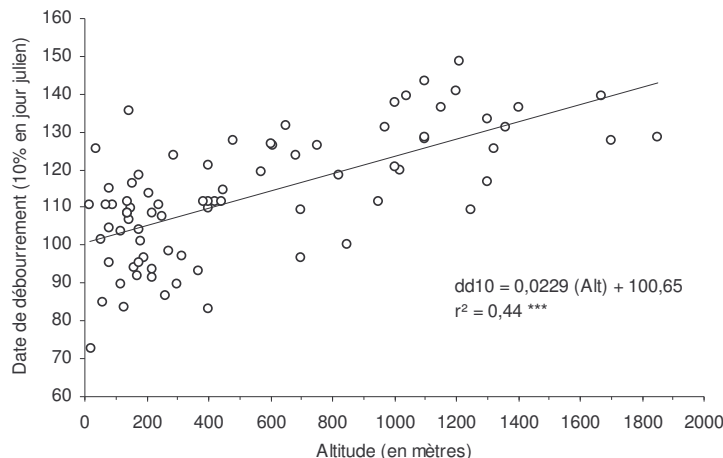


Figure 4. Corrélation entre la date de débourrement (stade 10% en jour juillet) et l'altitude pour les 79 placettes (données moyennes 1997-2003). Les *** signifient que la relation est significative au seuil de 1 p. mille.

En ce qui concerne les données thermiques, les corrélations sont plus élevées avec les Tmin qu'avec les Tmax, mais les plus fortes sont observées avec les Tmoy. Les corrélations les plus fortes sont observées avec **les températures de fin d'hiver et de début de printemps** ($r^2 > 0,40$). Pour la température moyenne de février à avril, le r^2 est de 0,42 avec un débourrement plus précoce de 6 jours par degré (**Figure 5**). Pour le stade 90%, le r^2 est de 0,36 avec une équation du type : $dd90 = -5,1361 (T) + 160,59$.

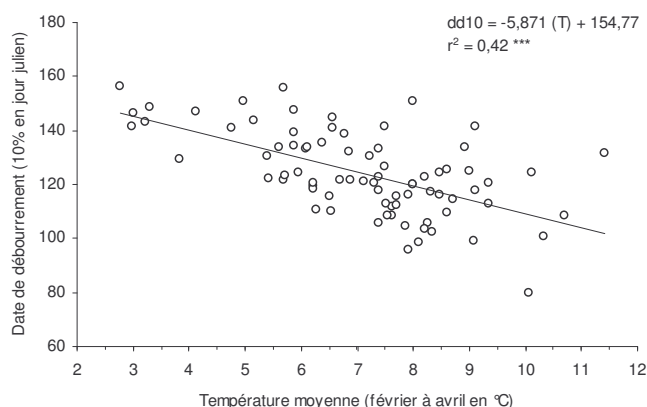


Figure 5. Corrélation entre la date de débourrement (stade 10% en jour julien) et la température moyenne de février à avril pour les 79 placettes (données moyennes 1997-2003). Les *** signifient que la relation est significative au seuil de 1 p. mille.

Bien que moins fortes, des corrélations également très significatives sont observées pour tous les mois et notamment pour les mois d'automne (r^2 compris en 0,35 et 0,38) (**Tableau 6**). Ceci peut paraître très surprenant pour expliquer les processus de débourrement du printemps mais ces liaisons s'expliquent, en grande partie, par la forte autocorrélation des données climatiques à l'échelle mésoclimatique considérée. Ainsi, les données thermiques mensuelles sont très fortement liées entre elles ($r^2=0,649$ à $0,991$; moy = $0,844$) et au régime annuel ($r^2=0,881$ à $0,993$; moy = $0,945$) (voir également **Figure 2B**, page 12). Pour les températures moyennes printanières et automnales, le r^2 est supérieur à $0,97$. On peut donc émettre l'hypothèse que les corrélations observées entre le débourrement et les régimes thermiques non printaniers ne témoignent pas de processus physiologiques complexes mais expriment simplement des corrélations statistiques liées aux échelles spatiale et temporelle prises en compte. Ces remarques sont également valables pour le jaunissement et la longueur de la saison de végétation. Dans cette analyse simple, la relation avec la température moyenne annuelle est très proche de celle observée avec le régime printanier. L'équation pour le $dd10^1$ est du type : $dd10 = -6,2154 (T_m \text{ année}) + 180,61$ ($r^2=0,378$). Là encore, on constate une précocité de 6 jours du débourrement pour une augmentation de 1°C du régime thermique annuel.

Pour le jaunissement (placettes de feuillus uniquement), les corrélations avec les paramètres climatiques sont globalement moins élevées et, pour le stade $jj10\%$, moins fréquentes que celles obtenues pour le débourrement. Contrairement au débourrement, c'est la stade 90% qui apparaît le plus fortement corrélé au climat. L'altitude apparaît moins pertinente pour expliquer la variabilité observée : $r^2 < 0,19$ contre des valeurs supérieures à $0,30$ pour le débourrement. Les températures printanières (février à avril) tendent à expliquer une part plus grande de variabilité des dates de jaunissement ($r^2 = 0,43$) que les températures d'automne (septembre à novembre ; $r^2 = 0,388$) (**Tableau 6 et Figure 6**). Une augmentation de 1°C se traduit par un retard d'environ 5 jours de la date de jaunissement.

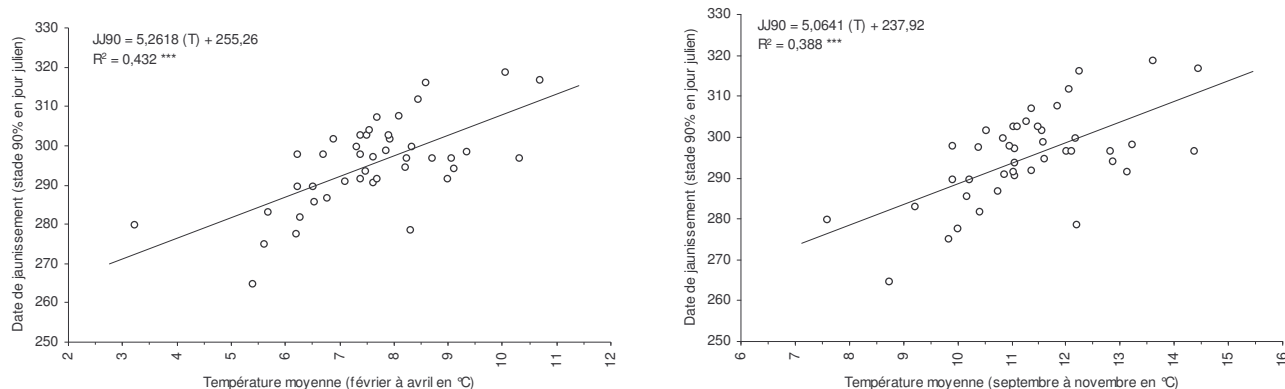


Figure 6. Corrélation entre la date de jaunissement (JJ90 en jour julien) et la température moyenne de février à avril et septembre à novembre pour les 42 placettes de feuillus (données moyennes 1997-2003).

¹ Voir page 7 pour le signification des différentes abréviations $dd10$, $dd90$, $jj10\%$, etc.

Pour la longueur de la saison de végétation (feuillus uniquement), les corrélations les plus élevées sont obtenues pour les combinaisons LSV99 et LSV19² (**Figure 7**). Il est possible de prédire simplement sa durée à partir de la seule température moyenne annuelle ou de celle du seul mois de mars (**Figure 7**). La seule prise en compte de ce facteur thermique explique entre 38 et 55% de la variation observée. La meilleure relation est observée avec la LSV99 et la température du mois de mars. Globalement, une augmentation de 1 °C se traduit par un rallongement d'environ 10 jours de la saison de végétation. L'altitude explique quant à elle environ 30% de la variation de la durée de la saison de végétation. Une augmentation de 100 m se traduit par un raccourcissement de 3 jours environ.

	Longueur de la saison de vég.			
	LSV11	LSV19	LSV91	LSV99
année	0,375	0,483	0,308	0,506
janvier	0,369	0,426	0,311	0,461
février	0,447	0,501	0,383	0,535
mars	0,424	0,529	0,346	0,548
avril	0,378	0,485	0,315	0,525
mai	0,209	0,314	0,167	0,348
juin	0,128*	0,229	0,09*	0,227
juillet	0,129*	0,226	0,09*	0,219
août	0,169	0,278	0,132*	0,269
septembre	0,339	0,457	0,269	0,45
octobre	0,362	0,463	0,295	0,469
novembre	0,439	0,482	0,385	0,526
décembre	0,407	0,456	0,345	0,502
Alt.	0,3127	0,2796	0,2961	0,3544

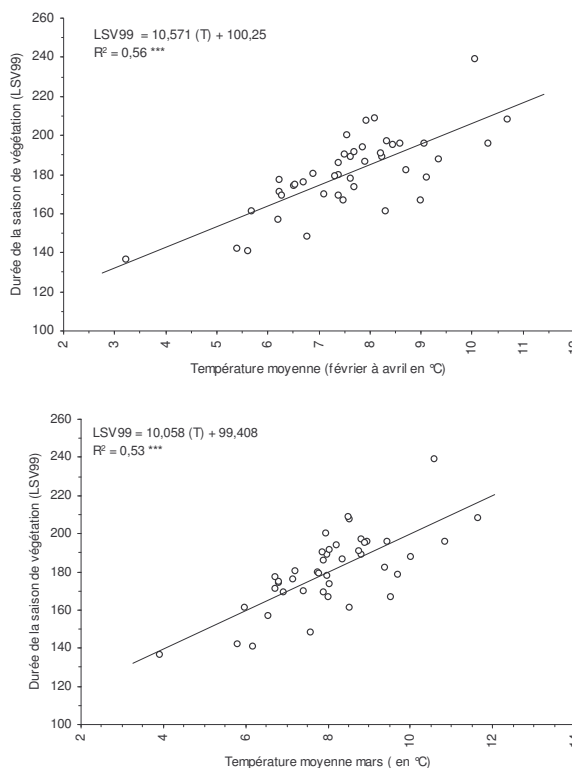


Figure 7. Corrélation entre les durées de la saison de végétation et les températures moyennes mensuelles pour les 42 placettes de feuillus (données moyennes 1997-2003). Alt. = altitude (en m). Les *** signifient que la relation est significative au seuil de 1 p. mille.

Paramètre	Equation avec la...(r²)	
	Temp. moy. annuelle (°C)	Temp. moy. de mars (°C)
LSV11	=56,2892 + 10,5385 (T) ; (0,375)	=95,3167 + 9,9078 (T) ; (0,424)
LSV19	=54,3763 + 12,1762 (T) ; (0,483)	=100,9134 + 11,2685 (T) ; (0,529)
LSV91	=60,5516 + 9,1302 (T) ; (0,308)	=94,5901 + 8,5582 (T) ; (0,346)
LSV99	=59,8333 + 10,7525 (T) ; (0,506)	=101,341 + 9,8999 (T) ; (0,548)

Equations de régression entre la longueur de la saison de végétation (lsv) et la température. N=42 placettes de feuillus. Moyenne 1997-2003 (voir texte pour l'explication des 4 modalités).

En conclusions de cette première analyse monofactorielle, il apparaît que les différentes phénophases peuvent être prédites simplement à partir de l'altitude ou du régime thermique printanier. Pour les peuplements étudiés, une augmentation de 100 m d'altitude se traduit par un retard de débourrement de 2 jours (feuillus, F et résineux, R) et de 3 jours sur la longueur de la saison de végétation (placettes de feuillus uniquement). Une augmentation de 1 °C de la température (printanière ou annuelle) se traduit par une précocité de 6 jours du débourrement (F et R), une augmentation de 10 jours de la saison de végétation (F uniquement).

² Voir page 7 pour la signification des abréviations.

3.3. Modèles liant phénologie et climat (modèles « prédictifs »)

L'ACP et les corrélations simples réalisées précédemment ont permis de sélectionner les variables pour la réalisation de modèles prédictifs sur les 79 placettes pour les 7 années d'observations. Les différents essais ont néanmoins révélés que certaines variables climatiques et géographiques qui ne ressortaient pas dans les analyses précédentes sont apparues fortement corrélés aux phénophases considérées. Ainsi la latitude s'est révélée être l'un des principaux facteurs pour les modèles de débourrement. De même vis-à-vis de l'insolation sur le débourrement des résineux.

3.3.1. Modèle général pour le débourrement

- **Modèles établis en considérant les moyennes 1997-2003 des 79 placettes (79 données initiales)**

Pour le stade 10%, le meilleur modèle explique près de 82% de la variance et fait intervenir 4 paramètres : **espèce, latitude, altitude et Tmax moyenne annuelle** (Figure 8). L'écart absolu moyen entre les valeurs observées et les valeurs modélisées est inférieur à 6 jours et l'écart quadratique de 7 jours (Tableau 7).

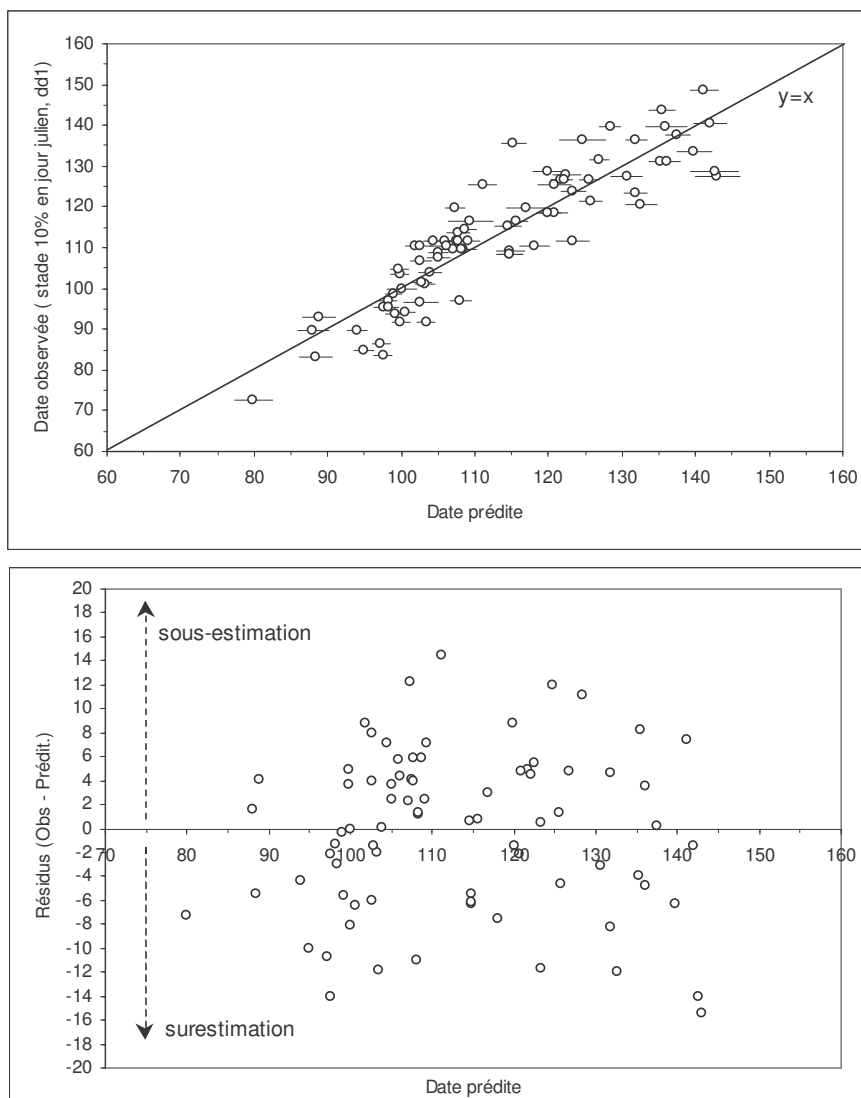


Figure 8. Date de débourrement observée (stade 10% en jour julien) versus date de débourrement prédite. Le modèle de prédiction est le suivant :
 $dd1p = -2,1023 + 16,1563 (\text{espèce}) + 2,6159 (\text{latitude}) + 0,0215 (\text{altitude}) - 1,6746 (Tmax \text{ année})$; $r^2=81,4\%$; $F = 80,8$; $Pr (F) = 0,0000$. $N = 79$ placettes. Les dates de débourrement sont les moyennes 1997-2003. Code espèce : Feuillus (0) - Résineux (1). Pour les dates prédites, la barre horizontale représente l'écart-type des prédictions.

Le modèle élaboré avec la température moyenne explique 80,6% de la variance et celui avec la Tmin moyenne annuelle 79,1%. Avec la température annuelle, l'équation est du type :

$$dd1p = -9,8719 + 16,0713 (\text{espèce}) + 0,0208 (\text{altitude}) + 2,6379 (\text{Lat.}) - 1,7344 (T_{\text{moy année}})$$

$$F = 76,99, Pr(F) = 0,0000 ; \text{Feuillus} = \text{code } 0 \text{ et Résineux} = \text{code } 1$$

Il est à noter qu'avec la **température moyenne de mars**, le modèle explique 80,9% de la variance.

Pour le stade 90%, ce sont les mêmes paramètres qui ressortent mais les taux de variance expliqués sont relativement plus faibles. Le meilleur modèle explique environ 75,8% de la variance et est de la forme :

$$dd9p = 47,1973 + 15,65 (\text{espèce}) + 1,7591 (\text{latitude}) + 0,0179 (\text{altitude}) - 1,4266 (T_{\text{max année}})$$

$$F = 57,79 ; Pr(F) = 0,0000.$$

L'écart absolu moyen est environ de 6 jours et l'écart quadratique de 8 jours (**Tableau 7**). Avec la Tmoy annuelle et la Tmoy de mars, les r^2 sont respectivement de 75,3% et 75,5%.

	Débourrement 10%		Débourrement 90%	
	Observations	modèle	Observations	modèle
Min:	72.6	80.0	79.6	96.0
1st Qu.:	101.3	103.0	113.7	113.0
Mean:	113.1	113.2	124.2	124.1
Median:	111.6	109.0	122.3	120.0
3rd Qu.:	126.6	123.0	134.0	134.5
Max:	148.6	143.0	156.6	151.0
Std Dev.:	16.5	14.9	15.5	13.5
Ecart moyen:	0.013		-0.013	
Ecart absolu moyen :	5.71		5.91	
Ecart quadrati. moyen (RMSD):	7.06		7.57	

Tableau 7. Statistiques des valeurs observées et des valeurs prédites par le meilleur modèle pour les données moyennes de débourrement (1997-2003).

- **Modèles établis en prenant les 7 valeurs annuelles des 79 placettes (553 données)**

Afin de tenir compte des mesures répétées (7 années) pour chaque placette, un modèle linéaire mixte a été utilisé pour élaborer le modèle (SPLus 6.1), tenant compte des répétitions des données stationnelles fixes (effet placette aléatoire). Pour chaque stade (10% et 90%), le modèle a été calibré sur la période 1997-2000 (316 observations) et vérifié sur la période 2001-2003. (237 observations). Les résultats sont comparables entre les deux stades et seuls les modèles avec le stade 10% sont présentés.

Sur la période de calibration, le meilleur modèle fait intervenir 4 paramètres : **espèce, altitude, latitude et Tmoyenne de mars-avril** (**Figure 9** et **Tableau 8**). L'équation est de la forme :

$$dd1 = 26,69124 + 14,50667 (\text{espèce}) + 2,00531 (\text{latitude}) + 0,01599 (\text{altitude}) - 2,63011 (T_{\text{moy MA}})$$

$$AIC = 2284,98 ; BIC = 2311,15.$$

L'erreur absolue moyenne de prédiction est inférieure à 5 jours. Ce modèle a été utilisé pour prédire les dates de débourrement sur la période 2001-2003 (**Figure 10**). Le modèle prédit d'une façon satisfaisante le débourrement avec un écart absolu moyen de l'ordre de 8 jours (**Tableau 8**).

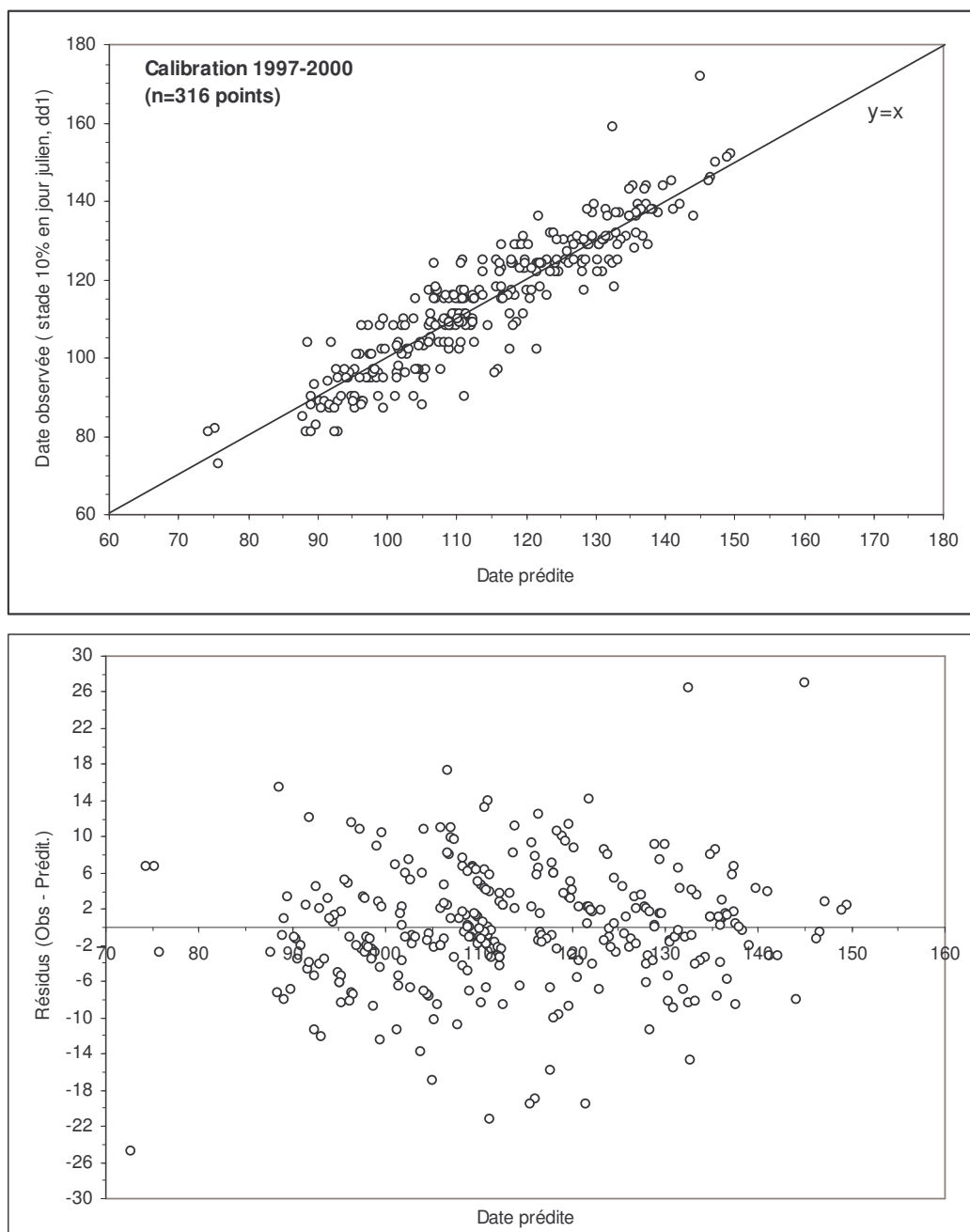


Figure 9. Date de débourrement observée (stade 10% en jour julien) versus date de débourrement prédite sur la période de calibration 1997-2000 (n=316 points).

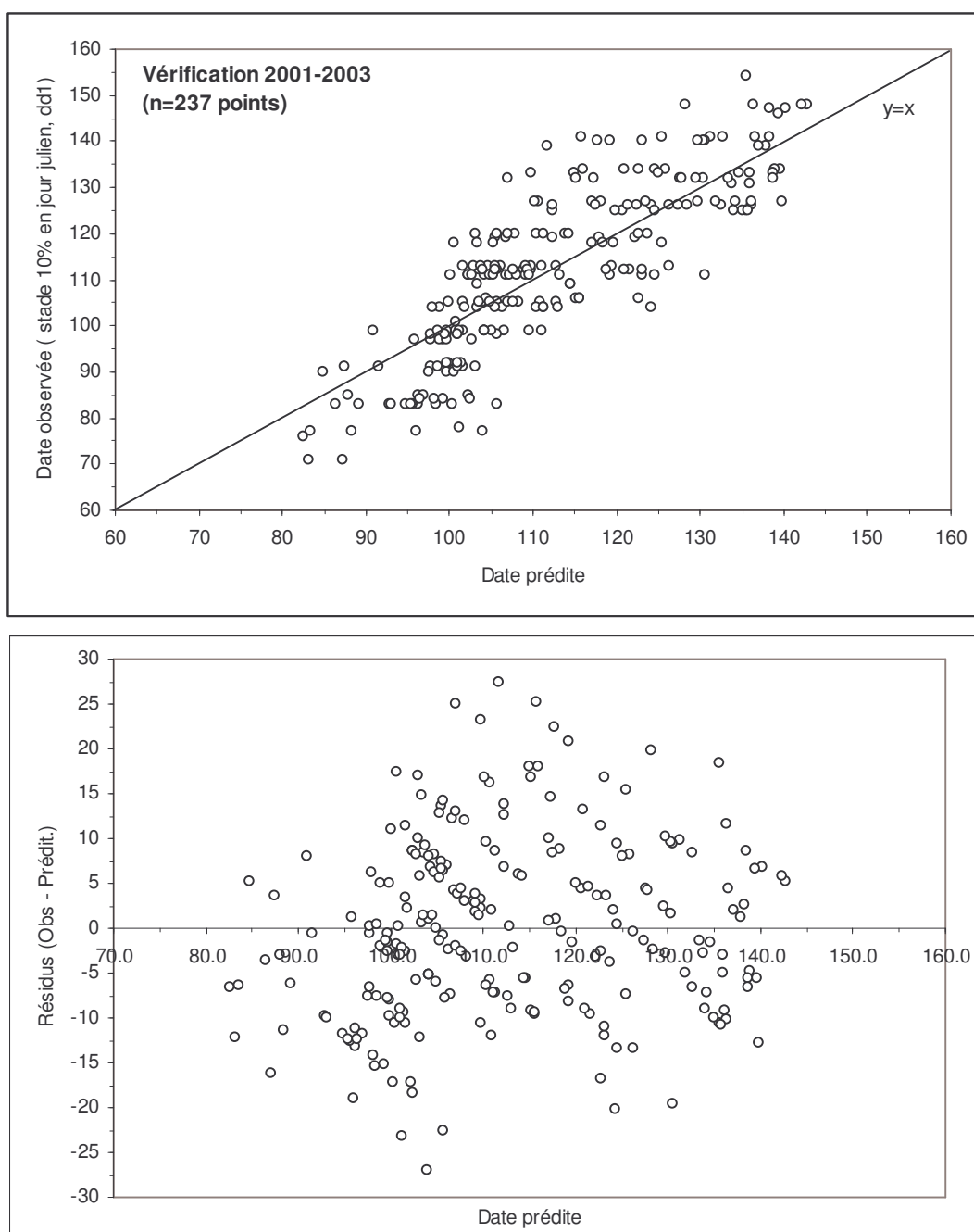


Figure 10. Date de débourrement observée (stade 10% en jour julien) versus date de débourrement prédite sur la période de vérification 2001-2003 (n=237 points). C'est le modèle à 4 paramètres calibré sur la période 1997-2000 qui a été utilisé pour prédire les dates de débourrement 10% sur la période 2001-2003.

	Calibration 1997-2000		Vérification 2001-2003	
	Observations	modèle	Observations	modèle
Min:	48.0	72.7	71.0	82.6
1st Qu.:	102.0	103.1	99.0	101.6
Mean:	113.8	113.8	112.2	112.2
Median:	115.0	111.3	112.0	109.3
3rd Qu.:	125.0	125.0	126.0	123.0
Max:	172.0	149.5	154.0	142.7
Std Dev.:	16.9	15.0	18.2	14.1
Ecart moyen:	0.000		0.017	
Ecart absolu moyen :	4.9		8.1	
Ecart quadrati. moyen (RMSD):	6.6		9.9	

Tableau 8. Statistiques des valeurs observées et des valeurs prédites par le modèle pour les deux périodes de calibration (1997-2000) et de vérification (2001-2003).

Dans ce modèle, la température moyenne du mois de mars-avril joue un rôle important car elle explique à elle seule près de 34% de la variation des dates de débourrement (n= 553 points) (**Figure 11**). Une augmentation de 1 °C se traduit par une précocité du débourrement de 5 jours.

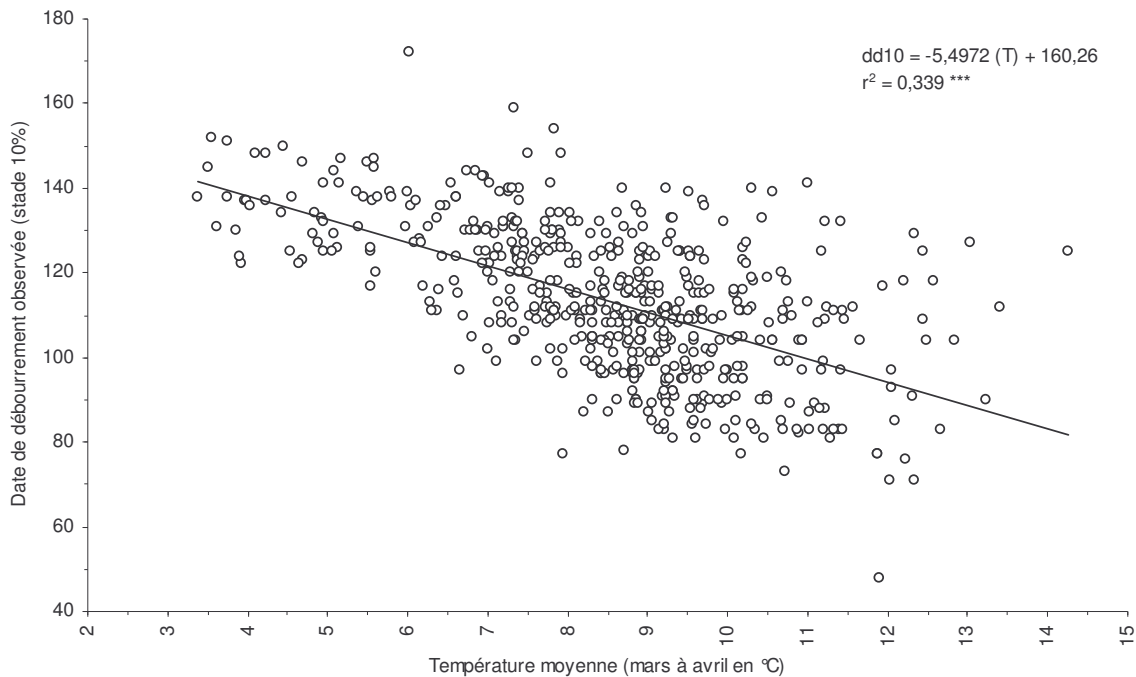


Figure 11. Corrélation entre la date de débourrement observée (stade 10% en jour julien) et température moyenne de Mars-Avril (n=553 points sur toute la période 1997-2003).

Il est à noter que des résultats très proches (quoique légèrement moins explicatifs) sont obtenus en considérant la température moyenne annuelle au lieu de la température du début du printemps

En conclusion, la date de débourrement peut-être prédite avec une assez grande précision (entre 5 et 7 jours) avec 4 paramètres facilement accessibles : l'altitude, la latitude, l'essence et le régime thermique annuel ou du début du printemps (mars-avril). D'une façon générale, c'est la prise en compte du stade 10% qui donne les meilleurs modèles.

3.3.2. Modèles intraspécifiques pour les différentes phénophases

Pour les feuillus considérés dans leur ensemble (n=42 placettes) ou pour chaque espèce (hêtre, n=18 et chênes, n=24), il est possible d'élaborer non seulement des modèles de prédiction des deux dates de débourrement (10% et 90%), mais également les dates de jaunissement (10% et 90%) et les durées de la saison de végétation (4 modalités). Pour les résineux (n=37), le sapin (n=10) ou le pin sylvestre (n=10), seules les deux dates de débourrement peuvent être modélisées. Les résultats les plus significatifs sont présentés dans le **Tableau 9**. Seuls les meilleurs modèles obtenus avec le minimum de variables ont été rassemblés dans le tableau 9. Le nombre de paramètres géographiques ou climatiques pris en compte dans les modèles varie entre 2 et 5. Selon les variables et l'espèce, les modèles expliquent entre 31,8% et 92,7% de la variabilité observée.

	Var.	Stat. Du modèle								Paramètres du modèle								Ecart.s (Obs/Préd.)					
		r²	F	Pr(F)	Intercept.	Alt. (m)	Lat.	Long.	T moy. année	Température max. mars sept-oct oct.			Radiation global (MJ/cm²) Jan. Mars Avr. Mai				Insol. fév. jan-fév		moyen	absolu moyen	quadrat. moyen		
Feuillus (n=42)	dd1	0.793	48.58	0.00000	-60.677 -1.417	0.032 7.800	3.788 5.263		-2.394 -2.500	4.163 4.053 3.464 4.911									-0.083	4.3	5.6		
	dd9	0.629	21.54	0.00000	19.180 0.372	0.025 4.931	2.401 2.773	-2.409 -2.091															
	jj1	0.318	9.10	0.00057	84.358 1.627		2.497 2.853																
	jj9	0.504	19.65	0.00000	235.439 17.668	-0.011 -2.936													-0.158	6.1	7.8		
	lsv11	0.714	31.68	0.00000	125.099 7.805	-0.0277 -5.310	-1.941 -1.950	5.227 4.821															
	lsv19	0.780	44.98	0.00000	255.253 3.248	-0.038 -5.059	-2.595 -1.880	5.707 4.877											-0.08	7.5	9.8		
	lsv91	0.636	22.15	0.00000	125.381 7.232	-0.026 -4.581	-2.088 -1.939	4.286 3.654															
	lsv99	0.758	39.7	0.00000	121.931 9.026	-0.024 -5.402	-1.426 -1.700	5.634 6.165															
Hêtre (n=18)	dd1	0.927	59.1	0.00000	-111.769 -3.503	0.032 9.952	4.881 8.420		-2.164 -3.737	3.601 2.502 3.875 1.191								-0.020	2.3	2.9			
	dd9	0.829	22.7	0.00001	14.232 0.410	0.021 5.846	2.460 3.899	-1.853 -2.939															
	jj1	0.333	3.739	0.04815	100.780 1.398		2.540 1.938																
	jj9	0.473	6.721	0.00824	228.441 10.638	-0.010 * -1.746												0.088	7.7	9.7			
	lsv11	0.653	14.09	0.00041	106.038 6.340	-0.022 -3.135		5.792 4.397															
	lsv19	0.713	18.68	0.00008	110.088 6.795	-0.022 -3.165		6.815 5.341										-0.066	9.3	11.5			
	lsv91	0.598	11.15	0.00108	109.457 6.828	-0.021 -3.102		4.638 3.674															
	lsv99	0.725	19.72	0.00006	113.222 8.303	-0.021 -3.561		5.692 5.301															
Chênes (n=24)	dd1	0.768	22.03	0.00000	-491.236 -4.666		10.779 5.664	2.466 4.551				0.020 4.497 0.020 2.877											
	dd9	0.570	8.83	0.00063	-441.034 -2.637		9.922 3.282	3.295 3.828															
	jj1	0.309	9.847	0.00478	294.012 67.981	-0.069 -3.138																	
	jj9	0.507	10.81	0.00059	423.109 12.484	-0.054 -3.916	-2.415 -3.465														0.052	4.4	5.3
	lsv11	0.569	6.282	0.00214	1853.798 3.869		-23.291 -3.511	-5.637 -3.582													-0.027 -2.167	-0.028 -2.270	
	lsv19	0.724	17.49	0.00070	1094.330 4.320	-16.366 -3.570	-4.139 -2.492	-0.029 -2.274													0.150	6.2	7.6
	lsv91	0.559	6.029	0.00263	1876.332 3.660		-23.209 -3.270	-6.436 -3.823													-0.028 -2.042	-0.030 -2.292	
	lsv99	0.756	14.7	0.00000	1638.214 5.532		-21.393 -5.218	-5.021 -5.162													-0.027 -3.502	-0.020 -2.625	
Résineux (n=37)	dd1	0.605	25.98	0.00000	142.502 23.137	0.022 7.201												-0.319 -4.580	-0.006	5.3	6.6		
	dd9	0.536	19.62	0.00000	150.040 22.880	0.020 6.239												-0.280 -3.773					
Sapin (n=10)	dd1	0.919	39.46	0.00015	1956.894 9.345		-31.977 -8.667											-3.681 -8.859	0.021	1.9	2.6		
	dd9	0.880	25.7	0.00000	1957.463 7.684		-32.116 -7.155											-3.542 -7.009					
Pin syl. (n=10)	dd1	0.556	4.382	0.05835	-55.813 -0.830			8.238 2.257										0.937 2.925					
	dd9	0.322	3.799	0.08712	128.577 31.324	0.012 1.949																	

Tableau 9. Caractéristiques des meilleurs modèles obtenus pour les 8 phénophases pour chaque essence. Les valeurs en italique correspondent à la t value. Les variables affectées du signe * indiquent un seuil de signification de 10%, sinon au moins 5%. Les écarts entre les dates ou durées observées et modélisées ont été calculées sur les modèles les plus significatifs.

❑ Placettes de feuillus

Pour le débourrement, les meilleurs modèles sont ceux qui prédisent le stade 10%. La précision de cette date est comprise entre 2 à 5 jours. **Pour les 42 feuillus**, le meilleur modèle de prédiction du débourrement (stade 10%) fait intervenir 3 paramètres : altitude, latitude et T°C moyenne à l'année (**Figure 12** et **Tableau 9**). L'erreur absolue moyenne de prédiction est d'environ 4 jours.

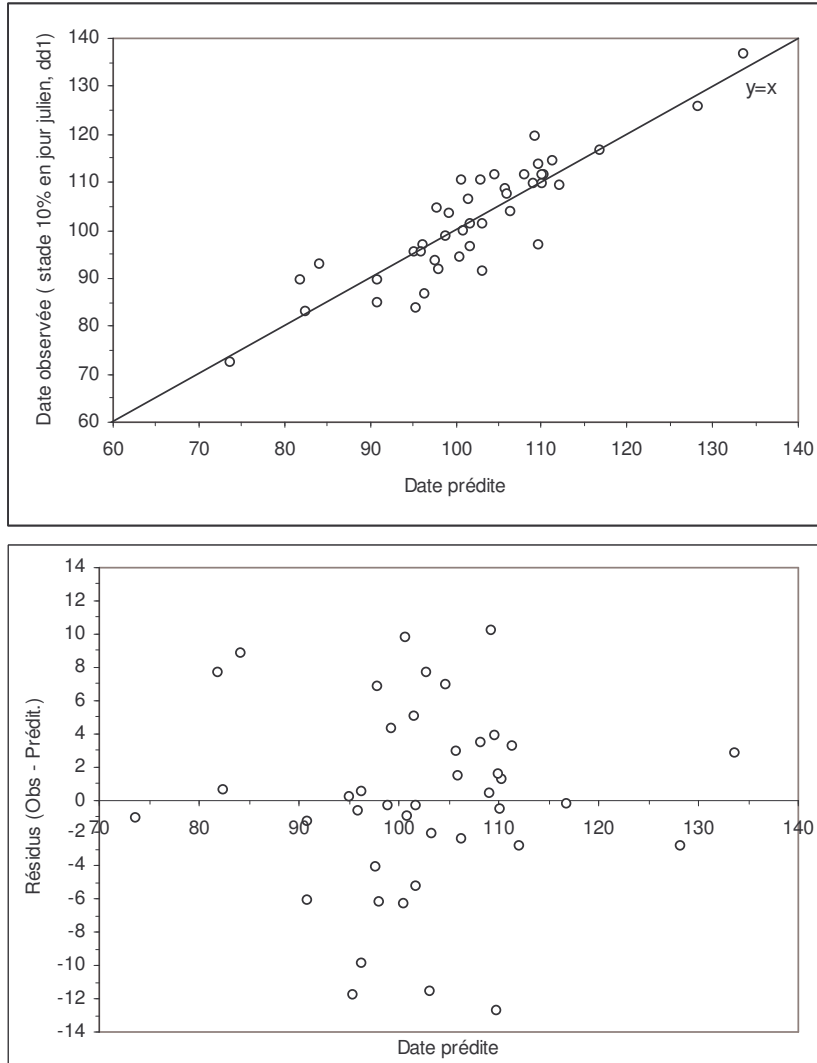


Figure 12. Date de débourrement observée (stade 10% en jour julien) versus date de débourrement prédite par le modèle pour les **42 placettes feuillus**. Le modèle de prédiction est le suivant : $dd1p = -60,677 + 3,788 (\text{latitude}) + 0,032 (\text{altitude}) - 2,394 (T_{\text{moy}} \text{ année})$; $r^2=79,3\%$; $F = 48,58$; $Pr (F) = 0,0000$. $N = 42$ placettes. Les dates de débourrement sont les moyennes 1997-2003.

Pour le Hêtre, la date de débourrement 10% est prédite avec une précision de moins de 3 jours en faisant intervenir 3 paramètres (**Tableau 9** et **Figure 13**). Pour les peuplements de **Chênes**, 24 placettes sont prises en compte sans faire de différenciation entre le chêne sessile ($n=15$), le chêne pédonculé ($n=8$) et mélange chêne sessile/pédonculé ($n=1$), l'écart entre la date de débourrement prédite et la date observée est d'environ 4 jours avec 3 paramètres : la latitude, la longitude et la radiation de janvier.

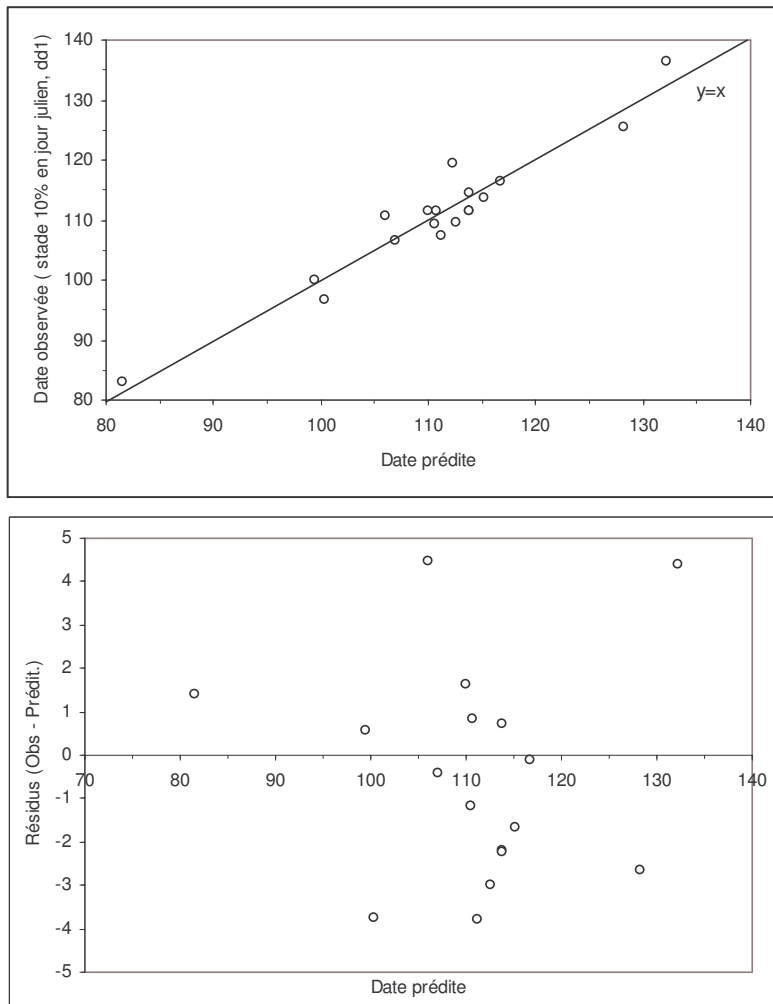


Figure 13, Date de débourrement observée (stade 10% en jour julien) versus date de débourrement prédite par le modèle pour les **18 placettes de hêtre**. Le modèle de prédiction est le suivant :
 $dd1p = -111,769 + 4,881 (\text{latitude}) + 0,032 (\text{altitude}) - 2,164 (T_{\text{moy}} \text{ année})$; $r^2=92,7\%$; $F = 59,1$; $Pr (F) = 0,0000$. $N = 18$ placettes. Les dates de débourrement sont les moyennes 1997-2003.

Pour le jaunissement, les modèles sont moins performants que pour le débourrement et les prédictions sont meilleures avec le stade 90%. Les prédictions donnent des écarts compris entre 4 et 8 jours. Le meilleur modèle (expliquant 50% de la variabilité) est obtenu avec les 24 placettes de chênes et seulement 2 paramètres: l'altitude et la latitude.

Pour la durée de la saison de végétation, le modèle obtenu pour les 18 placettes de hêtre prend en compte 2 paramètres: l'altitude, la température moyenne maximale de mars. Il explique 71% de la variabilité pour lsv19 (**Tableau 9**). La durée de saison de végétation est prédite à environ 10 jours près. Pour les 42 placettes feuillus, la lsv19 est prédite à environ 10 jours près avec l'altitude, la latitude et T_x mars. On observe une durée plus courte de 3,8 jours/100m, de 2,6 jours par degré de latitude et un allongement de près de 6 jours par degré pour la T_{max} du mois de mars.

❑ Placettes de résineux

Pour les 37 peuplements résineux, c'est la date de débourrement (stade 10%) qui est la mieux prédite. Le modèle prédit la date de débourrement avec une précision d'environ 5 jours. Ce modèle utilise seulement 2 variables : l'altitude et l'insolation de février, l'équation est du type : $dd1 = 142,502 + 0,022 (\text{altitude}) - 0,319 (\text{Insol. Février})$; $r^2=60,5\%$; $F=25,98$; $\text{Pr}(F)=0,0000$. Des modèles ont été élaborés pour le sapin ($n=10$) et le pin sylvestre ($n=10$). Le modèle de prédiction du débourrement du sapin (stade 10%) faisant intervenir 2 variables (la latitude et l'insolation moyenne de janvier-février) et prédit la date à deux jours près (**Figure 14**).

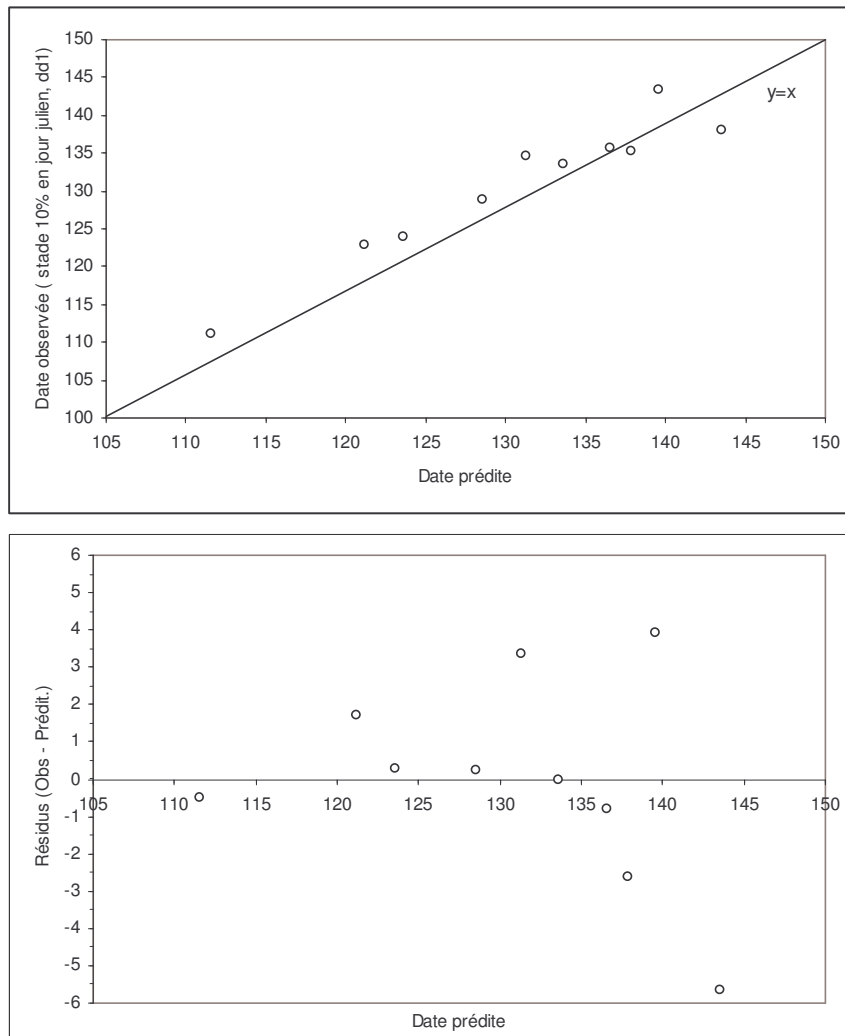


Figure 14. Date de débourrement observée (stade 10%) versus date de débourrement prédite pour les 10 placettes de **sapin**. Le modèle de prédiction est le suivant : $dd1 = 1956,894 - 31,977 (\text{latitude}) - 3,681 (\text{Insol moyenne de janvier-février})$; $r^2=91,9\%$; $F = 39,46$; $\text{Pr} (F) = 0,00015$. $N = 10$ placettes. Les dates de débourrement sont les moyennes 1997-2003.

4. DISCUSSION

4.1. Variabilité spatiale et spécifique

Bien qu'il soit évident que pour bien cerner les mécanismes qui gouvernent actuellement les différentes phases phénologiques des arbres, de longues séries d'observations soient indispensables, ces sept années d'observation ont permis, pour la première fois au niveau national, de préciser la variabilité interspécifique, entre régions et entre années de la phénologie des principales essences forestières. Ce travail d'investigation réalisé sur un important jeu de données (sites et espèces) dresse un bilan des modalités des phénophases considérées.

Sur la période 1997-2003, la saison de végétation débute, en plaine, entre la première et la troisième semaine d'avril. En contexte montagnard, elle débute plus tardivement dans les 15 premiers jours de mai. Le gradient phénologique altitudinal a été estimé à un retard d'un peu plus de 2 jours par 100 m d'altitude (15 à 1850 m). Ces résultats sont cohérents avec l'analyse faite en Europe à partir de 60000 observations phénologiques sur la période 1961-1998 (66 sites ; 23 espèces) (Rötzer et Chmielewski 2001 ; Chmielewski et Rötzer 2001, 2002). Ces auteurs ont montré que la saison de végétation débutait généralement entre le 10 et le 25 avril (moyenne = 23 avril) avec un décalage d'environ 1 mois dans les régions montagneuses (retard) ou dans le contexte méditerranéen (avance). Pour le débourrement, la floraison ou la pousse de mai, ces auteurs estiment un gradient altitudinal de 3 jours par 100 m. Dans notre étude, la fin de la saison correspond en moyenne à la troisième semaine d'octobre (jaunissement 90%) et la saison de végétation dure généralement entre 180 et 200 jours (feuillus uniquement). Elle est plus longue dans le Sud et l'Ouest que dans l'Est et le Nord (décalage de plus d'un mois pour certaines années). Ces données sont cohérentes avec les observations faites en Europe. Chmielewski et Rötzer (2001) notent une plus faible variation des dates de fin de la saison par rapport à celles du début. Elle se termine en moyenne le 28 octobre avec une fin plus précoce dans les latitudes élevées (début octobre) et plus tardive dans les régions côtières (début novembre). Concernant la durée de la saison de la végétation, les durées les plus longues sont observées dans le Sud de la France et les régions côtières du Sud de l'Europe (plus de 220 jours) et les plus courtes dans les latitudes ou altitudes élevées (moins de 180 jours).

Il apparaît également un effet espèce très fort dans les cycles phénologiques (**Figure 3**, page 18). Ainsi, le débourrement des chênes du réseau est plus précoce d'environ 15 jours par rapport à celui du hêtre : fin de la première semaine d'avril pour les chênes (stade 10% : jour julien moyen =95) contre troisième semaine pour le hêtre (jj=111). Le jaunissement des chênes étant plus tardif que celui du hêtre (jj=297 contre jj=291), la durée de la saison est plus longue de près de 20 jours pour les chênes (188 jours contre 170). Ces observations sont en accord avec les estimations satellitaires de Duchemin (1998) indiquant que, pour la période 1989-1994, le débourrement du hêtre s'est produit en forêt de Haye (Meurthe et Moselle, 54) entre le 24 avril et le 5 mai, l'écart-type étant d'environ 5 jours. Dans cette étude, Duchemin (1998) a montré également que le hêtre débourait et jaunissait en moyenne 6 jours plus tôt que le chêne sessile. Les données de Dupouey et Behr (non publiées) en forêt d'Amance et de Haye (Meurthe-et-Moselle, 54) mettent également en évidence un jaunissement plus précoce de 10 jours pour le hêtre. Pour la période 1976-1980, les observations de Courbet (1981) au Jardin botanique du Centre de Recherches Forestières de Champenoux (54) indiquent un débourrement des hêtres plus précoce, du 6 avril en 1976 au 18 avril, en 1978 et 1979, l'écart-type étant d'environ 5 jours. En forêt domaniale des Dhuits (Haute-Marne), Cointat (1959) indique pour 9 hêtres adultes une foliation complètement terminée le 9 mai pour la période 1954-1958 (dates la plus précoce et la plus tardive observées 29 avril et 6 juin). Cet auteur estime la saison de végétation à 167 jours avec un écart-type de 10 jours. Dans les Landes en forêt de Laveyron, Comps *et al.* (1987) observent le débourrement en moyenne le 18 avril pour une hêtraie adulte de versant pour la période 1973-1980 (seuil 50% d'arbres ayant atteint le stade 4 de foliation). Les auteurs ont également montré que le débourrement du chêne pédonculé était plus précoce que celui du hêtre de 12 jours en moyenne ; ce dernier jaunissant également plus tôt (précocité de 15 jours en moyenne). Ces différences se traduisent par une saison de végétation plus courte de 15 à 20 jours environ pour le

hêtre. En Angleterre et en Pologne, Sparks et Carey (1995) et Chylarecki et Straus (1968) observent le débourrement des hêtraies en moyenne le 18 avril (période 1926-1947) et le 25 avril (période 1953-1962). Le débourrement des résineux apparaît globalement plus tardif mais comme la majorité des peuplements est localisé en contexte de montagne l'effet altitude joue certainement un rôle majeur. Pour l'épicéa et le sapin (altitude moyenne des peuplements = 1000 m), le débourrement a lieu en moyenne vers le 20 mai (jj=141). Pour le sapin, Ducrey (1998) trouve un débourrement en moyenne le 12 mai dans le contexte méditerranéen montagnard.

Le classement observé dans les peuplements du réseau est en accord avec les observations faites en Europe de l'Est par Kramer (1995b) qui trouve un débourrement légèrement plus précoce du chêne pédonculé (jj=121) par rapport au hêtre (jj=123 à 127) ; l'épicéa commun débourrant plus tardivement (jj=127 à 136). La saison de végétation est plus longue d'environ 15 jours pour le chêne (190 jours contre 178 jours pour le hêtre) en raison d'une chute des feuilles plus tardives (jj=311 pour le chêne contre 303 pour le hêtre). Dans son étude, Kramer (1995b) observe une différence moyenne de 17 jours entre la coloration des feuilles et leur chute. Ainsi, si on ajoute ces 17 jours aux observations faites dans le réseau RENECOFOR, on obtient des résultats tout à fait comparables avec ceux de Kramer : jj = 314 pour la chute des feuilles des chênes (311 pour Kramer) et jj=308 pour le hêtre (303 pour Kramer).

4.2. Déterminisme climatique des phénophases

Notre étude confirme qu'il est plus facile de prédire la date de débourrement que la date de jaunissement (ou de chute des feuilles). Ainsi, à l'échelle temporelle considérée, la température et la photopériode apparaissent insuffisants pour prédire d'une façon très satisfaisante cet événement qui pourrait dépendre également fortement de variations plus locales d'environnement ou du patrimoine génétique des peuplements (Kramer 1995b ; Hänninen *et al.* 1990). Dans son article de synthèse, Koike (2004) précise que la coloration automnale est étroitement corrélée avec la durée des températures basses et avec une amplitude thermique journalière de 5 à 7°C. Des jours courts induisent également la sénescence automnale des feuilles. En général, des jours courts associés à des faibles températures induisent rapidement une sénescence des feuilles et une dégradation de la chlorophylle. Sur des espèces méditerranéennes (chênes, pins, frêne), Escudero et del Arco (1987) montrent également que le stress hydrique jouent un rôle central dans l'abscission des feuilles. Dans le cadre du réseau, la prise en compte des données climatiques journalières (fréquence et intensité des températures les plus basses) et du bilan hydrique permettrait peut-être d'améliorer les modèles prédictifs pour ce paramètre. Pour le débourrement, il a été plus facile de modéliser la date de débourrement 10% que la date de débourrement 90%, montrant ainsi une mise en évidence plus facile des phénomènes impliqués dans la date d'éclosion des bourgeons. Pour le jaunissement, le stade 90% a été plus facile à modéliser que le stade 10%. L'élaboration des modèles concernant la longueur de la saison de végétation a révélé qu'il s'agissait de la longueur comprenant ces deux phénophases qui était une des mieux prédites.

Le développement des bourgeons au printemps est très dépendant de la température de l'air c'est-à-dire, d'une part, de la satisfaction des besoins en froid en période hivernale (« chilling temperature ») et, d'autre part, de celle des besoins en chaud jours en fin d'hiver et en début du printemps (accumulation de degrés-jours, « forcing temperature ») (Bidabe 1967 ; Durand 1969 ; Nizinski et Saugier 1988 ; Murray *et al.* 1989 ; Oger et Glibert 1989 ; Hänninen 1990 ; Hunter et Lechowicz 1992 ; Kramer 1994 ab, 1995 ab ; Yang *et al.* 1995 ; Leinonen 1996 ; Kramer 1997 ; Chuine et Cour 1999 ; Chuine *et al.* 1999 ; Chuine 2000 ; Leinonen et Kramer 2001). Les différentes modélisations ont montré que **la latitude et l'altitude** jouent tous deux un rôle clé et surtout dans les processus de débourrement printanier. L'altitude et la latitude prennent en compte indirectement la satisfaction d'une partie de ces besoins car ces deux paramètres intègrent des gradients climatiques forts.

Pour la latitude, les plus forts gradients sont observés pour les températures maximales de décembre (-0.4°C par degré) et pour les durées d'insolation d'automne (cumul de sept-oct-nov ; $r^2=0.746$; -

23 heures par degré), d'hiver (cumul de déc-jan-fév ; $r^2=0.74$; -27 heures par degré) et du mois de mars ($r^2=0.834$; -13 heures par degré). La latitude influencerait donc les cycles phénologiques à travers une modification du régime thermique hivernal mais également à travers le photopériodisme ou la longueur du jour. L'importance des températures hivernales a été mise clairement en évidence par Kramer (1995b) sur plusieurs espèces arborées en Europe de l'Est. Cet auteur a calculé une température moyenne hivernale (WT) à partir des températures moyennes journalières sur la période allant du 1 novembre de l'année n-1 à la date de débourrement de l'année n. Ainsi, pour le hêtre, la date du débourrement est retardée d'en moyenne 2.4 jours par degré de WT. Le retard est moins important (1.9 jours /°C) pour le chêne pédonculé mais est de plus de 3.5 jours pour l'épicéa commun. Le hêtre réagit fortement à une augmentation de la température car cela diminue d'autant les risques de gelées tardives auxquelles le hêtre est particulièrement sensible (Kramer 1994a). Concernant la photopériode, plusieurs études montrent qu'elle joue un rôle complémentaire par rapport à la température mais son effet est plus difficile à comprendre et à modéliser (Wareing 1953 ; Lavarenne-Allary 1965 ; Kramer 1994b ; Linkosalo *et al.* 2000). Pour les essences ayant des besoins en froid, une longue photopériode se substituerait à un manque de « température froide » dans le cas d'un hiver chaud ou diminuerait la durée nécessaire de température chaude (Hänninen *et al.* 1990 ; Falusi et Calamassi 1996 ; Partanen *et al.* 1998). L'effet de la photopériode a été mis en évidence sur l'épicéa commun (Partanen *et al.* 1998), le hêtre (Heide 1993 ; Kramer 1994b), ou encore le pin sylvestre (Jensen et Gatherum 1965). Sur le chêne, Lavarenne-Allary (1965) a observé qu'en cas de printemps précoce et doux, le chêne débourrait avant le hêtre (1 avril contre 25 avril pour l'année 1961). L'inverse étant observé pour les printemps froids (15 mai contre 1 mai pour l'année 1963). Dans cette ancienne étude, Lavarenne-Allary (1965) émettait l'hypothèse que l'éclosion des bourgeons du chêne exigeait des températures élevées au printemps et que, pour le hêtre, il fallait que les jours soient suffisamment longs. Pour le pin sylvestre (Oleksyn *et al.* 1992b) et le hêtre (Falusi et Calamassi 1996), il a également été montré que l'effet de la photopériode est d'autant plus important que la latitude d'origine des arbres est élevée. Dans notre étude, l'importance du facteur lumière semble se confirmer pour les modèles spécifiques (**Tableau 9**) qui intègrent des données de radiations ou d'insolation en jan-fév, mars ou mai.

L'altitude a un effet intégrateur de tous les paramètres (température, amplitude thermique, ensoleillement, etc.). Son effet est toujours « négatif » sur les phénophases étudiées car une augmentation d'altitude retarde le cycle et ceci en liaison avec, entre autres, des températures de plus en plus faibles (gradient adiabatique moyen en France de 0.54°C/100 m). Cet effet a été clairement mis en évidence pour l'épicéa et le mélèze sur le versant nord des Alpes suisses (Primault 2000). Cet auteur montre que le débourrement est plus tardif en altitude mais que les températures de « base » nécessaires à la réalisation sont plus faibles : 9 °C à 600 m et 5-6°C à 1600 m. L'élévation se traduit par un retard au débourrement de près de 7 jours par 100 m en Haute-Ardèche (Oswald 1969), 4 j/100 m dans la région de Clermont-Ferrand (Lavarenne-Allary 1965), 2,6j/100 m en Bavière (Malaise 1967). En Autriche, Worrall (1983) indique un retard de 1 jour pour une élévation de 17,2 mètres et 15,2 mètres pour l'épicéa et le mélèze.

L'importance majeure de ces deux paramètres (latitude et altitude) a été observée récemment à une échelle spatiale plus large par Rötzer et Chmielewski (2001). Ces auteurs ont clairement montré que ces deux paramètres et la longitude (pour certaines phénophases) déterminaient à eux seuls entre 30% et plus de 90% de la variation des différentes phénophases en Europe du Nord et Centrale (**Tableau 10**). Pour ces auteurs, les effets de la latitude, de la longitude et de l'altitude s'expriment surtout pour les événements phénologiques du printemps et de l'été dans le sens d'un retard du début de la phénophase avec l'augmentation de ces paramètres. Par exemple, pour la longitude, les différentes phénophases de printemps commencent plus tard à l'Est qu'à l'Ouest (décalage de 0.4 à 1.6 jours par 100 km ; 0.7 jour/100 km pour l'exemple du bouleau donné dans le **Tableau 10**). Dans notre étude, le paramètre longitude est un facteur de structuration spatiale des données très important (voir **Figure 2**, page 12), et son importance apparaît dans l'analyse des corrélations simples. Ainsi, d'Ouest en Est, le débourrement dd1 est retardé de 3.6 jours par degré ($dd1 = 3.6145 (\text{long}) + 99.765$; $r^2= 0.2671$). Dans les différents modèles prédictifs, le facteur longitude n'apparaît cependant plus directement, mais ses effets s'expriment à travers le facteur thermique pris en compte. Par

exemple, dans le modèle général (**Figure 7**, page 22), la corrélation (r^2) entre la Tmax moyenne annuelle et la longitude est de 0.244 avec une diminution de -0.38°C par degré de longitude. Pour la Tmoy annuelle ou celle du mois de mars (modèles présentés page 23), la corrélation est de 0.333 et 0.42 avec une diminution de -0.39°C et -0.50°C par degré de longitude. Linkosalo (1999) observe un effet comparable sur le débourrement et la floraison du bouleau en Finlande. Les différents événements printaniers sont plus précoces du sud au nord (latitudes comprises entre 59° et 65° N) alors que la longitude n'a que très peu d'influence (écarts de ± 10 jours par rapport à la moyenne).

Espèce	Paramètre (Y)	JJm	Equations.	R ² (%)	SE (jour)
<i>Betula pubescens</i> (n=47)	Débourrement	113	$Y = -16 + 2,8 (\text{Alt.}) + 0,7 (\text{Long}) + 2,1 (\text{Lat.})$	91	3,5
<i>Picea abies</i> (n=49)	Elongation du mois de mai	133	$Y = 3,9 + 3,1 (\text{Alt.}) + 0,4 (\text{Long}) + 2,0 (\text{Lat.})$	81	6,4
<i>Pinus sylvestris</i> (n=38)	Elongation du mois de mai	133	$Y = -20,9 + 2,6 (\text{Alt.}) + 0,4 (\text{Long}) + 2,6 (\text{Lat.})$	87	5,6
Toute espèce Saison de Vég.	Début (n=37)	111	$Y = -32,6 + 3,1 (\text{Alt.}) + 0,5 (\text{Long}) + 2,3 (\text{Lat.})$	83	5,2
	Fin (n=29)	303	$Y = 310,6 - 1,0 (\text{Alt.}) - 0,2 (\text{Long}) - 0,1 (\text{Lat.})$	32	6,5

Table 10. Exemples de modèles prédictifs de la date du début (Y) de différentes phénophases obtenus par Rötzer et Chmielewski (2001) sur plusieurs espèces appartenant au réseau phénologique européen. n= nombre de sites pris en compte. JJm = Jour julien moyen = moyenne observée en Europe sur la période 1961-1998. Les coefficients de régression pour l'altitude, la longitude et la latitude sont exprimés en jour / 100m et jour / 100 km. SE = erreur standard de l'estimation (en jour).

Ducousso *et al.* (1996) ont également observé cet effet des deux paramètres en France pour expliquer la variabilité du débourrement de 50 populations de chêne sessile correspondant à 4 provenances. La latitude (gamme 42° à 56°) et l'altitude (50 à 450 m) d'origine des graines expliquent respectivement 28% et 25% de la variabilité des dates de débourrement observées. Les débournements les plus précoces correspondent aux provenances de plaine et du sud.

Les relations directes avec la température de l'air apparaissent également très fortes. Comme cela a déjà été observé dans de précédentes études (Sparks et Carey 1995 ; Sparks *et al.* 1997 ; White *et al.* 1999 ; Rötzer et Chmielewski 2001), le régime annuel est un facteur explicatif essentiel des cycles phénologiques, mais l'importance de la phase du début de la fin de l'hiver et du printemps ressort également (février à avril) (**Figures 4, 5 et 6**). Ainsi, la seule température du mois de mars explique à elle seule 40% de la variabilité du débourrement (dd1, **Tableau 6**) et 55% de la durée de la saison de végétation (Isv99, **Figure 6**). L'importance de ces trois mois (notamment de mars) est cohérente avec les résultats de précédentes études. En Angleterre, les conditions thermiques de cette période expliquent à plus de 70% la feuillaison du chêne pédonculé et de 50% celle du hêtre (Sparks et Carey 1995 ; Sparks *et al.* 1997). En Europe, l'équation trouvée par Rötzer et Chmielewski (2001) de la période 1969-1998 est la suivante : $\text{Déb.} = 149,4 - 6,68 (\text{Tm fév-avr})$ ($r=-0,83$). Dans notre étude, l'équation est très proche avec $\text{Déb.} = 154,8 - 5,87 (\text{Tm fév-avr})$ ($r=-0,65$) (**Figure 4**). **On peut donc conclure qu'un réchauffement de 1°C au début du printemps se traduit par une avance du début de la saison de végétation de 6 à 7 jours.** Pour la durée, c'est un rallongement de l'ordre de 8 à 10 jours qui est observé.

Au niveau physiologique, différentes études ont montré pour les feuillus caduques une très forte corrélation entre le développement foliaire au printemps et le niveau d'embolie hivernale : plus la perte de conductivité hydraulique est élevée et plus les arbres vont débourrer tardivement (Wang *et al.* 1992). Selon l'anatomie du bois, les espèces présentent également des sensibilités très différentes avec une perte de conductivité hydraulique variant de seulement 17% chez les arbres à pores diffus (*Fagus grandifolia*, *Acer saccharinum*, etc.) à près de 60% pour les essences à bois poreux (*Fraxinus sp.*, *Quercus rubra*, *Quercus macrocarpa*, etc.). Dans notre étude, on observe que les conditions

hivernales n'interviennent que sur les chênes (bois poreux) et pas sur le hêtre (pores diffus) à travers le rayonnement de janvier. Le débourrement est d'autant plus tardif que les rayonnements sont faibles (**Tableau 9**). Ces dernières étant fortement corrélées au régime thermique dans le sens que les faibles radiations correspondent à des T_{min} souvent inférieures à zéro et à des T_{max} peu élevées, on peut émettre l'hypothèse d'une perte de conductivité hydraulique plus importante dans les peuplements correspondants aboutissant à un décalage phénologique printanier.

Dans notre étude, nous n'avons pas pu mettre en évidence un effet exposition ou pente sur les cycles phénologiques printaniers. Certaines études ont cependant montré qu'il pouvait y avoir des décalages de quelques jours à plusieurs dizaines de jours selon ces paramètres stationnels (Lavarenne-Allary 1965 ; Rötzer et Chmielewski 2001). De la même façon, le bilan hydrique n'a pas été pris en compte dans cette première analyse. L'étude de Sparks *et al.* (1997) menée en Angleterre a cependant montré que qu'une sécheresse automnale pouvait retarder la feuillaison l'année suivante pour certaines essences (frêne et marronnier). Pour les espèces méditerranéennes, Kramer *et al.* (2000) montrent que la phénologie est contrôlée principalement par la disponibilité en eau car celle-ci affecte fortement le développement de la surface foliaire. En Espagne Centrale, Mutke *et al.* (2003) montrent que les pluies de juin influencent fortement la floraison de *Pinus pinea* l'année suivante. Enfin, sur 8 espèces herbacées en Suède, Tyler (2001) a montré que la floraison de l'année n était très dépendante des conditions d'humidité de la fin d'été et du début d'automne de l'année précédente.

L'effet de la variabilité génétique des espèces sur les phénophases a été étudié dans de très nombreux contextes et sur différentes essences (Morris *et al.* 1957 ; Arbez 1969 ; Birot et Ferrandes 1972 ; Fady 1991 ; Oleksyn *et al.* 1992 ab ; Beuker 1994 ; Kramer 1995b ; Ducrey 1998 ; Hannerz et Westin 2000 ; Primault 2000 ; Rötzer et Chmielewski 2001). Des différences de plusieurs jours (5 à 10 voire plus) sont très observées entre des variétés d'une même espèce. En Suisse, Primault (1992) montre que les mélèzes et les épicéas de montagne réagissent plus vite à une hausse de température printanière que les races de plaine. Dans le réseau RENECOFOR, l'effet de la variété est très difficile à quantifier. Même si on ne peut pas exclure totalement un tel effet dans le déterminisme des phénophases, la qualité des données ajustées (r^2 souvent supérieurs à 0,7) et la précision des ajustements (4 à 8 jours selon le paramètre) montrent bien que les paramètres stationnels et climatiques entrant dans les modèles (altitude, latitude, T_{moyenne}, T_{printanière}, etc.) sont les facteurs influençant le plus les phénophases.

4.3. Variations des cycles phénologiques et conséquences sur les écosystèmes forestiers

Même si les données du réseau RENECOFOR constituent actuellement une des bases de données forestières les plus importantes, il n'est pas possible, avec les 7 années disponibles, d'étudier d'éventuelles dérives dans les cycles phénologiques. Cet aspect étant néanmoins très étudié actuellement, les paragraphes suivants présentent une synthèse des travaux et des réflexions les plus récents.

4.3.1. Tendances déjà observées

En Europe Centrale et du Nord, les observations faites dans le cadre du réseau phénologique international ont montré une précocité du début de la saison de végétation variant de +2 à 2.7 jours par décennie selon les espèces et les périodes considérées (Menzel et Fabian 1999 ; Menzel 2000 ; Chmielewski et Rötzer 2001 ; Menzel 2003a, b). Par rapport aux années 1960, le début de la saison de végétation est donc avancée de 5 à 10 jours. Dans les réseaux Suisse et Allemand, les tendances sont respectivement de 1,9 jours (Defila et Clot 2001) et 1,2 à 1,6 jours par décennie (Menzel *et al.* 2001 ; Menzel 2003a, b). Les tendances pour la fin de la saison sont plus contradictoires (Menzel 2003a, b). Pour l'Europe, la tendance est apparue cependant significative bien que beaucoup moins importante (+1 jour / décennie). Il résulte de ces changements, un rallongement notable de la durée de la saison de plus de 10 à 20 jours depuis 40 à 50 ans (Hasenauer *et al.* 1999 ; Menzel et Fabian

1999 ; Menzel 2003a, b). En utilisant une autre source d'information (base européenne de données phénologiques du projet « positive »), Ahas *et al.* 2002 confirment ces fortes tendances en Europe Centrale et de l'Ouest (Allemagne, Autriche, etc.). Sur la période 1951-1998, les auteurs montrent que les phases printanières sont plus précoces de 4 semaines. En revanche, en Europe de l'Est (Ukraine, Russie, etc.), les événements printaniers sont retardés de plus de deux semaines (effet des variations du mouvement des masses d'air froides en Sibérie). Dans 12 forêts feuillues de l'Est des Etats-Unis, White *et al.* (1999) montrent une forte variabilité selon les zones climatiques. Après une tendance marquée dans la période 1900-1950 pour toutes les conditions (zones chaude, tempérée, froide), le rallongement de la saison de végétation n'est plus observable que dans la zone la plus froide. La longueur de la saison est très fortement corrélée à la température annuelle et un changement de 1 °C se traduit par une variation de cette durée de 4 à 6 jours. A partir des observations satellitaires disponibles depuis le début des années 1980, des tendances similaires ont été observées en Eurasie (18 ± 4 jours) et en Amérique du Nord (12 ± 5 jours) (Mynemi *et al.* 1997 ; Zhou *et al.* 2001). Ces données satellitaires sont cohérentes avec l'augmentation de 20% observée depuis les années 1970 de l'amplitude du cycle saisonnier du CO₂ atmosphérique, et de la précocité de 7 jours observée pour la diminution de la teneur en CO₂ au printemps et en début d'été. Ces tendances concernent également la floraison des espèces. En Europe centrale, Rötzer *et al.* (2000) ont montré une tendance à une floraison plus précoce sur la période 1951-1995 pour les 4 espèces étudiées (*Galanthus nivalis*, *Forsythia sp.*, *Prunus avium* et *Malus domestica*). Selon l'espèce, la région et le contexte local (zone urbaine ou rurale), la tendance moyenne varie de 1.2 à 4 jours par décennie. La tendance est beaucoup plus forte et uniforme sur la période récente 1980-1995 : précocité respectivement de 13,9 et 15,3 jours/décennie en zone urbaine et rurale pour les deux herbacées ; 6,7 et 9,1 jours/décennie pour les arbres.

4.3.2. Conséquences sur les risques de gelées

Bien que ces observations soient non contestables, de très nombreuses incertitudes demeurent quant aux effets futurs du réchauffement climatique sur les cycles phénologiques (Kramer *et al.* 2000). Le problème des risques de gelées dans ce cadre des modifications de l'environnement est une question majeure pour la survie des écosystèmes forestiers (Cannel et Smith 1986 ; Hänninen 1991 ; Hänninen *et al.* 1993 ; Hänninen 1995, 1996 ; Colombo 1998 ; Linkosalo *et al.* 2000). La résistance au froid correspond à la température la plus basse que peut supporter la plante sans dommage (Kramer *et al.* 2000). Différents travaux indiquent que des plantes maintenues à une température constante atteignent un niveau fixe de résistance au froid. Quand la température change, le niveau réel de la résistance au froid s'ajuste graduellement à la nouvelle situation comme un taux qui est proportionnel à la différence entre ce niveau fixe et le niveau réel. Cependant, la capacité d'ajustement n'est pas constante au cours de l'année mais dépend du stade de développement de la plante (Kramer *et al.* 2000). La capacité de résistance est minimum en été et maximum en hiver. Les principaux facteurs environnementaux qui gouvernent le changement dans le niveau fixe de résistance au froid est la température et la photopériode (Leinonen 1996). Ainsi, une modification du rythme d'accumulation des températures « froides » en hiver et de « forçage » en fin d'hiver et au printemps pourraient se traduire par un ajustement moins « efficace » et un débourrement plus précoce et donc par une augmentation du risque de dommage du au gel (Kramer 1994a ; Guak *et al.* 1998 ; Linkosalo *et al.* 2000). Il semble cependant que l'effet de ces modifications varie fortement selon les essences, les variétés, les conditions locales, etc. (Murray *et al.* 1994 ; Kramer *et al.* 2000). Kramer (1994a) conclut à un risque plus élevé pour les espèces des zones boréales (bouleau, pin sylvestre) et à un moindre risque pour les espèces des zones tempérées (chêne pédonculé, hêtre). Cet auteur conclut que les différences de comportement entre les essences face au réchauffement hivernal et/ou printanier s'expliquent par des besoins d'accumulation de températures « froides » à la fin de l'hiver très différents. Kramer (1995b) et Kramer *et al.* (2000) ont montré que pour le chêne pédonculé, la précocité des chutes des feuilles avec l'augmentation des températures printanière et estivale est plus grande que celle observée pour le débourrement suite à un réchauffement automnal et hivernal. Les risques de gelées sont faibles, mais la durée de la saison de végétation est alors raccourcie. Pour le hêtre, la durée de la saison de végétation augmente en relation avec une précocité du débourrement

sans changement de la date des chutes des feuilles. Les risques de gelées sont alors plus importants. A terme, ces auteurs émettent l'hypothèse d'une modification notable des conditions de croissance et de concurrence entre arbre et entre les espèces notamment à travers une modification des conditions d'interception de la lumière. Ces modifications pourraient avoir des conséquences importantes sur la capacité de réponse à la compétition surtout dans le cas de peuplements mélangés (Kramer et Mohren 1996 ; Kramer *et al.* 1996 ; Kramer *et al.* 2000). En Ecosse, sur *Malus pumila* et *Picea sitchensis*, Cannel et Smith (1986) concluent à un risque accru dans le cas d'un réchauffement de 2°C. En Finlande, sur le bouleau, Linkosalo *et al.* (2000) ont également montré le rôle de la lumière pour la protection contre le gel. Quand les conditions de lumière ne sont pas favorables, le développement ontogénique ne peut pas se faire et les arbres ne peuvent pas « répondre » au réchauffement.

4.3.3. Conséquences sur le bilan de carbone

Différentes études de modélisation estiment que les bilans de carbone pourraient être également modifiés (Hasenauer *et al.* 1999 ; White *et al.* 1999 ; Kramer *et al.* 2000). Pour des peuplements de hêtre, de chêne pédonculé et de bouleau pubescens, Kramer et Mohren (1996) et Kramer *et al.* (2000) ont montré qu'en conditions de doublement CO₂ et sans limitation des ressources en eau, les températures nécessaires pour le débourrement augmentaient de 4 à 6 degrés. Les pertes par respiration augmentant plus vite que les gains par photosynthèse, la productivité nette (en tC/ha/an) diminuait. White *et al.* (1999) montrent que la production (nette et brute ; PN et PB) est fortement sous la dépendance de la date du début de la croissance au printemps. En moyenne, un changement de 1 jour de la durée de la saison de végétation se traduit par un changement respectivement de 1,6% et 0,5% de PN et PB ; l'évapotranspiration variant de 0,2%. Les interactions réchauffement x CO₂ sont très complexes et les effets observés sur des jeunes plants sont multiples. Sur des jeunes plants d'épicéa de Sitka, Murray *et al.* (1994) ont montré que les besoins en température de forçage étaient plus importants en 2xCO₂ ce qui se traduisait par un débourrement plus tardif de quelques jours (4 à 7 selon les plants). Le doublement CO₂ se traduit également par un repos du bourgeon plus précoce en automne et donc par une saison de végétation réduite de plus de 20 jours. En augmentant la somme des températures chaudes nécessaire au débourrement, l'augmentation de la teneur en CO₂ atmosphérique pourrait diminuer les risques de gelées mais modifier fortement le bilan de carbone à travers une période d'assimilation réduite et/ou une augmentation de la respiration (Kramer 1997).

5. CONCLUSIONS

La date de débourrement et la durée de la saison de végétation peuvent être prédites avec une assez grande précision (entre 5 et 7 jours) avec quelques paramètres facilement accessibles : l'altitude, la latitude, l'essence et le régime thermique annuel ou du début du printemps (mars-avril). Pour les peuplements étudiés, une augmentation de 100 m d'altitude se traduit par un retard de débourrement de 2 jours (feuillus, F et résineux, R) et de 3 jours sur la longueur de la saison de végétation (placettes de feuillus uniquement). Une augmentation de 1°C de la température (printanière ou annuelle) se traduit par une précocité de 6 jours du débourrement (F et R), une augmentation de 10 jours de la saison de végétation (F uniquement).

Pour mieux comprendre l'effet du climat, il apparaît essentiel de considérer les modèles climatiques à un pas de temps journalier. Les modèles sont très nombreux et parfois très complexes. Ils prennent en compte généralement des effets seuils (températures et/ou durée du jour) et distinguent différentes périodes (plus ou moins imbriquées dans le temps) d'action de ces paramètres. De la même façon, le rôle potentiel du bilan hydrique et du niveau de sécheresse et de l'interaction avec le régime thermique n'a pas été analysé. Disposant des données journalières pour les peuplements du réseau, des analyses complémentaires sont ainsi envisagées. Par exemple, il sera possible de « tester » le concept simple qui dit que le début de la saison de végétation est observé après une période d'au moins 7 jours avec une température moyenne journalière d'au moins 5°C (Primault 1992 ; 2000).

6. BIBLIOGRAPHIE

- AHAS (R.), AASA (A.), MENZEL (A.), FEDOTOVA (V.G.), SCHEIFINGER (H.).** (2002). - Changes in european spring phenology. *Int. J. Climatol.* **22** : 1727-1738.
- ARBEZ (M.).** (1969). - Etude comparative en pépinière de quelques provenances françaises de sapin pectiné (*Abies alba* Mill.). Premier aperçu de la variabilité infraspécifique et mise au point sur le « sapin de l'Aude ». *Ann. Sci. For.* **26** : 475-509.
- BALLING (J.R.C), MICHAELS (P.J.).** (1998). - Analysis of winter and summer warming rates in gridded temperature times series. *Climate Research* **9** : 175-181.
- BASI (G.), CENCI (C.A.), OLIVIERI (A.M.).** (1996). - A new classification of 91 species based on the beginning of flowering observed during 11 years. *Phenology and Seasonality* **1(1)** : 37-45.
- BECKER (M.).** (1981). - La phénologie des hêtraies. In « Le hêtre », édition INRA, pp. 108-117.
- BEUKER (E.).** (1994). - Adaptation to climatic changes of the timing of bud burst in populations of *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* (L.) Karst. *Tree Physiol.* **14 (7-9)** : 961-970.
- BIDABE (B.).** (1967). - Action de la température sur l'évolution des bourgeons de pommier et comparaison de méthodes de contrôle de l'époque de floraison. *Annales de Physiologie Végétale* **9 (1)** : 65-86.
- BIROT (Y.), FERRANDES (P.).** (1972). - Quelques aspects de la variabilité infraspécifique du douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.) introduit en zone méditerranéenne subhumide. *Ann. Sci. For.* **29 (3)** : 335-351.
- BRAZDIL (H.R.), BUDIKOVA (M.), AUER (.), BÖHM (R.), CEGNAR (T.), FASKO (P.), LAPIN (M.), GAJIC-CAPKA (M.), ZANINOVIC (K.), KOLEVA (E.), NIEDZWIEDZ (T.), USTRNUL (Z.), SZALAI (S.), WEBER (R.O.).** (1996). - Trends of maximum and minimum daily temperatures in Central and Southeastern Europe. *Int. J. Climatol.* **16** : 765-782.
- CANNELL (M.G.R.), SMITH (R.I.).** (1986). - Climatic warming, spring budburst and frost damage on trees. *J. of Appl. Ecol.* **23** : 177-191.
- CHMIELLEWSKI (F.M.).** (1996). - The international phenological gardens across Europe. Present state and perspectives. *Phenology and Seasonality* **1(1)** : 19-23.
- CHMIELLEWSKI (F.M.), ROTZER (T.).** (2001). - Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agricultural and Forest Meteorology* **108** : 101-112.
- CHMIELLEWSKI (F.M.), ROTZER (T.).** (2002). - Annual and spatial variability of the beginning of growing season in Europe in relation to air temperature changes. *Climate Research* **19** : 257-264.
- CHUINE (I.).** (2000). - A unified model for budburst of trees. *J. Theor. Biol.* **207** : 337-347.
- CHUINE (I.), BEAUBIEN (E.G.).** (2001). - Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters* **4** : 500-510.
- CHUINE (I.), COUR (P.).** (1999). - Climatic determinants of budburst seasonality in four temperate-zone tree species. *New Phytol.* **143** : 339-349.
- CHUINE (I.), KRAMER (K.), HÄNNINEN (H.).** (2003) - Plant development models. In Schwartz (ed.), *Phenology : an Integrative Environmental Science*, 217-235.
- CHUINE (I.), YIOU (P.), VIOVY (N.), SEGUIN (B.), DAUX (V.), LE ROY LADURIE (E.).** (2004). - Grape ripening as an indicator of past climate. *Nature* **432** : 289-290.
- CHUINE (I.), COUR (P.), ROUSSEAU (D.D.).** (1999). - Selecting models to predict the timing of flowering of temperate trees : implications for tree phenology modelling. *Plant, Cell and Environment.* **22** : 1-13.
- CHYLARECKI (H.), STRAUS (H.).** (1968). - Results of phenological observations in the years 1953-1962 on trees and shrubs of foreign origin cultivated in the Kornik Arboretum. *Arboretum Kornikie* **13** : 30-142.
- CLUZEAU (C.), ULRICH (E.), LANIER (M.), GARNIER (F.).** (1998) - Renecofor. Interprétation des mesures dendrométriques de 1991 à 1995 des 102 peuplements du réseau. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, France, 309 p/
- COINTAT (M.).** (1959). - Observations sur la foliaison du hêtre. *Rev. For. Fr.* **3** : 214-217.

- COLOMBO (S.J.).** (1998). - Climatic warming and its effect on bud burst and risk of frost damage to white spruce in Canada. *The Forestry Chronicle* **74** (4): 567-577.
- COMPS (B.), LETOUZEY (J.), SAVOIE (J.-M.).** (1987). - Phénologie du couvert arborescent dans une chênaie-hêtraie d'Aquitaine. *Ann. Sci. For.* **44** : 153-170.
- COURBET (F.).** (1981). - Contribution à la phénologie des espèces forestières. Influence des sommes de températures. D.E.A. Sciences Forestières- Université Nancy I, 30 p.
- DEFILA (C.), CLOT (B.).** (2000). - Tendances révélées par l'étude phénologique des arbres en Suisse. Quelle sylviculture pour les climats à venir ? Actes de la journées thématique de l'Antenne romande du WSL nov. 2000.
- DESSENS (J.), BARES (A.).** (1996). - Evolution of the maximum and minimum temperatures in France from 1891 –1992. *Journal of meteorology* **21** : 41-48.
- DIFFERT (J.).** (2001). - Phénologie des espèces arborées. Synthèse bibliographique. Analyse des données du Renecofor. Rapport Scientifique LERFOB, 97 p. + annexes.
- DUCHEMIN (B.).** (1998). - Apport des capteurs satellitaires à large champ pour l'estimation de variables de fonctionnement des écosystèmes forestiers tempérés. *Thèse de l'Université Paul Sabatier* – Toulouse III., 156 p.
- DUCOUSSO (A.), GUYON (J.-P.), KRÉMER (A.).** (1996). - Latitudinal and altitudinal variation of bud burst in western populations of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt) Liebl). *Ann. Sci. For.* **53**: 775-782.
- DUCREY (M.).** (1998). - Aspects écophysologiques de la réponse et de l'adaptation des sapins méditerranéens aux extrêmes climatiques : gelées printanières et sécheresse estivale. *Forêt méditerranéenne* **19**(2) : 105-116.
- DURAND (R.).** (1967). - Action de la température et du rayonnement sur la croissance . *Ann. Phys. Vég.* **9** : 5-27.
- DURAND (R.).** (1969). - Signification et portée des sommes de températures. *Bulletin Technique Informatif. Météorologie et Agriculture*, 238, 185-190.
- EASTERLING (D.R.), HORTON (B.), JONES (P.D.), PETERSON (T.C.), KARL (T.R.), PARKER (D.E.), SALINGER (M.J.), RAZUVAYEV (V.), PLUMMER (N.), JAMASON (P.), FOLLAND (C.K.).** (1997). - Maximum and minimum temperature trends for the globe. *Science* : **277** : 364-367.
- ESCUADERO (A.), DEL ARCO (J.M.).** (1987). - Ecological significance of the phenology of leaf abscission. *Oikos* **49** : 11-14.
- FADY (B.).** (1991). - Variabilité du débourrement végétatif du sapin de Céphalonie (*Abies cephalonica* Loudon) en plantation. *Ann. Sci. For.* **48** : 73-85.
- FALUSI (M.), CALAMASSI (R.).** (1996). - Geographic variation and bud dormancy in beech seedlings (*Fagus sylvatica* L.). *Ann. Sci. For.* **53**: 967-979.
- GALOUX (A.).** (1966). - La variabilité génécologique du hêtre commun (*fagus sylvatica* L.) en Belgique. Station de Recherche des Eaux et Forêts Groenendaal-Hoeilaart. Travaux Série A, (11) :123 p.
- GALOUX (A.), SCHNOCK (G.), GRULOIS (J.).** (1967). - La variabilité phénologique et les conditions climatiques. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique* **100** : 309-314.
- GANICHOT (B.).** (2002). - Evolution de la date des vendanges dans les Côtes du Rhône méridionales. *CR des VI ième rencontre rhodaniennes*, Institut Rhodanien, Orange, 38-41.
- GARNIER (M.).** (1955). - Contribution de la phénologie à l'étude des variations climatiques. *La Météorologie*, **4** (40): 291-300.
- GUAK (S.), OLSYZK (D.M.), FUCHIGAMI (L.H.), TINGEY (D.T.).** (1998). - Effects of elevated CO₂ and temperature on cold hardiness and spring bud burst and growth in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Tree Physiol.* **18** : 671-679.
- HANNERZ (M.), WESTIN (J.).** (2000). - Growth cessation and autumn-frost hardiness in one-year-old *Picea abies* progenies from seed orchards and natural stands. *Scand. J. For. Res.* **15** : 309-317.
- HÄNNINEN (H.), HÄKKINEN (R.), HARI (P.), KOSKI (V.).** (1990). - Timing of growth cessation in relation to climatic adaptation of northern woody plants. *Tree Physiol.* **6** : 29-29.
- HÄNNINEN (H.).** (1990). - Modelling bud dormancy release in trees from cool and temperate regions. *Acta Forestalia Fennica* **213** : 1-47.

- HÄNNINEN (H.).** (1991). – Does climatic warming increase the risk of frost damage in northern trees ? *Plant, Cell and Environ.* **14** : 449-454.
- HÄNNINEN (H.).** (1995). – Effects of climatic change on trees from cool and temperate regions : an ecophysiological approach to modelling of bud burst phenology. *Can. J. Bot.* **73** : 183-199.
- HÄNNINEN (H.).** (1996). - Effects of climatic warming on northern trees : testing the frost damage hypothesis with meteorological data from provenance transfer experiments. *Scand. J. For. Res.* **11** : 17-25.
- HÄNNINEN (H.), KELLOMÄKI (S.), LAITINEN (K.), PAJARI (B.), REPO (T.).** (1993). - Effect of increased winter temperature on the onset of height growth of Scots pine: a field test of a phenological model. *Silva Fennica* **27 (4)** : 251-257.
- HARTMUT (D.).** (2000). – Phenological phases and phenological species groups of mesic beech forests and their suitability for climatological monitoring. *Phytocoenologia* **30(3-4)** : 469-476.
- HASENAUER (H.), NEMANI (R.R.), SCHADAUER (K.), RUNNING (S.W.).** (1999). - Forest growth response to changing climate between 1961 and 1990 in Austria. *For. Ecol. and Manag.* **122** : 209-219.
- HEIDE (O.M.).** (1993). - Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees. *Physiologia Plantarum* **88** : 531-540.
- HUNTER (A.F.), LECHOWICZ (M.J.).** (1992). - Predicting the timing of budburst in temperate trees. *Journal of Applied Ecology* **29** : 597-604.
- JENSEN (K.F.), GATHERUM (G.E.).** (1965). - Effects of temperature, photoperiod, and provenance on growth and development of Scots pine seedlings. *Forest Science* **11 (2)** : 189-199.
- KLAVENESS (D.), WIELGOLASKI (F.E.).** (1996). – Plant phenology in Norway – a summary of past and present first flowering dates (FFDs) with emphasis on conditions within three different areas. *Phenology and Seasonality* **1(1)** : 47-61.
- KOIKE (T.).** (2004). – Autumn coloration, carbon acquisition and leaf senescence. In : *Larry D. Noodén ed. Plant Cell Death Processes*, Elsevier-Academic Press, Amsterdam, san Diego, 245-269.
- KRAMER (K.).** (1994a). – A modelling analysis of the effects of climatic warming on the probability of spring frost damage to trees in the Netherlands and Germany. *Plant, Cell and Environ.* **17** : 367-377.
- KRAMER (K.).** (1994b). – Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus sylvatica*. *Journal of Applied Ecology* **31** : 172-181.
- KRAMER (K.).** (1995a). – Modelling comparison to evaluate the importance of phenology for the effects of climate change on growth of temperate-zone deciduous trees . *Climate Research* **5** : 119-130.
- KRAMER (K.).** (1995b). – Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. *Plant, Cell and Environ.* **18** : 367-377.
- KRAMER (K.).** (1997). – Phenology and growth of European trees in relation to climate change. *Phenology. Seasonal Climates* **12** : 39-50.
- KRAMER (K.), FRIEND (A.), 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* **7** : 31-41.
- KRAMER (K.), MOHREN (G.M.J.).** (1996). – Sensitivity of Forgo to climatic change scenarios : a case study on *Betula pubescens*, *Fagus sylvatica* and *Quercus robur* in the Netherlands. *Climatic Change* **34** : 231-237.
- KRAMER (K.), LEINONEN (I.), LOUSTAU (D.).** (2000). - The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems : an overview. *International Journal of Biometeorology* **44** : 67-75.
- LAVARENNE-ALLARY (S.).** (1965). – Recherches sur la croissance des bourgeons de chêne et de quelques autres espèces ligneuses. *Ann. Sci. For.* **22** : 1-203.
- LEBOURGEOIS (F.).** (1997). - Renecofor. Etude dendrochronologique des 102 peuplements du réseau. Editeur : Office National de Forêts, Département des Recherches Techniques, 307 p.

- LEBOURGEOIS (F.), DIFFERT (J.), GRANIER (A.), BRÉDA (N.), ULRICH (E.).** (2002). - Premières observations phénologiques des peuplements du réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers (RENECOFOR). *Rev. For. Fr* **54**: 407-418
- LEBOURGEOIS (F.), GRANIER (A.), BREDA (N.).** (2001). - Une analyse des changements climatiques en France entre 1956 et 1997. Réflexions en terme de conséquences forestières. *Ann. Sci. For.* **58(7)** : 733-754.
- LECHOWICZ (M.J.).** (1984). - Why do temperate deciduous trees leaf out at different times ? Adaptation and ecology of forest communities. *American Naturalist* **124 (6)** : 821-842.
- LEINONEN (I.).** (1996). - Dependence of dormancy release on temperature in different origins of *Pinus sylvestris* and *Betula pendula* seedlings. *Scand. J. For. Res* **11** : 122-128.
- LEINONEN (I.), KRAMER (K.).** (2001). - Applications of phenological models to predict the future carbon sequestration potential of boreal forests. *Climatic Change* **5** : 99-113.
- LINKOSALO (T.).** (1999). - Regularities and patterns in the spring phenology of some boreal trees. *Silva fennica* **33(4)**: 237-245.
- LINKOSALO (T.), CARTER (T.R.), HÄKKINEN (R.), HARI (P.).** (2000). - Predicting spring phenology and frost damage risk of *Betula* spp. under climatic warming : a comparison of two models. *Tree Physiol* **20** :1175-1182.
- MALAISSE (F.).** (1967). - Contribution à l'étude des hêtraies d'Europe occidentale. Note 6 : aperçu climatologique relatif aux hêtraies situées sur l'axe Ardennes belges – Provence. 14ème congrès I.U.F.R.O., Munich 1967, II, section 21 : 325-334.
- MENZEL (A.).** (2000). - Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996. *Int. J. Biometeorol.* **44** : 76-81.
- MENZEL (A.).** (2003a). - Plant phenological anomalies in germany and their relation to air temperature and nao. *Climatic Change* **57** : 243-263.
- MENZEL (A.).** (2003b). - Plant phenological « fingerprints » Detection of climate change impacts. Schwartz (ed.), Phenology : an integrative environmental science, 319-329.
- MENZEL (A.), ESTERELLA (N.), FABIAN (P.).** (2001). - Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951-1996. *Global Change Biology*, **7** : 657-666.
- MENZEL (A.), FABIAN (P.).** (1999). - Growing season extended in Europe. *Nature* **397** : 695.
- MOISSELIN (J.M.), SCHNEIDER (M.), CANNELAS (C.), MESTRE (O.).** (2002). - Les changements climatiques en France au XXème siècle. Etude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitation. *La Météorologie* **38** : 45-46.
- MORRIS (W.G.), SILEN (R.R.), IRGENS-MOLLER (H.).** (1957). - Consistency of bud bursting in douglas-fir. *Journal of Forestry* **55 (3)** : 208-210.
- MURRAY (M.B.), CANNELL (M.G.R.), SMITH (R.I.).** (1989). - Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. *Journal of Applied Ecology* **26** : 693-700.
- MURRAY (M.B.), SMITH (R.I.), LEITH (I.D.), FOWLER (D.), LEE (H.S.J.), FRIEND (A.D.), JARVIS (P.G.).** (1994). - Effects of elevated CO₂, nutrition and climatic warming on bud phenology in Sitka spruce (*Picea sitchensis*) and their impact on the risk of frost damage. *Tree Physiol.* **14** : 691-706.
- MUTKE (S.), GORDO (J.), CLIMENT (J.), GIL (L.).** (2003). - Shoot growth and phenology modelling of grafted stone pine (*Pinus pinea* L.) in inner Spain. *Ann. For. Sci.* **60** : 527-537.
- MYNENEI (R.B.), KEELING (C.D.), TUCKER (C.J.), ASRAR (G.), NEMANI (R.R.).** (1997). - Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* **386** : 698-702.
- NIZINSKI (J.J.), SAUGIER (B.).** (1988). - A model of leaf budding and development for a mature *Quercus* forest. *Journal of Applied Ecology* **25** : 643-652.
- OGER (R.), GLIBERT (L.).** (1989). - Une échelle de temps biométéorologique pour l'estimation du degré de précocité de la végétation. *Agricultural and Forest Meteorology* **46** : 245-258.
- OLEKSYN (J.), CHALUPKA (W.), TJOELKER (M.G.), REICH (P.B.)** (1992a). - Geographic origin of *Pinus sylvestris* populations influences the effects of air pollution on flowering and growth. *Water, Air, and Soil Pollution* **62** : 201-212.
- OLEKSYN (J.), TJOELKER (M.G.), REICH (P.B.)** (1992b). - Growth and biomass partitioning of populations of European *Pinus sylvestris* L. under simulated 50° and 60° N daylengths : evidence for photoperiodic ecotypes. *New Phytol.* **120** : 561-574.

- OSWALD (H.).** (1969). - Conditions forestières et potentialités de l'épicéa en Haute-Ardèche. – *Ann. Sci. For.* **26(2)** : 183-224.
- PARTANEN (J.), KOKSI (V.), HÄNNINEN (H.).** (1998). - Effects of photoperiod and temperature on the timing of bud burst in Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiol.* **18** : 811-816.
- PIEDALLU (C.)** - A multiscale approach for radiation modelling. - *Ecological Modelling*, soumis en octobre 2004.
- POTTER (C.S.), KLOOSTER (S.A.).** (1999). - Dynamic global vegetation modeling (DGVM) for prediction of plant functional types and biogenic trace gas fluxes. *Global Ecology and Biogeography Letters* **8(6)**: 473-488.
- PRIMAULT (B.).** (1992). – Temperature data used to determine a theoretical start to forest tree growth in spring. *Theor. Appl. Climatol.* **45** : 139-143.
- PRIMAULT (B.).** (2000). - Essai d'application de modèles météorologiques au calcul du moment d'apparition de deux phases phénologiques. *Schweiz. Z. Forstwes.* **151 (10)** : 385-397.
- ROTZER (T.), CHMIELEWSKI (F.M.).** (2001). - Phenological maps of Europe. *Climate Research* **18** : 249-257.
- ROTZER (T.), WITTENZELLER (M.), HAECKEL (H.), NEKOVAR (J.).** (2000). – Phenology in central Europe – differences and trends of spring phenophases in urban and rural areas. *Int. J. Biometeorol* **44** : 60-66.
- SAUGIER (B.).** (1999). - Rôle de la biosphère continentale dans le cycle du carbone. *CR Académie Agronomique de France* **85 (6)** : 229-254.
- SPANO (D.), CESARACCIO (C.), DUCE (P.), SNYDER (R.L.).** (1999). - Phenological stages of natural species and their use as climate indicators. *Int. J. Biometeorol* **42** : 124-133.
- SPARKS (T.H.), CAREY (P.D.).** (1995). – The responses of species to climate over two centuries : an analysis of the Marham phenological record, 1736-194. *Journal of Ecology* **83** : 321-329.
- SPARKS (T.H.), CAREY (P.D.), COMBES (J.).** (1997). – First leafing dates of trees in Surrey between 1947 and 1996. *The London Naturalist* **76** : 15-20.
- STEFANCIK (I.).** (1997). – Phenology of beech (*Fagus sylvatica*) in two different localities in central Slovakia. *Biologia* **52 (1)** : 33-40.
- THEURILLAT (J.P.), SCHLUSSEL (A.).** (2000). – Phenology and distribution strategy of key plant species within the subalpine-alpine ecocline in the Valaisan Alps (Switzerland). *Phytocoenologia* **30(3-4)** : 439-456.
- TYLER (G.).** (2001). – Relationships between climate and flowering of eight herbs in a Swedish deciduous forest. *Annals of botany* **87** : 623-630.
- ULRICH (E.).** (1995). – Le réseau RENECOFOR : objectifs et réalisation. *Rev. For. Fr.* **47(2)** : 107-124.
- ULRICH (E.).** (1997). – Renecofor. Manuel de référence n°12 pour les observations phénologiques. Première version Mars 1997, ONF-Fontainebleau, 20 pages.
- WANG (J.), IVES (N.E.), LECHOWICZ (M.J.).** (1992). – The relation of foliar phenology to xylem embolism in trees. *Functional Ecology* **6** : 469-475.
- WAREING (P.F.).** (1953). - Growth studies in woody species. V – Photoperiodism in dormant buds of *Fagus sylvatica* L. *Physiologia Plantarum* **6**: 692-706.
- WHITE (M.A.), RUNNING (S.W.), THORNTON (P.E.).** (1999). - The impact of growing-season length variability on carbon assimilation and evapotranspiration over 88 years in the eastern US deciduous forest. *Int. J. Biometeorol* **42** : 139-145.
- WORRALL (J.).** (1983). - Temperature – bud-burst relationships in amabilis and subalpine fir provenance tests replicated at different elevations. *Silvae Genetica* **32 (5-6)** : 203-209.
- YANG (S.), LOGAN (J.), COFFEY (D.L.).** (1995). - Mathematical formulae for calculating the base temperature for growing degree days. *Agricultural and Forest Meteorology* **74** : 61-74.
- ZHANG (F.), JIANG (A.L.).** (1996). – A review of studies on the phenology in China. *Phenology and Seasonality* **1(1)** : 71-78.
- ZHOU (L.), TUCKER (R.K.), KAUFMANN (D.), SLAYBACK (N.V.), SHABANOV (N.V.), MYNEMI (R.B.).** (2001). – Variations in northern vegetation activity inferred from satellite data vegetation index during 1981 to 1999. *J. Geophysical Research*, 106 (D17), 20, 069-20, 083.