



HAL
open science

Vers une standardisation des conditions lumineuses en chambre climatique et un échantillonnage adapté pour une meilleure compréhension des déterminants environnementaux impliqués dans le débourrement chez une espèce ligneuse

Frédéric Jean, Caroline Guilbaud, Isabelle Chuine, Guillaume Charrier, Hendrik Davi, Olivier Marloie, Aline Faure, Jean Thevenet, Mehdi Pringarbe, Olivier Gilg, et al.

► To cite this version:

Frédéric Jean, Caroline Guilbaud, Isabelle Chuine, Guillaume Charrier, Hendrik Davi, et al.. Vers une standardisation des conditions lumineuses en chambre climatique et un échantillonnage adapté pour une meilleure compréhension des déterminants environnementaux impliqués dans le débourrement chez une espèce ligneuse. Cahier des Techniques de l'INRA, 2020, 102, 24 p. hal-02886015

HAL Id: hal-02886015

<https://hal.inrae.fr/hal-02886015v1>

Submitted on 14 Jun 2021

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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - ShareAlike 4.0 International License

Vers une standardisation des conditions lumineuses en chambre climatique et un échantillonnage adapté pour une meilleure compréhension des déterminants environnementaux impliqués dans le débourrement chez une espèce ligneuse

Frédéric Jean¹, Caroline Guilbaud², Isabelle Chuine³, Guillaume Charrier⁴, Hendrik Davi¹, Olivier Marloie¹, Aline Faure⁴, Jean Thévenet⁵, Mehdi Pringarbe⁵, Olivier Gilg⁵, William Brunetto¹



Frédéric Jean, (https://www6.paca.inrae.fr/ecologie_des_forets_mediterraneennes/Les-personnes/Personnels-permanents/JEAN-Frederic) , animateur de projets en écologie forestière au sein de collectifs de mon unité et au niveau national en tant que co-animateur de l'Observatoire Forêt du SOERE TEMPO (<https://tempo.pheno.fr/Observatoires/Observatoire-Forets>), j'ai en charge le développement d'outils et de méthodes, le transfert des résultats au sein des communautés scientifiques et techniques mais aussi la diffusion de connaissances auprès de la société.



Caroline Guilbaud, je travaille dans l'unité de pathologie végétale depuis 2001, aujourd'hui assistante ingénieure spécialisée dans la conception de techniques innovantes dans le domaine du diagnostic moléculaire de maladies bactériennes sur les plantes maraichères et fruitières. Depuis 2016 je suis également chargée de mission développement durable sur le centre PACA, avec pour mission principale l'animation et la coordination de projets en lien avec les dimensions environnementales, sociales et économiques, dont le soutien et l'appui au portage de projets innovants et d'actions pilotes en lien avec les unités et les services d'appui.

¹ INRAE UR0629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes, F-84914 Avignon

frederic.jean@inrae.fr

² INRAE UR0407 Pathologie Végétale, F-84914 Avignon

³ CNRS CEFE, F-34293 Montpellier

⁴ INRAE UMR0547 Physique et physiologie Intégratives de l'Arbre en environnement Fluctuant, F-63039 Clermont-Ferrand

⁵ INRAE UE0348 Entomologie et Forêts Méditerranéennes, F-84914 Avignon



Isabelle Chuine, mes recherches se concentrent sur le cycle de développement et la niche écologique des arbres des forêts extratropicales, qui sont tous deux actuellement menacés par le changement climatique. Pour cela, j'utilise une combinaison de modélisation (PMP, PHENOFIT), de travail expérimental sur le terrain et en conditions contrôlées, ainsi que de suivi à long terme des populations naturelles. J'ai également fondé un groupe de recherche national sur la phénologie dont les principales réalisations sont une base de données ouverte, un observatoire national le SOERE TEMPO (<https://tempo.pheno.fr/Presentation>) et le programme de science citoyenne Observatoire Des Saisons (<https://www.obs-saisons.fr/>) .



Guillaume Charrier, je suis un écophysiologiste des végétaux dont l'intérêt de recherche est d'étudier l'impact des stress abiotiques sur la distribution des plantes par le biais de facteurs physiologiques. J'ai utilisé des résultats expérimentaux pour expliquer, développer des concepts et modéliser les processus liés aux vulnérabilités au gel et à la sécheresse (par exemple le bilan carbone, la phénologie, la conductivité hydraulique, la conductance stomatique) et leur impact sur la distribution des plantes. En outre j'anime le Groupe de Travail « Dormance » au sein du SOERE TEMPO visant à étudier les déterminants environnementaux et génétiques de la dormance des bourgeons chez les espèces herbacées et pérennes (<https://tempo.pheno.fr/Groupes-de-travail/Determinants-de-la-phenologie>)



Hendrik Davi, directeur de recherche, je modélise les effets du changement global sur les dynamiques forestières des peuplements hétérogènes. Je suis spécialiste des modèles basés sur les processus. Je travaille actuellement sur deux sujets : le déclin et la mortalité des forêts et l'adaptation des forêts au changement climatique, en liant la génétique et l'écophysiologie. Je commence également un travail sur l'épistémologie dans l'histoire de l'écologie (Ernst Haeckel) et sur le rôle de la modélisation dans la science.



Olivier Marloie, métrologue de formation, j'ai pour mission le développement et l'exploitation de dispositifs expérimentaux de mesures micro-météorologiques, radiométriques, de flux d'énergie, d'eau et de carbone dans le cadre des études menées sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers et la dynamique des peuplements, plus particulièrement sur le site expérimental de Font-Blanche (réseau F-ORE-T labellisé SOERE, infrastructures ICOS (Integrated Carbon Observation System) et ANAEE France (Analyses et Expérimentations sur les Écosystèmes))

Le Cahier des Techniques de l'Inra 2020 (102)



Aline Faure, j'ai intégré l'INRA à l'UGAPF de Lusignan en 1990 en tant qu'adjointe technique. En 2007, j'ai intégré l'UMR PIAF (Physique et Physiologie Intégratives de l'Arbre en Environnement Fluctuant) où je suis aujourd'hui technicienne depuis 2020. Mes activités se répartissent à 50 % pour l'équipe Serres & Cultures (production de plants et suivi des expérimentations végétales dans différents supports) et à 50 % au sein de l'équipe MEA (Micro Environnement et Arbres) pour des tests de dormance et notations phénologiques sur arbres fruitiers et forestiers.



Jean Thévenet, Directeur adjoint de l'Unité expérimentale Entomologie et Forêt Méditerranéenne, j'ai en outre en charge l'appui et le conseil en acclimatation d'espèces végétales forestières auprès de l'UE Villa Thuret (Antibes). Par ailleurs, au sein du CRGF (Conservatoire des Ressources Génétiques Forestières) j'assume la gestion du conservatoire de clones de cormiers de Bellegarde.



Mehdi Pringarbe, je suis responsable de la graineterie et de la gestion des échantillons pour mon unité, l'Unité expérimentale Entomologie et Forêt Méditerranéenne. En tant que métrologue, j'ai en charge la gestion du parc d'enceintes climatiques dédiées aux expérimentations ou à la conservation d'échantillons. Je coordonne également du point de vue technique la mise en œuvre de campagnes de mesures et d'observations sur des expérimentations *in natura*.



Olivier Gilg, technicien de recherche au sein de l'équipe Sites Ateliers de l'Unité expérimentale Entomologie et Forêt Méditerranéenne, je suis le référent de la thématique phénologie. Je coordonne l'ensemble des activités liées à l'observation de ce trait majeur de l'adaptation des espèces à leur environnement.



William Brunetto, adjoint technique au sein de l'URFM, j'ai en charge la gestion du parc de capteurs météo permettant de caractériser l'environnement des expérimentations mises en place par l'URFM *in natura*.

Résumé. La rapidité du changement climatique (CC) en cours, l'incertitude des modèles climatiques et la diversité des réponses des espèces au CC motivent la communauté scientifique à accroître le volume des observations et à acquérir des données de qualité. Parmi celles-ci, la phénologie du débourrement chez les espèces ligneuses requiert une attention particulière. En effet, ce facteur majeur de l'adaptation n'a pas encore dévoilé tous ses secrets et notamment pour les espèces photosensibles, le hêtre en l'occurrence, potentiellement soumises dans un avenir très proche à un manque d'exposition aux températures froides pour lever la dormance. C'est pourquoi, la communauté, notamment à travers le SOERE TEMPO, se mobilise, afin de standardiser les

matériels et méthodes utilisés pour étudier les déterminants environnementaux impliqués dans cette phase de développement, qu'est le débourrement. Parmi les dispositifs utilisés, les chambres climatiques qui permettent un contrôle fin des conditions de lumière, température et humidité afin de tester des hypothèses jouent un rôle très important. La maîtrise de la programmation et de la caractérisation de l'environnement de ces chambres est capitale. Nous proposons dans cet article d'explorer comment la photopériode doit être appréhendée dans les expériences sur le débourrement des plantes ligneuses mobilisant de telles chambres. Nous avons pu montrer, (i) qu'il est primordial d'opérer avec une intensité lumineuse et une photopériode minimales pour obtenir un taux de débourrement et une durée moyenne de débourrement nécessaires à l'appréciation de la levée de dormance, et (ii) que la technologie LED est une très bonne alternative pour étudier ces processus et mettre en cohérence les études et les actions de minimisation de l'impact du CC en cours, du fait des économies d'énergie importantes qu'elle permet de faire. Et ce d'autant plus, que cette technologie innovante pourrait nous permettre d'aller plus loin et plus rapidement vers un front de sciences, survolé ici, l'implication d'autres longueurs d'onde que celles autour du rouge clair dans la réponse des plantes à la lumière pour le débourrement chez les plantes ligneuses. En ce sens, l'échantillonnage pratiqué nous a permis de montrer (iii) que la différence de seuil ou de sensibilité aux températures dans le temps pourrait expliquer le caractère précoce ou tardif des génotypes observés à l'échelle d'une population et (iv) que la différence de conditions lumineuses au moment de la formation du bourgeon au-dessus et en dessous de la canopée n'induit pas de réponse différente aux conditions environnementales en phase de sortie de dormance.

Mots clés : Phénologie, déterminants environnementaux, LED, chambre climatique, arbre

Abstract. The rapidity of the climate change (CC) in progress, the uncertainty of climatic models and the species response diversity to the climate change motivate the scientists to increase the volume of observations and to get quality data. Among them, the phenology of bud burst in line species ask for a particular attention. That is to say, this major factor of the adaptation has not yet given all responses and notably for the photosensitive species like beech that is potentially, in a very near future, subject to a lack of cold temperature to rise the dormancy. This is the reason why the community, through SOERE TEMPO, is mobilized to standardize materials and methods used to study the elements involved in this development period. Among the used devices, programming and characterization of the environment of climatic growth chambers (light, temperature, relative humidity) allowing to testing different hypotheses required to be mastered. Moreover, with energy savings and scientific research in light, we propose to explore how the element "light" has to be used to explain the processes studied. So we were able to highlight (i) that it is compulsory to operate with a minimal intensity and photoperiod to obtain a sufficient percentage of bud burst and a time needed of bud burst necessary to observe the dormancy breaking, and (ii) that LED technology is a very good alternative to study these processes and to bring coherence to the studies and actions to minimize the impact of CC in progress, because of the significant energy savings it allows. And all the more so, as this innovative technology could allow us to go further and faster towards a scientific front, overlooked here, the involvement of wavelengths other than those around light red in the response of plants to light for budburst in woody plants. In this sense, the sampling carried out allowed us to show (iii) that the difference in threshold or temperature sensitivity over time could explain the early or late character of the genotypes observed at the population scale and (iv) that the difference in light conditions at the time of bud formation above and below the canopy does not induce a different response to environmental conditions in the post-dormant phase.

Le Cahier des Techniques de l'Inra 2020 (102)

Keywords : Phenology, environmental factors, LED, climatic room, tree

Introduction

La rapidité du changement climatique (CC) en cours interroge la communauté scientifique sur la capacité des espèces à s'adapter à leur nouvel environnement ou à prédire le déplacement de leurs aires de répartition. C'est pourquoi, dans ce contexte particulier, elle se mobilise afin de comprendre les réponses des espèces végétales à un contexte climatique changeant pour mieux prédire leur devenir. Parmi les traits d'intérêts, la phénologie est un indicateur du changement climatique et un facteur majeur de l'adaptation. Ainsi, la communauté scientifique intéressée par ce trait, et les unités de recherche concernées se sont structurées à l'échelle de la région PACA autour du pôle de recherche Adaptation au Changement Global (ACG⁶) du centre INRAE PACA et à l'échelle nationale à travers le réseau d'observatoires de la phénologie, le SOERE TEMPO⁷.

Pour ce faire, et afin d'étudier les déterminants environnementaux et génétiques impliqués dans les processus d'adaptation, les chercheurs disposent de dispositifs d'observation *in situ*, ainsi que de dispositifs expérimentaux en environnement contrôlé. A ce titre, l'Unité de Recherche Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM) gère un dispositif de trois chambres climatiques mutualisées au sein du pôle ACG. Celles-ci ont été équipées de façon à réguler la température, l'humidité relative de l'air et la lumière.

Afin de mettre en cohérence ses recherches sur l'impact du changement climatique en cours sur le monde du vivant et la consommation en énergie fossile, l'unité a souhaité s'engager au côté de la Commission Locale Développement Durable dans un projet tourné vers le triptyque économie d'énergie-innovation-connaissance, par la mise en œuvre d'un système d'éclairage de type LED singulier.

Ainsi, nous avons choisi à travers cet article de vous présenter l'originalité de ce projet en abordant les motivations de l'URFM du point de vue (i) du contexte scientifique, (ii) de la technique et (iii) des retombées des résultats obtenus pour la communauté scientifique en termes de connaissances, innovation et de maîtrise des conditions expérimentales pour déterminer les besoins en températures chaudes au printemps aboutissant au débourrement (phase d'apparition des nouvelles feuilles) dans un test dit de 'forçage', chez une espèce ligneuse, le hêtre.

Contexte scientifique

L'URFM mène un projet de recherche finalisé et pluridisciplinaire dont l'objectif général vise à comprendre et prédire les dynamiques, le fonctionnement et l'évolution des forêts méditerranéennes pour évaluer les risques de dépérissement et fournir des stratégies de gestion pour l'adaptation des forêts dans un contexte de perturbations et de changements climatiques globaux.

Parmi les espèces modèles étudiées, le laboratoire porte une attention particulière au hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) du fait de son étendue géographique à l'échelle européenne mais également de son intérêt économique et écologique. Cette espèce fait l'objet de suivis et d'observations en limite sud de son aire de répartition dans le but de comprendre son potentiel adaptatif dans un climat plus chaud et sec. Dans cette

⁶ <https://www.inrae.fr/centres/provence-alpes-cote-dazur/>

⁷ <https://www6.inrae.fr/soere-tempo>

situation géographique marginale et dans le contexte du changement climatique (CC), les contraintes environnementales sont fortes, et justifient l'amélioration des connaissances concernant les déterminants environnementaux de sa physiologie à l'échelle européenne.

Parmi les phases clés du développement de cette espèce pérenne, le débourrement est un stade particulièrement important qui marque le début de la saison de végétation. Malgré un ralentissement observé cette dernière décennie (Piao *et al.*, 2019), on constate tout de même une avancée du débourrement au printemps (Menzel *et al.*, 2006), augmentant le risque d'exposition aux gelées tardives dans certaines situations (Augspurger, 2013 ; Menzel *et al.*, 2015 ; Vitasse *et al.*, 2018).

Ces changements peuvent impacter fortement la capacité qu'ont les arbres à se développer, se reproduire et ainsi fournir des descendants adaptés au climat de demain (D'Andréa *et al.*, 2019 ; Chuine, 2010). De plus, la phénologie du débourrement est aussi un processus essentiel à prendre en compte pour établir les bilans de carbone et hydriques des écosystèmes forestiers (D'Andrea *et al.*, 2019).

C'est pourquoi, un des enjeux majeurs de la recherche actuelle est d'observer et de mieux comprendre l'articulation des processus biologiques impliqués dans la phénologie du débourrement, afin de fournir des modèles de prédiction robustes, pour *in fine* guider les choix techniques des gestionnaires forestiers. En outre, les réponses de cette espèce au changement climatique en matière de phénologie du débourrement peuvent être potentiellement différentes d'une région à l'autre au sein de l'Europe, illustrant la notion d'écotype (Strømme *et al.*, 2019).

C'est dans ce contexte général que nous nous sommes intéressés aux principaux déterminants environnementaux régissant la dormance⁸ et la date de débourrement que sont la photopériode, les besoins en températures froides nécessaires à la levée de dormance (besoin de froid) et les besoins en températures chaudes pour assurer la reprise d'activité du bourgeon au printemps (forçage).

Pour ce faire, différentes techniques sont employées pour suivre l'évolution du stade de développement des plantes depuis la phase de repos hivernal jusqu'au débourrement : rameaux coupés, plants greffés, méthode Tabuenca, bouture à un nœud, etc. Cela consiste à placer les bourgeons en conditions environnementales favorables à la croissance (températures, lumière), afin de mesurer l'intensité de l'inhibition de croissance.

Cependant, quelle que soit la technique retenue, celle-ci peut influencer les résultats observés ; il est donc primordial de mettre en œuvre des protocoles communs permettant de définir des conditions de référence par espèce (Dennis, 2003). Outre, la plus-value que cela peut apporter dans la comparaison des résultats issus de plusieurs études, cette démarche peut également permettre d'évaluer la qualité d'information et la répétabilité apportée par d'autres techniques d'observations alternatives (eg. NIRS, transcriptomique, dosage d'hormones ou de sucres...).

A ce jour, du fait d'un effet ontogénique quand on étudie les déterminants impliqués dans le débourrement (Vitasse, 2013) et de l'autonomie des rameaux notamment en période de repos hivernal (Bonhomme *et al.*, 1999), le choix fait par un certain nombre d'équipes engagées sur ces projets d'étude pour le hêtre commun est celui de rameaux coupés (Vitasse et Basler, 2014) prélevés tout au long de la période hivernale dans la couronne

⁸ Le terme général de dormance désigne l'ensemble des processus qui empêchent le bourgeon de croître même en conditions favorables. La dormance se décline en 3 phases successives selon l'origine des facteurs inhibiteurs : (i) la paradormance qui s'observe juste après la formation du bourgeon en fin de saison de croissance, et correspond à un blocage de la croissance réversible sous l'influence d'autres organes par exemple les feuilles (ii) l'endodormance qui dure une bonne partie de l'automne-hiver et qui est une inhibition intrinsèque de la croissance qui peut être levée généralement par l'action des températures fraîches (0 - 12°C) puis vient enfin (iii) l'écodormance en fin d'hiver-début de printemps pour laquelle l'inhibition de croissance du bourgeon est sous l'influence des conditions environnementales (généralement température et parfois photopériode).

Le Cahier des Techniques de l'Inra 2020 (102)

médiane d'arbres adultes, puis conditionnés en chambre climatique en conditions optimales de croissance (jour long, 20-25°C). L'évolution concomitante du taux de débourrement et du délai moyen du débourrement (DMD) des bourgeons permet d'estimer l'intensité de l'inhibition de croissance et d'en dériver une date de levée d'endormance (Figure 1). Ceci permet de caractériser la dynamique naturelle de dormance et, également l'effet de traitement artificiels contrôlés sur les besoins en températures chaudes.

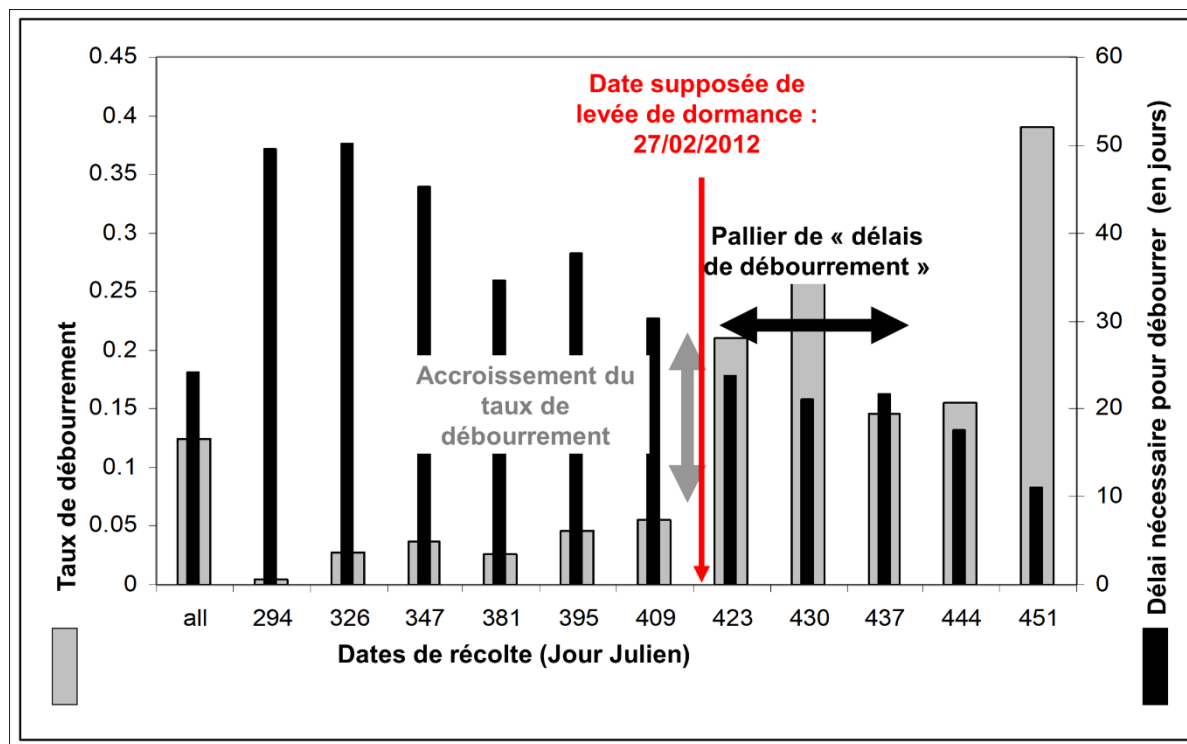


Figure 1. Méthode d'identification de la date de levée de dormance. Le jour Julien est la base d'un système de datation consistant à compter le nombre de jours écoulés depuis une date conventionnelle, fixée ici au 1er janvier. La date de levée de dormance est estimée à partir de l'observation des taux de débourrement (en fraction), ainsi que du délai (en jours) nécessaire pour débourrer.

En outre, la mise en évidence d'un effet significatif de l'intensité et de la durée d'exposition à la lumière (estimée par la photopériode) sur le développement des bourgeons chez certaines espèces (Caffarra et Donnelly, 2011 ; Vitasse et Basler, 2013), ainsi que la variation de la sensibilité à la température suivant la photopériode (Fu *et al.*, 2019) exigent que les équipes engagées dans ces études appliquent des conditions contrôlées et, notamment, de lumière similaires dans les chambres climatiques. De plus, on sait également que la qualité de la lumière diffusée joue également un rôle dans le débourrement des espèces photosensibles à travers la proportion de « rouge clair ; $\lambda = 655-665 \text{ nm}$ » (Zohner et Renner, 2015), ou de « bleu ; $\lambda = 450-490 \text{ nm}$ » (Brelford et Robson, 2018).

L'objectif de cette étude est donc d'appréhender la réponse des plantes à la lumière (quantité et qualité de la lumière) dans des conditions de forcing (température favorable à la croissance), sans négliger pour autant l'effet de l'humidité relative et la qualité de préparation de l'échantillon. Outre, les aspects techniques, les observations effectuées amèneront le lecteur à s'interroger également sur des aspects d'échantillonnage.

C'est donc dans ce contexte scientifique, que nous avons souhaité, à travers le soutien du réseau TEMPO et de la Commission Locale Développement Durable du centre INRAE PACA, investir dans un système d'éclairage à la fois économe en énergie et qui offre un spectre lumineux le plus proche du spectre lumineux naturel : cet apport

technique supplémentaire nous permettant alors de nourrir la réflexion des études en cours portant sur l'évaluation des déterminants environnementaux impliqués dans le débourrement chez une espèce ligneuse.

Contexte technique local

Etats des lieux

La conduite d'expérimentations en phytotron⁹ est souvent conditionnée par la mise en œuvre d'études préalables à caractère exploratoire dans des systèmes plus simples et plus économes telles que des chambres climatiques¹⁰. Ces dispositifs permettent d'étudier finement les réponses et les mécanismes impliqués dans l'entrée et la sortie de dormance des bourgeons sur des échantillons en les soumettant à des traitements de température et de lumière spécifiques. De tels dispositifs sont également essentiels pour prédire le comportement de multiples espèces et variétés dans des conditions climatiques inédites telles que prédites par les différents scénarii climatiques. Dans le cadre des stratégies d'amélioration génétiques, ces tests permettront de prédire le comportement de différents génotypes afin de sélectionner les mieux adaptés aux futures conditions climatiques.

L'URFM est équipée de trois chambres climatiques (co-financement département ECOFA et unités du centre INRAE-PACA) de relativement grande dimension (9 m² pour 2.5 m de hauteur) permettant d'accueillir des semis pour tester différentes conduites expérimentales en conditions contrôlées et explorer ainsi les potentialités d'adaptation du hêtre au changement climatique.

L'offre actuelle du parc de chambres climatiques sur le centre INRAE PACA et le manque de connaissance sur l'influence de la lumière issue de la technologie LED dans le développement des plantes pérennes freinent de nombreux laboratoires dans la conduite d'expérimentations en conditions contrôlées fortement instrumentées.

La figure 3 ci-dessous est un extrait du type de qualité de lumière dont on dispose sur le centre INRAE PACA dans des chambres de cultures équipées en LED ou en tubes néons. Elle illustre les longueurs d'onde émises dans la partie visible du spectre électromagnétique par les deux types d'éclairage.

⁹ Phytotron : un phytotron est une installation de recherche dans laquelle on va contrôler tous les paramètres environnementaux : humidité, température, éclairage... La pièce est munie de capteurs enregistrant les variations des conditions de milieu permettant de réguler en permanence et de façon très fine les conditions ambiantes pour l'ensemble des éléments constituant le milieu.

¹⁰ Chambre climatique : on entend par chambre climatique, une enceinte à l'intérieur de laquelle on va simuler un certain nombre de paramètres environnementaux en acceptant une certaine variation de ceux-ci en termes d'homogénéité et de stabilité.

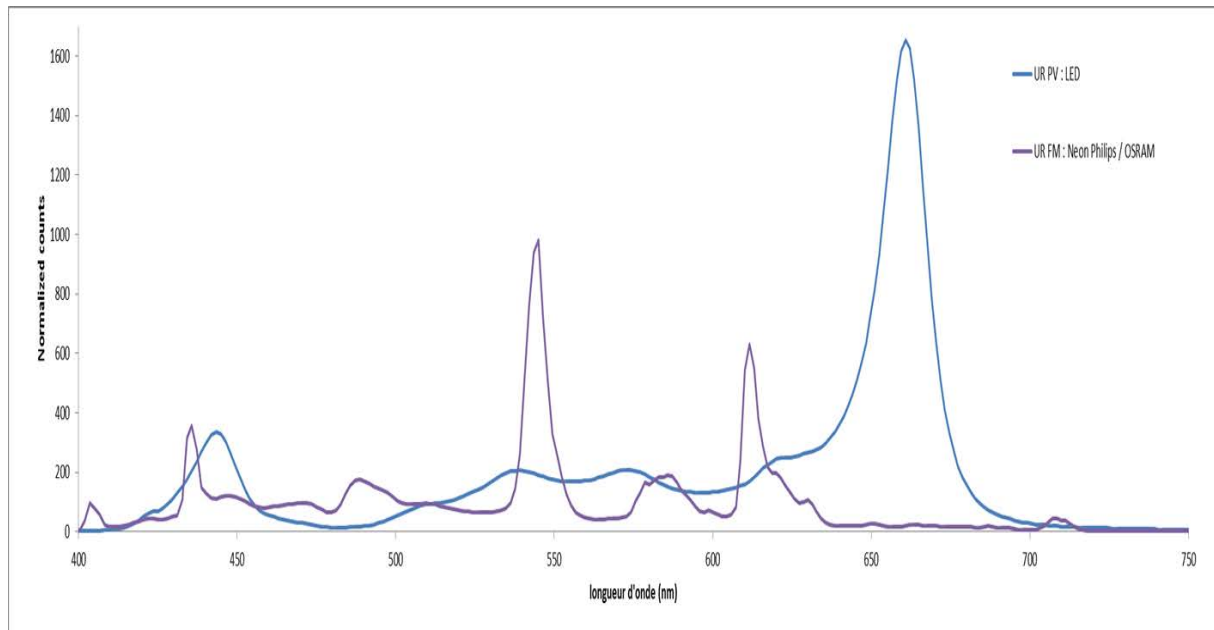


Figure 3. Spectre de la lumière dans le domaine des longueurs d'onde du visible dans 2 chambres climatiques présentes sur le centre INRAE PACA. En bleu pour une enceinte éclairée en LED gérée par l'UR de Pathologie Végétale, en mauve pour une enceinte éclairée en néon gérée par l'URFM.

Même si la figure 3 n'illustre pas la quantité d'énergie exacte par longueur d'onde, on peut toutefois noter (i) les proportions très variables de flux de photon et (ii) l'excès ou l'absence de photons dans les longueurs d'onde autour du rouge clair suivant le système d'éclairage considéré. La comparaison entre les deux types de sources lumineuses a été donc faite de manière qualitative. Une quantification de ces différences nécessiterait un étalonnage du spectroradiomètre qui a été utilisé dans cette étude.

Ainsi nos exigences en matière de lumière, proches du spectre lumineux naturel tout en ayant la possibilité de faire varier son intensité, ont motivé la conduite d'études dont un extrait va vous être présenté dans cet article.

Enfin, cette action s'intègre parfaitement dans le projet de construction de deux nouveaux phytotrons walk-in sur le centre INRAE-PACA, puisque les exigences en matière de lumière sont proches du spectre observé *in natura*.

Les résultats obtenus en chambre climatique permettent, à moindre coût, de nourrir la réflexion engagée pour les phytotrons. Par ailleurs, ces travaux présentent un réel intérêt pour les fournisseurs potentiels dans leurs projets R&D et la diffusion de savoir-faire associés.

Innovation et économie d'énergie

L'objectif est de posséder des chambres climatiques équipées de systèmes d'éclairage économes en énergie qui délivrent une lumière homogène sur l'ensemble de l'espace de travail avec un spectre lumineux dans le visible le plus proche du spectre solaire (chaque longueur d'onde est représentée par un flux de photons relativement équivalent, voir figure 5) et dont on puisse faire varier l'éclairement.

Pour ce faire, nous avons travaillé avec la société VGD (<https://vgd-led.com/>), car cette entreprise est résolument tournée vers l'innovation dans ce domaine et présente localement sur notre territoire.

Dans le cadre de cette étude, nous avons caractérisé l'homogénéité de la lumière reçue au niveau de la surface de travail en réalisant :

- une cartographie de la densité du flux de photons reçue par les plantes dans le domaine du visible grâce à un quantummètre (ou capteurs PAR Photosynthetically Active Radiation mesurée en $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) ;

- des spectres lumineux aux mêmes emplacements que la mesure du PAR pour s'assurer de l'absence de variation de la qualité de la lumière.

Les figures 4 et 5 ci-dessous présentent des résultats de cartographie de l'espace de travail d'une enceinte de l'URFM éclairée en LED en termes d'éclairage et de spectres lumineux.

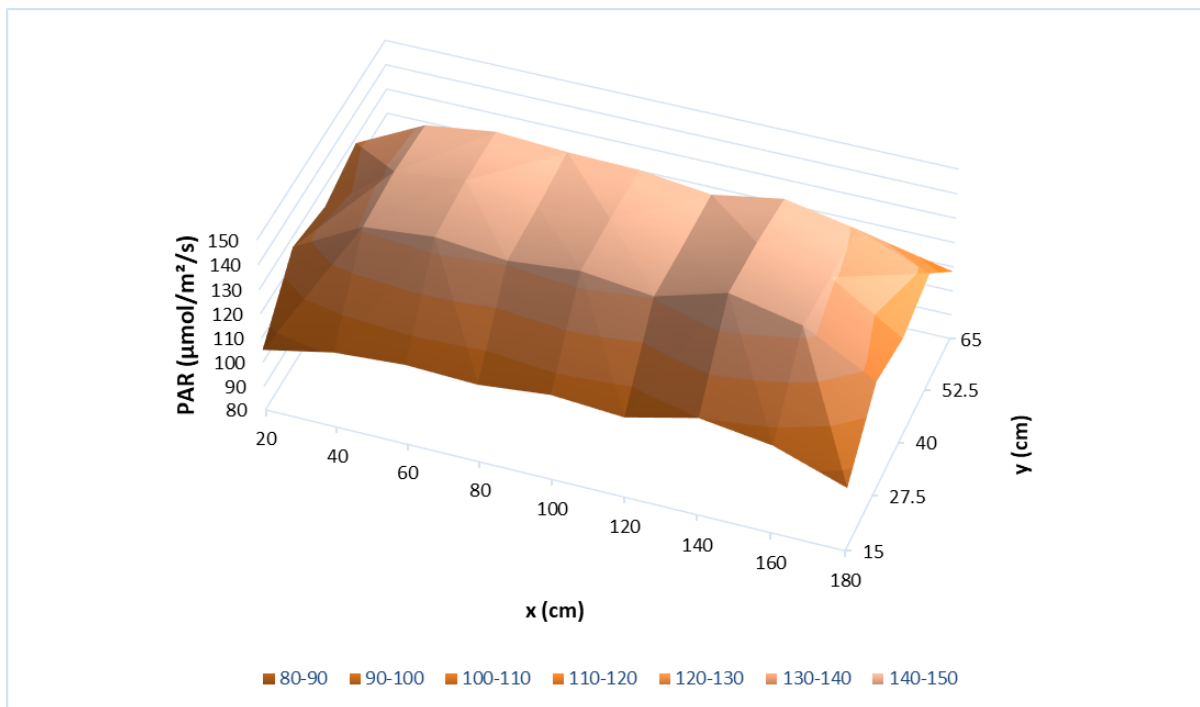


Figure 4. Cartographie du rayonnement photosynthétiquement actif au niveau de la surface de travail (180 cm x 65 cm) équipée de lumière LED

Le Cahier des Techniques de l'Inra 2020 (102)

Notons une homogénéité de l'éclairage de l'ordre de $\pm 8.5\%$ sur l'ensemble de l'espace de travail avec un effet de bord assez important. Cette variation est cependant plus faible que celle observée dans les mêmes conditions avec un éclairage par tubes néons (variation de $\pm 13\%$).

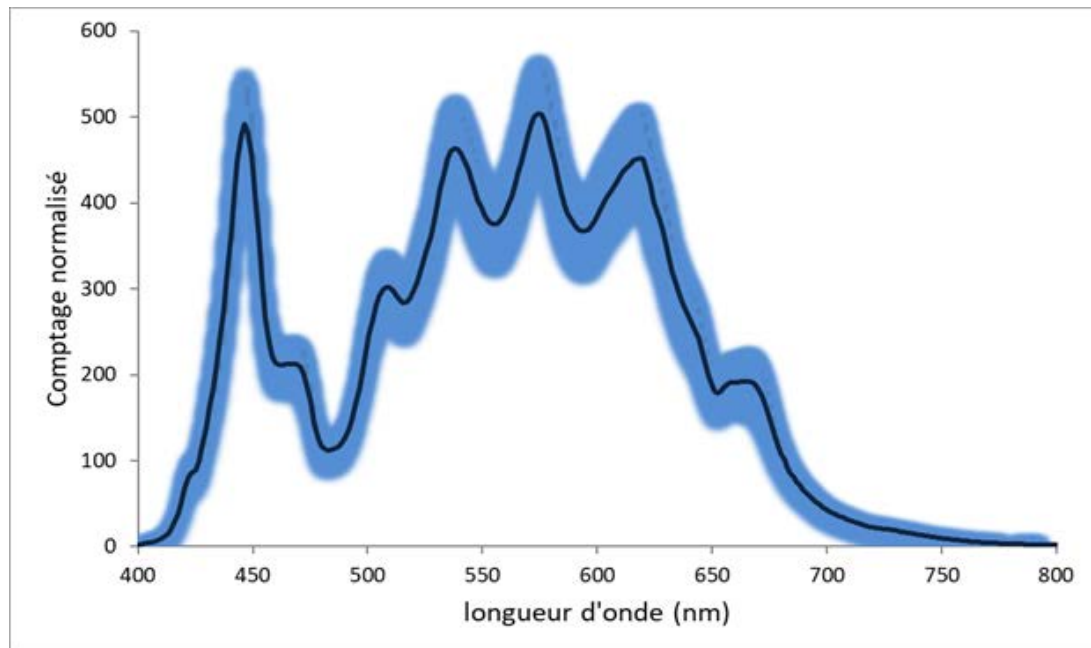


Figure 5. Spectre des LED avec l'enveloppe représentant la variation sur l'ensemble de la surface de travail pour une enceinte éclairée en LED gérée par l'URFM.

Concernant la qualité du spectre délivrée par le système LED, notons une représentation de toutes les longueurs d'onde dans le domaine du visible. Nous pouvons toutefois observer une plus faible représentativité de certaines bandes spectrales autour du vert (480 nm) et du rouge clair (660 nm) ainsi que la faible proportion de photons autour du rouge lointain (735 nm). Ces différences ne peuvent pas être quantifiées car les spectres n'illustrent pas la quantité d'énergie par longueur d'onde.

Par ailleurs, nous n'avons pas observé de variations de la forme du spectre et des longueurs d'onde représentées, seulement une variation d'amplitude liée à la variation d'éclairage mise en évidence par la cartographie. Enfin la figure 6 ci-dessous nous permet de caractériser précisément le gain du système déployé en terme d'économie d'énergie.

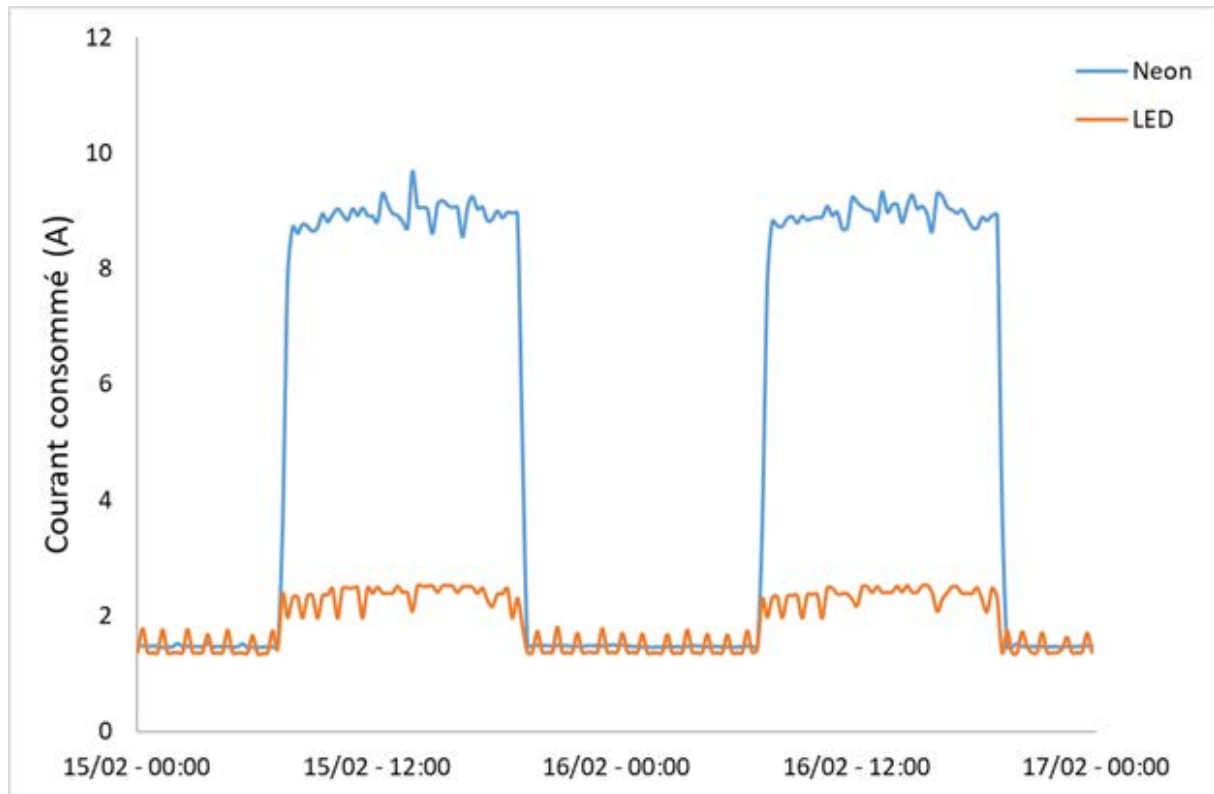


Figure 6. Représentation du courant total consommé de deux chambres climatiques équipées de 2 systèmes d'éclairage différents (LED et néon) régulées en température (25°C) et humidité relative (65 %). L'éclairage est activé 12 heures par jour.

La consommation est équivalente lorsque l'éclairage est éteint. Lorsque l'éclairage est actif, la consommation est 3,7 fois plus importante dans la chambre équipée d'un éclairage par néon en raison d'une part de leur consommation propre plus élevée, mais également par le dégagement de chaleur entraînant une sollicitation plus fréquente des groupes de régulation de la température et de l'humidité relative de l'air.

En conclusion de ce point, nous pouvons donc affirmer que les objectifs ont été atteints, même si le spectre émis par le système LED ne représente pas complètement le spectre solaire. En effet, cette étude aura permis d'améliorer du point de vue technique : (i) l'homogénéité de l'éclairage de la surface de travail, (ii) la qualité du spectre diffusé avec notamment la présence de rouge clair, (iii) la diminution de la consommation d'énergie pour le même niveau d'éclairage et (iv) et la possibilité de faire varier le niveau d'éclairage.

Conditions de forçage et déterminants du débourrement

Résultats préliminaires et hypothèses

Des travaux antérieurs nous ont permis d'apprécier l'effet de l'intensité lumineuse en conditions de forçage. En effet, lors de tests croisés entre les unités PIAF (UMR Physique et physiologie Intégratives de l'Arbre en environnement Fluctuant) de l'INRAE de Clermont-Ferrand et l'URFM de l'INRAE PACA, nous avons pu observer une différence significative du taux de débourrement entre les deux sites (p -value < 2.2×10^{-16}) alors que les conditions expérimentales, à l'exception de l'intensité lumineuse, étaient identiques. La figure 7 ci-dessous montre un taux de débourrement anormalement bas à cette date de mise en forçage pour les essais conduits à Avignon (PACA).

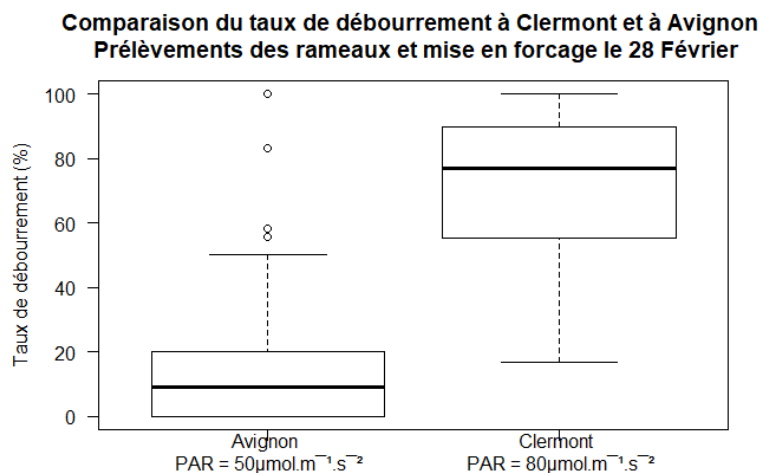


Figure 7. Taux de débourrement observés en test de forçage en chambre climatique sur des rameaux coupés de hêtre suivant différentes modalités d'intensité lumineuse et de qualité de lumière (12h de photopériode). Les boîtes à moustache représentent la médiane (barre médiane), bornée par les premiers et troisièmes quartiles. Les moustaches inférieures et supérieures s'étendent jusqu'à la valeur la plus faible et forte, sans dépasser 1,5 fois l'intervalle interquartile (distance entre les premier et troisième quartiles). Les données au-delà de l'extrémité des moustaches sont appelées "outliers" et sont tracées individuellement.

L'intensité lumineuse affecte donc le taux de débourrement observé en conditions de forçage et par conséquent la mesure finale de levée de dormance et de débourrement chez le hêtre. Ces résultats démontrent l'existence d'un seuil probable d'intensité lumineuse en deçà duquel les taux de débourrement obtenus sont extrêmement faibles, atteignant des niveaux qui ne permettent pas d'estimer correctement la levée de dormance d'où

- Hypothèse 1 : l'intensité lumineuse en conditions de forçage affecte de manière significative le taux de débourrement, un des deux paramètres d'estimation de la levée de dormance.

D'autres résultats sur l'identité de la source lumineuse (LED vs Néon), dans une autre configuration expérimentale (les 2 modalités diffèrent comme illustré à la figure 3) montrent un taux de débourrement qui ne varie pas de façon significative ($P = 0.705$) en fonction de la qualité de la lumière « LED-présence de rouge clair vs Néon-Absence de rouge clair » (Figure 8).

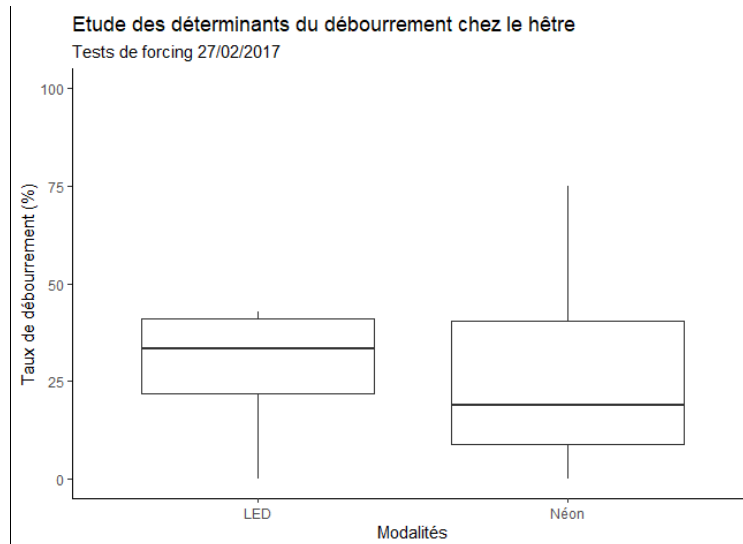


Figure 8. Taux de débourrement observés en test de forçage (photopériode 12h à $50 \mu\text{mol.m}^{-1}.\text{s}^{-2}$) en chambre climatique sur des rameaux coupés de hêtre suivant différentes modalités de qualité de lumière. Les boîtes à moustache représentent la médiane (barre médiane), bornée par les premiers et troisièmes quartiles. Les moustaches inférieures et supérieures s'étendent jusqu'à la valeur la plus faible et forte, sans dépasser 1,5 fois l'intervalle interquartile (distance entre les premier et troisième quartiles). Les données au-delà de l'extrémité des moustaches sont appelées "outliers" et sont tracées individuellement.

Ainsi, à travers ce résultat et dans la recherche des conditions optimales pour le type d'expérimentations présentées ici, nous avons aussi voulu tester différentes hypothèses concernant les déterminants du débourrement en conditions de forçage et notamment l'effet des longueurs d'ondes dans la réponse des plantes à la lumière :

- Hypothèse 2 : d'autres longueurs d'onde que celles autour du rouge clair sont impliquées dans la réponse des plantes à la lumière pour le débourrement.

En outre, ceci nous a donné l'opportunité d'apporter des éléments de réflexion sur les choix d'échantillonnages en lien avec le matériel biologique :

- Hypothèse 3 : la sensibilité à certains déterminants tels que la lumière varie suivant le caractère précoce ou tardif du génotype étudié au sein de la même population.
- Hypothèse 4 : la différence de qualité de lumière au-dessus et en dessous (lumière riche en rouge sombre) de la canopée fait varier la réponse du débourrement à la lumière.

Matériel et Méthodes

Plan d'expérience

Nous avons choisi une espèce sensible à la lumière, *Fagus sylvatica*, pour laquelle s'expriment des comportements tardifs et précoces en termes de débourrement.

L'échantillonnage a été réalisé au sein de deux populations (Ventoux 1380m et Chaîne des Puys vers Clermont-Ferrand) :

- matériel végétal : rameaux coupés (tous identiques, 25 cm en chambre climatique),
- date de prélèvement : 1 date (13/02/2019) à dose de froid théoriquement couverte,
- niveau de prélèvement : 1/3 inférieur et 1/3 supérieur du houppier,
- nombre d'individus : 5 génotypes : 2 tardifs, 2 précoces, 1 « Clermont-Ferrand »,

Le Cahier des Techniques de l'Inra 2020 (102)

- nombre de rameaux prélevés par individu : 3 pour provenance Ventoux et 5 pour Clermont-Ferrand,
- qualité des rameaux : au moins 5 bourgeons par rameau.

Soit 24 rameaux coupés / niveau / arbre pour la population « Ventoux » et 40 pour la population « Clermont ».

Réceptionnés au laboratoire, les rameaux ont été recoupés l'extrémité inférieure immergée dans l'eau afin de maintenir une connexion hydraulique continue jusqu'au bourgeon à travers le xylème. Ils ont ensuite été consignés dans des contenants en verre remplis d'eau du robinet. L'eau a été changée toutes les semaines.

Ceux-ci sont répartis dans les deux chambres climatiques comme indiqué dans le tableau 1 ci-dessous, dans les conditions environnementales décrites dans le tableau 2 ci-après.

Tableau 1. Plan d'expérience au sein des chambres climatiques.

Intensité lumineuse	Fluo		LED	
	Zone de prélèvement et échantillonnage			
50	Bas du houppier (3 ech x 4 Ventoux + 5 ech Clermont)	Haut du houppier (3 ech x 4 Ventoux + 5 ech Clermont)	Bas du houppier (3 ech x 4 Ventoux + 5 ech Clermont)	Haut du houppier (3 ech x 4 Ventoux + 5 ech Clermont)
80	Bas du houppier (3 ech x 4 Ventoux + 5 ech Clermont)	Haut du houppier (3 ech x 4 Ventoux + 5 ech Clermont)	Bas du houppier (3 ech x 4 Ventoux + 5 ech Clermont)	Haut du houppier (3 ech x 4 Ventoux + 5 ech Clermont)
120	Bas du houppier (3 ech x 4 Ventoux + 5 ech Clermont)	Haut du houppier (3 ech x 4 Ventoux + 5 ech Clermont)	Bas du houppier (3 ech x 4 Ventoux + 5 ech Clermont)	Haut du houppier (3 ech x 4 Ventoux + 5 ech Clermont)
180	Bas du houppier (3 ech x 4 Ventoux + 5 ech Clermont)	Haut du houppier (3 ech x 4 Ventoux + 5 ech Clermont)	Bas du houppier (3 ech x 4 Ventoux + 5 ech Clermont)	Haut du houppier (3 ech x 4 Ventoux + 5 ech Clermont)

Tableau 2. Conditions en test de forçage.

Modalités	Température	Humidité Relative	Eclairage		
			(Durée)	(Quantité)	(Spectre)
Fluo	23°C en moyenne	68 % en moyenne Variation entre 50 et 90%	12 heures	50-80-120-180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$	Cf Figure 9 ci-dessous
LED	23°C en moyenne	70% en moyenne Variation entre 50 et 90%	12 heures	50-80-120-180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$	Cf Figure 9 ci-dessous

La qualité du spectre lumineux diffusé est illustrée sur la figure 9 ci-dessous.

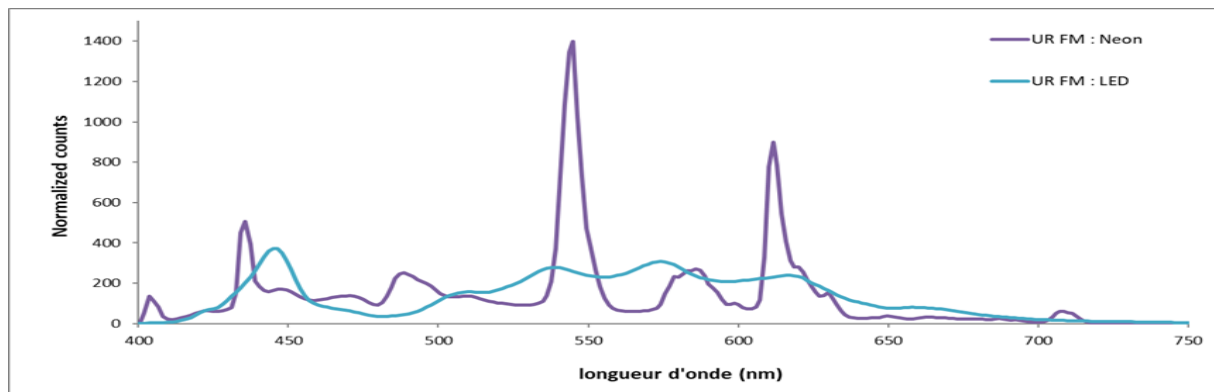


Figure 9. Conditions lumineuses (qualité du spectre dans le visible) dans les 2 chambres climatiques de l'URFM utilisées pour les tests de forçage réalisés en 2019. En bleu l'enceinte éclairée en LED, en mauve l'enceinte éclairée avec des néons.

Même si la figure 9 n'illustre pas la quantité d'énergie exacte par longueur d'onde, notons pour le système d'éclairage « Néon » de grandes variations des flux de photons suivant les longueurs d'ondes considérées et une très faible représentativité dans les bandes spectrales autour du rouge clair (650 nm).

Analyse des données

Les analyses ont été réalisées à partir du logiciel R, Version 3.6.2. (R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.)

Les résultats d'un test Shapiro-Wilk ($P < 0.001$) ont orienté le choix vers les tests non paramétriques suivants :

- Mann Whitney dans les cas où l'on souhaitait étudier à partir des médianes, l'effet d'une variable qualitative à 2 modalités sur une variable quantitative, le taux de débourement ou le DMD en l'occurrence.
- Kruskal Wallis dans les cas où l'on souhaitait étudier à partir des médianes, l'effet d'une variable qualitative à plus de 2 modalités sur une variable quantitative, le taux de débourement ou le DMD en l'occurrence.

Le Cahier des Techniques de l'Inra 2020 (102)

Enfin, pour évaluer l'interaction entre deux variables qualitatives sur la variable quantitative étudiée les résultats de régression linéaire ont été utilisés.

Résultats

Effet de l'intensité et du spectre lumineux sur le taux de débourrement

L'intensité lumineuse appliquée dans les chambres climatiques en test de forçage affecte de façon significative le taux de débourrement ($P < 0.001$) observés sur des rameaux coupés de *Fagus sylvatica* (figure 10).

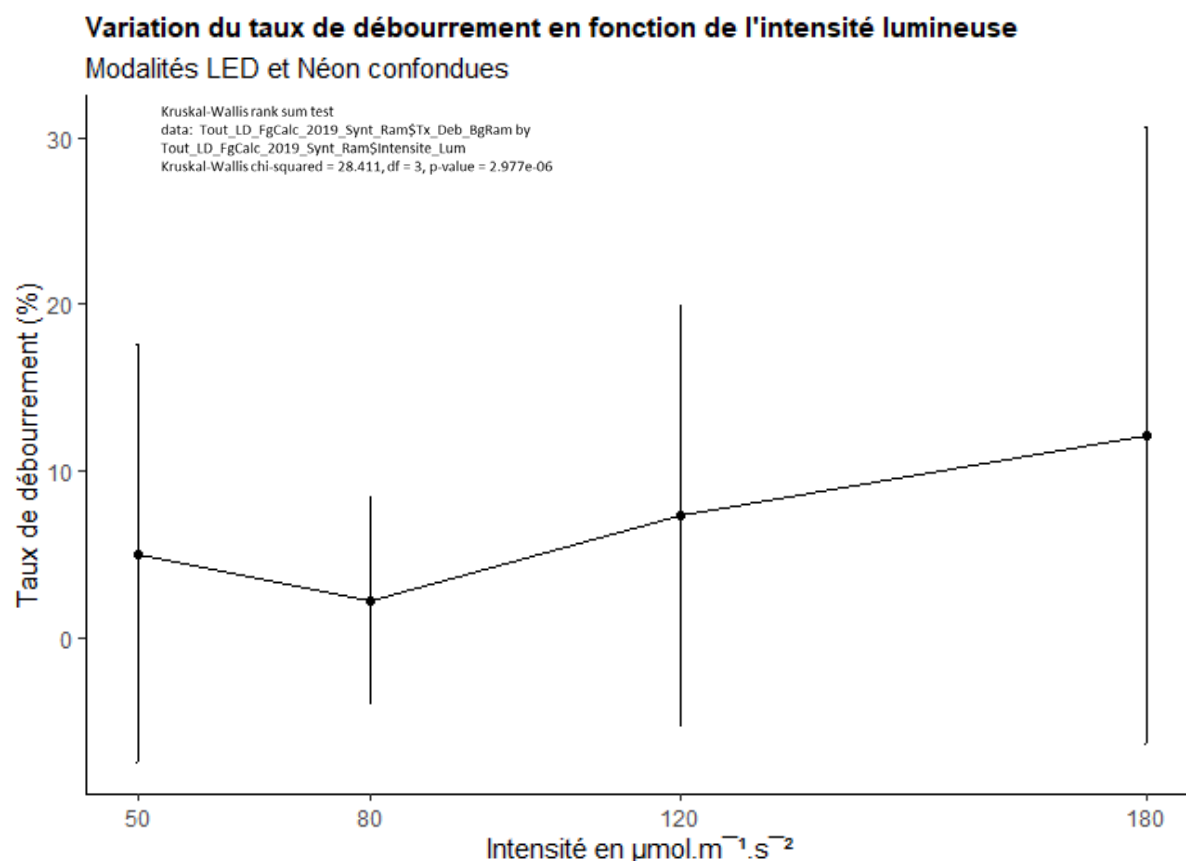


Figure 10. Variation du taux de débourrement moyen en fonction de l'intensité lumineuse. Les barres verticales représentent l'écart-type autour de la valeur moyenne du taux de débourrement selon chaque modalité d'intensité

Ces résultats montrent l'importance de travailler à un seuil d'intensité lumineuse suffisamment important (supérieur ou égal à $120 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) pour observer un taux de débourrement compatible avec ce type d'étude (hypothèse 1).

En outre, si on observe l'effet de l'intensité lumineuse en distinguant les sources lumineuses (LED vs Néon), on obtient un effet significatif de ces sources ($P = 0.0303$) avec un taux de débourrement légèrement supérieur en moyenne pour la modalité « Néon » (Figure 11, ci-dessous). Ce résultat peut paraître surprenant au premier abord car les néons émettent une proportion plus faible des longueurs d'onde autour du rouge clair par rapport aux LED alors que ces longueurs d'onde sont connues pour activer les phytochromes, ce qui constitue un des signaux connus pour la détection de la lumière par les plantes (Bae et Choi, 2008) dans cette phase de développement.

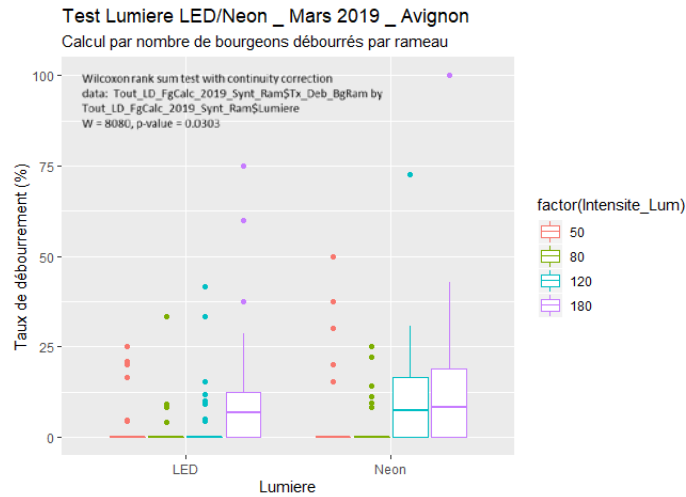


Figure 11. Variation du taux de débourement en fonction de la source lumineuse (LED vs Néon). Les boîtes à moustache représentent la médiane (barre médiane), bornée par les premiers et troisièmes quartiles. Les moustaches inférieures et supérieures s'étendent jusqu'à la valeur la plus faible et forte, sans dépasser 1,5 fois l'intervalle interquartile (distance entre les premier et troisième quartiles). Les données au-delà de l'extrémité des moustaches sont appelées "outliers" et sont tracées individuellement.

Ces résultats laisseraient supposer que d'autres facteurs qu'une stimulation par le rouge clair pourraient être impliqués dans la réponse des plantes à la lumière pour le débourement. Ceci suggère deux hypothèses alternatives : d'autres longueurs d'onde pourraient être impliquées dans la réponse des plantes à la lumière ou l'échauffement induit au niveau du bourgeon par le système « Néon » à forte intensité pourrait favoriser le débourement.

Effet de l'intensité lumineuse sur le délai moyen de débourement

Alors que le délai moyen de débourement ne varie pas significativement avec l'intensité lumineuse des lampes néons, il diminue avec l'intensité lumineuse des lampes LED (Figure 12, ci-dessous), attestant d'une plus grande efficacité de la lumière utilisée a contrario de ce qui est observé pour le taux de débourement.

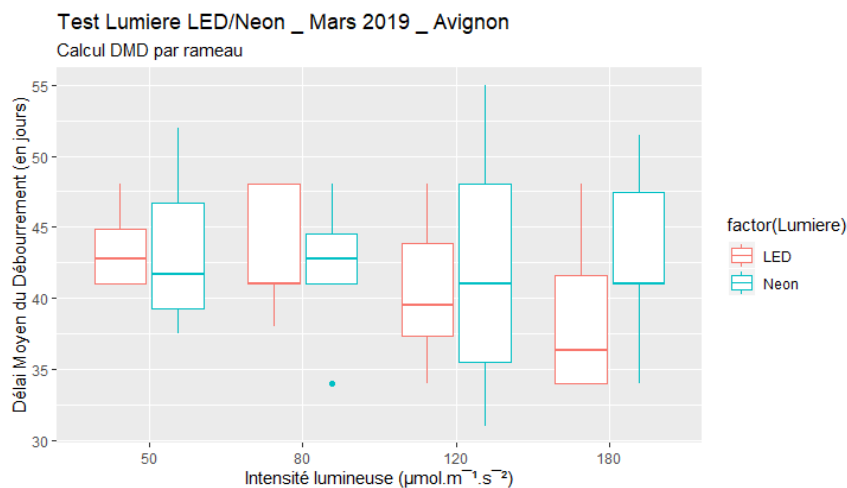


Figure 12. Variation du délai moyen de débourement en fonction de l'intensité lumineuse et de la source lumineuse (LED vs Néon). Les boîtes à moustache représentent la médiane (barre médiane), bornée par les premiers et troisièmes quartiles. Les moustaches inférieures et supérieures s'étendent jusqu'à la valeur la plus faible et forte, sans dépasser 1,5 fois l'intervalle interquartile (distance entre les premier et troisième quartiles). Les données au-delà de l'extrémité des moustaches sont appelées "outliers" et sont tracées individuellement.

Le Cahier des Techniques de l'Inra 2020 (102)

Ces résultats montrent l'importance de bien caractériser l'intensité lumineuse à laquelle on expose les rameaux coupés dans ce type d'étude puisque ce paramètre peut influencer le délai de débourrement observé en conditions de forçage en chambre climatique.

Ces résultats laisseraient supposer que les longueurs d'onde autour du rouge clair pourraient tout de même être impliquées dans la réponse des plantes à la lumière pour le débourrement (hypothèse 2).

Cependant, étant donné que ce ne sont pas les seules longueurs d'onde qui diffèrent entre les deux sources, on ne peut affirmer que seules celles-ci induisent la réponse biologique des plantes à la lumière.

Effet de l'intensité lumineuse sur la différence de précocité du débourrement *in situ*

La différence entre les précoces et tardifs dans une même population est très année-dépendant. Par exemple, à l'échelle de la population étudiée l'étalement entre le plus précoce et le plus tardif était de moins d'une semaine en 2019, alors qu'en 2017 cet écart était de plus de 20 jours.

En conditions expérimentales, on observe un taux de débourrement significativement différent entre les deux types de génotypes avec un taux plus élevé chez les précoces.

L'effet du comportement tardif/précoce sur le taux de débourrement observé se révèle être significatif ($P < 0.001$; Figure 13).

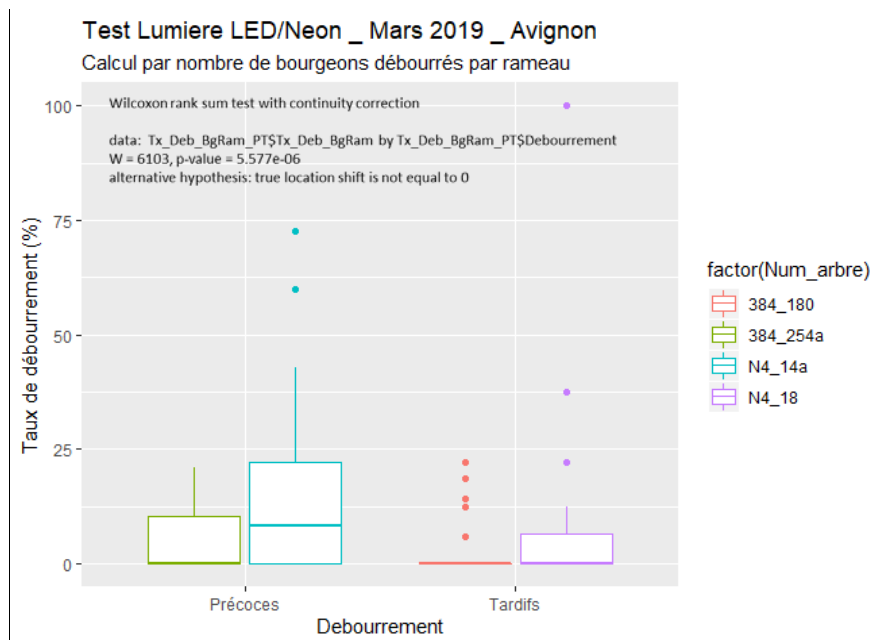


Figure 13. Variation du taux de débourrement en fonction du caractère précoce-tardif des génotypes étudiés. Les boîtes à moustache représentent la médiane (barre médiane), bornée par les premiers et troisièmes quartiles. Les moustaches inférieures et supérieures s'étendent jusqu'à la valeur la plus faible et forte, sans dépasser 1,5 fois l'intervalle interquartile (distance entre les premier et troisième quartiles). Les données au-delà de l'extrémité des moustaches sont appelées "outliers" et sont tracées individuellement.

Un modèle linéaire prenant en compte l'interaction entre l'Intensité Lumineuse et la précocité de débourrement *in situ* révèle un lien non significatif entre ces deux facteurs ($p\text{-value} > 0.1$; Figure 14).

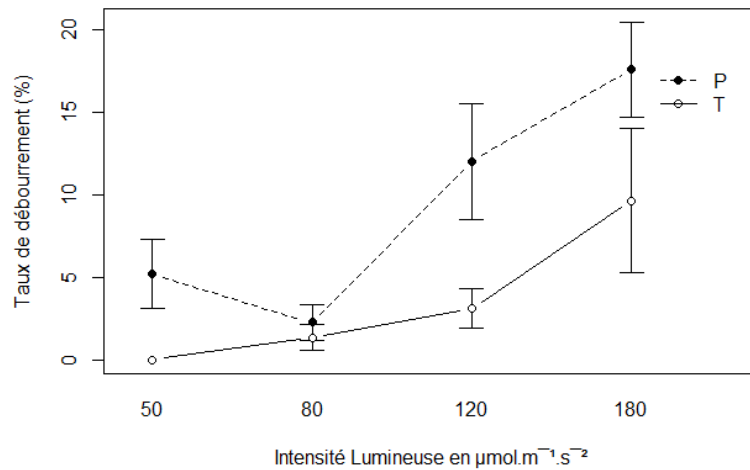


Figure 14. Evolution du taux de débourrement en fonction de l'intensité lumineuse chez deux types de génotypes (Tardif ou Précoce). Les points noirs et blancs représentent respectivement les valeurs moyennes des taux de débourrement des génotypes précoces (P) et des tardifs (T). Les barres verticales représentent l'erreur-standard autour de la valeur moyenne du taux de débourrement selon chaque modalité d'intensité.

Ces résultats ne permettent pas clairement d'infirmer ou de valider l'hypothèse 3. On ne peut donc affirmer que cette différence de taux de débourrement observé entre ces deux types de génotypes provient d'une sensibilité différente à l'intensité lumineuse.

Effet de la position du bourgeon dans la canopée sur le taux de débourrement

La position du bourgeon dans la canopée n'affecte pas significativement le taux de débourrement ($P = 0.893$, figure 15), ce qui rejette l'hypothèse 4.

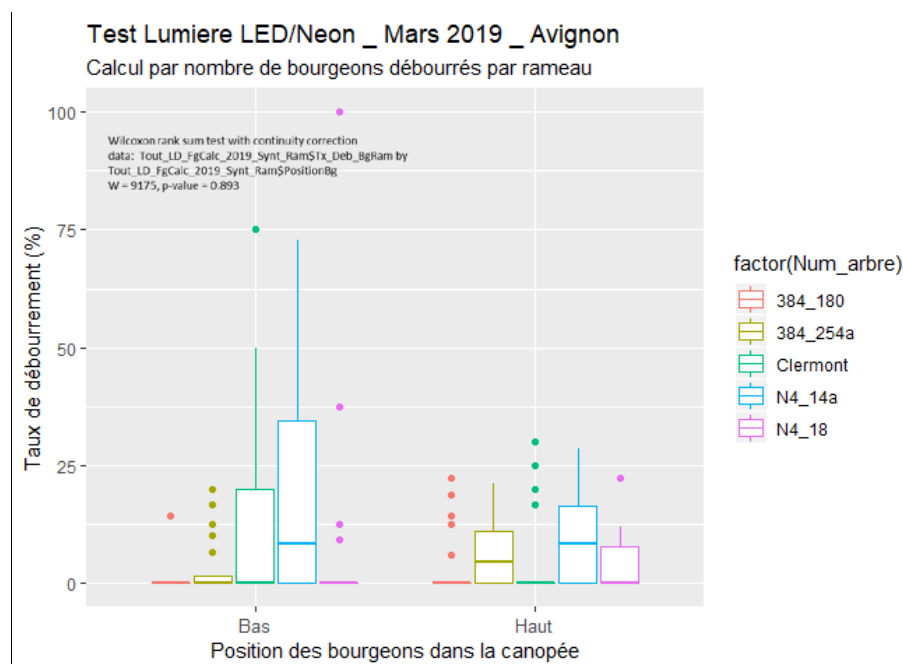


Figure 15. Variation du taux de débourrement en fonction de la position des rameaux prélevés dans la canopée. Les boîtes à moustache représentent la médiane (barre médiane), bornée par les premiers et troisièmes quartiles. Les moustaches inférieures et supérieures s'étendent jusqu'à la valeur la plus faible et forte, sans dépasser 1,5 fois l'intervalle interquartile

Le Cahier des Techniques de l'Inra 2020 (102)

(distance entre les premier et troisième quartiles). Les données au-delà de l'extrémité des moustaches sont appelées "outliers" et sont tracées individuellement.

On peut donc conclure que la réponse des bourgeons aux conditions environnementales pendant la phase d'écodormance n'est pas significativement différente quelque soit leurs positions dans la canopée.

Synthèse et Discussion

Cette expérimentation a permis de mettre en évidence l'effet de l'intensité lumineuse appliquée dans les chambres climatiques en test de forcing sur (i) le taux de débourrement observé sur des rameaux coupés de *Fagus sylvatica* et (ii) dans une moindre mesure le délai moyen de débourrement.

Le taux de débourrement que nous avons obtenu est cependant resté faible. Il est à noter que le taux de débourrement peut aussi être affecté par la quantité de froid reçu durant l'hiver. En effet, des travaux antérieurs (Laube *et al.*, 2014a) sur cette même espèce traitée en condition de forçage montrent que pour l'espèce étudiée les taux de débourrement peuvent varier de 9 à 100 % suivant la quantité de froid reçu et la photopériode utilisée avec un optimum pour la modalité où les besoins en froid sont largement couverts (rameaux récoltés mis en condition de forçage mi-mars ayant été exposés *in situ* pendant 110 jours à une température moyenne inférieure à 5°C) et pour lequel la photopériode est importante (16 heures) associée à une intensité lumineuse élevée ($150 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Dans notre cas, la mise en condition de forçage mi-février restreint la période d'exposition au froid (température moyenne journalière inférieure à 5°C) nécessaire à la levée de dormance à 80 jours. Ceci explique en partie les faibles taux de débourrement observés et ne permet pas de caractériser finement l'effet de l'intensité lumineuse ; concernant le délai moyen de débourrement, on observe néanmoins pour les deux intensités $> 100 \mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$, une avancée moyenne de 5 jours, en éclairage par LED.

Nos résultats sur la variation du taux de débourrement en fonction de la source lumineuse ne vont pas dans le sens attendu. En effet, d'après la littérature (Smith et Morgan, 1983), on pourrait s'attendre à des taux de débourrement supérieur du fait de la présence en plus forte proportion de rouge clair dans la modalité LED. Ainsi, ces résultats ne peuvent valider l'hypothèse 2 selon laquelle d'autres longueurs d'onde que celles autour du rouge clair sont impliquées dans la réponse des plantes à la lumière, mais ils militent dans le sens d'uniformiser et au plus proche du spectre lumineux naturel les expérimentations conduites en conditions de forcing. C'est pourquoi, le système LED semble le plus adapté pour cela eu égard aux observations du DMD en fonction de l'intensité lumineuse. En effet, sous le système Néon, à forte intensité on pourrait suspecter un échauffement au niveau des bourgeons qui expliquerait les différences observées sur le taux de débourrement entre les deux systèmes d'éclairage bien que les DMD restent plus longs. Cependant, pour affirmer cela il aurait fallu effectuer des mesures de température au niveau des bourgeons. Enfin, pour étudier clairement l'hypothèse 2, il aurait également fallu pour une des deux modalités se mettre dans des conditions d'absence totale des longueurs d'onde autour du rouge clair et rouge lointain.

De plus, cette expérimentation visait également à explorer la sensibilité aux déterminants du débourrement et plus particulièrement à la lumière en fonction du comportement précoce/tardif (Hypothèse 3). L'absence d'interaction entre « comportement Tardif/Précoce » et « Intensité Lumineuse » semble indiquer que le caractère « tardif » ou « précoce » à l'échelle d'une même population n'est pas expliqué par une différence de sensibilité à la lumière. Le fait que les génotypes précoces de cette expérience ont eu de meilleurs taux de débourrement quelle que soit l'intensité lumineuse, laisserait supposer soit une plus forte sensibilité de ces génotypes aux températures de forçage en début d'écodormance soit une sensibilité plus forte aux températures froides nécessaires à la levée de dormance. Autre hypothèse, cela pourrait provenir du fait que les précoces ont un seuil plus bas d'accumulation de température de forçage ou de besoins en froid plus haut pour lever la dormance, leur permettant de sortir plus vite de l'endodormance ?

Enfin, et concernant l'hypothèse 4, nous n'avons pas trouvé de différence significative sur le taux de débourrement en fonction de la position du bourgeon dans la canopée. La différence de qualité de lumière entre le haut et le bas de la canopée (lumière riche en rouge sombre) au moment de la mise en place des bourgeons n'induit pas de différence de réponse aux conditions environnementales pendant la phase d'écodormance. Ces résultats qui demandent cependant à être confirmés indiquent qu'il est possible d'échantillonner et de comparer des résultats provenant de rameaux coupés en haut ou en bas de canopée.

Conclusion

Effet de l'intensité lumineuse en test de forcing, recommandations et perspectives

Globalement, les taux de débourrement observés (inférieurs à 50 %) dans les configurations mises en œuvre en 2019 pour nos tests de forcing (12 h de photopériode en phase de sortie d'endodormance), nous indiquent que plus que la photopériode et l'intensité seules, il semble que ce soit la combinaison de ces deux paramètres qui expliquent le taux de débourrement en condition de forcing, soit la quantité de photons reçus par jour au niveau des bourgeons. Il semble alors important de conduire ce type d'expérimentations « Test de forcing » avec une photopériode saturante (16 heures) pour lever toute inhibition par ce facteur associé à une intensité lumineuse suffisante (au moins $200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), mais pas excessive. En effet, certaines études (Caffarra, 2007) ont montré qu'une intensité de lumière importante change la température au niveau du bourgeon et induit indirectement une précocité du débourrement en condition de forcing.

De plus, et tenant compte du fait que l'humidité de l'air (HR) peut également influencer les dates de débourrement (Laube *et al.*, 2014b), nous préconisons pour les essais de forcing sur rameaux coupés élevés en chambres climatiques et visant à estimer les déterminants du débourrement, une HR proche de 70 %.

Ainsi, pour des rameaux de hêtre ayant reçus leur dose de froid, en phase d'écodormance et soumis à des températures de 23°C en moyenne, un taux de débourrement de 100 % pourra être observé. Toutefois et comme recommandé dans certains M&M de travaux antérieurs (Laube *et al.*, 2014a), il est nécessaire de (i) désinfecter avec une solution commerciale d'hypochlorite les rameaux, puis de les (ii) élever dans des contenants en verre de 0,1 L remplies d'eau du robinet et enfin (iii) de recouper leur base en changeant l'eau toutes les deux semaines afin d'assurer un bon approvisionnement en eau.

En outre, ce projet aura permis d'initier l'intérêt de travailler avec de la technologie LED aussi bien du point de vue des conditions expérimentales et de l'effet attendu sur les plantes ligneuses exposées à ce type de lumière que du point de vue des économies d'énergie. Cependant, la diversité de l'offre actuelle sur le marché doit permettre d'aller plus loin pour la promotion de cette technologie dans l'étude de la réponse des plantes à la lumière.

Enfin et devant les questions qui subsistent quant aux longueurs d'ondes (Paik et Huq, 2019; Meng et Runkle, 2019) qui agissent comme signal dans le processus de débourrement et/ou levée de dormance (Brelsford, en cours de soumission), il nous semble primordial de travailler avec des qualités de spectre où chaque longueur d'onde est suffisamment représentée, tout en ayant la possibilité d'explorer aussi plus finement les longueurs d'onde impliquées dans cette phase de développement chez les ligneux. Et ce, d'autant plus que si les tendances actuelles se poursuivent (hivers doux, printemps précoces, perturbation de l'entrée en paradormance à l'automne), il est fort probable, que les modèles de prédiction du débourrement basés essentiellement sur les températures de forcing perdent en robustesse (Gauzere *et al.*, 2019). Se posera alors des questions autour de la diversité des réponses à l'échelle de l'aire de distribution des espèces sur l'évolution de leur sensibilité à la température dans un contexte où les besoins de froid ne seraient plus couverts (Wenden *et al.*, 2019) La communauté scientifique redoublera alors certainement ses efforts sur la compréhension des mécanismes liés à la levée de dormance (Chuine *et al.*, 2016), notamment par l'emploi de dispositif standardisé autour des conditions de forçage pour l'évaluation des déterminants impliqués dans le débourrement, la lumière en l'occurrence...

Remerciements

Les partenaires (département ECODIV, SOERE TEMPO, la CLDD du centre INRAE-PACA), l'UEFM (Marianne CORREARD et Norbert TURION), l'UR Pathologie Végétale du centre INRAE-PACA (Jean-Marc BASTIEN et Joël BERAUD), Iñaki GARCIA DE CORTAZAR (US AgroClim), Marc BONHOMME (UMR0547 PIAF) et Henri PICOT (URFM).

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-SA).



<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Le Cahier des Techniques de l'Inra », la date de sa publication et son URL.

Bibliographie

- Augsburger C.K., (2013) Reconstructing patterns of temperature, phenology, and frost damage over 124 years: Spring damage risk is increasing. *Ecology* 94, 41–50. <https://doi.org/10.1890/12-0200.1>
- Bae G., Choi G. (2008) Decoding of Light Signals by Plant Phytochromes and Their Interacting Proteins. *Annual Review of Plant Biology* 59, 281–311. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092859>
- Bonhomme M., Rageau R., Richard J.P., Erez A., Gendraud M. (1999) Influence of three contrasted climatic conditions on endodormant vegetative and floral peach buds: analyses of their intrinsic growth capacity and their potential sink strength compared with adjacent tissues. *Scientia Horticulturae*. 80, 157–171. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(98\)00231-3](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(98)00231-3)
- Brelsford C.C., Robson T.M., (2018) Blue light advances bud burst in branches of three deciduous tree species under short-day conditions. *Trees* 32, 1157–1164. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1684-1>
- Caffarra A. (2007) Quantifying the environmental drivers of tree phenology (thesis). Trinity College (Dublin, Ireland). Department of Botany.
- Caffarra A., Donnelly A., (2011) The ecological significance of phenology in four different tree species: effects of light and temperature on bud burst. *International Journal of Biometeorology* 55, 711–721. <https://doi.org/10.1007/s00484-010-0386-1>
- Chuine I. (2010) Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 3149–3160. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0142>
- Chuine I., Bonhomme M., Legave J.-M., Cortázar-Atauri I.G. de, Charrier G., Lacoite A., Améglio T. (2016) Can phenological models predict tree phenology accurately in the future? The unrevealed hurdle of endodormancy break. *Global Change Biology* 22, 3444–3460. <https://doi.org/10.1111/gcb.13383>
- D'Andrea E., Rezaie N., Battistelli, A., Gravichkova O., Kuhlmann I., Matteucci G., Moscatello S., Proietti S., Scartazza A., Trumbore S., Muhr J. (2019) Winter's bite: Beech trees survive complete defoliation due to spring late-frost damage by mobilizing old C reserves. *New Phytologist* 224(2):625-631. <https://doi.org/10.1111/nph.16047>
- Dennis F.G. (2003) Problems in Standardizing Methods for Evaluating the Chilling Requirements for the Breaking of Dormancy in Buds of Woody Plants. *HortScience* 38, 347–350. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.38.3.347>
- Fu Y.H., Piao S., Zhou X., Geng X., Hao F., Vitasse Y., Janssens I.A. (2019) Short photoperiod reduces the temperature sensitivity of leaf-out in saplings of *Fagus sylvatica* but not in horse chestnut. *Global Change Biology* 25, 1696–1703. <https://doi.org/10.1111/gcb.14599>
- Gauzere J., Lucas C., Ronce O., Davi H., Chuine I. (2019) Sensitivity analysis of tree phenology models reveals increasing sensitivity of their predictions to winter chilling temperature and photoperiod with warming climate. *Ecological Modelling* 411, 108805. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108805>
- Laube J., Sparks T.H., Estrella N., Höfler J., Ankerst D.P., Menzel A., (2014a). Chilling outweighs photoperiod in preventing precocious spring development. *Global Change Biology* 20, 170–182. <https://doi.org/10.1111/gcb.12360>

- Laube J., Sparks T.H., Estrella N., Menzel A. (2014b). Does humidity trigger tree phenology? Proposal for an air humidity based framework for bud development in spring. *New Phytologist* 202, 350–355. <https://doi.org/10.1111/nph.12680>
- Meng Q., Runkle E.S. (2019) Regulation of flowering by green light depends on its photon flux density and involves cryptochromes. *Physiologia Plantarum* 166, 762–771. <https://doi.org/10.1111/ppl.12832>
- Menzel A., Helm R., Zang C., (2015) Patterns of late spring frost leaf damage and recovery in a European beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in south-eastern Germany based on repeated digital photographs. *Front. Plant Sci.* 6, 110. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00110>
- Menzel A., Sparks T.H., Estrella N., Koch E., Aasa A., Ahas R., Alm-Kübler K., Bissolli P., Braslavská O., Briede A., Chmielewski F.M., Crepinsek Z., Curnel Y., Dahl Å., Defila C., Donnelly A., Filella Y., Jatczak K., Måge F., Mestre A., Nordli Ø., Peñuelas J., Pirinen P., Remišová V., Scheifinger H., Striz M., Susnik A., Vliet A.J.H.V., Wielgolaski F.-E., Zach S., Züst A. (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* 12, 1969–1976. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x>
- Paik I., Huq E. (2019) Plant photoreceptors: Multi-functional sensory proteins and their signaling networks. *Seminars in Cell & Developmental Biology, Mesenteric organogenesis* 92, 114–121. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2019.03.007>
- Piao S., Liu Q., Chen A., Janssens I.A., Fu Y., Dai J., Liu L., Lian X., Shen M., Zhu X. (2019) Plant phenology and global climate change: Current progresses and challenges. *Global Change Biology* 25, 1922–1940. <https://doi.org/10.1111/gcb.14619>
- Smith H., Morgan D.C. (1983) The Function of Phytochrome in Nature. In: Shropshire W., Mohr H. (eds) *Photomorphogenesis. Encyclopedia of Plant Physiology (New Series)*, vol 16. Springer, Berlin, Heidelberg
- Strømme C.B., Schmidt E., Olsen J.E., Nybakken L., (2019) Climatic effects on bud break and frost tolerance in the northernmost populations of Beech (*Fagus sylvatica*) in Europe. *Trees* 33, 79–89. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1760-6>
- Vitasse Y. (2013) Ontogenic changes rather than difference in temperature cause understory trees to leaf out earlier. *New Phytologist* 198, 149–155. <https://doi.org/10.1111/nph.12130>
- Vitasse, Y., Basler, D., (2014) Is the use of cuttings a good proxy to explore phenological responses of temperate forests in warming and photoperiod experiments? *Tree Physiol* 34, 174–183. <https://doi.org/10.1093/treephys/tp1116>
- Vitasse Y., Basler D. (2013) What role for photoperiod in the bud burst phenology of European beech. *Eur J Forest Res* 132, 1–8. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0661-2>
- Vitasse Y., Schneider L., Rixen C., Christen D., Rebetez M. (2018) Increase in the risk of exposure of forest and fruit trees to spring frosts at higher elevations in Switzerland over the last four decades. *Agricultural and Forest Meteorology* 248, 60–69. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.09.005>
- Wenden B., Mariadassou M., Chmielewski F.-M., Vitasse Y., (2019) Shifts in the temperature-sensitive periods for spring phenology in European beech and pedunculate oak clones across latitudes and over recent decades. *Global Change Biology*, 26(3):1808-1819. <https://doi.org/10.1111/gcb.14918>
- Zohner C.M., Renner S.S. (2015) Perception of photoperiod in individual buds of mature trees regulates leaf-out. *New Phytologist* 208, 1023–1030. <https://doi.org/10.1111/nph.13510>