

DISS. ETH NO. 30697

Déchiffrer les mécanismes et les implications de la  
phénologie des arbres tempérés : un traité sur les processus  
physiologiques, la dynamique de l'eau et la  
rétroaction des arbres sur l'écosystème

Une thèse présentée en vue de l'obtention du diplôme de

**DOCTEUR EN SCIENCES**

(Dr. sc. ETH Zurich)

présenté par

Manuel Gabriel Walde

né le 21.06.1993

accepté sur recommandation de

Prof. Dr Arthur M. Gessler, examinateur

Prof. Dr. Janneke Hille Ris Lambers, co-examinateur

Prof. Dr Nicolas Delapierre, co-examinateur

PD Dr Yann Vitasse, co-examinateur

2024

---

## Préface

### Ma découverte de la recherche phénologique

Curieusement, je n'ai jamais abordé la recherche phénologique durant mes études. Bien que passionnée par les phénomènes saisonniers et les forêts depuis ma plus tendre enfance, j'ignorais l'existence de la phénologie jusqu'à la fin de mon mémoire de master. Lors de ma licence en sciences de l'environnement à l'ETH de Zurich, je m'intéressais à la biologie et à la chimie, et plus particulièrement à la pédologie. Choisir une spécialisation pour mon master s'est avéré un véritable défi. J'ai finalement opté pour la biogéochimie et la dynamique des polluants, car j'envisageais de travailler dans un bureau d'études ou au sein d'un canton une fois diplômée. Par ailleurs, j'ai eu l'opportunité de réaliser mon mémoire de master au WSL, où j'ai étudié les relations de diversité et les caractéristiques des communautés d'écosystèmes de prairies expérimentales. Un jour, sur le chemin du retour du WSL, vers la fin de mon mémoire, j'ai croisé dans le bus mon directeur de thèse, le docteur Yann Vitasse. Nous avons rapidement entamé une discussion sur ma thèse, et j'ai soulevé la question de la reproductibilité de mes travaux si la recherche avait été menée plus tôt dans l'année. Yann m'a alors expliqué qu'il travaillait en phénologie, un domaine de recherche qui s'intéresse aux questions temporelles. Cette rencontre a jeté les bases d'un stage au cours duquel j'ai pu me consacrer pleinement à la recherche phénologique.

Durant ce stage, mon intérêt pour la recherche phénologique s'est tellement affirmé qu'il est devenu une composante essentielle de ma personnalité. C'est pourquoi j'étais (et je suis toujours) ravie d'avoir l'opportunité de suivre ma passion et de réaliser mon doctorat dans un domaine aussi passionnant.



Figure 1 : Malheureusement, je ne possède aucune photo de mon enfance illustrant mes observations phénologiques de la canopée des arbres. Cependant, j'ai retrouvé une photo de moi à l'âge de 6 ans (à gauche, évidemment) où je me passionne pour un domaine étroitement lié, la dendrologie, en comptant les cernes d'un arbre coupé. À 29 ans (à droite), je m'intéressais davantage à la croissance de l'arbre au cours des dernières années qu'à son âge global.

## Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de thèse, Yann Vitasse, qui a su créer un environnement de travail stimulant, me laisser une grande liberté dans l'élaboration de mon projet de recherche et m'encourager constamment à garder le moral malgré les difficultés inhérentes à la vie de chercheur. Développer de nouvelles idées de projets avec son soutien était une véritable source d'enthousiasme, si bien que mon doctorat ressemblait davantage à une passion qu'à un travail.

Deuxièmement, je tiens à remercier mon directeur de thèse, le professeur Arthur Gessler, qui m'a accueilli pour mon mémoire de master, un stage et ma thèse de doctorat au sein de son groupe. Après tant d'années, j'ai l'impression d'être un véritable inventaire. La manière stimulante, enthousiaste et scientifiquement brillante d'Arthur a permis à tous les membres du groupe d'écologie des écosystèmes du WSL de se sentir rapidement à l'aise, ce qui a favorisé la réalisation de projets uniques. Malgré un emploi du temps chargé, Arthur m'a toujours fourni des retours précieux et pertinents dans les meilleurs délais, et j'ai toujours pu compter sur lui.

À la WSL, je tiens à remercier les jardiniers Gabor Reiss et Claudio Cattaneo (ainsi que Peter Schweizer et Peter Suter) pour leur aide précieuse dans mes projets et pour mes plantes. Un grand merci également à Jonas Gisler, qui a installé la station météorologique et tous les autres appareils de mesure dans la structure expérimentale de plates-bandes surélevées et qui était toujours disponible pour apporter son soutien technique. Je remercie aussi Walter Godli et Martin Hirsbrunner pour leur aide lors du montage des plates-bandes surélevées. Un merci tout particulier à Manuela Oettli et Matthias Saurer du laboratoire d'isotopes, qui traitent un grand nombre d'échantillons pour moi en un temps record, ainsi qu'aux employées motivées et serviables de la boutique de la WSL. Je tiens à remercier Sylvain Eichhorn, étudiant en master, et Marçal Argelich, assistant scientifique, pour leur aide précieuse dans mes projets, ainsi que Mark Anthony, Artin Zarsav et Barbara Moser pour m'avoir aidé à déterrer soigneusement toutes les plantes des plates-bandes surélevées après trois ans, et Frederik Baum-garten pour ses conversations stimulantes et son aide ponctuelle chaque fois que j'en avais besoin.

Je tiens à remercier Na Luo, qui a rejoint notre groupe de recherche en tant que chercheuse invitée et est devenue une amie précieuse. Je souhaite également remercier Paula Ballikaya, Margaux Didion-Gency, Petra D'Odorico, Jelle Lever, Paolo Cherubini, Georg von Arx, ainsi que tous mes autres collègues du WSL avec lesquels j'ai eu le plaisir de travailler et d'échanger au fil des ans, même s'ils n'ont pas été nommément cités.

Enfin, je tiens à remercier ma famille et mes amis pour leur soutien indéfectible durant toutes ces années. Mes grands-parents, Esther et Sepp Walde, ainsi qu'Yvonne et Nino Kuhn, ont toujours été présents et ont éveillé ma curiosité pour les sciences naturelles. Ma mère, Sabine Walde, mon beau-père, René Brönnimann, qui s'est merveilleusement bien occupé de moi, et mon demi-frère, Aaron Brönnimann, qui a évolué de bébé à jeune homme empathique. Ma belle-mère, Karin Roth, pour nos longues et passionnantes conversations sur tous les sujets possibles et imaginables et pour son intérêt pour mes recherches. Je remercie également mes meilleurs amis, Daniel Spathelf-Heiliger (pour ses nombreuses questions pertinentes) et Jean-Daniel Légeret-Fuso (pour nous avoir sagement empêchés, Daniel et moi, de faire les imbéciles), ainsi que tous mes autres parents et connaissances, non nommément cités. Mes plus sincères remerciements vont à mon épouse.

Anna Walde me soutient et m'encourage depuis plus de dix ans. Il faut vraiment avoir les nerfs solides pour supporter mes bavardages incessants sur les arbres ou pour gérer ma thèse de doctorat complexe.

Je tiens également à exprimer ici ma profonde gratitude au Fonds national suisse de la recherche scientifique (FNS). Son généreux soutien, sous la forme de la subvention de recherche n° 315230\_192712, a été déterminant pour la réalisation des résultats de cette thèse.

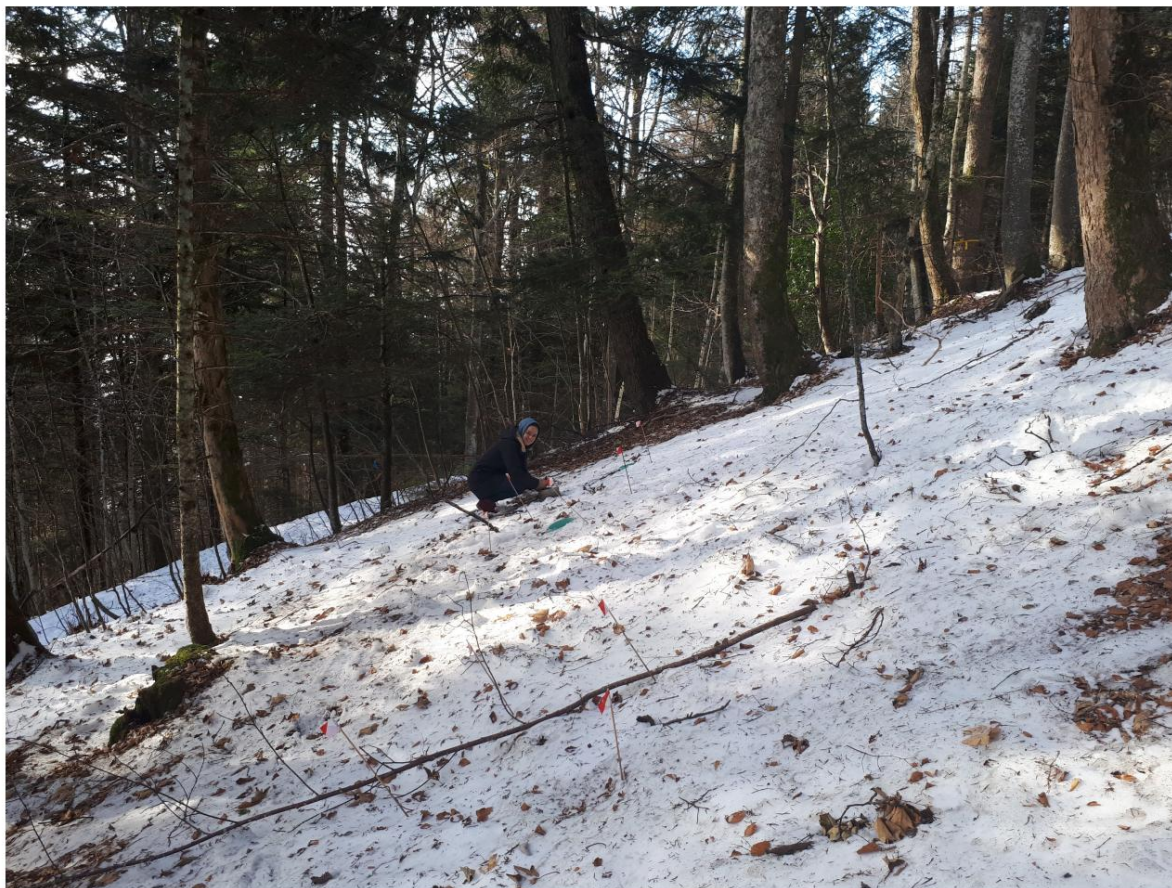


Figure 2 : Ma pauvre épouse, Anna Walde, a dû m'accompagner sur le terrain peu avant Noël 2021 et tamiser des échantillons de sol provenant d'un sol complètement gelé.

# Contenu

i	Résumé		
	Résumé . . . . .		vii
	Résumé . . . . .		xii
1	Introduction générale		1
1	Phénologie : la science de l'apparence . . . . .		2
	1.1 L'émergence et l'histoire des observations phénologiques. . . . .		2
	1.2 Le déclin de l'importance et la résurgence de la phénologie au cours de XXe siècle . . 3 . . . . .		
	1.3 Les phases phénologiques. 4 . . . . .		
	1.4 Les études phénologiques suscitent un intérêt croissant en raison du changement climatique. . . . .		5
2	Lacunes actuelles des connaissances dans le domaine de la recherche . . . . .		8
	phénologie 2.1 Mécanisme d'induction et de levée de la dormance hivernale . . . . .		8
	2.2 Le réchauffement climatique modifie la compétition entre les espèces d'arbres en raison de aux changements phénologiques spécifiques à l'espèce et à la tolérance différente à sécheresse et vagues de chaleur. . . . .		11
3.	Objectifs et plan de la thèse de doctorat . . . . .		13
2.	Levée de la dormance hivernale des espèces d'arbres à feuilles caduques.		27
	Sensibilité phénologique printanière plus élevée aux températures de forçage des espèces d'arbres asiatiques par rapport aux espèces européennes dans des conditions de pré-refroidissement faibles et élevées. Repenser l'interprétation de la sensibilité phénologique printanière dans un contexte de réchauffement climatique. climats . . . . .		28 50
3	Les isotopes stables de l'eau, un indicateur des processus physiologiques des arbres pendant la dormance ? 58		
	Le suivi du flux d'isotopes de l'eau dans les bourgeons permet d'identifier le début de l'endodormance, mais pas la levée de dormance chez les . . . . .		59
	arbres des régions tempérées. Le marquage isotopique stable révèle les flux d'eau et de carbone chez ces arbres. jeunes plants avant le débournement . . . . .		83
4.	Compétition des jeunes arbres en cas de réduction des précipitations et après une réduction artificielle avance phénologique printanière induite 107		

---

La réduction des précipitations et les impacts phénologiques printaniers plus précoces sur les populations intra- et	
compétition interspécifique entre les jeunes hêtres, chênes et tilleuls. . . . .	108
<b>5 Effet du réchauffement climatique sur la synchronisation multitrophique des forêts interconnectées</b>	
<b>espèces</b>	<b>137</b>
La température et la phénologie des arbres déterminent la respiration du sol et la disponibilité des	
nutriments dans les forêts de hêtres d'Europe centrale. . . . .	138
<b>6 Discussion générale</b>	<b>158</b>
1 Un bref récapitulatif des principales conclusions. . . . .	159
2 Une évaluation des facteurs phénologiques printaniers des espèces d'arbres tempérées. . . . .	159
2.1 Comment les facteurs phénologiques printaniers influencent-ils les espèces d'arbres poussant au printemps ?	
Au même endroit, les . . . . .	159
2.2 différences phylogénétiques et d'adaptation au climat local déterminent la phénologie printanière.	
indices d'espèces d'arbres. . . . .	160
2.3 La dormance des espèces d'arbres poussant dans les basses et moyennes altitudes de Suisse	
Les sites de moyenne altitude évoluent de manière similaire pendant l'hiver malgré	
des températures constamment différentes . . . . .	162
2.4 Pourquoi la sensibilité « apparente » à la température de la phénologie printanière est-elle...	
diminuent-elles dans des conditions climatiques plus chaudes ? . . . . .	164
3 Le suivi des isotopes stables de l'eau dans les arbres est une méthode puissante pour détecter les principaux facteurs de risque.	
Les processus physiologiques se déroulent en hiver, mais cette période présente aussi des limites. . . . .	165
4 jeunes plants de hêtre européen devraient rester compétitifs dans les conditions climatiques prévues.	
changement . . . . .	167
5 La phénologie des arbres influence les cycles des nutriments, du carbone et de l'eau dans les forêts européennes	168
6 Synthèse et conclusions. 169 . . . . .	
7 Perspectives et visions 171 . . . . .	
<b>Annexes et</b>	<b>177</b>
<b>matériel supplémentaire : Sensibilité phénologique printanière accrue au forçage</b>	
températures des espèces d'arbres asiatiques comparées à celles des espèces européennes par basses et hautes températures	
Conditions de pré- . . . . .	185
refroidissement Matériel supplémentaire : Le suivi du flux isotopique de l'eau dans les bourgeons permet de	
identifier l'initiation de l'endormance mais pas la levée de dormance chez les arbres tempérés	195
Matériel supplémentaire : Le marquage isotopique stable révèle la présence d'eau et de carbone	
Flux chez les jeunes arbres des régions tempérées avant le . . . . .	200
débourrement. Matériel supplémentaire : Impacts de la réduction des précipitations et de la	
précocité phénologique printanière sur la compétition intra- et interspécifique entre le hêtre et le chêne.	
et des jeunes tilleuls. . . . .	208

---

# Chapitre i

## Résumé

## Résumé

L'ensemble des expériences et des études que j'ai menées durant mon doctorat a considérablement fait progresser la compréhension actuelle de la phénologie des arbres tempérés, notamment dans le contexte de le réchauffement climatique projeté. La thèse portait sur les processus physiologiques vitaux qui régulent dormance et permettre la circulation de l'eau dans les bourgeons visuellement dormants pendant l'hiver. J'ai également étudié la répartition des ressources et la croissance des jeunes arbres à feuilles caduques des régions tempérées pendant l'été et l'effet de la phénologie printanière et automnale des arbres adultes sur le carbone, l'eau et les nutriments Le cycle du sol dans trois hêtraies suisses. Ces résultats apportent des informations importantes. sur la manière dont le froid, le forçage et la photopériode influencent la phénologie printanière des espèces d'arbres et évaluer dans quelle mesure les espèces sont adaptées au climat local et quel rôle joue l'histoire phylogénétique de l'espèce.

Dans la première partie du chapitre 2, j'ai exposé des boutures d'arbres de six espèces d'arbres européens à différents stress thermiques (faibles et élevés), à des températures de forçage (5, 10, 15 et 20 °C) et à des photopériodes différentes. conditions (durée du jour de 8 h et 16 h) pendant l'hiver. En même temps, les mêmes conditions ont également été appliquées à la coupe de rameaux d'espèces d'arbres d'Asie orientale par un groupe de recherche en Chine sur trois espèces d'arbres phylogénétiquement apparentées aux espèces d'arbres étudiées dans Suisse. De plus, j'ai calculé le temps thermique nécessaire au débourrement et interprété son induisant une dépendance à la température. Dans ce chapitre, je démontre que les espèces d'Asie de l'Est réagissent plus sensibles aux variations de température, indépendamment de l'exposition au froid, que leurs homologues d'Europe centrale, ce qui suggère que la prévisibilité climatique régionale a façonné le évolution des besoins en froid et en forçage. Par conséquent, je m'attends à ce que les espèces d'arbres d'Asie de l'Est évoluent pour faire progresser plus fortement la phénologie printanière dans un futur climat plus chaud que les arbres européens espèces. Rétrospectivement, il aurait été formidable d'inclure également des collaborateurs de l'Est. L'Amérique du Nord, car le climat hivernal y semble encore plus imprévisible que en Europe centrale. Malheureusement, cela ne s'est pas produit et nous avons manqué l'occasion d'explorer plus en profondeur l'interaction entre la phénologie et la prévisibilité climatique.

Dans la deuxième partie du chapitre 2, j'ai utilisé les données phénologiques des boutures de rameaux exposées à forte période de froid et longue photopériode (c'est-à-dire que nous voulions des boutures de rameaux sans phénologie printanière) contraintes) de la première partie de ce chapitre pour remettre en question la croyance répandue selon laquelle les changements physiologiques des arbres induits par le réchauffement climatique sont responsables du déclin phénologique observé sensibilité à la température. De plus, mes affirmations ont été étayées par des données à long terme sur le printemps. Données phénologiques (>100 ans) de cerisiers poussant à Liestal, en Suisse. Autrement dit, je pourrais démontrer que le déclin observé de la sensibilité phénologique à la température est une conséquence mathématiquement attendue de l'augmentation des températures, en supposant qu'un thermique L'accumulation de chaleur déclenche le débourrement. En conclusion, je préconise une évaluation critique plus poussée des méthodes et des résultats obtenus à l'avenir.

Dans la première partie du chapitre 3, j'ai prélevé des échantillons de boutures de rameaux de cinq espèces d'arbres tempérés à feuilles caduques. de manière continue, de la sénescence automnale au débourrement printanier, sur deux sites (Muttentz et Uetliberg). avec une différence d'altitude d'environ 500 m pour simuler différents refroidissements et contraintes.

L'exposition hivernale a été étudiée. Cette procédure a été choisie pour corréler l'absorption d'eau à court terme avec l'état de dormance du bourgeon grâce à de l'eau marquée au tritium ( $^3\text{H}$ ). Ainsi, deux rameaux de chaque arbre étudié ont été prélevés lors de chaque campagne d'échantillonnage. Un rameau a servi à déterminer la profondeur de la dormance, tandis que l'autre a permis de mesurer l'absorption d'eau à court terme. J'ai émis l'hypothèse d'une dégradation continue des obstacles dans les symplastes avec l'augmentation du froid. Cependant, contrairement à mes attentes, l'absorption d'eau symplastique à court terme des rameaux vers les bourgeons n'a pas augmenté progressivement avant le débourrement. Néanmoins, un lien a été établi entre la teneur en eau des bourgeons et leur état de dormance, suggérant que l'absorption d'eau dans les bourgeons se poursuit pendant l'hiver, même si ces derniers sont visuellement dormants. Fait intéressant, de fortes différences ont été observées entre les espèces d'arbres étudiées sur les deux sites, tandis que la réaction de toutes les espèces était globalement peu affectée par le site. Ainsi, toutes les espèces d'arbres ont présenté une réaction spécifique à l'espèce, et non au site, pour tous les paramètres étudiés, malgré une différence de température constante d'environ 2,5 °C tout au long de l'hiver. Bien que cette expérience n'ait pas permis de suivre le trajet exact du marqueur  $^3\text{H}$ , le transport d'eau des rameaux vers les bourgeons a pu être assuré par voie apoplastique et par une faible activité des aquaporines durant l'hiver. En résumé, l'expérience indique que la teneur en eau des bourgeons est un indicateur plus fiable de la levée de dormance que l'absorption d'eau à court terme et fournit des informations précieuses sur la dynamique de l'eau pendant la dormance.

Dans la deuxième partie du chapitre 3, des jeunes plants en pot de quatre espèces d'arbres tempérés ont été soumis à un marquage souterrain au  $^3\text{H}$  lors de l'expérience 1, puis exposés à des conditions de forçage en serre et récoltés en continu tous les deux jours pendant deux semaines afin de suivre l'absorption d'eau par les racines et la redistribution interne de l'eau de la tige vers les rameaux et les bourgeons. Dans l'expérience 2, des jeunes plants de trois espèces d'arbres tempérés ont été soumis à un marquage aérien au  $^3\text{H}$  pendant six heures afin de suivre l'absorption d'eau atmosphérique par les tissus de l'arbre au début du printemps, avant le débourrement.

Les résultats combinés des deux expériences montrent que les arbres réhydratent leurs tissus aériens durant l'hiver en absorbant l'eau du sol et de l'atmosphère, ce qui représente probablement un mécanisme de compensation des pertes d'eau par transpiration. Cependant, des différences significatives entre les espèces concernant la répartition interne de l'eau ont été observées, que j'ai attribuées aux différences de stade phénologique et d'anatomie du bois propres à chaque espèce.

Au chapitre 4, de jeunes plants de trois espèces européennes (hêtre, chêne et tilleul) ont été plantés en monoculture ou en association de deux espèces dans 18 plates-bandes surélevées de l'institut de recherche WSL. Ces plants ont été exposés à un réchauffement passif au printemps et à une réduction des précipitations tout au long de l'année, et ce pendant deux années consécutives. La réduction des précipitations a augmenté le volume foliaire ( ce que j'ai interprété comme une amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'eau) et a ralenti la croissance du hêtre et du tilleul, mais pas celle du chêne. Néanmoins, malgré le dépérissement généralisé des vieux hêtres observé ces dix dernières années, les jeunes plants de hêtre sont restés compétitifs pour l'eau et l'azote du sol face aux deux autres espèces, plus tolérantes à la sécheresse. Ce résultat illustre bien que les jeunes plants de hêtre demeurent probablement de forts concurrents durant la phase de recrutement des forêts dans un climat plus chaud et plus sec.

Au chapitre 5, nous avons étudié les effets combinés de la température et de la phénologie des arbres matures sur les cycles du carbone, de l'eau et des nutriments dans trois forêts de hêtres tempérées présentant des caractéristiques distinctes.

Dans différents types de sols et de climats, nos recherches ont révélé que la respiration du sol augmentait avec la hausse des températures, tandis que la teneur en eau gravimétrique et les teneurs en nitrates et sulfates assimilables par les plantes diminuaient sur les trois sites, conformément à nos attentes. Cependant, l'analyse séparée des données recueillies au printemps et en automne a mis en évidence des interactions complexes entre le site, la température et la phénologie des arbres concernant la respiration du sol, ainsi que l'azote et l'ammonium assimilables par les plantes. Ce résultat indique que les arbres influencent considérablement la respiration du sol et le cycle des nutriments. Selon les conditions pédologiques spécifiques à chaque site, les arbres pourraient augmenter les formes d'azote inorganique disponibles après le débourrement et avant la sénescence foliaire à 50 %, contrairement à nos prévisions. De plus, nous avons observé des indices suggérant que l'activité racinaire cesse en automne en fonction de la température plutôt que du stade phénologique des feuilles.

L'ensemble des travaux présentés dans ma thèse de doctorat approfondit la compréhension des interactions entre les facteurs climatiques, la phénologie et la physiologie des arbres, ainsi que la communauté microbienne du sol. Ces recherches offrent de nouvelles perspectives sur les conséquences d'un climat plus chaud et plus sec en Suisse et en Europe centrale. Ainsi, mes travaux visaient principalement à faire progresser la recherche fondamentale en phénologie des arbres. Cependant, je suis convaincu qu'ils apportent également des éclairages sur les défis actuels auxquels sont confrontés les professionnels de la foresterie face au changement climatique. Je pense que mes recherches, associées à d'autres découvertes, pourraient contribuer à l'instauration d'une gestion forestière plus durable.

## Résumé

L'ensemble des expériences et des études présentées dans cet ouvrage, que j'ai menées au cours de mes études doctorales, a permis de faire progresser la compréhension actuelle de la phénologie.

Les arbres des forêts tempérées se sont considérablement améliorés. Ce travail est particulièrement important car il influence le calendrier phénologique du printemps et de l'automne en Europe centrale.

Les arbres forestiers réagissent fortement aux variations de température printanières et automnales. L'étude des facteurs environnementaux et des processus physiologiques des arbres en hiver, qui influencent leur croissance, est essentielle.

Cette thèse porte sur la régulation de la pousse des branches au printemps et la protection de l'arbre contre le dessèchement hivernal. Elle examine également la compétition entre différentes espèces d'arbres.

pour fournir de l'eau et des nutriments au sol aux jeunes arbres à feuilles caduques dans 18 grands parterres surélevés à L'institut de recherche WSL étudie et examine l'impact de la phénologie du printemps et de l'automne.

Les arbres matures influencent les cycles du carbone, de l'eau et des nutriments du sol.

Quantifié dans trois hêtraies suisses. Les résultats de cette thèse fournissent

Des informations importantes sur les facteurs environnementaux qui régulent la levée des branches au printemps et montrent comment les espèces d'arbres se sont adaptées au climat local par le passé.

se sont adaptées et quel rôle joue la lignée phylogénétique de l'espèce.

Dans la première partie du chapitre 2, des branches de six espèces d'arbres européens ont été coupées à la mi-décembre et exposées à différentes conditions expérimentales dans des chambres climatiques.

Ces conditions expérimentales consistaient en la durée d'exposition de la branche au froid (brièvement et de longue durée), ainsi que différentes températures constantes (5, 10, 15 et 20 °C) et durées d'ensoleillement (8 et 16 heures) pour la phase suivant l'exposition au froid. Parallèlement,

Les mêmes conditions ont également été appliquées par un groupe de recherche en Chine à trois espèces d'arbres d'Asie orientale phylogénétiquement apparentées aux espèces d'arbres étudiées en Suisse. Une autre partie de cette étude consistait à calculer...

Le processus d'expulsion nécessitait une somme de températures afin de vérifier si cette somme variait en fonction de la température appliquée. Dans ce chapitre, j'ai pu démontrer que

Les espèces d'Asie de l'Est réagissent plus rapidement à la température appliquée que leurs congénères d'Europe centrale, indépendamment de l'exposition au froid, ce qui suggère que

La prévisibilité climatique a joué un rôle important dans l'évolution des arbres feuillus tempérés. C'est pourquoi je m'attends à ce que la phénologie printanière

Les espèces d'arbres d'Asie orientale réagiront plus fortement au réchauffement climatique futur que les espèces d'arbres européennes.

Dans la deuxième partie du chapitre 2, j'ai utilisé les données phénologiques des branches provenant de

La première partie de ce chapitre, qui impliquait une exposition prolongée au froid et des journées de 16 heures, visait à démontrer que c'était la température elle-même, et non une

Les modifications de la physiologie des arbres peuvent expliquer la diminution de la sensibilité phénologique printanière à la température (c'est-à-dire que les arbres réagissent plus lentement que l'augmentation de température).

Dans ce court article, je m'appuie également sur des observations phénologiques à long terme.

(>100 ans) de floraison des cerisiers à Liestal, en Suisse. D'après ces deux exemples

J'ai pu démontrer que la baisse observée des températures phénologiques printanières-

La sensibilité à la température est une conséquence mathématiquement attendue de l'augmentation des températures, si On suppose qu'une somme de températures est nécessaire pour déclencher le débourrement. Pour déclencher une réaction. En conclusion, dans ce chapitre, je plaide pour un examen critique continu des méthodes et des résultats de recherche établis.

Dans la première partie du chapitre 3, j'ai abordé deux sites forestiers (Muttentz et Uetliberg) avec une différence d'altitude d'environ 500 m (différence de température  $\rightarrow$  2,5 °C) en continu. J'ai collecté des branches de cinq espèces d'arbres à feuilles caduques originaires des climats tempérés, de l'automne au printemps. J'ai ensuite utilisé ces branches pour illustrer la relation entre l'aide de  $2H_2O$ , deux prélèvements ont été effectués pour chaque échantillon. Des branches ont été prélevées sur chaque arbre examiné. Une branche a servi à déterminer l'une sert à quantifier la profondeur de la dormance hivernale, tandis que l'autre est utilisée pour quantifier l'absorption d'eau à court terme. a été utilisé. Avant l'expérience, j'ai supposé que les obstacles présents dans le symplaste, qui se forment entre la brindille et le bourgeon à la fin de l'automne, disparaissent pendant la dormance hivernale. Elles se dégradent continuellement sous l'effet d'une exposition accrue au froid. Contrairement à mes attentes, l'absorption d'eau à court terme par les bourgeons à partir des branches a toutefois augmenté. L'émergence des bourgeons n'a pas progressé de manière linéaire. Cependant, une forte corrélation a été observée entre la teneur en eau des bourgeons et la profondeur de la dormance hivernale, suggérant que l'eau pénètre dans le bourgeon pendant l'hiver, même si celui-ci reste fermé. Il semble être en dormance hivernale. Fait intéressant, des différences significatives ont été observées entre les espèces d'arbres étudiées pour tous les paramètres examinés. aux deux endroits, la réponse de toutes les espèces d'arbres est restée globalement inchangée par le lieu. Bien qu'il n'ait pas été possible, dans cette expérience, de déterminer le chemin exact de Pour suivre les marqueurs  $2H$ , il est envisageable que le transport de l'eau de la branche au bourgeon soit impliqué. La teneur en eau est maintenue par voie apoplastique et grâce à une faible activité des aquaporines durant l'hiver. En résumé, on peut donc affirmer que la teneur en eau... Les bourgeons sont un indicateur plus fiable de la profondeur de la dormance hivernale que l'activité/la situation à court terme. L'absorption d'eau peut donc fournir des informations révélatrices sur la dynamique de l'eau pendant la phase de repos.

Dans la deuxième partie du chapitre 3, la zone racinaire des jeunes plants en pot a été décrite. Quatre espèces d'arbres des latitudes tempérées ont été marquées avec  $2H_2O$  pendant l'hiver puis placées dans une serre à des températures chaudes pendant une période de deux semaines. exposés. Pendant cette période, des échantillons des semis ont été prélevés tous les deux jours pour l'absorption d'eau par les racines et la redistribution interne de l'eau du tronc vers pour suivre la croissance des branches et des bourgeons (Expérience 1). De plus, des semis en pot de trois espèces d'arbres tempérés ont été exposés à une solution aqueuse de  $2H_2O$  pendant environ six heures. Exposés à la vapeur d'eau pour réduire l'absorption d'eau par les tissus de l'arbre au printemps avant le pour suivre le débourrement des bourgeons à travers l'atmosphère (Expérience 2). Les résultats combinés des deux expériences montrent que les arbres approvisionnent leurs tissus en eau en puisant l'eau dans l'atmosphère. l'absorption par le sol et l'atmosphère, ce qui implique probablement un mécanisme pour Cela représente une compensation pour les pertes d'eau par transpiration. Cependant, des pertes importantes

Des différences ont été constatées entre les espèces concernant la distribution interne de l'eau, ce qui J'ai attribué cela aux différences de stade phénologique des arbres et à l'anatomie du bois spécifique à chaque espèce.

Le chapitre 4 décrit les jeunes plants de trois espèces européennes (hêtre, chêne et tilleul) en monocultures ou en mélanges de deux espèces dans 18 plates-bandes surélevées de l'institut de recherche Des plants de WSL ont été mis en culture et exposés à un réchauffement passif au printemps et à une réduction des précipitations tout au long de l'année pendant deux ans. La réduction des précipitations a augmenté l'efficacité d'utilisation de l'eau (c'est-à-dire qu'une augmentation de la température des feuilles a été observée) et a réduit La croissance des hêtres et des tilleuls, mais pas celle des chênes. Néanmoins, Les jeunes plants de hêtre sont très compétitifs en ce qui concerne l'eau et l'azote du sol par rapport aux deux autres espèces, plus tolérantes à la sécheresse, dans des conditions de faibles précipitations, bien que dans le Ces dix dernières années ont été marquées par un dépérissement généralisé des vieux hêtres en raison de la sécheresse estivale. Ce résultat illustre que les jeunes plants de hêtre, durant la phase de régénération des forêts, ont plus de chances de réussir dans un climat plus chaud et plus sec. Ils resteront de sérieux concurrents pour les autres espèces d'arbres.

Au chapitre 5, nous avons étudié les effets combinés de la température et de la phénologie des arbres matures sur les cycles du carbone, de l'eau et des nutriments dans trois Forêts de hêtres suisses présentant des propriétés de sol et des climats très différents. Nos recherches ont confirmé l'hypothèse selon laquelle la respiration du sol augmente avec l'altitude. La température augmente, tandis que la teneur en eau gravimétrique et la teneur en nutriments assimilables par les plantes augmentent. Les concentrations de nitrate et de sulfate ont diminué sur les trois sites. Cependant, une analyse distincte des données de printemps et d'automne a également révélé des interactions complexes entre les sites. La température et la phénologie des arbres influencent la respiration du sol ainsi que la quantité d'azote et d'ammonium assimilables par les plantes. Ce résultat suggère que les deux La phénologie printanière et automnale du hêtre influence significativement les cycles du carbone et des nutriments. Selon la localisation, l'activité printanière de l'arbre semble varier. et en automne pour augmenter les formes d'azote inorganique assimilables par les plantes. De plus, Nous avons trouvé des éléments suggérant que les racines cessent probablement leur activité en automne en fonction de la température, tandis que le stade phénologique de la cime de l'arbre est influencé par ce phénomène. joue un rôle plutôt secondaire.

Globalement, cette thèse de doctorat approfondit la compréhension de l'interaction entre les facteurs climatiques, la phénologie des arbres, la physiologie des arbres et la communauté microbienne du sol. Cette recherche offre de nouvelles perspectives sur le climat plus chaud et plus sec attendu en Suisse et en Europe centrale. Mes recherches visaient donc principalement à faire progresser la recherche fondamentale en phénologie des arbres. Cependant, je suis convaincu que mes recherches apportent également des éclairages sur les défis actuels auxquels sont confrontés les praticiens face à l'aggravation du changement climatique, et je pense que mes recherches, associées aux conclusions d'autres chercheurs, Cela pourrait aider les scientifiques à promouvoir une gestion forestière plus durable.

# Chapitre 1

## Introduction générale

# 1. Phénologie : la science de l'apparence

## 1.1 L'émergence et l'histoire des observations phénologiques

Il est probable que les humains aient observé des phénomènes biologiques périodiques pendant des millénaires afin de mieux comprendre le contexte environnemental dans lequel ils vivaient. En effet, le développement de civilisations avancées dans des régions soumises à la saisonnalité climatique pouvait nécessiter la compréhension de phénomènes périodiques locaux. Les anciens Égyptiens, par exemple, observaient la grande fertilité des sols périodiquement inondés près du Nil après les pluies de mousson et divisaient l'année en trois saisons.

les saisons appelées Akhet (Inondation), Peret (Croissance) et Shemu (Récolte), les inondations étant

Les anciens Égyptiens pouvaient prévoir ce phénomène grâce au lien entre les trois saisons.

et l'observation des phases lunaires et du lever héliocidal de Sirius. Ces connaissances sur

Le régime hydrologique du Nil a entraîné la construction de barrages dans cette région il y a plus de 5000 ans.

afin de mieux utiliser le surplus d'eau pour irriguer les terres agricoles de la zone inondée et

boues nutritives (Henze, 1903).

Dès 705, des experts de la cour impériale du Japon ont été des pionniers de la phénologie « moderne ».

Des observations ont permis de déterminer la date de la floraison annuelle des cerisiers à Kyoto.

La tradition des rencontres autour des cerisiers en fleurs revêt encore aujourd'hui une grande importance pour toute la nation et est

Célébrée chaque année par des festivals somptueux, « Hanami », symbole du renouveau de la vie, et les cerises

saison des fleurs, « Sakura ». En Europe, les scientifiques ont commencé à consigner leurs observations par écrit.

concernant le développement physiologique des plantes pendant et après le Siècle des Lumières. À noter, dans le contexte du développement des plantes, les travaux pionniers de René Antoine Ferchault.

de Réaumur (1683-1757) et Carl von Linné (1707-1778), écrit au XVIIIe siècle

à une époque où la majorité des Européens étaient illettrés, et où les Américains et les

La révolution française n'avait pas encore eu lieu. Plus précisément, Réaumur (1735) a rapporté les besoins en chaleur

pour que différentes céréales atteignent leur maturité. Quelques années plus tard, von Linné et Barck (1753) créèrent

un calendrier de floraison pour différentes régions suédoises, marquant ainsi l'origine des plantes modernes

Phénologie. Observations botaniques et relevés phénologiques détaillés de la famille Marsham.

Les événements survenus entre 1736 et 1925 près de Norwich, dans le Norfolk, en Angleterre, sont également remarquables.

Le terme phénologie, cependant, est beaucoup plus récent et n'apparaissait que rarement avant 1880.

dans des sources imprimées (figure 1). Le botaniste belge Charles Morren (1807-1858) a travaillé

Il a longuement traité de l'histoire des phénomènes végétaux et a parlé de la science des « périodiques ».

phénomènes » et « anthochronologie » en 1849, qu'il a plus tard nommé « phénologie »

une combinaison du grec  $\phi\alpha\iota\sigma\iota\varsigma$  (phaino), « montrer, mettre en lumière, faire apparaître » et  $\logos$  (logos), entre

autres « étude, discours, raisonnement » (Demarée et Rutishauser,

2009). La figure 1 illustre que, depuis les années 1880, le terme phénologie est devenu plus courant dans la littérature scientifique. Les travaux du botaniste allemand ont joué un rôle crucial dans cette évolution.

et le mycologue Hermann Hoffmann (1819-1891), qui a initié les observations phénologiques

Dans toute l'Europe, ces mesures devaient être mises en œuvre selon des directives uniformes en 1882.

Cette année-là, J. Edmund Clark a illustré les effets climatiques sur le cycle de floraison d'une espèce sélectionnée.

une série de trente espèces de fleurs réparties dans une trentaine de stations au Royaume-Uni (Clark,

1882). Seulement quatre ans plus tard, Charles Roberts écrivait « *The Naturalist's Diary: A Day-book of Meteorology, Phenology and Rural Biology* » en 1886, qui transmettait à un public beaucoup plus large des méthodologies phénologiques essentielles telles que la construction de sommes thermiques nécessaires au développement des plantes (Roberts, 1886).

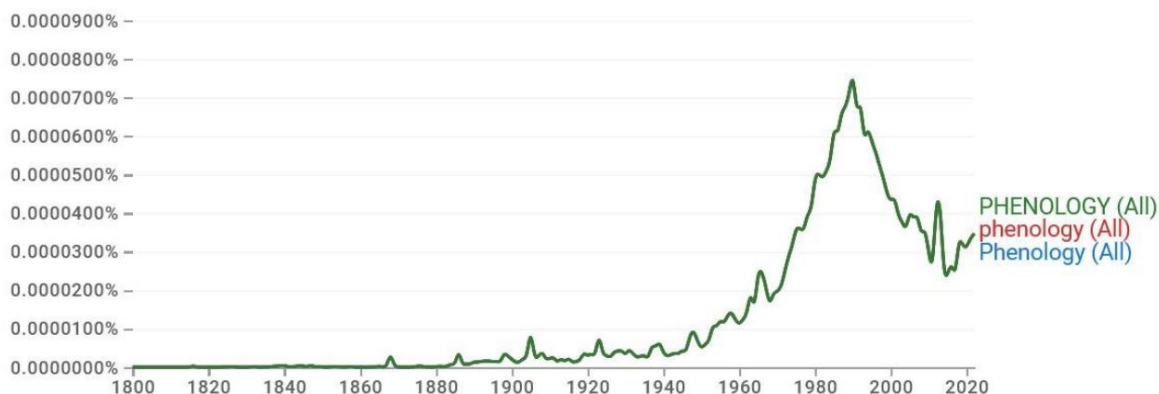


Figure 1 : Illustration de l'émergence et de l'évolution de la fréquence du terme « phénologie » au cours des 220 dernières années, d'après Google Ngram. La courbe verte représente l'évolution de fréquence combinée des trois mots-clés « phénologie », « phénologie » et « PHÉNOLOGIE ».

## 1.2 Le déclin de l'importance et la résurgence de la phénologie au cours du XXe siècle

Les observations phénologiques des cultures étaient cruciales pour nourrir les populations et le bétail durant la première moitié du XXe siècle. Cependant, les innovations technologiques de la Troisième Révolution Agricole (ou Révolution Verte), telles que la production d'engrais azotés par le procédé Haber-Bosch, ont permis d'accroître considérablement les rendements agricoles. Durant cette période, les décideurs de la plupart des pays européens ont remis en question la pertinence d'observations phénologiques complexes et sensibles au facteur temps. En conséquence, le volume d'observations phénologiques a été progressivement réduit par souci d'économie, entraînant le déclin ou l'abandon complet de nombreux réseaux phénologiques européens de grande envergure. L'intérêt du public pour la phénologie a également diminué en Europe dans les années 1960, et la recherche phénologique au-delà des approches purement observationnelles a été largement délaissée jusqu'aux années 1990, période à laquelle des avancées phénologiques printanières constantes chez les espèces indicatrices ont été observées. Rapidement, ces avancées phénologiques printanières ont été attribuées au réchauffement climatique, et les scientifiques ont réalisé que la phénologie printanière des plantes est un indicateur sensible et très visible de l'impact du changement climatique en cours sur la biosphère, ce qui a conduit à la création ou à la revitalisation de nombreux réseaux phénologiques tels que le Réseau phénologique suisse<sup>1</sup>, le Projet phénologique paneuropéen PEP7252 ou le Réseau phénologique national américain<sup>3</sup>.

<sup>1</sup><https://www.meteoswiss.admin.ch/weather/measurement-systems/land-based-stations/swiss-phenology-network.html>

<sup>2</sup><http://www.pep725.eu/>

<sup>3</sup><https://www.usanpn.org/>

De plus, plusieurs définitions ont été proposées au cours des trois dernières décennies pour mettre en œuvre cela. La phénologie est un domaine de recherche qui étudie les phénomènes de croissance et de développement périodiques des plantes et des animaux. Une de mes définitions préférées est celle de...

Le dictionnaire Merriam-Webster définit la phénologie comme « une branche de la science qui traite de les relations entre le climat et les phénomènes biologiques périodiques (tels que la migration des oiseaux ou plante en fleurs).

Aujourd'hui, de plus en plus de citoyens européens sont conscients de l'impact du réchauffement climatique. affecte les processus phénologiques. Néanmoins, en Suisse, peu de personnes mènent des recherches expérimentales en phénologie qui vont au-delà de l'observation des plantes indicatrices et de leurs en corrélation avec le climat. Heureusement, l'observation des événements phénologiques reste très populaire dans La Suisse attire de nombreux visiteurs dans le canton de Bâle-Campagne au printemps, notamment pour admirer les paysages. la floraison des cerisiers, par exemple.

## 1.3 Les phases phénologiques

Les climats tempérés de la Terre sont caractérisés par des températures moyennes annuelles relativement modérées, avec des températures moyennes mensuelles supérieures à 10 °C pendant leurs mois les plus chauds et supérieures à 3 °C durant leurs mois les plus froids (Trewartha et Horn, 1980). La plupart des régions à climat tempéré connaissent quatre saisons, et les températures peuvent varier considérablement entre l'été et l'hiver.

Les phénologues travaillant dans les régions tempérées divisent l'année en saisons biologiquement pertinentes. (généralement 10 ou 11) en fonction des stades de développement caractéristiques des plantes indicatrices typiques.

Le calendrier phénologique des régions tempérées comprend généralement plusieurs printemps, étés et des phases d'automne et une phase d'hiver. Cependant, contrairement au calendrier astronomique, les phénophases ne sont pas liées à une date précise, car leur chronologie dépend des conditions environnementales.

conditions précédant l'observation de la phénophase correspondante. À titre d'exemple,

Le calendrier phénologique illustré dans Kratochwil et Schwabe (2001) est présenté dans le tableau 1.

Cependant, il existe de nombreux autres calendriers phénologiques pour les régions tempérées et boréales qui, selon l'objectif et la région géographique d'intérêt, pourraient être mieux adaptés.

pour répondre à une question de recherche donnée.

En phénologie végétale, les phénomènes caractéristiques sont appelés phases phénologiques (ou phénophases courtes) et comprennent, par exemple, le début de la floraison, le déploiement des feuilles, leur décoloration ou la maturation des fruits. Par ailleurs, la phénologie du bois est étudiée en déterminant le début et la fin de la croissance radiale de l'arbre. Cependant, la phénologie du bois n'a pas été examinée dans cette étude.

travail. Traditionnellement, la plupart des études phénologiques se concentrent sur les stades de développement visibles. ou sur l'évaluation de la croissance des arbres, tandis que des études portant sur les mécanismes physiologiques sous-jacents, Les processus moléculaires ou structuraux à l'origine de ces observations sont moins fréquents.

Dans ma thèse de doctorat, je me suis principalement concentré sur la dormance des arbres et le transport de l'eau pendant l'hiver. (phénophase hivernale, chapitre 3) et phénologie printanière et automnale des plantes herbacées, des arbres jeunes plants et arbres adultes (phénophases du début du printemps à la fin du printemps, du milieu de l'automne à la fin de l'automne,

Chapitres 4 et 5). Au cours de ma troisième année de doctorat, j'ai contribué à une infographie publiée dans *DIAGONAL* – le magazine de la WSL, dans le numéro de novembre 2023 intitulé « Frontières : fixes ou fluides » (Annexe 7). Cette infographie illustre les différents stades de développement de *F. sylvatica* tout au long de l'année, les stades de développement étant attribués au calendrier phénologique et aux conditions environnementales qui déterminent les phénologies de printemps et d'automne développement de cette espèce d'arbre.

Tableau 1 : Illustration du calendrier phénologique présenté à Kratochwil et Schwabe (2001) avec neuf saisons phénologiques sur onze attribuées à la floraison de deux espèces végétales prédominantes en Europe centrale.

Saison phénologique 1.	plante indicatrice
Avant le printemps	<i>Corylus avellana</i> et <i>Leucojum vernum</i>
2. Début du printemps	<i>Acer platanoides</i> et <i>Anemone nemorosa</i>
3. Fin du début du printemps	<i>Prunus avium</i> et <i>Ranunculus auricomus</i>
4. Début de la floraison printanière	de <i>Fagus sylvatica</i> et <i>Lamium galeobdolon</i>
5. Fin du plein printemps	<i>Sorbus aucuparia</i> et <i>Galium odoratum</i>
6. Initiation du début de l'été	<i>Cornus sanguinea</i> et du <i>Melica uniflora</i> au début de l'été
7. Fin du début de l'été	<i>Ligustrum vulgare</i> et <i>Stachys sylvatica</i>
8. Clématite	<i>vitalba</i> et <i>Galium sylvaticum</i> du milieu de l'été
9. Hiver	<i>Hedera helix</i> et <i>Solidago</i> spp. en début d'automne.
10. Automne	-
11. Hiver	-

#### 1.4 Les études phénologiques suscitent un intérêt croissant en raison de changement climatique

Les changements environnementaux associés au réchauffement climatique actuel sont de plus en plus graves affectant les écosystèmes forestiers tempérés (GIEC, 2021). Les écosystèmes tempérés et leurs services écosystémiques devraient être menacés par une augmentation de la fréquence, de l'ampleur et de la répartition spatiale de ces phénomènes. l'ampleur des événements climatiques extrêmes tels que les vagues de chaleur, les sécheresses prolongées, les tempêtes et les fortes pluies précipitations (Stott, 2016 ; McDowell et al., 2018). De nombreux éléments indiquent que la sécheresse est la principale cause de mortalité des arbres dans les forêts européennes (Senf et al., 2020) ; parallèlement, d'autres perturbations des écosystèmes forestiers, telles que les tempêtes de vent, sont également en augmentation. fréquence et ampleur en Europe occidentale et centrale (Senf et Seidl, 2021). Cependant, Outre les événements extrêmes, le fonctionnement des écosystèmes est également affecté par un processus lent mais constant du réchauffement climatique, car la température est le signal le plus important pour déclencher les cycles de vie essentiels des événements qui affectent la plupart des espèces des régions tempérées. Par conséquent, l'étude du réchauffement climatique est cruciale pour... Le domaine de recherche de la phénologie, qui vise à décrire l'effet des facteurs abiotiques et biotiques sur des événements récurrents tels que le débourrement des plantes ligneuses et la date d'éclosion des insectes ou des oiseaux.

Comme mentionné précédemment, le démarrage de la croissance des plantes au printemps dans les régions tempérées est fortement influencé par la température de l'air (Delpierre et al., 2016). Par conséquent, une forte corrélation négative est généralement observée entre la température printanière et la date du stade phénologique printanier. Cette relation est bien illustrée par deux des plus longues séries chronologiques phénologiques printanières : les données de floraison de *Prunus avium* à Kyoto, au Japon, de 1880 à 2020, et la date de débourrement d'*Aesculus hippocastanum* à Genève, en Suisse, de 1808 à 2020, en fonction de la température moyenne de l'air du début janvier à la fin mars (figures 2A et 2B). De ce fait, il n'est pas surprenant que les phases phénologiques printanières, telles que la floraison et le débourrement de nombreuses espèces végétales, aient considérablement avancé au cours des dernières décennies en raison du réchauffement climatique (Vitasse et al., 2022). L'analyse d'un ensemble de données sur le débourrement de *Quercus robur* dans le sud du Royaume-Uni, composé des archives de la famille Marsham, 1736-1958, et des observations de J. Combes, 1950 à 2020, a révélé une avance phénologique printanière de plus de 14 jours entre les années autour de 1980 et les années autour de 2000 (Figure 2C).

L'initiation, le déroulement et la fin des saisons de croissance dans les régions tempérées influencent fortement les cycles mondiaux du carbone, de l'eau et des nutriments. Il devient donc crucial de prédire les changements phénologiques afin d'anticiper leurs répercussions sur ces cycles. C'est pourquoi les données phénologiques à long terme suscitent un intérêt croissant pour améliorer la capacité prédictive des modèles des cycles mondiaux du carbone et de l'eau. Pour ce faire, il est essentiel de mieux comprendre comment le réchauffement climatique façonne les variations phénologiques à grande échelle des plantes et de distinguer les tendances à long terme des fluctuations à court terme et locales.

Le concept de degrés-jours de croissance (DJC) est essentiel aux prévisions phénologiques printanières. Il repose sur l'hypothèse qu'une plante donnée nécessite un nombre défini d'unités de chaleur (DJC) pour son développement phénologique. Ce concept définit un seuil de température minimal pour le développement phénologique, et les températures moyennes journalières dépassant ce seuil pendant la période d'observation sont souvent cumulées linéairement jusqu'à l'observation de la phénophasse attendue de l'organisme étudié. La combinaison de nombreuses observations de ce type permet de calculer les besoins moyens en DJC spécifiques à chaque espèce pour le développement phénologique attendu. Ce besoin moyen peut ensuite être utilisé pour estimer l'état de développement à une date donnée après le début du développement phénologique, en l'absence de changement visible. Une autre application des besoins en DJC spécifiques à chaque espèce est la prévision des phénophases attendues pour une autre année, avec des températures moyennes journalières légèrement supérieures ou inférieures. Le concept de degrés-heures de croissance (DHC) est similaire à celui des DJC, mais utilise les températures moyennes horaires plutôt que journalières. Bien que les concepts de GDD et de GDH soient largement répandus en agronomie et en phénologie, et qu'ils fournissent généralement des prédictions relativement précises, ils présentent également des limites. Ces deux concepts supposent, par exemple, une augmentation linéaire de l'activité avec la température, alors que les réactions chimiques et, dans une certaine mesure, le développement biologique, augmentent l'activité avec la température selon une équation de type Arrhenius (voir Crapse et al., 2021).

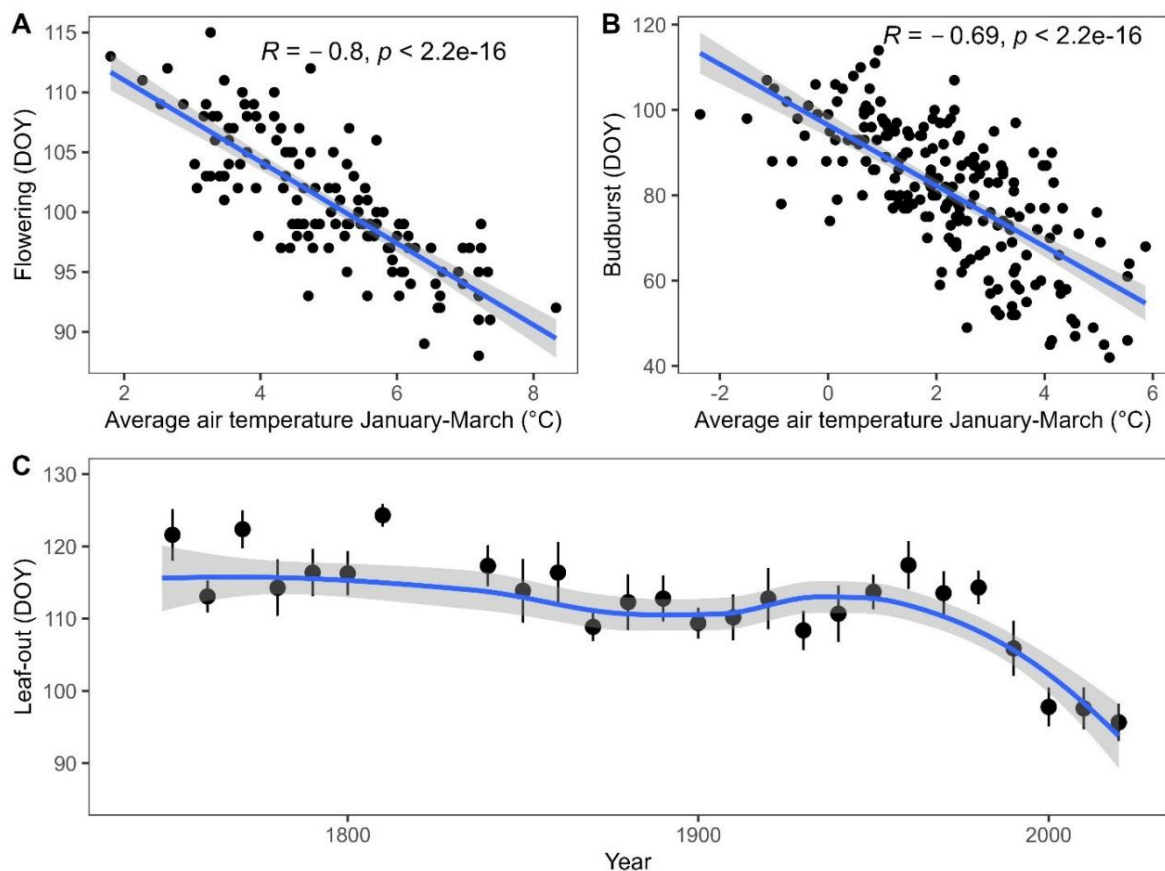


Figure 2 : Illustration de la relation entre la température printanière et la date phénologique de la floraison des cerisiers à Kyoto, au Japon, de 1880 à 2020 (A), et du débourrement des marronniers d'Inde à Genève, en Suisse, de 1808 à 2020 (B). Par ailleurs, la forte avance phénologique printanière des chênes au Royaume-Uni au cours des 50 dernières années est présentée sous forme de série chronologique sur 300 ans, établie à partir des archives de la famille Marsham et des observations de J. Combes, regroupées par décennie (C). Ces données sont extraites de l'ensemble de données utilisé dans Vitasse et al. (2022).

Dans tous les cas, les arbres des régions tempérées réagissent fortement à la température quant au calendrier de leur phénologie printanière. Ainsi, les espèces arborées retardent généralement le débourrement ou la floraison avec l'altitude (par exemple, Vitasse et al., 2009b). Cependant, ce décalage phénologique printanier varie considérablement d'une espèce à l'autre. Le hêtre commun (*Fagus sylvatica*), par exemple, retarde son développement printanier moins que les autres espèces (c'est-à-dire qu'il présente une faible sensibilité à la température). À l'inverse, le frêne commun (*Fraxinus excelsior*) et le chêne vert (*Quercus petraea*) présentent généralement une forte sensibilité à la température (Vitasse et al., 2009a). Par conséquent, des expériences avec des gradients altitudinaux pourraient être utilisées comme une approche spatio-temporelle et sont essentielles pour prévoir l'avance phénologique printanière des espèces arborées dans un contexte de réchauffement climatique.

La prédiction du début de croissance futur des arbres poussant sur des sites de basse altitude est difficile car elle nécessite une extrapolation à partir de séries chronologiques à long terme et d'ensembles de données de gradient altitudinal existants. De telles extrapolations sont complexes car elles se font dans des climats jamais connus par les arbres. Par conséquent, les extrapolations basées sur des méthodes numériques pourraient conduire à des prévisions inexactes si les changements induits par le réchauffement climatique dans la biologie des plantes ne sont pas attribués à des facteurs centraux. Les espèces végétales européennes ont évolué pour s'adapter à un climat aux hivers frais ou froids. Certains chercheurs ont suggéré que les espèces d'arbres pourraient ralentir leur progression phénologique printanière en raison d'un refroidissement hivernal insuffisant ou de limitations photopériodiques dans un contexte de réchauffement climatique futur (Fu et al., 2015).

Les études expérimentales sont d'une importance capitale pour compléter notre compréhension des climats tempérés. Le fonctionnement des arbres et leur réaction aux températures plus élevées. En détail, une étude expérimentale. Ces études pourraient améliorer la précision des modèles phénologiques printaniers en les combinant à des ensembles de données à long terme et altitudinales. Au cours de la dernière décennie, de nombreuses études expérimentales ont été menées. ont été réalisées pour évaluer les besoins en froid et en photopériode des espèces d'arbres à feuilles caduques tempérées afin d'améliorer les modèles phénologiques printaniers existants (par exemple, Laube et al. 2014, Flynn et Wolkovich 2018, Baumgarten et al. 2021). Ces études expérimentales ont révélé que la plupart des espèces d'arbres des régions tempérées réagissent de manière sensible au froid hivernal, de sorte que leurs besoins en degrés-jours de croissance (GDD) diminuent avec l'augmentation du froid, tandis que l'effet photopériodique sur le début de la phénologie printanière est généralement relativement tardif. Cependant, peu d'éléments probants indiquent qu'un manque de froid limitera le développement phénologique printanier des arbres d'Europe centrale. Le climat plus chaud (Baumgarten et al., 2021).

## 2 Lacunes actuelles dans les connaissances du domaine de la recherche phénologique

### 2.1 Mécanisme d'induction et de levée de la dormance hivernale

Les arbres des régions tempérées ont développé des mécanismes complexes et spécifiques à chaque espèce pour adapter leur phénologie printanière aux conditions environnementales propres à chaque site. Concrètement, les arbres qui poussent dans les régions tempérées ont développé des mécanismes pour initier la croissance tout en minimisant le risque de subir des dommages dus au gel et maximiser la compétition pour l'eau, la lumière et les nutriments. On a longtemps supposé que les arbres des régions tempérées et boréales réagissaient de manière sensible aux basses températures au début de leur dormance et aux températures élevées printanières (voir revue dans Delpierre et al. 2016). Il y a plus d'un siècle, Coville (1920) constatait que l'augmentation de l'exposition au froid (c'est-à-dire le refroidissement) diminue le besoin de température chaude (c.-à-d. le forçage), ce qui indique que l'absence de facteurs nécessaires à la phénologie printanière, tels que l'exposition au froid, pourrait, au moins en partie, être compensée par une chaleur plus importante. Plus récemment, des recherches ont examiné cette relation en profondeur et ont mis en évidence une relation exponentielle négative entre le refroidissement et le forçage (par exemple, Murray et al. 1989, Laube et al. 2014, Baumgarten et al. 2021). Ainsi, il a été possible de démontrer qu'un refroidissement insuffisant augmente l'intensité du forçage requis pour le débourrement exponentiel (Harrington et al., 2010).

Outre la relation bien connue entre le stress hydrique et la croissance printanière, les signaux photopériodiques semblent jouer un rôle important dans le développement phénologique printanier de certaines espèces d'arbres forestiers (par exemple, Myking et Heide, 1995). Ainsi, le professeur Christian Körner a émis l'hypothèse en 2010 que l'effet de la photopériode sur la phénologie printanière des arbres pourrait être sous-estimé, car, selon lui, les espèces d'arbres tempérées aux stades de succession plus avancés dépendent très probablement d'un facteur constant tel que la photopériode pour amorcer leur croissance au printemps (Körner et Basler, 2010). Cette hypothèse a suscité de nombreux débats au sein de la communauté scientifique et a stimulé de nouveaux projets de recherche portant sur l'influence de la photopériode sur la phénologie printanière. En résumé, le développement phénologique printanier de certaines espèces d'arbres tempérés et boréaux est modulé par la photopériode, et chez certaines espèces, ce contrôle photopériodique prend de l'importance lorsque l'exposition au froid diminue (par exemple, Basler et Körner 2012, Malyshev et al. 2018, Fu et al. 2019a,b). Cependant, contrairement au développement phénologique printanier, le contrôle photopériodique semble plus prépondérant pour d'autres processus de développement, tels que la sénescence foliaire automnale ou l'arrêt de la formation du bois (par exemple, Lang et al. 2019, Mu et al. 2023).

Ces dernières décennies, un net ralentissement de l'avancement phénologique printanier des espèces d'arbres tempérés a été observé, attribué à un déficit de froid ou à des besoins photopériodiques insuffisants (Fu et al., 2015). Des recherches plus récentes ont montré que ces espèces réagissent au réchauffement climatique de manière plus prudente qu'on ne le pensait et accusent un retard par rapport à la saison thermique potentielle dans le contexte du réchauffement climatique récent en Europe centrale (Fu et al., 2023). À l'inverse, d'autres auteurs affirment que ce ralentissement des changements phénologiques printaniers s'explique davantage par des facteurs mathématiques que par des facteurs physiologiques (Wolkovich et al., 2021). Le raisonnement sous-jacent à cette affirmation est qu'une diminution de la sensibilité phénologique printanière sera nécessairement observée sous des températures plus chaudes, bien que la somme des GDD requise pour initier la croissance des plantes au printemps reste constante.

Cependant, une interprétation précise de ces observations ne peut être faite que si les exigences et les facteurs phénologiques printaniers spécifiques à chaque espèce sont mieux compris. Par conséquent, l'analyse de données à long terme, combinée à des travaux expérimentaux exposant de jeunes plants ou des boutures à différentes conditions de froid, de forçage et de photopériode, est essentielle pour améliorer notre compréhension des processus se déroulant en conditions naturelles. Généralement, la profondeur de dormance des boutures ou des jeunes plants est déterminée en mesurant le temps thermique (par exemple, les degrés-jours de croissance) nécessaire au débourrement à différentes dates hivernales après exposition à des températures de forçage (par exemple, Beil et al., 2021). On suppose généralement que les méristèmes des bourgeons des espèces d'arbres tempérées traversent trois phases consécutives (paradormance, endodormance et écodormance) de la fin de l'été au début du printemps (Lang et al., 1987), qui se chevauchent progressivement plutôt que d'être totalement distinctes (Cooke et al., 2012). Pour la modélisation phénologique (et le domaine de la recherche phénologique en général), déterminer le moment de la transition de la phase d'endodormance, lorsque les plantes ne réagissent pas au réchauffement, à la phase d'écodormance, lorsque les plantes deviennent sensibles au réchauffement, est essentiel pour prédire avec précision le moment du débourrement (Chuine et al., 2016).

Bien que la modélisation des exigences et des facteurs phénologiques printaniers repose essentiellement sur des approches statistiques, l'étude de la régulation moléculaire, physiologique et structurale de la dormance des bourgeons pourrait approfondir notre compréhension de l'initiation et de la levée de dormance des arbres tempérés en hiver, car les changements physiologiques de l'état de dormance des bourgeons ne sont pas visibles de l'extérieur. Par conséquent, une meilleure compréhension des mécanismes biologiques de la dormance des bourgeons chez les plantes en hiver pourrait permettre d'améliorer les prédictions des modèles phénologiques face au réchauffement climatique sans précédent des régions tempérées (Basler, 2016). Si mes travaux ont assurément contribué à une meilleure compréhension de la relation entre les mécanismes physiologiques des arbres et les phénomènes phénologiques observés, il reste à déterminer dans quelle mesure les connaissances acquises peuvent être intégrées aux modèles existants.

Il est généralement admis que les bourgeons sont, au moins partiellement, isolés vasculairement du reste de la plante au début de l'hiver. Ce phénomène est attribué à la formation de bouchons contenant de la callose et des protéines, qui constituent un complexe sphinctérien de dormance (Rinne et al., 2001 ; Savage et Chuine, 2021). Ce complexe sphinctérien de dormance limiterait le flux d'eau symplastique vers les bourgeons pendant la dormance (Rinne et van der Schoot, 2003), ce qui pourrait conférer une résistance spécifique au gel (ou rusticité au gel) durant l'hiver. Au début de la nouvelle année, généralement après la période la plus froide, les arbres feuillus caducs des régions tempérées réduisent la rusticité au gel de leurs bourgeons en réponse à l'augmentation progressive de la température et de la durée du jour, concomitante à une diminution de la profondeur de la dormance (Vitra et al., 2017 ; North et Kovaleski, 2023). Par conséquent, la plupart des espèces d'arbres des régions tempérées ont probablement déjà entamé leur transition de l'endodormance à l'écodormance et sont de plus en plus sensibles au réchauffement climatique. Cependant, les principaux mécanismes métaboliques et de signalisation moléculaire inter- et intracellulaire qui régissent la transition entre les phases de dormance et la levée de dormance restent encore mal compris (Velappan et al., 2017 ; Considine et Foyer, 2023). Des recherches récentes ont montré que l'acide abscissique (ABA) pourrait jouer un rôle crucial dans l'isolation des cellules du bourgeon et du phloème lors de l'initiation de l'endodormance (Tylewicz et al., 2018 ; Fadón et al., 2020).

Durant cette période, les activités métaboliques et physiologiques sont ralenties, le flux d'eau entre la tige et le bourgeon étant principalement limité par un complexe sphinctérien de dormance (Rinne et al., 2001 ; Rinne et van der Schoot, 2003). Bien qu'il soit clair qu'à un moment donné de l'hiver, ce complexe sphinctérien de dormance doit se désintégrer pour permettre le débourrement, on ignore à quel moment ce processus se produit, s'il correspond au début de l'écodormance (c'est-à-dire lorsque les bourgeons commencent à réagir aux températures plus clémentes) et quels signaux environnementaux le déclenchent.

Une autre piste prometteuse pour étudier la transition de l'endodormance à l'écodormance est le métabolisme des sucres. De nombreuses preuves indiquent que la concentration en saccharose augmente pendant l'endodormance jusqu'à un maximum, qui correspondrait au moment où les bourgeons passent de l'endodormance à l'écodormance (Vimont et al., 2021 ; Chmielewski et Götz, 2022 ; Götz et Chmielewski, 2023). Par ailleurs, la désactivation et la réactivation des aquaporines pourraient jouer un rôle crucial dans le gonflement des bourgeons au printemps (Yooyongwech et al., 2008, 2009). Si diverses méthodes moléculaires modernes ont été utilisées pour détecter les métabolites impliqués dans l'induction et la levée de dormance, le suivi de l'eau pourrait constituer une méthode relativement simple et robuste pour quantifier le transport de l'eau pendant la dormance hivernale.

D'après des études antérieures, le flux d'eau à l'intérieur de la plante peut indiquer la transition de l'endormance à l'écodormance et la diminution progressive de la profondeur de dormance une fois l'arbre entré en écodormance (Kaufmann et Blanke, 2017). Généralement, le flux d'eau pendant la dormance hivernale peut être suivi par des méthodes de coloration (par exemple, Fouché et al., 2023). L'utilisation d'isotopes stables de l'eau comme agent de marquage est cependant relativement récente et, à notre connaissance, n'a jamais été appliquée à l'étude de l'état phénologique des bourgeons d'arbres pendant l'hiver.

## 2.2 Le réchauffement climatique modifie la compétition entre les espèces d'arbres en raison de changements phénologiques spécifiques à chaque espèce et d'une tolérance différente à la sécheresse et aux vagues de chaleur.

Le réchauffement climatique d'origine anthropique affecte de plus en plus les écosystèmes forestiers tempérés en augmentant la fréquence et l'intensité des vagues de chaleur et des sécheresses (GIEC, 2021). Dans les conditions climatiques passées, le hêtre européen (*Fagus sylvatica*) occupait une grande partie des forêts suisses ; cette espèce fournit donc aujourd'hui d'importantes quantités de bois de chauffage et de bois d'œuvre. Cependant, le hêtre européen est moins tolérant à la sécheresse que d'autres essences d'Europe centrale et peut subir une défaillance hydrique après des épisodes de sécheresse sévères (Schuldt et al., 2020 ; Walthert et al., 2021 ; Frei et al., 2022). Outre la sécheresse, le réchauffement climatique en lui-même aggrave son impact sur les forêts tempérées en augmentant l'évapotranspiration et en avançant le début de la période de végétation des espèces arborées, ce qui allonge la période pendant laquelle les arbres et les forêts transpirent d'importantes quantités d'eau (Meier et al., 2021 ; Vitasse et al., 2022). Il est toutefois intéressant de noter que, même au sein d'un même habitat, les arbres forestiers présentent des différences considérables d'avance phénologique printanière, tant au sein d'une même espèce qu'entre différentes espèces (Fu et al., 2013). Théoriquement, les espèces d'arbres dont la réponse phénologique au réchauffement climatique est plus faible sont, d'une part, moins exposées au risque de gelées tardives printanières, mais, d'autre part, ne profitent pas pleinement de la nouvelle période de conditions climatiques et de ressources favorables, telles que les nutriments du sol et l'eau (Reyer et al., 2013 ; Vitasse et al., 2014). Ainsi, le réchauffement climatique pourrait affecter la compétitivité interspécifique des espèces d'arbres tempérées. Les espèces sensibles à la température pourraient, d'une part, être avantagées pour résister aux événements climatiques extrêmes ou aux infestations de pathogènes, mais d'autre part, être plus vulnérables aux herbivores généralistes en début de période de végétation (Vitasse et al., 2011). *F. sylvatica*, par exemple, est l'une des espèces d'arbres les moins sensibles à la température en Europe et avance donc sa phénologie printanière à un rythme plus lent que les espèces d'arbres poussant dans le même habitat (par exemple, Vitasse et al. 2009a, Fu et al. 2013), ce qui la rend de plus en plus mal adaptée dans la partie la plus chaude de son aire de répartition.

Il est largement admis dans le domaine de la recherche en écologie forestière que la faible tolérance à la sécheresse de *\*Fusarium sylvatica\** diminue la compétitivité de cette espèce, notamment aux limites sèches de son aire de répartition actuelle (Leuschner, 2020). De plus, la lenteur de son développement phénologique printanier pourrait accentuer cette tendance, un débourrement tardif étant associé à une moindre disponibilité en eau du sol. Ce facteur supplémentaire, bien que largement ignoré actuellement, pourrait expliquer la baisse de compétitivité de *\*Fusarium sylvatica\**.

la communauté scientifique. Cependant, on ignore encore quelles espèces d'arbres en bénéficieront le plus. la diminution du pouvoir compétitif de *F. sylvatica*, notamment au stade de recrutement/jeune pousse. Les performances des espèces d'arbres forestiers candidates pourraient être évaluées en exposant les arbres à conditions artificielles suivant les projections du changement climatique. Pour des raisons pratiques, ces expériences sont souvent réalisées avec de jeunes arbres cultivés dans des mésocosmes qui pourraient, par exemple, être exposés à des conditions environnementales plus chaudes et plus sèches en utilisant des chambres à ciel ouvert (par exemple, Arend et al. 2011, Didion-Gency et al. 2022). Alors que les réactions de certains arbres tempérés spécifiques Les effets de la sécheresse sont relativement bien connus, mais nos connaissances restent limitées quant à savoir si une sécheresse plus forte L'avance phénologique printanière se traduira par un avantage quantifiable pour chaque espèce.

De nombreuses études ont montré que le réchauffement climatique accélère considérablement le développement des régions tempérées. la phénologie des espèces animales et végétales, faisant des changements phénologiques l'une des conséquences les plus visibles du réchauffement climatique sur les écosystèmes (Parmesan et Yohe, 2003, Menzel et al., 2006, Vitasse et al., 2021). Cependant, comme mentionné dans les sections précédentes, les espèces réagissent différemment à l'augmentation des températures. Bien que les différences de sensibilité à la température affectent L'équilibre compétitif interspécifique des arbres forestiers, probablement dans une faible mesure seulement, l'effet de Les différentes sensibilités à la température sur le fonctionnement des écosystèmes existants à travers de multiples niveaux trophiques interdépendants sont beaucoup moins prévisibles (van Asch et Visser, 2007). Ces décalages phénologiques et leurs conséquences induites par le réchauffement climatique ont été décrits. par divers auteurs (revus par Kharouba et al., 2018). Burgess et al. (2018) ont montré, pour Par exemple, l'établissement de décalages phénologiques entre les chênes, les chenilles et les oiseaux au Royaume-Uni, et Kharouba et Vellend (2015) ont constaté des décalages phénologiques entre la floraison des plantes et le moment du vol des papillons. En général, les décalages phénologiques entre Les interactions binaires prédateur-proie sont courantes, mais leur analyse est complexe en raison de la forte incertitudes et résultats très divers dépendant du système observé (Visser et Both, 2005, Kharouba et al., 2018).

Alors que la plupart des travaux sur les décalages phénologiques ont porté sur les interactions plantes-pollinisateurs, les recherches sur la synchronisation phénologique entre les communautés microbiennes du sol sont encore peu nombreuses. et les arbres forestiers sont plutôt sous-représentés. Les arbres forestiers sont un élément crucial du cycle mondial du carbone et des nutriments et jouent un rôle considérable dans la régulation du climat en absorbant le carbone. Le dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) est absorbé par le sol, libérant ainsi du carbone organique (C) dans celui-ci. Ce carbone organique est ensuite dégradé par la communauté microbienne du sol et libéré sous forme de CO<sub>2</sub>. à nouveau dans l'atmosphère (Schlesinger et Andrews, 2000). Cependant, la direction dans laquelle L'impact du réchauffement climatique sur ces cycles reste largement incertain (Davidson et Janssens, 2006, Bardgett et al., 2008). En théorie, les forêts ont une capacité de stockage de carbone considérable et pourrait constituer une voie d'atténuation des émissions anthropiques excessives de carbone (Bastin et al., 2019). Cependant, parmi d'autres facteurs tels que la communauté microbienne du sol et la qualité du substrat, la vitesse de décomposition des substances organiques dépend principalement de la température du sol. (Davidson et Janssens, 2006), ce qui implique une augmentation de l'activité microbienne du sol à Une activité arboricole constante (ou même légèrement décroissante) peut entraîner des répercussions importantes sur le système climatique avec des écosystèmes forestiers particuliers passant d'un puits de CO<sub>2</sub> net à un puits de CO<sub>2</sub> net source (Bardgett et al., 2008, Crowther et al., 2019).

Il est également difficile de déterminer dans quelle mesure les nutriments supplémentaires du sol, susceptibles d'être mobilisés par la hausse des températures printanières, peuvent être utilisés par les arbres des zones tempérées. Cette incertitude repose sur le constat que l'avancement du démarrage de la phénologie printanière des espèces d'arbres tempérées est inférieur à son potentiel depuis le début du réchauffement climatique des dernières décennies (Fu et al., 2023). Ainsi, les espèces très sensibles à la température pourraient potentiellement mieux exploiter l'apport accru de nutriments en début de printemps. Dawes et al. (2017), par exemple, ont observé une augmentation de l'absorption d'azote avec l'élévation de la température du sol chez les espèces du genre *Vaccinium* à la limite des arbres des Alpes suisses. Cependant, des résultats récents indiquent que les arbres à feuilles caduques absorbent les formes d'azote assimilables par les plantes via leurs racines lorsque les tissus acropètes sont encore en dormance (Ma et al., 2021), ce qui suggère que les organes aériens et souterrains sont, dans une certaine mesure, déconnectés les uns des autres pendant la dormance hivernale. Ainsi, les racines peuvent réagir de manière sensible aux températures du sol, indépendamment du stade phénologique de la partie aérienne (Malyshev et al., 2023). Cependant, il existe également des indications selon lesquelles, en début de saison de croissance, les besoins en azote des arbres sont principalement couverts par la remobilisation des réserves internes d'azote de la plante, ce qui suggère une absorption plus importante des nutriments du sol une fois la canopée établie (Gessler et al., 1998).

### 3. Objectifs et plan de la thèse de doctorat

Dans l'ensemble, ma thèse de doctorat vise à évaluer, d'un point de vue phénologique, l'impact du changement climatique, notamment du réchauffement et de la sécheresse, sur la dynamique des écosystèmes forestiers tempérés. Cet objectif requiert la compréhension de la réponse des plantes au changement climatique durant leur période de végétation et des implications de cette réponse, laquelle dépend en partie des mécanismes moléculaires et physiologiques à l'œuvre au sein de l'arbre en dormance visuelle hivernale. J'ai structuré la partie principale de ma thèse en quatre chapitres, chacun articulé autour d'un thème central et comprenant un ou deux manuscrits.

Au chapitre 2, j'ai déterminé les exigences phénologiques printanières spécifiques à chaque espèce à partir de méthodes biométéorologiques. Au chapitre 3, j'ai approfondi les processus moléculaires et physiologiques au sein de l'arbre et suivi l'absorption d'eau par les bourgeons durant l'hiver grâce aux isotopes stables de l'eau. Des recherches plus appliquées portent sur les conséquences plutôt que sur les mécanismes des réactions des espèces arborées au changement climatique, ce qui correspond à une approche différente. Au chapitre 4, j'étudie les modifications de l'équilibre compétitif entre les espèces arborées suite à une avance phénologique printanière artificielle et lors de leur croissance dans un climat plus sec. Enfin, au chapitre 5, la synchronisation phénologique entre la communauté microbienne du sol, les plantes herbacées, les arbres et les insectes est analysée. Bien qu'il existe également une abondante littérature sur la phénologie animale, où, par exemple, l'effet du climat sur la migration des oiseaux ou le développement physiologique et le voltinisme des insectes ont été étudiés (Cotton 2003, Forrest 2016), ma thèse porte principalement sur la phénologie végétale (plus précisément sur la phénologie arborée).

Globalement, ma thèse de doctorat aborde les questions suivantes, qui sont discutées en détail. au chapitre 6.

1. Quels sont les facteurs phénologiques printaniers influençant les arbres des régions tempérées, et dans quelle mesure la végétation... une avance de la période de début de la période de tation dans le climat projeté ?
2. Dans quelle mesure les isotopes stables de l'eau peuvent-ils être utilisés pour révéler les processus physiologiques des arbres pendant l'hiver ?
3. Comment les climats plus chauds et plus secs affecteront-ils l'équilibre compétitif des jeunes arbres ?
4. Comment la phénologie des arbres affecte-t-elle le cycle des nutriments, du carbone et de l'eau dans les forêts européennes ?

## Levée de dormance hivernale des espèces d'arbres à feuilles caduques

Il est généralement admis dans le domaine de la recherche phénologique que les températures froides en hiver (effet de refroidissement), les températures chaudes au printemps (effet de forçage) et la durée du jour (photopériode) sont les principaux facteurs déterminants de la phénologie printanière. Cependant, seules quelques études ont étudié l'interaction de ces facteurs au niveau de l'espèce avec un gradient de températures de forçage.

Dans l'article 1, nous avons mis en place une expérience en chambre climatique pour simuler deux conditions de refroidissement. (faible et forte intensité de refroidissement), deux conditions photopériodiques (photopériode courte et longue) et quatre des températures de forçage (5, 10, 15 et 20 °C) et des boutures d'arbres exposées aux seize traitements combinaisons. Cette approche nous a permis d'améliorer les connaissances actuelles sur la recherche champ sur les facteurs phénologiques printaniers spécifiques à chaque espèce. Ensuite, nous avons vérifié si la linéarité L'accumulation de chaleur, telle qu'elle est couramment utilisée avec le modèle des degrés-heures de croissance (GDH), pourrait Les résultats obtenus permettent des prédictions phénologiques printanières précises pour toutes les températures de forçage utilisées dans l'expérience. Je tiens à souligner ici que nous avons appliqué une température de forçage basse de 5 °C dans le cas de... Le gradient de température, plutôt rare dans ce domaine de recherche, nous permet d'en apprendre davantage sur la température minimale requise pour déclencher le débournement des bourgeons des espèces d'arbres tempérées. Enfin, nous Nous souhaitons également mieux comprendre dans quelle mesure les espèces adaptent leurs besoins phénologiques printaniers aux conditions spécifiques de chaque site. Par conséquent, nous avons appliqué tous les traitements de froid et de photopériode. et des traitements forcés sur six espèces d'Europe centrale (échantillonnées en Suisse, à proximité de Zurich) et sur trois espèces d'Asie orientale (échantillonnées en Chine, près de Pékin) avec trois paires d'espèces du même genre poussant soit en Europe, soit en Asie. Pour cette expérience, nous ont fait équipe avec le groupe de recherche du professeur Yonghshuo Fu de l'Université normale de Pékin. Nous tenons à remercier tout particulièrement le Dr Zhaofei Wu et Shuxin Wang, qui ont collecté les boutures d'arbres. dans une forêt proche de Pékin et a suivi par la suite l'évolution phénologique printanière.

Dans l'article 2, qui est rédigé sous forme de commentaire, je réutilise certaines des données générées par ceci expérience en chambre climatique combinée à une observation phénologique à long terme de deux cerisiers poussant à Liestal, en Suisse (voir Vitasse et al. 2022). Notre objectif était de démontrer notre hypothèse selon laquelle la diminution apparente de la sensibilité phénologique printanière sous des températures plus chaudes ne pourrait s'expliquer que par des raisons mathématiques, sans changement dans la biologie sous-jacente.

## Les isotopes stables de l'eau, un indicateur des processus physiologiques des arbres pendant leur dormance ?

Jusqu'à présent, l'induction, la progression et la levée de dormance des principales espèces d'arbres européens ont été principalement quantifiées en transférant des boutures ou de jeunes plants de conditions ambiantes froides vers un traitement de réchauffement en chambre climatique ou en serre à différentes dates durant la dormance hivernale. Le temps nécessaire à la plante pour manifester son développement phénologique printanier, comme le débourrement, a ensuite été enregistré et les variations de la profondeur de la dormance ont été déterminées en fonction des besoins thermiques pour le débourrement (par exemple, Malyshev et al., 2018 ; Beil et al., 2021). Cependant, seules quelques expériences ont suivi le flux d'eau des tissus environnants vers le bourgeon durant la dormance (voir toutefois Yoooyongwech et al., 2008).

Pour cette raison, dans l'article 3, nous avons prélevé des rameaux toutes les deux semaines sur cinq espèces d'arbres à feuilles caduques poussant sur deux sites présentant une différence d'altitude d'environ 500 m, de l'automne au printemps. À chaque date d'échantillonnage, nous avons placé des rameaux d'environ 10 cm de long de chaque espèce sélectionnée dans des tubes en plastique de 30 mL contenant 10 mL d'eau fortement deutérée. Nous les avons ensuite exposés à des températures élevées pendant 24 h afin de quantifier le flux d'eau marquée vers les bourgeons et, ainsi, de détecter tout transfert important d'eau de la tige vers les bourgeons. L'objectif de cette exposition de 24 heures à une température élevée était d'observer la quantité d'eau transférée des rameaux vers les bourgeons. Nous nous attendions à un faible transfert d'eau vers les bourgeons pendant la phase d'endodormance et à un transfert croissant avec la diminution de la profondeur de dormance pendant l'écodormance, avec une corrélation entre la profondeur de dormance et le flux d'eau.

Dans l'article 4, nous avons cherché à étendre le suivi de l'absorption d'eau par les plantes en y incluant l'absorption d'eau du sol. Nous avons ainsi évalué le transfert d'eau du sol à la plante, la répartition de l'eau au sein de la plante et l'absorption d'eau et de carbone atmosphériques avant le débourrement, grâce au marquage isotopique stable. À cette fin, nous avons appliqué de l'eau fortement deutérée et du dioxyde de carbone enrichi en  $^{13}\text{C}$  à de jeunes arbres cultivés en pots. Deux expériences ont été menées dans le cadre de cette étude. Lors de la première, de l'eau fortement deutérée a été appliquée au sol de jeunes plants en pot appartenant à quatre espèces d'arbres tempérés. Ces plants ont été exposés à des températures élevées (conditions de forçage) en serre jusqu'au printemps, après une période de refroidissement suffisante en chambre climatique. Au cours des 12 premiers jours d'exposition à ces conditions de forçage, un échantillonnage destructif de la tige, des rameaux et des bourgeons a été réalisé (sur différents individus) toutes les 48 à 72 heures. Dans la seconde expérience, de jeunes plants en pot de trois espèces d'arbres tempérés ont été exposés à de la vapeur d'eau et du  $\text{CO}_2$  marqués isotopiquement pendant environ six heures dans une chambre climatique. Après le marquage des parties aériennes lors de cette deuxième expérience, les jeunes plants ont été exposés aux conditions isotopiques ambiantes de l'atmosphère pendant une heure, avant que les mêmes trois types de tissus ne soient prélevés de manière destructive. Nous nous attendions à une faible absorption d'eau par le sol à des températures légèrement supérieures à  $0\text{ }^\circ\text{C}$ , mais à des différences spécifiques à chaque espèce en matière d'absorption et de répartition de l'eau à des températures plus élevées. De plus, nous anticipions l'incorporation d'eau et de  $\text{CO}_2$  atmosphériques avant le début de la phénologie printanière chez les espèces d'arbres à feuilles persistantes et caduques.

## Compétition des échantillons d'arbres en cas de réduction des précipitations et après une avance phénologique printanière induite artificiellement

L'effet du changement climatique sur les arbres forestiers dépend de caractéristiques spécifiques à chaque espèce, qui permettent leur permettant de faire face, à des degrés divers, à des températures plus élevées et à des épisodes plus fréquents et plus violents sécheresses. Au cours de la dernière décennie, il est apparu de plus en plus clairement que le hêtre européen Les peuplements sont très sensibles aux vagues de chaleur et aux sécheresses, tandis que la phénologie printanière de ce Cette espèce progresse moins que la plupart des autres espèces en réponse au réchauffement climatique. Dans ce chapitre, nous avons évalué expérimentalement l'effet interactif de la réduction des précipitations et du printemps. L'avance phénologique sur le hêtre européen, le chêne sessile et le tilleul à petites feuilles est notable, ces deux dernières espèces étant classées comme plus tolérantes à la sécheresse et plus réactives à l'augmentation des températures. température printanière que celle du hêtre dans la littérature (par ex. Vitasse et al. 2009b, Leuschner et al. 2024).

Pour cette raison, un vaste dispositif expérimental surélevé, composé de 72 mésocosmes (1 m<sup>2</sup> ↑ 0,75 m<sup>2</sup> de surface et 0,5 m de profondeur) disposés par quatre, a été mis en place au WSL et des jeunes arbres y ont été cultivés. soit en monocultures, soit en mélange de deux à l'intérieur du mésocosme pendant trois ans (Figure 3). Après une année d'acclimatation, des abris anti-pluie ont été installés pour simuler la réduction des précipitations, et un système de réchauffement passif a été mis en place de la première semaine de janvier jusqu'au débourrement. pour simuler des températures printanières plus clémentes. Ce dispositif expérimental a été utilisé pour évaluer l'eau et l'azote du sol spécifiques à chaque espèce. L'allocation des ressources dépend de la compétition interspécifique, du stress hydrique et du début avancé de la période de végétation (voir article 5). Plus précisément, nous nous attendions à ce que nos traitements affectent la compétitivité. L'équilibre entre les espèces étudiées permet aux jeunes chênes et tilleuls à petites feuilles de devenir plus compétitifs face au hêtre en situation de sécheresse. et lorsqu'ils avancent plus fortement la phénologie printanière. Sur la base de cette hypothèse initiale, nous On s'attend à ce que le changement d'équilibre compétitif se reflète dans les caractéristiques éco-physiologiques des feuilles et croissance. De plus, nous avons étudié les caractéristiques spectrales des feuilles de jeunes arbres au début (c.-à-d. en juin) et à la fin de l'été (c.-à-d. en août) 2022 et 2023, comme indiqué à l'article 6. Pour des raisons de temps, les résultats des études sur les caractéristiques spectrales des feuilles et du lien entre les informations spectrales et Les caractéristiques physiologiques des plantes sont rapportées sous forme de lettre.

## Effet du réchauffement climatique sur la synchronisation multitrophique des espèces forestières interconnectées

Le cinquième chapitre visait à étudier la synchronisation phénologique entre différents niveaux trophiques, typiquement observée dans les hêtraies d'Europe centrale. Contrairement à d'autres Dans les études qui examinent la synchronisation phénologique plantes-herbivores ou plantes-herbivores-prédateurs au sein d'un écosystème, nous avons inclus l'activité de la communauté microbienne du sol comme variable supplémentaire. niveau trophique dans notre recherche. Initialement, nous avions prévu d'étudier la synchronisation phénologique entre quatre niveaux trophiques, à savoir l'activité microbienne du sol, la phénologie des plantes, des insectes et des oiseaux.



Figure 3 : Illustration de l'expérience de culture surélevée au WSL composée de 18 lits surélevés. Des bouteilles en PET ont été utilisées pour induire un réchauffement passif, et des abris anti-pluie pour réduire les précipitations de 50 %.

L'activité microbienne et la phénologie végétale ont été mesurées pendant deux années consécutives, tandis que la phénologie des insectes et des oiseaux n'a été observée que pendant une seule année. Par conséquent, cette thèse portera principalement sur les deux premiers niveaux trophiques.

Dans le contexte du changement climatique, et compte tenu de la hausse attendue des températures en Suisse, nous avons sélectionné trois sites de hêtraie dans le nord-ouest du pays, couvrant un gradient altitudinal de 650 m ( $\rightarrow 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), ce qui nous a permis d'adopter une approche spatio-temporelle. Grâce aux efforts du gouvernement fédéral pour assurer un suivi à long terme des sites forestiers suisses, nous avons pu nous appuyer sur le programme de recherche à long terme sur les écosystèmes forestiers (LWF) du WSL afin de trouver des sites appropriés. Nous avons ainsi étudié la synchronisation phénologique multitrophique sur les sites LWF de Bettlachstock (1090 m d'altitude), d'Othmarsingen (460 m d'altitude) et de Lägeren (690 m d'altitude), dont la position géographique est illustrée sur la figure 4.

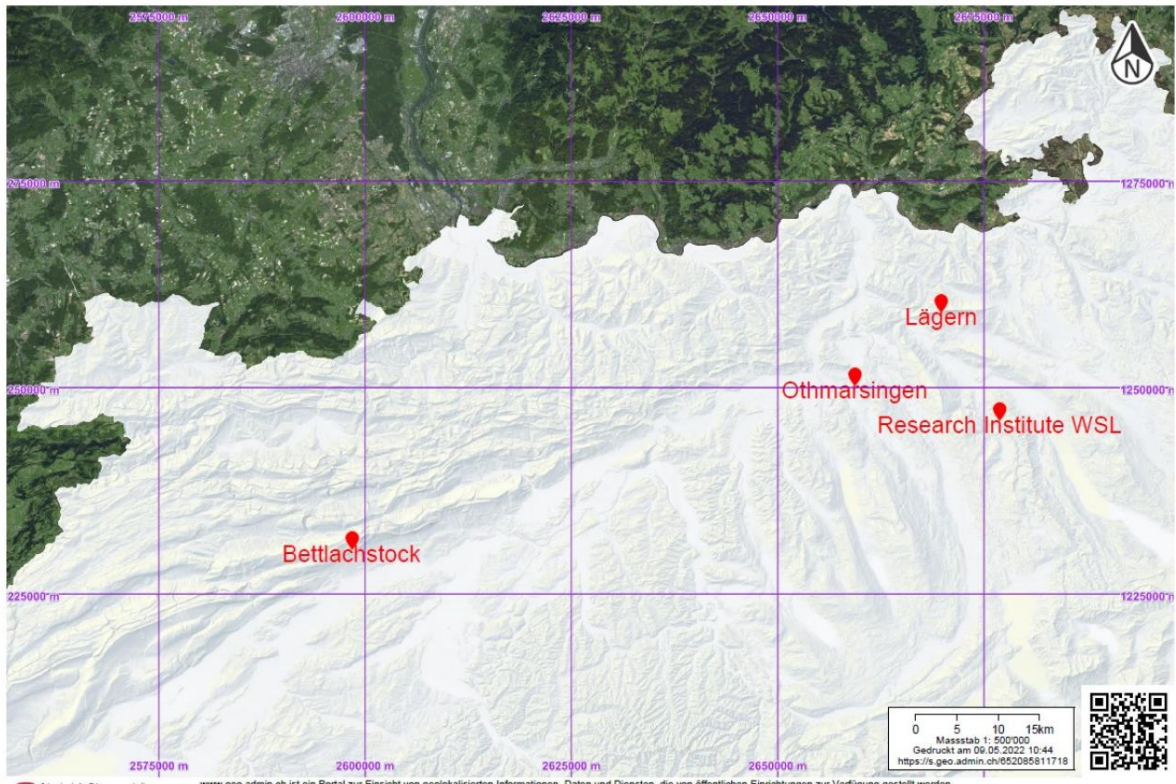


Figure 4 : Carte des trois sites utilisés pour étudier l'effet du réchauffement climatique sur le Synchronisation phénologique multitrophique d'espèces interconnectées vivant en Europe centrale forêts de hêtres.

Une partie de ce dispositif expérimental a été utilisée pour analyser l'effet de la température et du stade phénologique des arbres sur la respiration du sol, la teneur en eau gravimétrique et les concentrations de nitrate, d'ammonium, de phosphate et de sulfate assimilables par les plantes. Notre approche expérimentale visait donc à améliorer notre compréhension des cycles du carbone, de l'eau et des nutriments dans des contextes distincts forêts de hêtres tempérées. Plus précisément, nous nous attendions à des interactions complexes entre le site, la température et la phénologie des arbres sur tous les paramètres étudiés. Par conséquent, nous avons émis l'hypothèse que Les effets phénologiques directs et indirects des arbres exercent une influence plus forte sur le carbone et les nutriments. Le cyclisme en forêt tempérée est plus répandu qu'on ne le pensait auparavant.

## Références

- Arend, M., Kuster, T., Gunthardt-Goerg, MS et Dobbertin, M. (2011). Réponses de croissance spécifiques à la provenance à la sécheresse et au réchauffement de l'air chez trois espèces de chênes européens (*Quercus robur*, *Q. petraea* et *Q. pubescens*). *Tree Physiology*, 31(3):287–97.
- Bardgett, RD, Freeman, C. et Ostle, NJ (2008). Contributions microbiennes au climat changement par rétroaction du cycle du carbone. *The ISME Journal*, 2(8):805–14.
- Basler, D. (2016). Évaluation des modèles phénologiques pour la prédiction des dates de débourrement chez six espèces d'arbres tempérés d'Europe centrale. *Agricultural and Forest Meteorology*, 217:10–21.
- Basler, D. et Körner, C. (2012). Sensibilité à la photopériode du débourrement dans 14 forêts tempérées espèces d'arbres. *Météorologie agricole et forestière*, 165 :73–81.
- Bastin, J.-F., Finegold, Y., Garcia, C., Mollicone, D., Rezende, M., Routh, D., Zohner, CM et Crowthe, TW (2019). Le potentiel mondial de restauration des arbres. *Science*, 365(6448):1–4.
- Baumgarten, F., Zohner, CM, Gessler, A., et Vitasse, Y. (2021). Le froid pour être forcé : la meilleure dose pour réveiller les bourgeons de leur dormance hivernale. *New Phytologist*, 230(4):1366–1377.
- Beil, I., Kreyling, J., Meyer, C., Lemcke, N. et Malyshev, AV (2021). Coucher tard, lever tard : les températures plus chaudes de l'automne retardent la phénologie printanière en retardant la dormance. *Global Change Biology*, 27(22):5806–5817.
- Burgess, MD, Smith, KW, Evans, KL, Leech, D., Pearce-Higgins, JW, Branston, CJ, Briggs, K., Clark, JR, du Feu, CR, Lewthwaite, K., Nager, RG, Sheldon, BC, Smith, JA, Whytock, RC, Willis, SG et Phillimore, AB (2018). Correspondance-inadéquation phénologique tritrophique dans l'espace et le temps. *Nature Ecology and Evolution*, 2(6):970–975.
- Chmielewski, F.-M. et Götz, K.-P. (2022). Métabolites des bourgeons de cerisier pour la détection de l'hiver dormance. *Métabolites*, 12(3):247.
- Chuine, I., Bonhomme, M., Legave, JM, Garcia de Cortazar-Atauri, I., Charrier, G., La-cointe, A., et Ameglio, T. (2016). Les modèles phénologiques peuvent-ils prédire avec précision la phénologie des arbres à l'avenir ? L'obstacle non révélé de la levée d'endodormance. *Global Change Biology*, 22(10):3444–60.
- Clark, JE (1882). Observations phénologiques sur les premières fleurs et les températures hivernales. *Nature*, 25(650):552–554.
- Considine, MJ et Foyer, CH (2023). Régulation métabolique de la quiescence chez les plantes. *Plant Journal*, 114(5):1132–1148.
- Cooke, JE, Eriksson, ME et Junttila, O. (2012). La nature dynamique de la dormance des bourgeons chez les arbres : contrôle environnemental et mécanismes moléculaires. *Plant, Cell & Environment*, 35(10):1707–28.

- Cotton, PA (2003). Phénologie de la migration aviaire et changement climatique global. *Actes de l'Académie nationale des sciences*, 100(21):12219–12222.
- Coville, FV (1920). L'influence du froid sur la stimulation de la croissance des plantes. *Actes de l'Académie nationale des sciences des États-Unis d'Amérique*, 6(7):434–435.
- Crapse, J., Pappireddi, N., Gupta, M., Shvartsman, SY, Wieschaus, E. et Wuhr, M. (2021). Évaluation de l'équation d'Arrhenius pour les processus de développement. *Biologie des systèmes moléculaires*, 17(8):e9895.
- Crowther, TW, van den Hoogen, J., Wan, J., Mayes, MA, Keiser, AD, Mo, L., Averill, C., et Maynard, DS (2019). La communauté mondiale du sol et son influence sur la biogéochimie. *Science*, 365(6455).
- Davidson, EA et Janssens, IA (2006). Sensibilité à la température de la décomposition du carbone du sol et rétroactions au changement climatique. *Nature*, 440(7081):165–73.
- Dawes, MA, Schleppi, P., Hagedorn, F. et Wardle, D. (2017). Le devenir des apports d'azote dans un écosystème de limite forestière alpine plus chaud : une étude de marquage au 15N. *Journal of Ecology*, 105(6):1723–1737.
- Delpierre, N., Vitasse, Y., Chuine, I., Guillemot, J., Bazot, S., Rutishauser, T., et Rathgeber, CBK (2016). Phénologie des arbres des forêts tempérées et boréales : des processus à l'échelle de l'organe aux modèles d'écosystèmes terrestres. *Annals of Forest Science*, 73(1):5–25.
- Demarée, GR et Rutishauser, T. (2009). Origines du mot « phénologie ». *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 90(34):291–291.
- Didion-Gency, M., Gessler, A., Buchmann, N., Gisler, J., Schaub, M. et Grossiord, C. (2022). Impact des conditions plus chaudes et plus sèches sur les propriétés photosynthétiques des arbres et rôle des interactions entre espèces. *New Phytologist*, 236(2):547–560.
- Fadón, E., Fernandez, E., Behn, H. et Luedeling, E. (2020). Un cadre conceptuel pour dormance hivernale chez les arbres à feuilles caduques. *Agronomie*, 10(2).
- Flynn, DFB et Wolkovich, EM (2018). La température et la photopériode déterminent la phénologie printanière chez toutes les espèces d'une communauté forestière tempérée. *New Phytologist*, 219(4):1353–1362.
- Forrest, JR (2016). Réponses complexes de la phénologie des insectes au changement climatique. *Current Opinion en sciences des insectes*, 17:49–54.
- Fouché, M., Bonnet, H., Bonnet, D. et Wenden, B. (2023). La capacité de transport est découplée avec la levée de l'endodormance dans les bourgeons de cerisier doux : aperçus physiologiques et moléculaires. *Frontières en sciences végétales*, 14:1–16.

Frei, ER, Gossner, MM, Vitasse, Y., Queloz, V., Dubach, V., Gessler, A., Ginzler, C., Hagedorn, F., Meusburger, K., Moor, M., Samblas Vives, E., Rigling, A., Uitentuis, I., von Arx, G., et Wohlgemuth, T. (2022).

Dépérissement du hêtre européen après sénescence foliaire prématurée lors de la sécheresse de 2018 dans le nord de la Suisse. *Plant biology (Stuttgart, Allemagne)*, 24(7):1132–1145.

Fu, Y., Zhang, X., Piao, S., Hao, F., Geng, X., Vitasse, Y., Zohner, C., Penuelas, J., et Janssens, IA (2019a).

La durée du jour aide les arbres à feuilles caduques des régions tempérées à débourrer au moment optimal. *Global Change Biology*, 25(7):2410–2418.

Fu, YH, Campioli, M., Deckmyn, G. et Janssens, IA (2013). Sensibilité du déploiement des feuilles au réchauffement expérimental chez trois espèces d'arbres tempérés. *Agricultural and Forest Meteorology*, 181:125–132.

Fu, YH, Geng, X., Chen, S., Wu, H., Hao, F., Zhang, X., Wu, Z., Zhang, J., Tang, J., Vitasse, Y., Zohner, CM, Janssens, I., Stenseth, NC et Penuelas, J. (2023). Le réchauffement climatique accentue l'écart entre les saisons vertes (réelles) et thermiques (potentielles) des arbres tempérés. *Global Change Biology*, 29(5) : 1377-1389.

Fu, YH, Piao, S., Zhou, X., Geng, X., Hao, F., Vitasse, Y., et Janssens, IA (2019b). Une photopériode courte réduit la sensibilité à la température du débourrement chez les jeunes plants de hêtre commun (*Fagus sylvatica*), mais pas chez le marronnier d'Inde. *Global Change Biology*, 25(5):1696–1703.

Fu, YH, Zhao, H., Piao, S., Peaucelle, M., Peng, S., Zhou, G., Ciais, P., Huang, M., Menzel, A., Penuelas, J., Song, Y., Vitasse, Y., Zeng, Z., et Janssens, IA (2015). Diminution des effets du réchauffement climatique sur la phénologie du débourrement printanier. *Nature*, 526(7571):104– 7.

Gessler, A., Schneider, S., Weber, P., Hanemann, U. et Rennenberg, H. (1998). Composés solubles dans les arbres exposés à de fortes charges en azote : une comparaison entre les racines d'épicéa commun (*Picea abies*) et de hêtre (*Fagus sylvatica*) cultivés en conditions naturelles. *New Phytologist*, 138 : 385–399.

Götz, K.-P. et Chmielewski, F.-M. (2023). Métabolites confirmant l'induction et la levée des phases de dormance dans les bourgeons de cerisier doux. *Métabolites*, 13(2):1–15.

Harrington, CA, Gould, PJ et St.Clair, JB (2010). Modélisation des effets de l'environnement hivernal sur la levée de dormance du sapin de Douglas. *Forest Ecology and Management*, 259(4):798–808.

Henze, H. (1903). Le Nil : un compte rendu révisé de son hydro-graphy et son importance économique. Gebauer-Schwetschke.

GIEC (2021). Changements climatiques 2021 : Les éléments scientifiques. Contribution du Groupe de travail I au sixième rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. Cambridge University Press, Sous presse.

Kaufmann, H. et Blanke, M. (2017). Changements dans les niveaux de glucides et la teneur relative en eau (rwc) pour distinguer les phases de dormance chez le cerisier doux. *Journal of Plant Physiology*, 218:1–5.

Kharouba, HM, Ehrlen, J., Gelman, A., Bolmgren, K., Allen, JM, Travers, SE et Wolkovich, EM (2018). Changements globaux dans la synchronie phénologique des interactions entre espèces au cours des dernières décennies. *Actes de l'Académie nationale des sciences des États-Unis d'Amérique*, 115(20):5211–5216.

Kharouba, HM et Vellend, M. (2015). La période de floraison des plantes nectarifères servant de nourriture aux papillons est plus sensible à la température que le moment du vol des papillons adultes. *Journal of Animal Ecology*, 84(5):1311–21.

Kratochwil, A. et Schwabe, A. (2001). *Écologie des communautés*. Ulmer, Stuttgart.

Körner, C. et Basler, D. (2010). Phénologie face au réchauffement climatique. *Sciences*, 327 (5972).

Lang, GA, Early, JD, Martin, GC et Darnell, RL (1987). Endo-, para- et écodormance : terminologie physiologique et classification pour la recherche sur la dormance. *HortScience*, 22(3):371–377.

Lang, W., Chen, X., Qian, S., Liu, G. et Piao, S. (2019). Un nouveau modèle basé sur les processus pour prédire la phénologie d'automne : comment la sénescence des feuilles est-elle contrôlée par le couplage photopériode-température ? *Agricultural and Forest Meteorology*, 268:124–135.

Laube, J., Sparks, TH, Estrella, N., Hofler, J., Ankerst, DP et Menzel, A. (2014). Le froid l'emporte sur la photopériode pour prévenir le développement printanier précoce. *Global Change Biology*, 20(1):170–82.

En ligne Leuschner, C. (2020). Réponse à la sécheresse du hêtre européen (*Fagus sylvatica* L.) — une revue. *Perspectives en écologie végétale, évolution et systématique*, 47.

Leuschner, C., Fuchs, S., Wedde, P., Rütger, E., et Schuldt, B. (2024). Évaluation multicritères de la résistance à la sécheresse des espèces tempérées d'érable, de carpin, de frêne, de chêne et de tilleul. *Perspectives en écologie végétale, évolution et systématique*, 62.

Ma, L., Xu, X., Zhang, C., Lv, Y., Liu, G., Zhang, Q., Feng, J., et Wang, R. (2021). Forte absorption d'azote par les arbres à feuilles caduques en dehors de la saison de croissance dans une forêt tempérée : une expérience isotopique  $^{15}\text{N}$ . *Journal of Ecology*, 109(11):3752–3766.

Malyshev, AV, Blume-Werry, G., Spiller, O., Smiljanic, M., Weigel, R., Kolb, A., Nze, BY, Marker, F., Sommer, FCJ, Kinley, K., Ziegler, J., Pasang, P., Mahara, R., Joshi, S., Heinsohn, V., et Kreyling, J. (2023). Le réchauffement des racines non dormantes des arbres avance la phénologie printanière aérienne chez les arbres tempérés. *New Phytologist*, 240(6):2276–2287.

- Malyshev, AV, Henry, HAL, Bolte, A., Arfin Khan, MAS et Kreyling, J. (2018). Sensibilité temporelle à la photopériode et exigences de forçage pour le débourrement des bourgeons chez les jeunes arbres tempérés. *Agricultural and Forest Meteorology*, 248:82–90.
- McDowell, NG, Michaletz, S., Bennet, K., Solander, K., Xu, C., Maxwell, RM, Allen, C., et Middleton, R. (2018). Prédiction des perturbations chroniques liées au climat et leur atténuation. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(1):15–27.
- Meier, M., Vitasse, Y., Bugmann, H. et Bigler, C. (2021). Les changements phénologiques induits par le changement climatique amplifient la sécheresse pour les arbres à feuilles larges à basse altitude en Suisse. *Météorologie agricole et forestière*, 307.
- Menzel, A., Sparks, TH, Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavska, O., Briede, A., Chmielewski, FM, Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, A., Donnelly, J. et Donnelly, A., Filella, Y., Jatczak, K., Måge, F., Mestre, A., Nordli, O. y., Penuelas, J., Pirin, P., Remisová, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, AJH, Wielgolaski, F.-Ena, Zach, A. et Zach, A. (2006). La réponse phénologique européenne au changement climatique correspond au modèle de réchauffement. *Global Change Biology*, 12(10):1969–1976.
- Mu, W., Wu, X., Camarero, JJ, Fu, YH, Huang, J., Li, X., et Chen, D. (2023). La photopériode entraîne l'arrêt de la formation du bois chez les conifères du nord. *Global Ecology and Biogeography*, 32(4):603–617.
- Murray, MB, Cannell, MGR et Smith, RI (1989). Date de débourrement de quinze espèces d'arbres en Grande-Bretagne suite au réchauffement climatique. *Journal of Applied Ecology*, 26(2):693–700.
- Myking, T. et Heide, OM (1995). Levée de dormance et besoin en froid des bourgeons des écotypes latitudinaux de *Betula pendula* et *B. pubescens*. *Tree Physiology*, 15(11):697–704.
- North, MG et Kovaleski, AP (2023). Le temps jusqu'au débourrement ne suffit pas : l'évaluation de la résistance au froid est nécessaire dans les études sur la dormance et la phénologie printanière. *Annals of Botany*.
- Parmesan, C. et Yohe (2003). Une empreinte globale cohérente des impacts du changement climatique sur les systèmes naturels. *Nature*, 421:37–42.
- Reyer, CP, Leuzinger, S., Rammig, A., Wolf, A., Bartholomeus, RP, Bonfante, A., de Lorenzi, F., Dury, M., Gloning, P., Abou Jaoude, R., Klein, T., Kuster, TM, Martins, M., Niedrist, G., Riccardi, M., Wohlfahrt, G., de Angelis, P., de Dato, G., Francois, L., Menzel, A., et Pereira, M. (2013). Le point de vue des plantes sur les extrêmes : réponses des plantes terrestres à la variabilité climatique. *Global Change Biology*, 19(1) : 75–89.
- Rinne, PLH, Kaikuranta, PM et Van der Schoot, C. (2001). Le méristème apical caulinaire restaure son organisation symplasmique lors de la levée de dormance induite par le froid. *The Plant Journal*, 26(3):249–264.

- Rinne, PLH et van der Schoot, C. (2003). Les plasmodesmes au carrefour du développement, de la dormance et de la défense. *Canadian Journal of Botany*, 81(12):1182–1197.
- Roberts, C. (1886). *Le journal du naturaliste : un carnet de météorologie, de phénologie et Biologie rurale*. Swan Sonnenschein, Le Bas et Lowrey.
- Réaumur, R.-A. F. (1735). Observations du thermomètre faites à paris pendant l'année 1735, comparées avec celles qui ont été faites sous la ligne, à l'isle de france, à alger et quelques unes de nos iles de l'amérique. *Mémoires l'Académie royale des sciences*, pages 545–576.
- Savage, JA et Chuine, I. (2021). Coordination de la phénologie vasculaire et organique printanière chez les angiospermes à feuilles caduques poussant dans des climats froids saisonniers. *New Phytologist*, 230(5):1700–1715.
- Schlesinger, WH et Andrews, JA (2000). Respiration du sol et cycle global du carbone. *Biogéochimie*, 48(1):7–20.
- Schuldt, B., Buras, A., Arend, M., Vitasse, Y., Beierkuhnlein, C., Damm, A., Gharun, M., Grams, TEE, Hauck, M., Hajek, P., Hartmann, H., Hiltbrunner, E., Hoch, G., Holloway-Phillips, M., Körner, C., Larysch, E., Lübbe, T., Nelson, DB, Rammig, A., Rigling, A., Rose, L., Ruehr, NK, Schumann, K., Weiser, F., Werner, C., Wohlgemuth, T., Zang, CS et Kahmen, A. (2020). Première évaluation de l'impact de la sécheresse estivale extrême de 2018 sur les forêts d'Europe centrale. *Basic and Applied Ecology*, 45 : 86–103.
- Senf, C., Buras, A., Zang, CS, Rammig, A., et Seidl, R. (2020). La surmortalité forestière est systématiquement liée à la sécheresse en Europe. *Nature Communications*, 11(1):6200.
- Senf, C. et Seidl, R. (2021). Perturbations dues aux tempêtes et aux incendies en Europe : répartition et tendances. *Biologie du changement global*, 27(15):3605–3619.
- Stott, P. (2016). Comment le changement climatique affecte les événements météorologiques extrêmes. *Science*, 352(6293):1517–1518.
- Trewartha, G. et Horn, L. (1980). *Introduction au climat*. Collection Géographie. McGraw-Hill.
- Tylewicz, S., Petterle, A., Marttila, S., Miskolczi, P., Azeez, A., Singh, RK, Immanen, J., Mähler, N., Hvidsten, TR, Eklund, DM, Bowman, JL, Helariutta, Y., et Bhalerao, RP (2018). Le contrôle photopériodique de la croissance saisonnière est médié par l'ABA agissant sur la communication intercellulaire. *Science*, 360(6385):212–215.
- van Asch, M. et Visser, ME (2007). Phénologie des chenilles forestières et de leurs arbres hôtes : l'importance de la synchronie. *Annual Review of Entomology*, 52:37–55.
- Velappan, Y., Signorelli, S., et Considine, MJ (2017). Arrêt du cycle cellulaire chez les plantes : qu'est-ce qui distingue la quiescence, la dormance et la phase g1 différenciée ? *Annals of Botany*, 120(4):495– 509.

- Vimont, N., Schwarzenberg, A., Domijan, M., Donkpegan, ASL, Beauvieux, R., le Dan-tec, L., Arkoun, M., Jamois, F., Yvin, JC, Wigge, PA, Dirlwanger, E., Cortijo, S., et Wenden, B. (2021). Le réglage fin de la signalisation hormonale est lié à l'état de dormance des bourgeons floraux du cerisier doux. *Tree Physiology*, 41(4):544–561.
- Visser, ME et Both, C. (2005). Changements phénologiques dus au changement climatique global : la nécessité d'un étalon. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1581):2561– 9.
- Vitasse, Y., Baumgarten, F., Zohner, CM, Rutishauser, T., Pietragalla, B., Gehrig, R., Dai, J., Wang, H., Aono, Y., et Sparks, TH (2022). La grande accélération des changements phénologiques des plantes. *Nature Climate Change*, 12(4):300–302.
- Vitasse, Y., Delzon, S., Dufrêne, E., Pontailleur, J.-Y., Louvet, J.-M., Kremer, A., et Michalet, R. (2009a). Sensibilité phénologique des feuilles à la température chez les arbres européens : les populations au sein d'une même espèce présentent-elles des réponses similaires ? *Agricultural and Forest Meteorology*, 149(5):735–744.
- Vitasse, Y., François, J., Delpierre, N., Dufrêne, E., Kremer, A., Chuine, I. et Delzon, S. (2006). (2011). Évaluation des effets du changement climatique sur la phénologie des arbres tempérés européens. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(7):969–980.
- Vitasse, Y., Lenz, A., Hoch, G. et Körner, C. (2014). Un débournement plus précoce, plutôt qu'une différence de résistance au gel, expose les jeunes arbres à un risque de dommages plus élevé que les arbres adultes. *Journal of Ecology*, 102(4):981–988.
- Vitasse, Y., Porté, AJ, Kremer, A., Michalet, R., et Delzon, S. (2009b). Réponse de la durée de la canopée aux changements de température chez quatre espèces d'arbres tempérés : contributions relatives de la phénologie foliaire printanière et automnale. *Oecologia*, 161:187–198.
- Vitasse, Y., Ursenbacher, S., Klein, G., Bohnenstengel, T., Chittaro, Y., Delestrade, A., Monnerat, C., Rebetez, M., Rixen, C., Strelbel, N., Schmidt, BR, Wipf, S., Wohlgemuth, T., Yoccoz, NG, et Lenoir, J. (2021). Changements phénologiques et altitudinaux des plantes, des animaux et des champignons sous l'effet du changement climatique dans les Alpes européennes. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 96(5):1816–1835.
- Vitra, A., Lenz, A. et Vitasse, Y. (2017). Potentiel de durcissement et de dédurcissement dû au gel dans Arbres des régions tempérées, de l'hiver au débournement. *New Phytologist*, 216(1):113–123.
- von Linné, C. et Barck, H. (1753). *Vernatio arborum*, tome 1. Höjer.
- Walther, L., Ganthaler, A., Mayr, S., Saurer, M., Waldner, P., Walser, M., Zweifel, R., et von Arx, G. (2021). De la zone de confort au dépérissement de la cime : séquence des seuils de stress physiologique chez les hêtres européens adultes au cours d'une sécheresse progressive. *Science of the Total Environment*, 753 :141792.

Wolkovich, EM, Auerbach, J., Chamberlain, CJ, Buonaiuto, DM, Ettinger, AK, Morales-Castilla, I., et Gelman, A. (2021). Une explication simple de la diminution de la sensibilité à la température avec le réchauffement. *Global Change Biology*, 27(20):4947–4949.

Yooyongwech, S., Horigane, AK, Yoshida, M., Yamaguchi, M., Sekozawa, Y., Sugaya, S., et Gemma, H. (2008). Changements dans l'expression des gènes d'aquaporine et imagerie par résonance magnétique de l'état hydrique des bourgeons floraux du pêcher pendant la dormance. *Physiologia Plantarum*, 134(3):522–33.

Yooyongwech, S., Sugaya, S., Sekozawa, Y. et Gemma, H. (2009). Adaptation différentielle des pêches dormantes à forte et faible teneur en froid en hiver par l'expression du gène de l'aquaporine et la teneur en sucre soluble. *Plant Cell Reports*, 28(11):1709–15.

## Chapitre 2

Levée de dormance hivernale des espèces d'arbres à  
feuilles caduques

Sensibilité phénologique printanière plus élevée aux températures de forçage chez les espèces d'arbres asiatiques par rapport aux espèces européennes, dans des conditions de pré-refroidissement faibles et élevées.

## Résumé

Résumé : Dans ce chapitre, nous démontrons que les espèces d'Asie de l'Est étudiées sont plus sensibles aux variations de température, indépendamment de l'exposition au froid, que leurs homologues d'Europe centrale appartenant au même genre. Cette observation repose sur l'analyse de boutures de rameaux exposées à des conditions expérimentales de froid, de forçage et de photopériode en chambres climatiques. Nos résultats suggèrent que les espèces d'arbres développent des besoins en froid et en forçage pour le débournement, en tant que mécanisme d'adaptation à la prévisibilité du climat local.

Statut : Publié en tant qu'article de recherche original dans *Frontiers in Forests and Global Change*

comme

Manuel G. Walde<sup>1</sup>, Zhaofei Wu<sup>2</sup>, Tom Fox<sup>1</sup>, Frederik Baumgarten<sup>1</sup>, Yongshuo H. Fu<sup>2</sup>, Shuxin Wang<sup>2</sup> et Yann Vitasse<sup>1</sup>, DOI : 10.3389/ffgc.2022.1063127

<sup>1</sup>Institut fédéral suisse de recherches sur la forêt, la neige et le paysage (WSL), Birmensdorf, Suisse

<sup>2</sup>Faculté des sciences de l'eau, Université normale de Pékin, Pékin, Chine

Contributions des auteurs : FB, YHF et YV ont conçu cette étude. TF, SW, MGW et ZW ont mené la recherche . MGW a analysé les données et rédigé le manuscrit. YV a largement révisé le manuscrit. Tous les auteurs ont contribué à l'article et approuvé la version soumise.

## Abstrait

Le froid hivernal, la température de forçage printanière et la photopériode sont les principaux facteurs expliquant la variabilité spatiale et temporelle de la phénologie printanière chez les arbres des régions tempérées. Cependant, l'interaction de ces facteurs sur la levée de dormance et la date de débourrement printanier reste mal comprise et varie considérablement selon les espèces. On ignore également si l'accumulation de chaleur due aux températures de forçage qui déclenchent le débourrement printanier est un processus linéaire ou non linéaire. Dans cette étude, nous avons cherché à quantifier expérimentalement l'effet du froid hivernal, du forçage, de la photopériode et de leurs interactions sur les dates de débourrement de neuf espèces d'arbres tempérés différentes d'Asie de l'Est (près de Pékin, Chine) et d'Europe centrale (près de Zurich, Suisse), dont six espèces phylogénétiquement apparentées (appartenant au même genre). Nous avons mené une expérience factorielle complète en chambres climatiques, en utilisant simultanément deux traitements de refroidissement (faible et élevé, soit 0 et 56 jours à 2 °C après échantillonnage fin décembre), quatre niveaux de forçage (5, 10, 15 et 20 °C) et deux photopériodes (8 et 16 h), à Pékin et à Zurich. Nous avons constaté que les espèces poussant près de Pékin réagissaient plus rapidement aux conditions de forçage que les espèces du même genre poussant près de Zurich, quel que soit le traitement de refroidissement. La date de débourrement de la plupart des espèces, à l'exception du hêtre européen, était peu, voire pas du tout, affectée par la photopériode. De plus, nos résultats suggèrent que l'accumulation linéaire de chaleur, telle qu'utilisée couramment avec le modèle des degrés-heures de croissance (DHC), pourrait permettre une prédiction précise de la date de débourrement en fonction du seuil de température utilisé comme base d'accumulation de chaleur. Nos résultats démontrent également le rôle important du refroidissement dans la modulation de la sensibilité et du taux d'accumulation du forçage nécessaire au déclenchement du débourrement et suggèrent qu'une relation sigmoïde spécifique à chaque espèce pour l'accumulation de chaleur, tenant compte de l'exposition antérieure au froid, pourrait permettre de meilleures prédictions des dates de débourrement. Nos résultats suggèrent que les arbres à feuilles caduques ont pu adapter leurs besoins en froid et en forçage radiatif en fonction de la prévisibilité de la transition hiver-printemps et des gelées tardives. Une transition hiver-printemps moins prévisible, comme celle observée en Europe centrale, pourrait avoir favorisé l'évolution des espèces vers des besoins en froid et en forçage radiatif plus élevés que chez les espèces poussant dans le climat plus prévisible d'Asie du Nord-Est. Notre expérience transcontinentale suggère donc que la phénologie printanière des espèces d'Asie de l'Est est plus étroitement liée à la température de forçage printanier que celle des forêts d'Europe centrale.

## Introduction

Dans les régions boréales et tempérées, la saisonnalité du climat contraint les arbres à optimiser leur démarrage de croissance afin d'éviter les dégâts du gel tout en maximisant leur compétitivité pour les ressources (lumière, nutriments et eau ; voir Vitasse et al., 2014). Par conséquent, les arbres des régions tempérées ont développé des mécanismes complexes pour déterminer leur phénologie printanière (voir Delpierre et al., 2016), en fonction (i) d'une exposition antérieure au froid (ci-après appelée « refroidissement »), (ii) de températures printanières élevées (généralement supérieures à 5 °C, ci-après appelées « forçage »), et pour certaines espèces (iii) de la photopériode. De nombreuses études montrent que tous ces facteurs peuvent influencer la phénologie printanière des arbres des régions tempérées (Laube et al., 2014 ; Flynn et Wolkovich, 2018). Par exemple, les arbres des régions tempérées et boréales nécessitent

une diminution de la pression forcée pour déclencher le débourrement est observée avec une exposition accrue aux conditions de froid (Coville, 1920), avec une relation exponentielle négative entre le forçage et le froid généralement observée (par exemple, Murray et al., 1989 ; Laube et al., 2014 ; Baumgarten et al., 2021). Ainsi, un froid insuffisant augmente de façon exponentielle la quantité de forçage nécessaire au débourrement (Harrington et al., 2010).

ce qui pourrait potentiellement ralentir la progression phénologique printanière en réponse à l'augmentation

La prévision de la phénologie printanière des arbres à feuilles caduques dans un contexte de réchauffement climatique croissant demeure donc complexe et nécessite des données expérimentales supplémentaires (Fu et al., 2015).

meilleure compréhension de la progression de la dormance hivernale.

En raison du lien étroit entre la température et la croissance, les degrés-jours de croissance (GDD) ou

Les degrés-heures de croissance (DHC) sont des indicateurs courants du développement de la croissance, tels que le temps.

de débourrement chez les espèces ligneuses tempérées (Murray et al., 1989). Bien que l'efficacité de

L'accumulation forcée de température sur une plage de températures n'a pas encore été étudiée expérimentalement.

Quantifiés pour les arbres forestiers, divers modèles phénologiques supposent des relations linéaires (par exemple, GDH) ou

sigmoïdes (par exemple, modèle unifié) pour représenter l'accumulation de la température de forçage avec

augmentation de la température de l'air (Chuine, 2000).

Bien que la température (c'est-à-dire l'efficacité du forçage et le refroidissement préalable) soit le facteur le plus important du

débourrement chez la plupart des espèces d'arbres tempérés et boréaux, le moment du débourrement de certaines espèces peut varier.

Il a également été démontré que la photopériode influence la croissance des espèces tempérées et boréales (Basler et al.).

Körner, 2012). Le recours à un facteur invariable tel que la photopériode pourrait empêcher

risque de dommages dus au gel ou de carence en ressources au début de la croissance en raison d'une croissance trop précoce ou

un débourrement trop tardif (Körner et Basler, 2010 ; Fu et al., 2019a), qui est crucial pour les climats tempérés

espèces, car tout dommage sur les jeunes feuilles peut avoir plusieurs effets durables (par exemple, l'épuisement

(des réserves, de la compétition pour la lumière, l'eau et les nutriments, de la vulnérabilité aux agents pathogènes) qui peuvent

déterminer la trajectoire de la composition des espèces aux stades de jeunes plants. En effet, il a été constaté que des

photopériodes plus longues accélèrent à la fois la levée de dormance et le débourrement de diverses espèces.

(Hänninen, 1990 ; Partanen et al., 1998 ; Basler et Körner, 2012). De même, une photopériode plus courte éviterait des

débournements trop précoces dans des conditions printanières plus chaudes.

aux gelées tardives printanières (Fu et al., 2019b). De plus, pour certaines espèces, le contrôle photopériodique

Il a été constaté que son importance augmentait avec la diminution de l'exposition au froid (Malyshev et al., 2018).

Par conséquent, les espèces sensibles à la photopériode sont susceptibles d'être plus contraintes dans leur adaptation à

L'augmentation des températures printanières par rapport aux espèces insensibles à la photopériode permet d'en tirer profit

d'une période favorable plus longue pour leur développement. Cependant, la sensibilité photopériodique des espèces est difficile

à quantifier et semble plus fréquente chez les espèces poussant dans

écosystèmes aux hivers plus courts que les espèces poussant dans des régions aux hivers longs

(Zohner et al., 2016, 2017 ; Geng et al., 2022). Par conséquent, un réchauffement supplémentaire pourrait en résulter.

en effets contrastés au sein des écosystèmes et entre eux, en fonction du refroidissement spécifique à chaque espèce,

exigences en matière de forçage et de photopériode et capacité à compenser les facteurs déficients, qui

cela pourrait également modifier la sensibilité aux dégâts causés par le gel tardif du printemps dans un écosystème donné.

Les régions caractérisées par une transition marquée entre hivers froids et étés chauds pourraient favoriser les espèces qui réagissent rapidement aux variations de température, tandis que celles connaissant d'importantes fluctuations de température durant la transition hiver-printemps (d'une année à l'autre, mais aussi au cours d'une même saison) pourraient favoriser les espèces qui dépendent de signaux supplémentaires tels que les températures de froid et/ou la photopériode (Zohner et al., 2017 ; Geng et al., 2022). De même, les arbres d'Amérique du Nord semblent avoir des besoins en froid et en variations de température plus élevés que les espèces d'Europe centrale et d'Asie de l'Est, ce qui correspond au risque à long terme de gelées destructrices dans ces régions (Zohner et al., 2020). Cependant, peu d'études ont tenté de dissocier expérimentalement les effets du climat d'origine et de la phylogénie (Gao et al., 2022). Dans cette étude, nous avons examiné les effets du froid, du forçage climatique et de la photopériode, ainsi que leurs interactions, sur le débourrement de neuf espèces d'arbres tempérés poussant près de Pékin (Chine) et de Zurich (Suisse), en incluant trois paires d'espèces phylogénétiquement apparentées (appartenant au même genre). Nous avons utilisé des boutures de rameaux soumises à un froid de courte ou longue durée, puis exposées à différentes conditions de forçage climatique constant dans des chambres climatiques réglées à 5, 10, 15 et 20 °C, avec une photopériode courte (8 h) ou longue (16 h). Cette approche expérimentale nous a permis de tester si : (i) la sensibilité phénologique aux facteurs abiotiques présente une composante phylogénétique ; (ii) l'accumulation des températures de forçage nécessaires au débourrement suit une relation linéaire ; et (iii) dans quelle mesure cette accumulation est modulée par le froid et/ou la photopériode.

Nous nous attendons à ce que les espèces poussant dans un climat plus prévisible en termes de gelées printanières avec une transition hiver-printemps plus rapide (c'est-à-dire la région de Pékin, figure 1) présentent des besoins en froid et en forçage inférieurs à ceux des espèces poussant dans un climat moins prévisible avec une transition hiver-printemps plus longue et une plus grande fluctuation de température autour du point de congélation (c'est-à-dire la région de Zurich). Nous prévoyons une accumulation quasi linéaire de la température de forçage pour déclencher le débourrement une fois les besoins en froid satisfaits, c'est-à-dire un GDH similaire au moment du débourrement dans les différentes conditions de forçage pour une espèce donnée. Cependant, dans des conditions de froid limitées, nous prévoyons un GDH plus élevé au moment du débourrement par rapport aux conditions de froid plus longues précédentes et nous nous attendons à ce que le GDH augmente avec l'élévation des températures de forçage, en particulier pour les espèces ayant des besoins en froid importants, en raison d'une satisfaction plus complète de ces besoins à des températures de forçage plus basses (pour les traitements de forçage de 5 °C et 10 °C).

## Matériels et méthodes

### espèces et sites d'étude

Nous avons sélectionné six espèces d'arbres feuillus communes en Suisse et trois en Chine, présentant des phénologies printanières contrastées. En Suisse, il s'agit de six espèces (*Acer pseudoplatanus* L., *Betula pendula* Roth, *Carpinus betulus* L., *Fagus sylvatica* L., *Quercus robur* L. et *Tilia cordata* Mill.), tandis qu'en Chine, il s'agit de trois espèces (*Acer truncatum* Bunge, *Betula dahurica* Pall. et *Carpinus turczaninowii* Hance). Par souci de clarté et de concision, nous désignerons chaque espèce par son nom commun, par exemple : érable du Shantung (*Acer truncatum*), érable sycomore (*Acer*

---

pseudoplatanus), bouleau de Dahurie (*Betula dahurica*), bouleau argenté (*Betula pendula*), charme turczaninowii (*Carpinus turczaninowii*), charme européen (*Carpinus betulus*), hêtre européen (*Fagus sylvatica*), chêne pédonculé (*Quercus robur*) et tilleul à petites feuilles (*Tilia cordata*).

Des espèces d'Europe centrale ont été échantillonnées dans une forêt mixte mature près de Zurich, en Suisse (47°21' N, 8°27' E ; 580 m d'altitude). La température annuelle moyenne du site est de 9,8 °C (données de la station météorologique de Zurich/Kloten, située à 428 m d'altitude, soit à 15 km du site d'étude, entre 1987 et 2016). Des boutures de rameaux d'espèces d'Asie orientale ont été prélevées dans une forêt mixte mature des monts Jiufeng, dans le nord-est de la Chine (40°3' N, 116°5' E ; 1040 m d'altitude) pour le bouleau de Dahurie et l'érable du Shantung, tandis que le charme de Turczaninow a été échantillonné à une altitude inférieure (→650 m). La température annuelle moyenne du site chinois, situé à plus haute altitude, était de 7,7 °C. Pour les sites chinois, les gradients thermiques typiques de l'air près de la surface dans la région (0,4 °C par 100 m en hiver et 0,6 °C par 100 m le reste de l'année) ont été utilisés pour corriger les différences d'altitude entre le site d'échantillonnage et la station météorologique (Li et al., 2013). La température moyenne de l'air sur le long terme (1987-2016) pendant la saison hivernale (décembre-février) était de 1,4 °C (moyennes minimale et maximale de -1,9 et -4,4 °C respectivement) à Zurich et de -5,5 °C (moyennes minimale et maximale de -9,4 et -0,1 °C) dans les monts Jiufeng (figure 1A). Du début février à la fin avril, la température moyenne de l'air est passée de 0,2 ± 4,9 °C (moyenne ± écart-type) à 11,9 ± 3,3 °C à Zurich et de -5,7 ± 2,6 à 12,8 ± 3 dans les monts Jiufeng.

#### Échantillonnage

L'échantillonnage a été réalisé le 16 décembre 2020 en Suisse et les 29 et 31 décembre 2020 en Chine (Figure 1B). Pour chaque espèce, nous avons sélectionné 8 arbres adultes sains (de plus de 10 m de hauteur et âgés de plus de 30 ans) et prélevé 16 rameaux d'environ 60 cm de longueur, présentant des bourgeons sains, par arbre (soit un total de 768 rameaux sur le site suisse et 384 rameaux sur le site chinois). Les rameaux ont été prélevés sur le côté sud de la cime à l'aide d'un ébrancheur à perche de 7 m de long. Les boutures ont été placées dans des sacs en plastique humides sur le terrain (pour éviter leur dessiccation) et recoupées à leur base avant d'être immergées dans de l'eau du robinet le jour même. Les rameaux ont ensuite été conservés une nuit dans une chambre climatique à 2 °C (Suisse) ou dans un laboratoire à 6 °C (Chine). Ensuite, toutes les feuilles restantes ont été retirées manuellement pour éviter leur dessèchement. Les rameaux ont été taillés à une longueur d'environ 50 cm, étiquetés et placés dans des boîtes en plastique contenant de l'eau déminéralisée afin de minimiser le développement de champignons et de bactéries le lendemain. Les différents traitements ont débuté le 17 décembre 2020 en Suisse et le 1er janvier 2021 en Chine.

Protocole expérimental : traitements par le froid, le forçage et la photopériode

L'effet du froid, de la température de forçage et de la photopériode a été testé sur des rameaux exposés à des températures de forçage constantes de 5, 10, 15 et 20 °C sous une photopériode de 8 h ou de 16 h (soit 8 traitements), immédiatement après le prélèvement (conditions de faible froid, correspondant au froid naturel accumulé à la date du prélèvement), puis après conservation des rameaux à environ 2 °C (Suisse : 1,2 ± 0,4 °C ; Chine : 2,0 ± 0,7 °C) et sous une photopériode de 8 h.

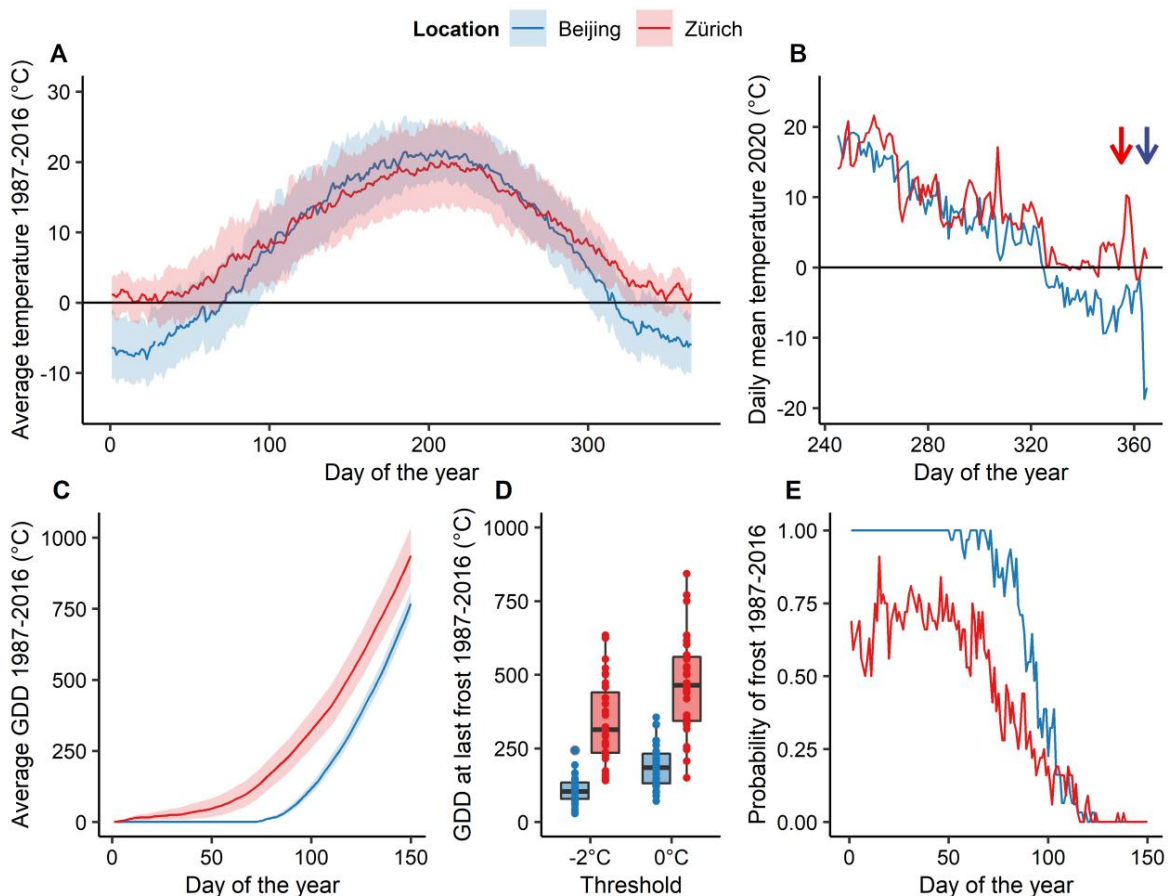


Figure 1 : Caractéristiques climatiques des sites d'étude près de Pékin et de Zurich. Les données proviennent d'une station météorologique située à proximité de la zone d'échantillonnage. (A) Évolution annuelle des températures moyennes, minimales et maximales ; (B) Température moyenne journalière de l'automne 2020 sur les deux sites d'étude. Les dates d'échantillonnage (soit J350 pour Zurich et J363 et J365 pour Pékin) sont indiquées par des flèches de couleur correspondante. (C) Cumul moyen des degrés-jours de croissance (GDD) (moyenne  $\pm$  erreur standard ; seuil : 0 °C) au printemps. (D) Cumul des degrés-jours de croissance (seuil : 0 °C) lors du dernier gel printanier de l'année (inférieur à -2 °C ou à 0 °C) sur la période 1987-2016. (E) Probabilité de gel journalière à long terme (températures minimales journalières < 0 °C) au printemps sur la période 1987-2016.

Nous avons appliqué une photopériode de huit semaines, visant à simuler des conditions de froid naturel maximal (froid naturel cumulé à la date d'échantillonnage et 56 jours de froid artificiel), afin de simuler les conditions photopériodiques les plus contrastées possibles sur les sites étudiés. Cette photopériode correspond aux durées d'ensoleillement minimales (8 h, solstice d'hiver) et maximales (16 h, solstice d'été).

Les huit chambres climatiques utilisées en Suisse étaient équipées de lampes halogènes (Philips MASTER TL-D) avec une densité de flux de photons photosynthétiques (PPFD)  $\uparrow 100 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ , et

Les quatre chambres climatiques en Chine étaient équipées de LED (Philips Greenpower LED Top-lighting) avec PPFD  $\uparrow 161 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . La photopériode était automatiquement réglée sur 8 h et 16 h (jour le plus court et le plus long à cette latitude) dans les chambres climatiques en Suisse, tandis qu'elle était appliquée manuellement en Chine à l'aide de couches de papier aluminium noir à l'intérieur des chambres qui recouvraient les échantillons soit de 17 h à 9 h (photopériode de 8 h), soit de 1 h à 9 h (photopériode de 16 h), comme décrit dans Wu et al. (2022a).

L'occlusion des vaisseaux a été évitée pendant l'expérience en recoupant la base de chaque bouture d'environ 0,5 cm et en remplaçant l'eau déminéralisée chaque semaine pour les traitements à 15 °C et 20 °C, et toutes les deux semaines pour les traitements à 5 °C et 10 °C. Les températures de tous les traitements ont été enregistrées à l'aide d'enregistreurs de température HOBO (Suisse : HOBO MX2203, Chine : HOBO MX2202, Onset Computer Corporation, Bourne, MA, États-Unis). Toutes les chambres climatiques ont permis de maintenir des températures stables, les températures moyennes se situant à  $\pm 1$  °C de la valeur cible (Figure supplémentaire 1).

## Suivi phénologique

Le développement des bourgeons a été suivi deux fois par semaine selon une échelle catégorielle à quatre stades (Vitasse, 2013) : au stade 0 (bourgeon dormant), aucun bourgeon n'était visible ; au stade 1 (gonflement du bourgeon), les bourgeons étaient gonflés et/ou en allongement ; au stade 2 (éclosion), les écailles des bourgeons étaient ouvertes et les feuilles partiellement visibles ; au stade 3 (débourement), les feuilles avaient complètement émergé des bourgeons mais étaient encore repliées, frisées ou pendantes, selon l'espèce ; et au stade 4 (feuille déployée), au moins une feuille était complètement déployée. La date de chaque stade a été enregistrée pour le premier bourgeon de chaque rameau. Chaque rameau a été recoupé et examiné chaque semaine afin de vérifier l'intégrité des bourgeons et des vaisseaux. La plupart des espèces ont présenté un taux de survie élevé des boutures, quel que soit le traitement (Figure supplémentaire 2). Cependant, un faible refroidissement (c.-à-d. des échantillons placés immédiatement en conditions de forçage en décembre) et une exposition à une température de forçage de 20 °C ont entraîné une mortalité relativement élevée chez l'érable sycomore, quelle que soit la photopériode, ainsi que chez le hêtre européen et le tilleul à petites feuilles en faible photopériode (8 h). Pour plusieurs espèces, les boutures n'ont pas pu atteindre le stade phénologique 4 à une température de forçage de 5 °C. Le pourcentage de bourgeons ayant atteint au moins le stade 2 a été évalué pour les espèces suisses comme indicateur de la vitalité des rameaux (Figure supplémentaire 3). Cette évaluation a été réalisée 2 semaines après l'observation du stade 2 pour les boutures exposées à des conditions de forçage de 15 et 20 °C et 3 semaines après l'observation du stade 2 pour les boutures exposées à des conditions de forçage de 5 et 10 °C.

## Analyse des données et statistiques

Pour l'analyse, nous nous sommes concentrés sur le débourement, car ce stade représente le premier indicateur clairement visible de l'émergence des feuilles pour toutes les espèces. De plus, les stades ultérieurs peuvent dépendre de la disponibilité des ressources (flux d'eau et de nutriments établis), qui peuvent être limitées lors de l'utilisation de boutures (Vitasse et Basler, 2014). Nous avons évalué les différences entre les traitements en termes de temps thermique de débourement, c'est-à-dire le nombre de jours nécessaires au débourement sous une température de forçage constante donnée, et en cumulant les degrés-heures de croissance (DHC).

---

débourrement pour les conditions de refroidissement et de forçage, en utilisant 0 °C comme seuil d'accumulation du forçage. Les températures ont été enregistrées avec une résolution temporelle de 30 min à l'intérieur de chaque chambre climatique. L'équation (1) a été utilisée pour calculer l'accumulation de GDH avec  $t_1$  correspondant au temps de début d'exposition à la condition de forçage expérimentale,  $t_{BB}$  au temps de débourrement et  $T_t$  à l'enregistrement de température à une résolution de 30 min.

$$GDH = \sum_{t_1}^{t_{BB}} \max(T_t - 0, 0) \quad (1)$$

Nous avons évalué la prévisibilité climatique en analysant une série temporelle de 30 ans de températures de l'air à 2 m au-dessus du sol, de 1987 à 2016, dans deux stations météorologiques proches des sites d'échantillonnage correspondants (Pékin : 39° 56' N, 116° 17' E, 54 m d'altitude ; Zurich : 47° 21' N, 8° 27' E, 424 m d'altitude). Pour cette analyse, nous avons utilisé les degrés-jours de croissance (DJC), calculés de la même manière que les degrés-jours de croissance (DJC), mais à une résolution journalière. L'accumulation moyenne des températures de forçage, les DJC accumulés au dernier jour de gel (c.-à-d. température minimale journalière < 0 °C ou < -2 °C) et la probabilité de gel (c.-à-d. température minimale journalière < 0 °C) ont été calculés pour chaque jour de l'année (figures 1C, 1D et 1E).

Nous avons ajusté des modèles linéaires mixtes généralisés bayésiens pour chaque espèce, en incluant le refroidissement artificiel (2 conditions), la température de forçage (variable continue), la photopériode (2 conditions) et toutes les interactions possibles à deux facteurs comme effets fixes, l'identité de l'arbre donneur comme effet aléatoire et des distributions a priori normales. Les modèles d'inférence bayésiens ont été choisis car ils permettent d'attribuer une probabilité à une hypothèse à partir des données expérimentales actuelles (voir Ellison 2004, Trotta 2008, van de Schoot et al. 2021). Les variables dépendantes (c.-à-d. le nombre de jours de forçage et l'accumulation de GDH au débourrement) et la variable indépendante « température de forçage » ont été transformées par le logarithme népérien afin de normaliser les données et de modéliser avec précision les effets non linéaires de la température de forçage sur le nombre de jours de forçage et l'accumulation de GDH au débourrement (voir Wolkovich et al. 2021). Tous les modèles ont été ajustés à l'aide du package R `rstanarm` (2.21.1), qui offre une interface avec la bibliothèque Stan C++ pour l'estimation bayésienne (Stan Development Team, 2022). Chaque modèle a été exécuté sur quatre chaînes avec 2 000 itérations (dont 400 itérations d'échauffement) et des distributions a priori par défaut. L'analyse de sensibilité montre que la modification des distributions a priori n'affecte pas les résultats (figures supplémentaires 4 et 5). Les coefficients  $R_{hat}$  et les tailles d'échantillon effectives (ESS) ont été utilisés pour évaluer la performance des modèles (tableaux supplémentaires 1 et 2). Les distributions a posteriori (c.-à-d. les sorties du modèle) ont été obtenues à l'aide du package `bayestestR` (0.11.0) et visualisées à l'aide du package `bayesplot` (1.8.1, figures supplémentaires 6 et 7). L'interprétation statistique du modèle a été réalisée à l'aide des facteurs de Bayes (BF10). Toutes les analyses et tous les graphiques ont été effectués avec R (R Core Team, 2022), version 4.1.1. Nous présentons la médiane et les intervalles de crédibilité correspondants à 89 % dans toutes les figures et tous les tableaux, sauf dans l'analyse de sensibilité où les intervalles de crédibilité à 50 % sont indiqués.

## Résultats

### Effet du refroidissement et de la photopériode

Le nombre de jours de forçage nécessaires pour que le débourrement soit significatif (jours de forçage)

Les différences observées variaient selon les espèces (Figure 2), conformément à la séquence observée en milieu naturel. Plus précisément, nous avons observé le débourrement des bourgeons chez les espèces des genres *Betula* et *Carpinus*.

plus facilement que les autres espèces, quel que soit le site, par exemple en moins de 5 semaines

et 2 semaines pour le débourrement lorsqu'ils sont exposés à une température forcée de 20 °C sous des conditions de basses et hautes températures les conditions de pré-refroidissement, respectivement (Tableau supplémentaire 1). De plus, toutes les espèces asiatiques ont montré un temps de débourrement plus court que les espèces européennes du même genre, quelle que soit leur origine par exemple, l'érable du Shantung a eu besoin d'un temps similaire pour débourrement que le bouleau argenté et le charme européen pour la plupart des traitements (Figure 2).

Globalement, le bouleau de Dahurie a nécessité le moins de jours de forçage pour le débourrement, quel que soit le traitement, tandis que l'érable sycomore, le hêtre européen et le tilleul à petites feuilles ont nécessité le plus grand nombre de jours. nombre de jours de forçage jusqu'au débourrement (Figure 2).

Toutes les espèces ont réduit le nombre de jours de forçage nécessaires au débourrement avec l'augmentation de la température, indépendamment du pré-refroidissement et des conditions photopériodiques. De plus, la plupart des espèces

Le débourrement nécessitait plus de jours dans des conditions de pré-refroidissement moins strictes et l'effet d'un pré-refroidissement plus intense augmentait avec la température. Ainsi, la plupart des

Les espèces ont réagi plus rapidement à l'augmentation de la température grâce à huit semaines supplémentaires de réchauffement artificiel. refroidissement (figure 2). Le charme commun, par exemple, a nécessité en moyenne 2,4 fois moins de jours

le débourrement à 20 °C (9,6 jours) contre 10 °C (23,1 jours) après une pré-refroidissement plus intense et

Le débourrement est 1,8 fois plus rapide à 20 °C (33,9 jours) qu'à 10 °C (60,9 jours) après

un prérefroidissement plus faible. Cependant, contrairement aux autres espèces, le bouleau argenté et le chêne pédonculé

Le tilleul à petites feuilles a réagi différemment. Le bouleau argenté n'a montré aucune interaction entre les conditions de pré-refroidissement et la température de forçage, tandis qu'aucun effet de

Il a été constaté qu'un refroidissement artificiel supplémentaire de huit semaines était nécessaire pour le chêne pédonculé et le chêne à petites feuilles. citron vert (Tableau supplémentaire 1).

Toutes les espèces asiatiques ont montré une diminution plus rapide du nombre de jours de forçage avec l'augmentation de température (c'est-à-dire une sensibilité à la température plus élevée) que les espèces européennes du même genre

(Figure 2 et Tableau supplémentaire 1). De plus, des espèces de bouleau et de charme

Le genre et le chêne pédonculé ont montré une sensibilité à la température plus élevée que les autres espèces

du même site. Le chêne pédonculé, cependant, a montré une sensibilité à la température similaire à celle de

Les espèces de bouleau et de charme asiatiques présentent une sensibilité à la température plus faible dans des conditions de pré-refroidissement moins sévères, mais inférieure à celle de toutes les espèces asiatiques dans des conditions de pré-refroidissement plus sévères. Hêtre européen a montré la plus faible sensibilité à la température de toutes les espèces étudiées (Figure 2 et Tableau supplémentaire 1).

Le bouleau blanc, le hêtre européen et le chêne pédonculé ont présenté des réponses distinctes aux traitements photopériodiques.

Une photopériode plus longue (16 h) comparée à une photopériode plus courte (8 h) a réduit

le nombre de jours nécessaires au débourrement du bouleau argenté, indépendamment de la température de forçage et de la pré-

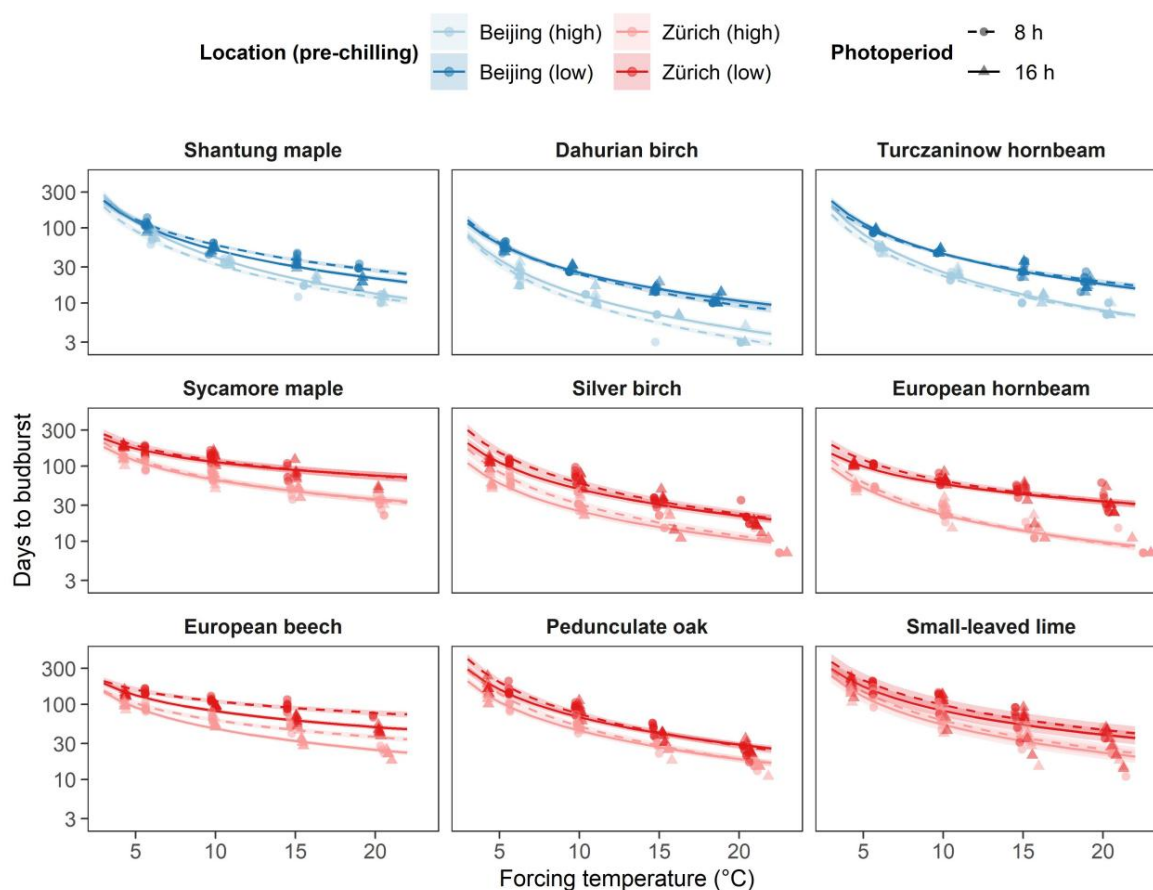


Figure 2 : Effet des différents traitements thermiques (forçage) sur le temps de débournement (jours) sous différentes conditions de pré-refroidissement et de photopériode. Les relations prédites à partir de Les modèles finaux sont représentés par des lignes continues avec des intervalles de crédibilité correspondants de 0,89. Refroidissement Les traitements et les emplacements sont représentés par des couleurs, le bleu indiquant les espèces en croissance À proximité de Pékin, le rouge indique les espèces poussant près de Zurich. Les conditions de pré-refroidissement sont indiquées par une luminosité plus faible (pré-refroidissement élevé) et plus élevée (pré-refroidissement faible). tandis que les traitements photopériodiques sont représentés par des lignes et des triangles pleins (photopériode de 16 h) et des lignes et des points en pointillés (photopériode de 8 h).

conditions de froid. Le hêtre européen a montré un effet photopériodique croissant avec l'augmentation de la température, tandis qu'un effet photopériodique décroissant avec l'augmentation de la température était

Ce phénomène a été observé chez le chêne pédonculé. Après une période de pré-refroidissement plus intense, le hêtre européen, par exemple, a nécessité en moyenne 1,4 fois plus de jours pour débournement à une photopériode de 8 h et une température de forçage de 20 °C (+12 jours), et le chêne pédonculé a nécessité 1,3 fois plus de jours pour débournement.

à une photopériode de 8 h et une température de forçage de 5 °C (+20,9 jours) (Figure 2 et Supplémentaire Tableau 1).

---

## Exigence de GDH pour le débourrement entre les espèces européennes et asiatiques

Globalement, les espèces asiatiques ont présenté des besoins en forçage radiatif inférieurs à ceux des espèces européennes du même genre (Figure 3). Cet écart a disparu entre les espèces de charme européennes et asiatiques, mais pas pour les espèces de bouleau et d'érable européennes dans des conditions de pré-friction plus intenses. De manière générale, le bouleau de Dahurie, espèce asiatique, a nécessité de loin le moins de degrés-heures de croissance (DHC) pour le débourrement, quel que soit le traitement, tandis que l'érable sycomore, espèce européenne, a nécessité le plus grand nombre de DHC pour le débourrement en conditions de faible pré-friction (Figure 3). Les espèces des genres bouleau et charme ont nécessité moins de degrés-heures de croissance (DHC) pour le débourrement que les autres espèces de même origine (Figure 3). Une pré-friction intense a manifestement réduit le nombre de DHC nécessaires au débourrement pour la plupart des espèces, à l'exception du bouleau de Dahurie, du chêne pédonculé et du tilleul à petites feuilles. Toutes les espèces d'érable et de charme, ainsi que le hêtre européen, ont présenté une évolution divergente entre les conditions de pré-friction faibles et intenses avec l'augmentation de la température. Pour ces espèces, l'effet de conditions de pré-refroidissement plus longues augmente avec l'augmentation de la température de forçage (Figure 3, Tableau supplém). Le charme commun a présenté une réponse plus marquée à huit semaines supplémentaires de refroidissement artificiel que toutes les autres espèces étudiées, et a pu réduire son taux de GDH d'un facteur 2,6 à une température de forçage de 20 °C. En revanche, aucune différence notable n'a été observée entre les traitements de refroidissement pour le bouleau de Dahurie, dont le taux de GDH n'a pas diminué du tout à une température de 20 °C.

## La plupart des espèces présentent une accumulation non linéaire des températures de forçage

Une accumulation linéaire de GDH pour prédire le débourrement donnerait des valeurs de GDH similaires pour les différents traitements. Or, nous avons constaté que toutes les espèces asiatiques présentaient une réduction de leurs besoins en GDH avec l'augmentation de la température, indépendamment des traitements de froid préalables et de la photopériode (3 et Figure 3). Cette tendance indique une accumulation non linéaire des températures de forçage, les températures de forçage plus élevées étant plus efficaces que les températures plus basses. En revanche, les espèces européennes présentaient des besoins en GDH très variables selon les conditions de pré-froidissement. Le bouleau blanc, le chêne pédonculé et le tilleul à petites feuilles ont vu leurs besoins en GDH diminuer avec l'augmentation de la température, indépendamment des traitements préalables, comme les espèces asiatiques (Figure 3). Les besoins en GDH pour le débourrement du hêtre européen ont augmenté avec l'augmentation de la température de forçage, indépendamment des conditions de pré-froidissement et de photopériode, tandis que les besoins en GDH de l'érable sycomore n'ont augmenté avec l'augmentation de la température de forçage qu'après des conditions de pré-froidissement plus faibles. Ainsi, les besoins en froid n'étaient probablement pas entièrement satisfaits pour ces deux espèces, même après un pré-froidissement intense. Le charme européen a montré une réponse quelque peu intermédiaire, les besoins en GDH augmentant avec la température dans des conditions de pré-refroidissement faibles, tandis que les besoins en GDH diminuent avec la température dans des conditions de pré-refroidissement élevées (Figure 3).

De plus, nous avons constaté des variations significatives et distinctes des besoins en GDH en fonction de la photopériode chez le bouleau blanc, le chêne pédonculé et le hêtre européen, comme cela avait déjà été observé pour le nombre de jours avant le débourrement (Figure 3). Le bouleau blanc nécessitait moins de GDH à une photopériode de 16 h qu'à une photopériode de 8 h, indépendamment de la température de forçage et de la période de froid préalables. L'effet photopériodique augmentait avec la température de forçage chez le hêtre européen et le hêtre européen.

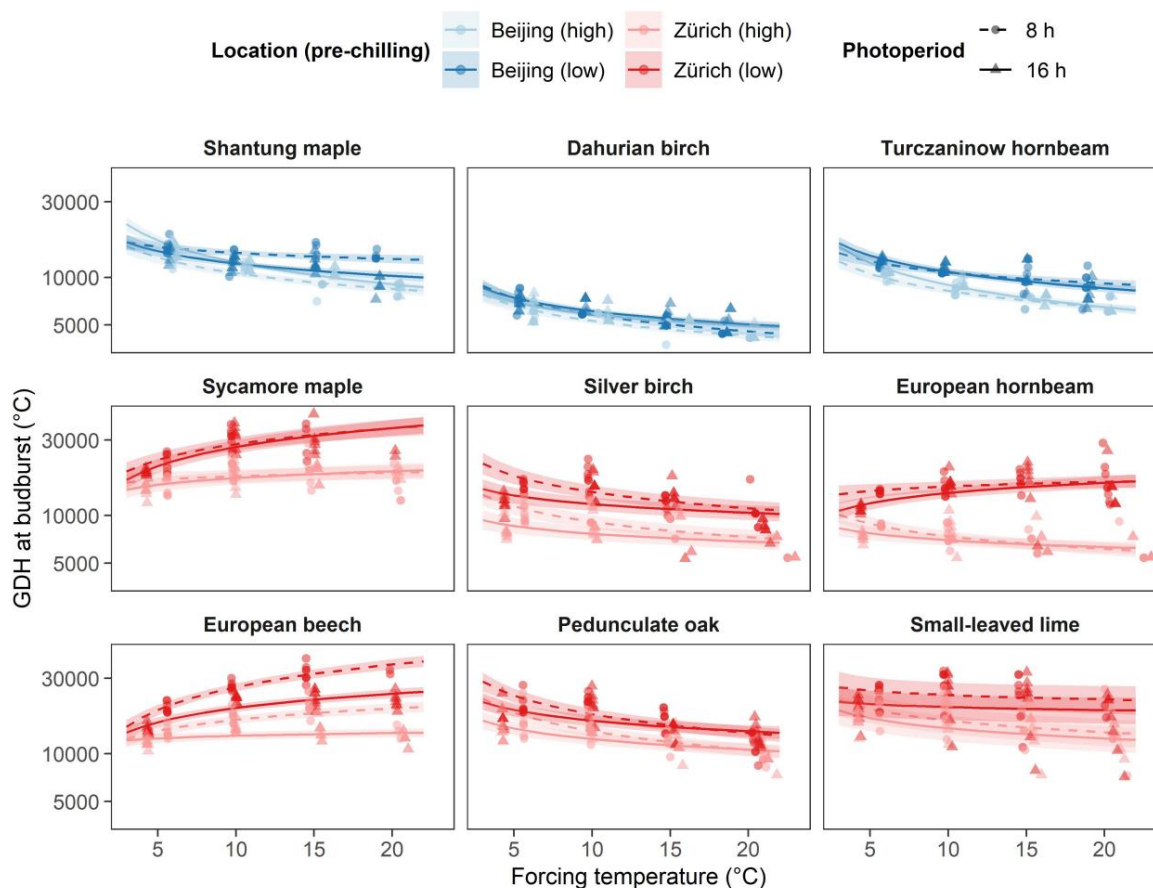


Figure 3 : Effet des différents traitements thermiques (forçage) sur les degrés-heures de croissance (DHC) sous différentes conditions de pré-refroidissement et de photopériode. Les relations prédites par le modèle final sont représentées par des lignes continues avec leurs intervalles de crédibilité respectifs de 0,89.

Les traitements de refroidissement et les lieux sont représentés par des couleurs : le bleu indique les espèces poussant près de Pékin et le rouge celles poussant près de Zurich. Les conditions de pré-refroidissement sont indiquées par une luminosité plus faible (pré-refroidissement élevé) et plus élevée (pré-refroidissement faible), tandis que les traitements photopériodiques sont représentés par des lignes et des triangles pleins (photopériode de 16 h) et par des lignes et des points pointillés (photopériode de 8 h).

La consommation d'énergie solaire (GDH) a diminué avec l'augmentation de la température chez le chêne pédonculé (figure 3 et tableau supplémentaire 2). Plus précisément, le hêtre européen a nécessité en moyenne près de 50 % de GDH en plus à une photopériode de 8 h et une température de forçage de 20 °C, quelles que soient les conditions de pré-refroidissement, tandis que le chêne pédonculé a nécessité en moyenne 25 % de GDH en plus à une photopériode de 8 h et une température de forçage de 5 °C, quelles que soient les conditions de pré-refroidissement.

---

## Discussion

Bien que de nombreuses études expérimentales se soient concentrées sur la détermination de la plage de températures de forçage responsables de la levée de dormance (par exemple, Malyshev et al., 2018 ; Fu et al., 2019a), les études visant à quantifier l'efficacité et la plage de températures de forçage pour des conditions de froid et de photopériode données sont rares et ont majoritairement été réalisées avec des températures de forçage légèrement supérieures (max.  $\rightarrow 5$  °C) aux conditions ambiantes (Flynn et Wolkovich, 2018 ; Wang et al., 2020). Ainsi, cette expérience transcontinentale offre une approche unique pour comparer l'efficacité de différents forçages, températures de forçage et photopériodes et dissocier leurs effets individuels sur des espèces phylogénétiquement apparentées provenant de différentes régions biogéographiques, en utilisant les mêmes paramètres expérimentaux et une large gamme de températures de forçage constantes. Compte tenu des limites de la transposition des résultats de cette expérience aux environnements naturels, nous avons constaté que les besoins en chaleur pour le débourrement diminuent considérablement avec l'augmentation de la température de forçage pour la plupart des espèces soumises à des conditions de froid plus élevées. Nos résultats démontrent donc l'effet diversifié, mais universel, du froid sur la vitesse de levée de dormance chez les espèces d'arbres feuillus tempérés. Les espèces d'Asie orientale ont présenté des besoins en forçage radiatif inférieurs à ceux des espèces européennes du même genre, notamment en conditions de froid modéré. De plus, nous démontrons que la photopériode peut influencer la quantité de GDH nécessaire au débourrement, ainsi que la relation entre le froid et le forçage radiatif chez certaines espèces, l'effet le plus marqué étant observé chez le hêtre européen.

### L'effet de conditions expérimentales de refroidissement et de forçage très variables

Conformément aux études expérimentales précédentes, nous avons constaté que presque toutes les espèces testées présentaient des besoins en froid moins importants après une exposition prolongée au froid, soit après huit semaines à 2 °C. Ceci suggère que la plupart des espèces n'avaient pas atteint leurs besoins en froid fin décembre, comme l'ont également montré des études expérimentales antérieures (Laube et al., 2014 ; Man et al., 2017 ; Baumgarten et al., 2021). De façon surprenante, nous avons observé des sensibilités au froid et au forçage nettement différentes entre les espèces d'un même genre, ce qui indique que les besoins en froid et en forçage pour la levée de dormance et le débourrement ne sont pas des caractères phylogénétiques fortement conservés, mais dépendent plutôt du climat d'origine du milieu où l'espèce a évolué récemment. Par exemple, l'érable de Shantung asiatique était la seule espèce semblant avoir satisfait à ses besoins en froid à la fin décembre, tandis que l'érable sycomore, son proche parent européen, nécessitait la plus grande quantité de froid parmi toutes les espèces étudiées. Les genres Bouleau et Charme exigeaient moins de forçage que la plupart des autres espèces. Cependant, le Charme d'Europe n'a montré une forte réactivité aux températures de forçage qu'après une exposition prolongée à des conditions de froid, conformément aux travaux antérieurs (Baumgarten et al., 2021). Plutôt qu'une forte composante phylogénétique expliquant la quantité de froid et de forçage nécessaire au débourrement, nous proposons que ces caractéristiques soient plutôt plastiques et aient été façonnées par l'évolution pour s'adapter aux conditions climatiques locales ou régionales à long terme, notamment en ce qui concerne le risque de gelées tardives dommageables (Lenz et al., 2016 ; Gao et al., 2022). Les espèces de l'est de la Chine semblent avoir de faibles besoins en froid et en forçage radiatif, et sont donc capables de réagir rapidement à la hausse des températures printanières, ce qui est cohérent avec le climat de fond général caractérisé par une forte

---

La prévisibilité climatique se caractérise par une transition rapide des températures négatives aux températures positives au début du printemps. En revanche, les espèces européennes subissent un forçage radiatif et un refroidissement plus importants. exigence, en veillant à ce qu'ils ne réagissent pas trop rapidement à un hiver plus rigoureux ou à un printemps précoce les températures, car le risque de gelées printanières est plus élevé et beaucoup moins prévisible qu'en Asie de l'Est (Figure 1A, E). Cette transition rapide des températures de congélation aux températures hors gel Cela pourrait également expliquer pourquoi les espèces d'Asie de l'Est n'ont pas pu avancer leur phénologie printanière. dans une plus grande mesure que les espèces d'Europe centrale par °C de réchauffement jusqu'à présent (voir Vitasse et al. 2009, Dai et al. 2014). Cependant, un refroidissement hivernal plus important sur le site d'Asie de l'Est à la date d'échantillonnage pourrait avoir amplifié la force de la tendance observée (Figure 1B).

La combinaison de basses températures de refroidissement et de températures de forçage élevées (c.-à-d. 15 °C et 20 °C) La séquence de débourrement a été modifiée chez certaines espèces. Le chêne pédonculé, par exemple, a subi une modification substantielle. La nécessité de cette stimulation pour le débourrement diminue avec l'augmentation de la température de stimulation. Par conséquent, cette espèce requiert moins de stimulation à haute température que le hêtre européen. pour tout traitement et avec un forçage moindre que le charme européen en conditions de faible froid. Ce constat est conformément aux travaux antérieurs qui ont montré que les chênes blancs européens réagissent fortement à la chaleur Les températures printanières favorisent le débourrement du bouleau blanc plus tôt que chez le bouleau argenté ou le hêtre européen, et ce dernier est beaucoup moins sensible aux besoins en froid que le hêtre européen. (Wenden et al., 2020). Ainsi, l'accumulation du forçage linéaire avec un seuil de base de 0 °C ou 5 °C néglige l'accumulation non linéaire du forçage des espèces tempérées à des températures de forçage élevées et peut fournir des prédictions inexactes des processus se déroulant à l'intérieur des bourgeons et cellules. Par conséquent, une nouvelle hausse des températures est susceptible de modifier le débourrement des arbres à feuilles caduques des régions tempérées en raison de leurs besoins très spécifiques et de leur sensibilité au froid, forçant et la photopériode, avec des décalages phénologiques plus marqués attendus pour les espèces à faible besoin en froid. exigence et insensibilité à la photopériode (Laube et al., 2014, Hu et al., 2022). En revanche, les espèces ayant des besoins en froid plus élevés et/ou étant sensibles à la photopériode, comme Le hêtre européen pourrait avancer beaucoup moins son stade phénologique printanier, ce qui pourrait avoir des répercussions. leur compétitivité avec d'autres espèces pour une nouvelle fenêtre d'opportunité pour les ressources (lumière, eau, nutriments).

## L'accumulation forcée, un processus linéaire ?

Le fait que la plupart des espèces aient nécessité moins de GDH à une température de forçage constante plus élevée dans des conditions de pré-refroidissement plus importantes suggère une accumulation non linéaire de la température de forçage au-dessus de 5 °C avec une efficacité thermique plus élevée à des températures de forçage plus élevées. Cela suggère que les modèles sigmoïdes intégrant le refroidissement et le forçage sont probablement plus adaptés pour représenter la physiologie végétale et pourrait donc être plus appropriée pour prédire le moment du débourrement des bourgeons des plantes tempérées arbres (Chaine, 2000). Cependant, il convient d'interpréter cela avec prudence, car cela constitue un changement de forçage. Le seuil dans les modèles GDH pourrait modifier l'interprétation de l'efficacité thermique. Par exemple, lors du changement du seuil de température de 0 °C à 2 °C, aucun des Européens Les espèces montreraient une sensibilité croissante à la température avec l'augmentation de la température et l'effet d'un refroidissement intense serait plus marqué pour les espèces asiatiques (figure supplémentaire 8). Cette question importante nécessite des recherches expérimentales supplémentaires sur les espèces concernées.

des seuils de température spécifiques qui devraient servir de base à l'accumulation de chaleur pour prédire le débourrement.

L'érable sycomore et le hêtre européen ont nécessité un forçage plus important aux températures moyennes et élevées (10, 15 et 20 °C) qu'à basse température (5 °C), même après une période de froid prolongée. Ce résultat est probablement dû aux besoins élevés en froid de ces deux espèces, qui ne sont vraisemblablement pas entièrement satisfaits même après un prétraitement au froid prolongé (Vi-tasse et Basler, 2012 ; Dantec et al., 2014). Étant donné que la plage de températures de froid semble efficace pour lever la dormance entre -2 °C et 10 °C (Baumgarten et al., 2021), ces espèces ont probablement bénéficié d'un froid supplémentaire à 5 °C et, dans une moindre mesure, à 10 °C, réduisant ainsi la quantité de chaleur nécessaire au débourrement.

#### Sensibilité des espèces à la photopériode

Le hêtre européen est l'espèce qui a présenté la variation de sensibilité thermique la plus importante sous les différents traitements photopériodiques, confirmant ainsi sa sensibilité à la photopériode, comme démontré précédemment dans plusieurs expériences (Laube et al., 2014 ; Fu et al., 2019b). Fait intéressant, le hêtre européen a montré un effet photopériodique plus marqué à la fois par températures élevées et/ou faible exposition au froid, suggérant que des conditions de froid intense compensent un déficit de signaux photopériodiques, tandis qu'une photopériode plus longue pourrait également compenser un manque de froid, comme l'ont montré des expériences antérieures (Caffarra et Donnelly, 2011 ; Laube et al., 2014). Outre le hêtre européen, un effet photopériodique a également été observé chez le bouleau blanc et le chêne pédonculé. Cependant, aucune relation entre la phylogénie ou le stade de succession et la sensibilité photopériodique n'a été mise en évidence, comme l'ont déjà souligné Way et Montgomery (2015). En réalité, le bouleau blanc et le chêne pédonculé se sont montrés légèrement sensibles à la photopériode et ont avancé leur phénologie d'une photopériode courte (8 h) à une photopériode très longue (16 h), notamment à basses températures. Ce résultat suggère que la photopériode agit davantage comme un signal accélérant la phénologie printanière chez la plupart des arbres feuillus tempérés que comme un facteur déterminant en soi (Fu et al., 2019a). Une contribution importante à l'avenir serait d'étudier les espèces de la famille des Fagacées, qui comprennent les genres chêne, hêtre et châtaignier ayant colonisé de vastes régions de l'hémisphère nord, afin de mieux comprendre comment ces espèces ont développé une sensibilité à la température et à la photopériode pour éviter les gelées printanières dommageables une fois installées dans de nouveaux territoires (Zohner et al., 2016 ; Wu et al., 2022b).

Les espèces d'Asie orientale sont probablement moins vulnérables aux dégâts causés par le gel tardif du printemps.

Le climat de Pékin et de ses environs est continental, avec une transition rapide des températures froides aux températures chaudes au printemps (Figure 1A). Ainsi, le risque de faux printemps (c'est-à-dire lorsque les jeunes feuilles sont endommagées par le gel) reste faible en Asie de l'Est, même pour les espèces pionnières comme le bouleau de Dahurie et le charme de Turczaninow. Ceci explique peut-être pourquoi ces espèces réagissent beaucoup plus facilement aux variations de température que les espèces européennes du même genre (par exemple, le bouleau blanc et le charme commun). Contrairement aux espèces d'Asie de l'Est, les espèces d'Europe centrale sont exposées à un climat moins prévisible, avec des gelées tardives au printemps.

susceptible de se produire en avril et mai (figure 1C, D, E). Par conséquent, les espèces d'Europe centrale ont développé un besoin en chaleur plus élevé pour l'éclosion des bourgeons, ce qui leur permet d'éviter le rinçage. lors de périodes de redoux inhabituelles en fin d'hiver et au début du printemps (Lenz et al., 2016, Bigler et Bugmann, 2018). Une comparaison entre le forçage cumulé lors du dernier épisode de gel (température de l'air inférieure à 0 °C) et le besoin de forçage prévu pour le débourrement, déterminé lors de notre expérience (marge de sécurité), ont révélé que les espèces d'Asie de l'Est seraient rarement exposées au gel. (marge de sécurité positive) même en cas de conditions de froid intense, tandis que les espèces d'Europe centrale présentent des marges de sécurité plus faibles, voire négatives, notamment lorsque ces conditions seraient exposés à des conditions de froid plus longues (Figure 4). Cela suggère que les espèces d'arbres européennes Il est possible que les espèces d'Asie de l'Est aient développé des besoins en froid plus importants que les espèces asiatiques en raison de la moindre prévisibilité des gelées tardives printanières en Europe centrale. Les espèces d'Asie de l'Est pourraient donc être moins... plus vulnérables aux dommages causés par le gel au cours des prochaines décennies que les espèces d'Europe centrale du même genre. Cependant, outre le fait d'échapper aux dégâts du gel en étant plus conservatrices face à l'augmentation de la température avec des besoins en froid et en photopériode plus élevés, elles agissent comme En guise de protection, les plantes moins conservatrices peuvent également se protéger en produisant des températures élevées de congélation. bourgeons et feuilles résistants, comme on le trouve souvent chez les espèces à débourrement précoce (Lenz et al., 2013).

## Limites

Bien que nous ayons utilisé des plages d'exposition au froid, des températures de forçage et des photopériodes qui Ces paramètres, très artificiels et sans fluctuations, nous ont permis de dissocier leur effet propre sur la phénologie printanière plutôt que de fournir des prédictions précises sur le déroulement du printemps. La phénologie avancera sous l'effet du réchauffement climatique futur. Cependant, l'absence de fluctuations diurnes de température pourrait avoir influencé la relation entre le forçage et le refroidissement, car elle Il a été démontré que la température diurne a plus d'effet que la température nocturne (Fu et al., 2016).

De plus, la différence entre les espèces en matière de résistance au gel des tissus nouvellement formés est également La sensibilité au froid est très spécifique à chaque espèce (Lenz et al., 2013), et la vulnérabilité de certaines espèces aux gelées tardives de printemps doit également être ajustée à leur résistance au froid spécifique, qui reste à évaluer pour certaines espèces étudiées dans cette expérience, notamment pour les espèces asiatiques. On s'attend à ce que les jeunes feuilles des arbres d'Asie orientale présentent une résistance au gel inférieure à celle des arbres d'Europe centrale, car elles sont globalement moins exposées aux gelées tardives de printemps. De plus, Certaines espèces européennes, comme l'érable sycomore et le hêtre européen, ont présenté des caractéristiques plus conservatrices que toutes les espèces étudiées dans cette expérience, avec des besoins en froid plus élevés. la levée de dormance ou une combinaison de froid intense et de photopériodes longues. Par conséquent, ces Les espèces pourraient mieux éviter les dommages causés par le gel grâce à la progression plus lente du printemps. phénologie avec des températures printanières croissantes par rapport aux espèces plus opportunistes (Körner et Basler, 2010). Cependant, ils ne pourraient pas profiter de la « nouvelle fenêtre de L'« opportunité » de croissance et de développement pourrait s'avérer décisive au stade de jeune pousse pour la compétitivité et l'établissement à long terme. Nous ne pouvons exclure un effet supplémentaire d'une plus grande Le refroidissement hivernal cumulé des espèces d'Asie de l'Est par rapport à celui des espèces d'Europe centrale à la date d'échantillonnage (figure 1B), tandis que différentes sources lumineuses (c.-à-d. lampes halogènes à Zurich et

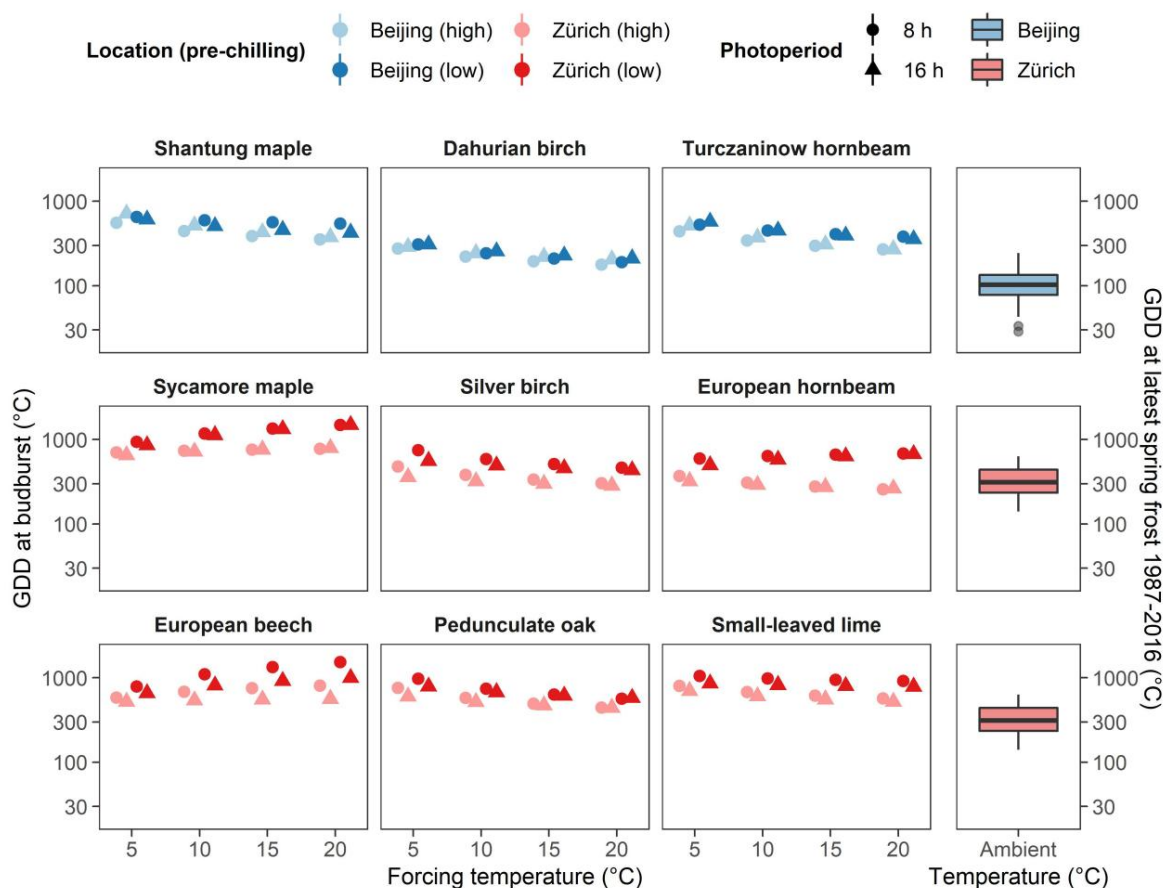


Figure 4 : GDD requis pour le débourrement des neuf espèces étudiées sous différentes températures de forçage, conditions de pré-refroidissement et photopériode telles que prédites par le modèle bayésien à effets mixtes (à gauche) et GDD observés au dernier gel printanier sur les sites étudiés (à droite).

On constate une plus grande différence entre les besoins en degrés-jours de croissance (GDD) prévus et observés près de Pékin qu'à proximité de Zurich. On observe également une influence plus faible des conditions de pré-refroidissement (luminosité) chez les espèces d'Asie de l'Est (rangée supérieure) que chez les espèces d'Europe centrale (deux rangées inférieures).

L'utilisation d'ampoules LED à Pékin n'explique probablement pas pourquoi les effets photopériodiques n'ont été observés que chez les espèces européennes, étant donné les très faibles densités de flux photonique ( $\rightarrow 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) employées lors de l'expérience. Par ailleurs, notre étude expérimentale portait sur un nombre limité d'espèces : seulement trois espèces asiatiques et six espèces européennes. Afin de confirmer la robustesse de nos résultats, des expériences similaires devraient inclure davantage d'espèces provenant de ces régions, ainsi que des régions présentant des transitions hiver-printemps différentes, comme l'est de l'Amérique du Nord.

## Conclusion

Notre expérience factorielle complète, incluant trois espèces appartenant au même genre mais poussant soit en Europe, soit en Asie, et trois autres espèces européennes, a montré que l'augmentation des températures hivernales et printanières a de multiples effets sur la phénologie printanière des espèces d'arbres à feuilles caduques. On s'attend à ce que le débourrement se poursuive à l'avenir, en particulier pour les espèces plus opportunistes qui ont des besoins moindres en froid et en photopériode pour le débourrement, tandis que l'absence de contraintes de froid et de photopériode est susceptible de ralentir le débourrement des espèces plus conservatrices. Notre expérience transcontinentale a également montré que les espèces d'Asie de l'Est étaient en général plus sensibles aux forçages climatiques que les espèces européennes du même genre, ce qui concorde avec la plus grande prévisibilité des gelées printanières dans l'est de la Chine. Au vu de ces résultats, nous prévoyons que le réchauffement climatique futur entraînera une avance de la phénologie printanière des espèces d'Asie de l'Est, étroitement liée à la température printanière, ce qui pourrait accroître l'assimilation du carbone dans les forêts d'Asie de l'Est, jusqu'ici principalement limitées par la température. Enfin, la photopériode ne semble jouer qu'un rôle secondaire par rapport au refroidissement et au forçage pour la plupart des espèces étudiées dans cette expérience et aura donc probablement un effet limitant sur la régulation des futurs changements phénologiques en réponse au réchauffement climatique.

## Références

- Basler, D. et Körner, C. (2012). Sensibilité à la photopériode du débourrement dans 14 forêts tempérées espèces d'arbres. *Météorologie agricole et forestière*, 165 :73–81.
- Baumgarten, F., Zohner, CM, Gessler, A., et Vitasse, Y. (2021). Le froid pour être forcé : la meilleure dose pour réveiller les bourgeons de leur dormance hivernale. *New Phytologist*, 230(4):1366–1377.
- Bigler, C. et Bugmann, H. (2018). Changements induits par le climat dans le déploiement des feuilles et le risque de gel des arbres et arbustes européens. *Scientific Reports*, 8(1):9865.
- Caffarra, A. et Donnelly, A. (2011). La signification écologique de la phénologie chez quatre espèces d'arbres différentes : effets de la lumière et de la température sur le débourrement. *International Journal of Biometeorology*, 55(5):711–21.
- Chuine, I. (2000). Un modèle unifié pour le débourrement des arbres. *Journal of Theoretical Biology*, 207(3):337–47.
- Coville, FV (1920). L'influence du froid sur la stimulation de la croissance des plantes. *Actes de l'Académie nationale des sciences des États-Unis d'Amérique*, 6(7):434–435.
- Dai, J., Wang, H. et Ge, Q. (2014). Le modèle spatial de la phénologie foliaire et sa réponse au changement climatique en Chine. *International Journal of Biometeorology*, 58(4):521–8.
- Dantec, C. F., Vitasse, Y., Bonhomme, M., Louvet, J. M., Kremer, A., and Delzon, S. (2014). Besoins en froid et en chaleur pour le déploiement des feuilles chez les populations de hêtre européen et de chêne sessile à la limite sud de leur aire de répartition. *International Journal of Biometeorology*, 58(9):1853–64.
- Delpierre, N., Vitasse, Y., Chuine, I., Guillemot, J., Bazot, S., Rutishauser, T., et Rathgeber, CBK (2016). Phénologie des arbres des forêts tempérées et boréales : des processus à l'échelle de l'organe aux modèles d'écosystèmes terrestres. *Annals of Forest Science*, 73(1):5–25.
- Ellison, AM (2004). Inférence bayésienne en écologie. *Ecology Letters*, 7(6):509–520.
- Flynn, DFB et Wolkovich, EM (2018). La température et la photopériode déterminent la phénologie printanière chez toutes les espèces d'une communauté forestière tempérée. *New Phytologist*, 219(4):1353– 1362.
- Fu, Y., Zhang, X., Piao, S., Hao, F., Geng, X., Vitasse, Y., Zohner, C., Penuelas, J., et Janssens, IA (2019a). La durée du jour aide les arbres à feuilles caduques des régions tempérées à débourrer au moment optimal. *Global Change Biology*, 25(7):2410–2418.
- Fu, YH, Liu, Y., De Boeck, HJ, Menzel, A., Nijs, I., Peaucelle, M., Penuelas, J., Piao, S., et Janssens, IA (2016). L'influence de la température diurne sur la phénologie du débourrement des feuilles chez les arbres tempérés est trois fois supérieure à celle de la température nocturne. *New Phytologist*, 212(3):590– 597.

- Fu, YH, Piao, S., Zhou, X., Geng, X., Hao, F., Vitasse, Y., et Janssens, IA (2019b). Une photopériode courte réduit la sensibilité à la température du débournement chez les jeunes plants de hêtre commun (*Fagus sylvatica*), mais pas chez le marronnier d'Inde. *Global Change Biology*, 25(5):1696–1703.
- Fu, YH, Zhao, H., Piao, S., Peaucelle, M., Peng, S., Zhou, G., Ciais, P., Huang, M., Menzel, A., Penuelas, J., Song, Y., Vitasse, Y., Zeng, Z., et Janssens, IA (2015). Diminution des effets du réchauffement climatique sur la phénologie du débournement printanier. *Nature*, 526(7571):104– 7.
- Gao, X., Dai, J., Shahzad, K., Wang, H., Tao, Z., et Alatalo, JM (2022). Association des traits phénologiques printaniers avec la phylogénie et l'adaptation au climat indigène chez les espèces végétales tempérées du nord-est de la Chine. *Ecological Indicators*, 143.
- Geng, X., Zhang, Y., Fu, YH, Hao, F., Janssens, IA, Peñuelas, J., Piao, S., Tang, J., Wu, Z., Zhang, J., Zhang, X., et Stenseth, NC (2022). Réponses phénologiques contrastées au réchauffement climatique dans les régions extratropicales de l'hémisphère nord. *Recherche fondamentale*.
- Harrington, CA, Gould, PJ et St.Clair, JB (2010). Modélisation des effets de l'environnement hivernal sur la levée de dormance du sapin de Douglas. *Forest Ecology and Management*, 259(4):798–808.
- Hu, Z., Wang, H., Dai, J., Ge, Q. et Lin, S. (2022). Avance phénologique printanière plus marquée dans les scénarios de réchauffement futurs pour les espèces tempérées à faible sensibilité au froid. *Frontiers in Plant Science*, 13:830573.
- Hänninen, H. (1990). Modélisation de la levée de dormance des bourgeons chez les arbres des régions froides et tempérées. *Acta Forestalia Fennica*, 213(7660).
- Körner, C. et Basler, D. (2010). Phénologie face au réchauffement climatique. *Sciences*, 327 (5972).
- Laube, J., Sparks, TH, Estrella, N., Hofler, J., Ankerst, DP et Menzel, A. (2014). Le froid l'emporte sur la photopériode pour prévenir le développement printanier précoce. *Global Change Biology*, 20(1):170–82.
- Lenz, A., Hoch, G., Körner, C., Vitasse, Y., et Russo, S. (2016). Convergence du débournement vers un risque minimal de dommages dus au gel chez les arbres tempérés. *Functional Ecology*, 30(9):1480–1490.
- Lenz, A., Hoch, G., Vitasse, Y., et Korner, C. (2013). Les arbres feuillus européens présentent des marges de sécurité similaires contre les dommages causés par les épisodes de gel printanier le long des gradients d'altitude. *Nouveau phytologiste*, 200(4):1166–75.
- Li, X., Wang, L., Chen, D., Yang, K., Xue, B., et Sun, L. (2013). Taux de gradient thermique de l'air près de la surface en Chine continentale de 1962 à 2011. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 118(14):7505–7515.

- Malyshev, AV, Henry, HAL, Bolte, A., Arfin Khan, MAS et Kreyling, J. (2018). Sensibilité temporelle à la photopériode et exigences de forçage pour le débourrement des bourgeons chez les jeunes arbres tempérés. *Agricultural and Forest Meteorology*, 248:82–90.
- Man, R., Lu, P. et Dang, QL (2017). Les effets d'un refroidissement insuffisant varient selon les arbres boréaux espèces et durée de refroidissement. *Frontiers in Plant Science*, 8:1354.
- Murray, MB, Cannell, MGR et Smith, RI (1989). Date de débourrement de quinze espèces d'arbres en Grande-Bretagne suite au réchauffement climatique. *Journal of Applied Ecology*, 26(2):693–700.
- Partanen, J., Koski, V. et Hänninen, H. (1998). Effets de la photopériode et de la température sur le moment du débourrement chez l'épicéa commun (*Picea abies*). *Tree Physiology*, 18:811–816.
- R Core Team (2022). R : Un langage et un environnement pour le calcul statistique.
- Équipe de développement Stan (2022).
- Trotta, R. (2008). Bayes dans le ciel : inférence bayésienne et sélection de modèles en cosmologie. *Physique contemporaine*, 49(2):71–104.
- van de Schoot, R., Depaoli, S., King, R., Kramer, B., Märtens, K., Tadesse, MG, Vannucci, M., Gelman, A., Veen, D., Willemsen, J., et Yau, C. (2021). Statistiques et modélisation bayésiennes. *Nature Reviews Methods Primers*, 1(1).
- Vitasse, Y. (2013). Ce sont les changements ontogéniques, et non les différences de température, qui provoquent un débournement plus précoce des arbres du sous-bois. *New Phytologist*, 198(1):149–155.
- Vitasse, Y. et Basler, D. (2012). Quel rôle pour la photopériode dans la phénologie du débournement du hêtre européen ? *European Journal of Forest Research*, 132(1):1–8.
- Vitasse, Y. et Basler, D. (2014). L'utilisation de boutures est-elle un bon indicateur pour explorer les réponses phénologiques des forêts tempérées dans les expériences de réchauffement et de photopériode ? *Tree Physiology*, 34(2):174–83.
- Vitasse, Y., Delzon, S., Dufrêne, E., Pontailleur, J.-Y., Louvet, J.-M., Kremer, A., et Michalet, R. (2009). Sensibilité phénologique des feuilles à la température chez les arbres européens : les populations au sein d'une même espèce présentent-elles des réponses similaires ? *Agricultural and Forest Meteorology*, 149(5):735–744.
- Vitasse, Y., Lenz, A. et Körner, C. (2014). L'interaction entre la tolérance au gel et Phénologie des arbres à feuilles caduques tempérés. *Frontiers in Plant Science*, 5:541.
- Wang, H., Wang, H., Ge, Q. et Dai, J. (2020). Les effets interactifs du froid, de la photopériode et de la température de forçage sur la phénologie de la floraison des plantes ligneuses tempérées. *Frontiers in Plant Science*, 11:443.

- Way, DA et Montgomery, RA (2015). Contraintes photopériodiques sur la phénologie, la performance et la migration des arbres dans un monde qui se réchauffe. *Plant, Cell & Environment*, 38(9):1725–36.
- Wenden, B., Mariadassou, M., Chmielewski, FM et Vitasse, Y. (2020). Évolution des périodes sensibles à la température pour la phénologie printanière chez les clones de hêtre européen et de chêne pédonculé en fonction de la latitude et au cours des dernières décennies. *Global Change Biology*, 26(3):1808–1819.
- Wolkovich, EM, Auerbach, J., Chamberlain, CJ, Buonaiuto, DM, Ettinger, AK, Morales-Castilla, I., et Gelman, A. (2021). Une explication simple de la diminution de la sensibilité à la température avec le réchauffement. *Global Change Biology*, 27(20):4947–4949.
- Wu, Z., Lin, C.-F., Wang, S., Gong, Y., Fu, YH, Tang, J., De Boeck, HJ, Vitasse, Y., et Zhao, Y.-P. (2022a). La sensibilité du déploiement des feuilles de ginkgo à la température et à la photopériode diminue avec l'altitude. *Agricultural and Forest Meteorology*, 315.
- Wu, Z., Wang, S., Fu, YH, Gong, Y., Lin, CF, Zhao, YP, Prevey, JS et Zohner, C. (2022b). Différence spatiale de l'effet interactif entre la température et la durée du jour sur le débourrement des bourgeons du ginkgo. *Frontiers in Plant Science*, 13:887226.
- Zohner, CM, Benito, BM, Fridley, JD, Svenning, JC et Renner, SS (2017). La prévisibilité du printemps explique différentes stratégies de débourrement dans les flores ligneuses d'Amérique du Nord, d'Europe et d'Asie de l'Est. *Ecology Letters*, 20(4):452–460.
- Zohner, CM, Benito, BM, Svenning, J.-C., et Renner, SS (2016). La durée du jour n'est probablement pas un facteur limitant les changements induits par le climat dans les périodes de débourrement des plantes ligneuses du nord. *Nature Climate Change*, 6(12):1120–1123.
- Zohner, CM, Mo, L, Renner, SS, Svenning, JC, Vitasse, Y, Benito, BM, Ordonez, A, Baumgarten, F, Bastin, JF, Sebald, V, Reich, PB, Liang, J, Nabuurs, GJ, de Miguel, S, Alberti, G, Anton-Fernandez, C, Balazy, R., Brandli, UB, Chen, HYH, Chisholm, C., Cienciala, E., Dayanandan, S., Fayle, TM, Frizzera, L., Gianelle, D., Jagodzinski, AM, Jaroszewicz, B., Jucker, T., Kepfer-Rojas, S., Khan, ML, Kim, HS, Korjus, H., Johannsen, VK, Laarmann, D., Lang, M., Zawila-Niedzwiecki, T., Niklaus, PA, Paquette, A., Pretzsch, H., Saikia, P., Schall, P., Seben, V., Svoboda, M., Tikhonova, E., Viana, H., Zhang, C., Zhao, X. et Crowther, TW (2020). Le risque de gel tardif du printemps entre 1959 et 2017 a diminué en Amérique du Nord mais a augmenté en Europe et en Asie. *Actes de l'Académie nationale des sciences des États-Unis d'Amérique*, 117(22):12192-12200.

# Repenser l'interprétation de la sensibilité phénologique printanière dans les climats plus chauds

## Résumé

En résumé : ce chapitre remet en question l'idée reçue selon laquelle les modifications physiologiques des arbres induites par le réchauffement climatique seraient les seules responsables du déclin observé de leur sensibilité phénologique à la température. Nous proposons que ce phénomène soit une conséquence mathématiquement prévisible de l'augmentation des températures, indépendamment de la physiologie des arbres.

Statut : Soumis comme communication brève à *npj Science of Plants* par Manuel G. Walde<sup>1</sup>, Yann Vitasser<sup>1,2</sup> et Elizabeth M. Wolkovich<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Écologie des écosystèmes, Dynamique forestière, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage (WSL), Birmensdorf, Suisse

<sup>2</sup>Centre Oeschger de recherche sur le changement climatique, Université de Berne, Hochschulstrasse 4, 3012 Berne, Suisse

<sup>3</sup>Faculté de foresterie, Université de la Colombie-Britannique, 2424 Main Mall, Vancouver (C.-B.) V6T 1Z4, Canada

Contributions des auteurs : MGW, YV et EMW ont conçu les idées et élaboré le protocole de l'étude ; MGW a analysé les données et a dirigé la rédaction du manuscrit avec le soutien important de YV et EMW.

## Préface

Des publications récentes ont montré un déclin substantiel des réponses phénologiques printanières des arbres tempérés à l'augmentation de la température, fréquemment attribué aux effets induits par le réchauffement.

changements dans la physiologie des arbres. Nous soutenons que l'altération apparente de la sensibilité phénologique

Ceci est mathématiquement attendu dans un contexte de réchauffement climatique. Nous montrons, à l'aide de données, que la sensibilité phénologique diminue avec l'augmentation de la température, sans modification de la physiologie des arbres.

à partir de conditions contrôlées et d'une longue série d'observations de la floraison des cerisiers.

## Contenu

L'effet du réchauffement climatique sur les événements clés du cycle de vie des espèces végétales est de plus en plus évident, notamment grâce à des observations au sol et des images satellites qui révèlent un développement phénologique printanier significativement plus précoce au cours des dernières décennies (Piao et al., 2019).

Des études récentes ont toutefois montré que la sensibilité à la température du développement phénologique printanier a diminué chez les arbres des régions tempérées au cours des deux dernières décennies, marquées par un réchauffement climatique substantiel (Fu et al., 2015 ; Chen et al., 2019 ; Dai et al., 2019).

La sensibilité à la température a souvent été attribuée à des changements dans la physiologie de l'arbre, en particulier

L'augmentation des restrictions liées au froid et à la photopériode est un facteur important. Cependant, certains auteurs attribuent également l'adaptation au climat local aux différences de sensibilité à la température propres à chaque espèce.

(Walde et al., 2022, Wang et al., 2015), tandis que d'autres ont démontré l'importance de

longueur de la période sur laquelle la température est intégrée pour l'interprétation de la sensibilité phénologique à la température (Güsewell et al., 2017, Keenan et al., 2020).

Un refroidissement insuffisant ou des limitations de la photopériode pourraient affecter le débourrement ou la floraison des espèces tempérées dans certaines conditions environnementales (Chuine, 2010). Des recherches récentes suggèrent toutefois que les besoins en froid sont généralement pleinement satisfaits chez la plupart des arbres tempérés et qu'il faudrait beaucoup plus de temps pour qu'ils diminuent.

Des changements plus importants du refroidissement que ceux actuellement observés retardent la phénologie (Baumgarten et al., 2021). De plus, des études expérimentales montrent que la phénologie printanière de la plupart des régions septentrionales

Les plantes ligneuses sont jusqu'à présent largement insensibles aux changements de durée du jour liés au réchauffement climatique (Zohner et al., 2016, Walde et al., 2022). Pris ensemble, ces résultats suggèrent qu'il est peut-être prématuré de

Compte tenu du réchauffement actuel, on peut s'attendre à un débourrement retardé en raison du froid et/ou des contraintes de photopériode chez la plupart des arbres des régions tempérées. Au lieu d'un changement physiologique qui retarde le débournement, L'avance phénologique printanière attendue avec l'augmentation de la température, le résultat purement mathématique d'un modèle simple de degrés-jours — sans refroidissement ni photopériode — peut s'expliquer

le déclin progressif de la sensibilité phénologique avec l'augmentation de la température.

Le modèle classique de somme thermique (ou somme des degrés-jours) du débournement, basé sur les températures journalières, est comparable à la modélisation du temps nécessaire pour parcourir une distance donnée en voiture à une certaine vitesse.

vitesse. Dans cette analogie, les températures moyennes quotidiennes (« vitesse ») et le temps d'exposition pendant

Le ressort s'intègre pour fournir l'énergie nécessaire au débournement (Figure 5a). Par analogie,

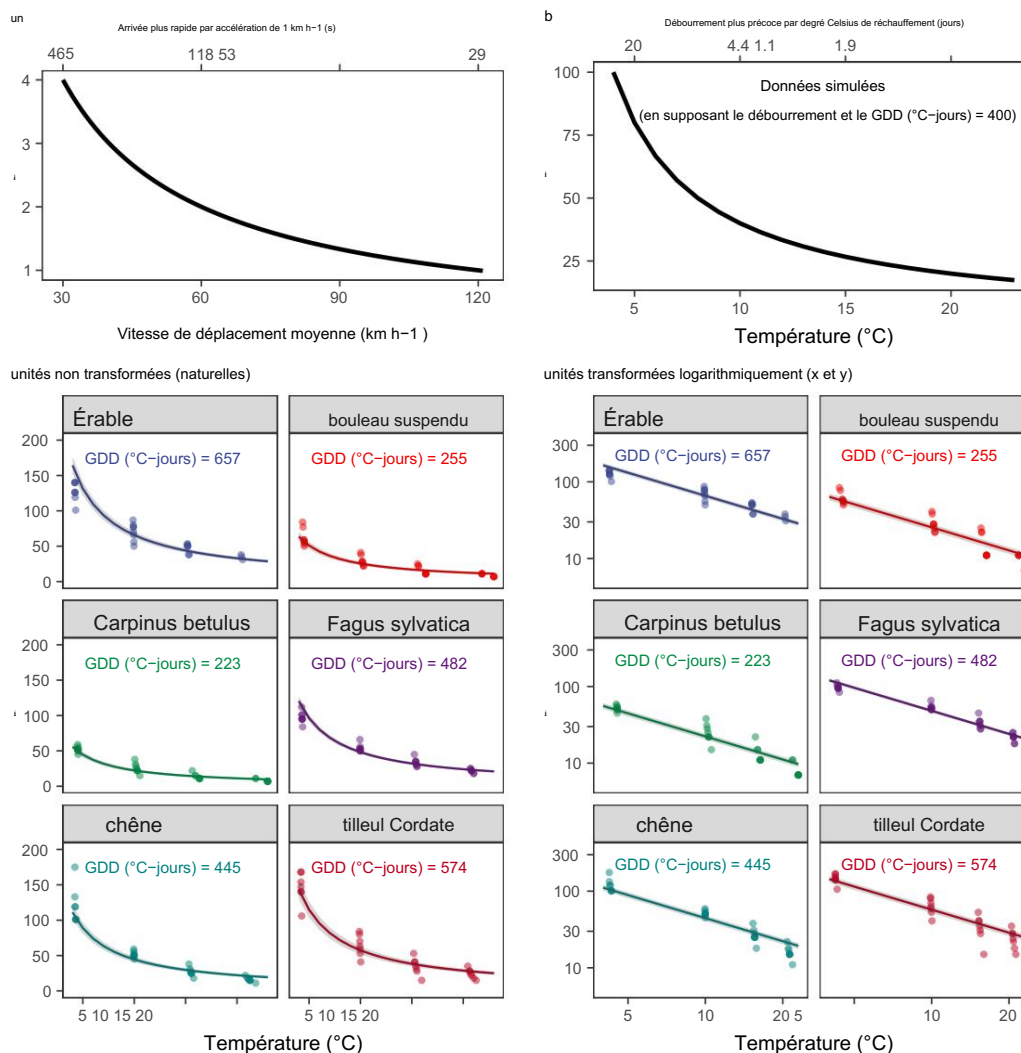


Figure 5 : Explication du déclin apparent de la sensibilité phénologique à la température : (a)

(a) Effet de la vitesse du véhicule sur le temps nécessaire pour parcourir une distance donnée. (b) Effet de la température Le temps nécessaire pour accumuler une somme thermique donnée est fixé ici à 400 GDD.

la quantité nécessaire pour le débourrement diminue avec l'augmentation de la température de manière exponentielle analogue à (a). (c) Temps de débourrement en fonction de la température sous une température constante spécifique à l'espèce sommes. La ligne continue représente le temps moyen modélisé jusqu'au débourrement, y compris les 0,95 Intervalle de confiance en fonction de la température de forçage. Les points représentent l'intervalle sous-jacent. Données brutes issues de boutures de rameaux exposées à différentes températures (axe des abscisses) et pendant 16 h photopériode jusqu'au débourrement après des conditions de froid suffisantes (Walde et al., 2022). (d) Le relation logarithmique entre le temps de débourrement et la température des données présentées en (c) linéariser la relation.

Si la vitesse d'une voiture augmente, le temps nécessaire pour parcourir une distance donnée diminue de façon non linéaire. (voir Shelford, 1930). Par conséquent, une personne conduisant à faible vitesse gagnerait plus de temps.

---

Une personne ayant une accélération de 1 km/h présente une accélération plus faible qu'une personne conduisant à une vitesse plus élevée (en supposant que la distance à parcourir soit identique). De même, on s'attend à ce que le temps nécessaire au développement phénologique printanier des arbres diminue exponentiellement avec l'augmentation de la température, en supposant qu'une espèce nécessite une quantité fixe de chaleur accumulée pour atteindre ce stade (Figure 5b). Selon ce modèle, la diminution de la sensibilité phénologique printanière des espèces d'arbres avec l'augmentation de la température peut résulter d'une augmentation de température sans modification de la physiologie sous-jacente. À l'appui de cette hypothèse, des modèles intégrant la dépendance non linéaire des espèces végétales à la température ont permis de corriger les baisses apparentes de sensibilité phénologique printanière (Wolkovich et al., 2021).

Nous avons testé l'effet d'une somme thermique fixe spécifique à l'espèce comme modèle de phénologie printanière des arbres à feuilles caduques, en utilisant des données expérimentales issues d'une expérience en chambre climatique afin de garantir l'absence de limitation par le froid ou la photopériode, et des données d'observation provenant de l'une des cinq plus longues séries chronologiques phénologiques printanières (fleurissement du cerisier (*Prunus avium*) à Liestal, en Suisse, Walde et al., 2022 ; Vitasse et al., 2022). Des boutures de six espèces européennes et de trois espèces chinoises ont été soumises à différents traitements de froid, de photopériode et de température de forçage lors de l'expérience initiale en chambre climatique (Walde et al., 2022). Cependant, nous n'avons inclus que les données provenant de boutures d'arbres européens ayant subi un froid complet et une photopériode de 16 h afin d'éviter les effets potentiellement confondants d'un manque de froid ou d'une photopériode insuffisante sur la réponse thermique des boutures.

Sous des sommes thermiques spécifiques à l'espèce fixées (c.-à-d., les degrés-jours de croissance, DJC), la relation non linéaire prédite entre la date de débournement et la température correspond bien aux données d'observation, ce qui illustre que la variation de température n'affecte la sensibilité apparente à la température que pour des raisons mathématiques (figure 5c). En suivant la transformation mathématique courante d'une telle relation de seuil, une transformation logarithmique permet de linéariser la relation exponentielle entre la température et la date de débournement et d'obtenir des sensibilités à la température pratiquement identiques pour toutes les températures, contrairement aux résultats récents faisant état de sensibilités décroissantes, qui supposaient un modèle linéaire (figure 5d).

L'accumulation des degrés-jours de croissance (GDD) in situ du cerisier Liestal avant la floraison révèle des fluctuations interannuelles, mais aucune tendance à long terme quant au temps thermique nécessaire au débournement (Figure 6a). L'analyse du cerisier Liestal, sous l'hypothèse de GDD constants, indique une relation non linéaire entre la température printanière et le temps de débournement, ainsi qu'une diminution apparente de la sensibilité phénologique à la température (Figure 6b). Une transformation logarithmique linéarise à nouveau la relation non linéaire attendue entre la température et le temps de débournement et conduit à des sensibilités thermiques similaires pour toutes les températures (Figure 6c).

Les résultats de ces deux études de cas – incluant des données expérimentales et observationnelles – illustrent l'importance de prendre en compte la non-linéarité de la réponse phénologique aux températures plus élevées pour les futures prévisions phénologiques printanières. Les concepts de somme de températures, tels que les degrés-jours de croissance (GDD), pourraient ainsi contribuer à distinguer les effets mathématiques des effets physiologiques. Toutefois, en écologie, ces concepts présentent certaines limites et doivent être interprétés avec prudence (Keenan et al., 2020 ; Güsewell et al., 2017).

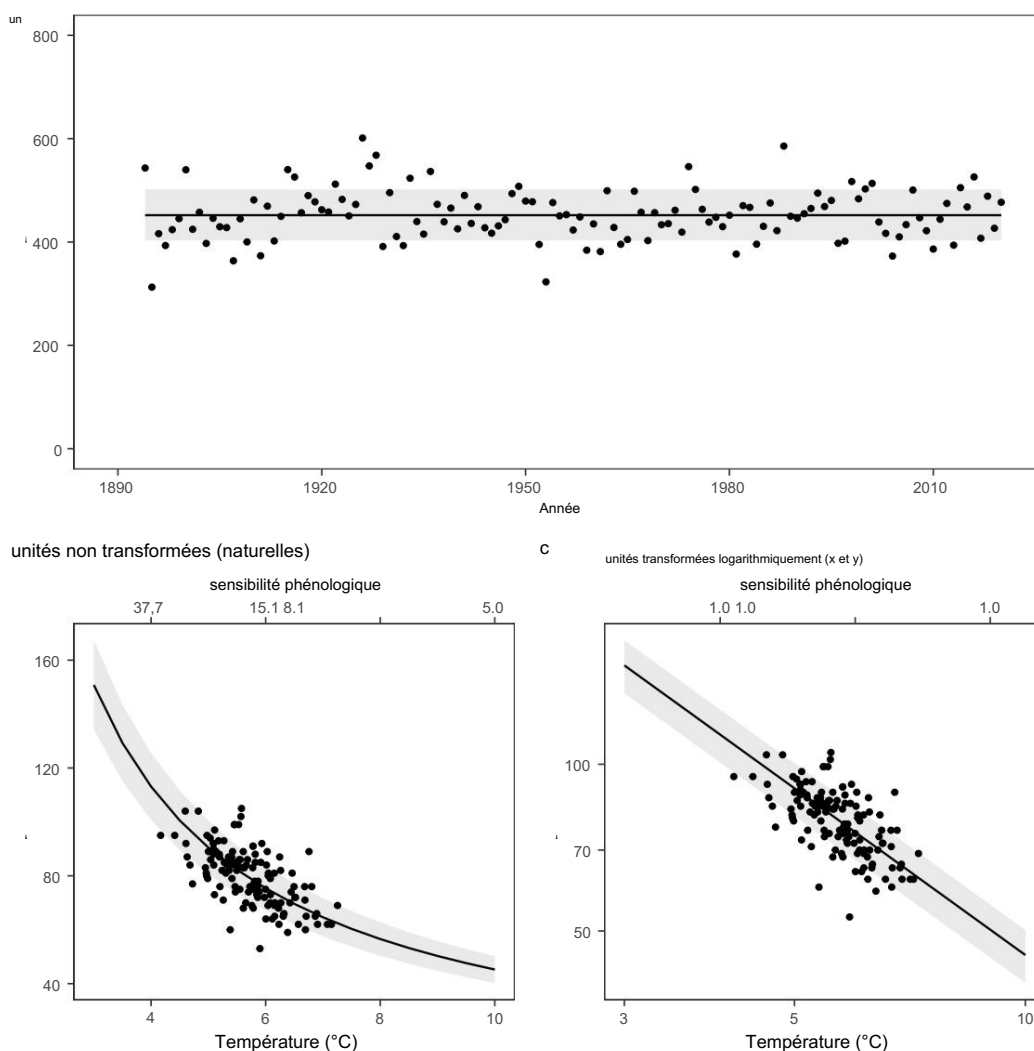


Figure 6 : La sensibilité phénologique printanière apparente à la température démontrée in situ dans l'une des plus longues séries chronologiques d'observations phénologiques. (a) Les degrés-jours de croissance (GDD) nécessaires à la floraison d'un cerisier poussant à Liestal dépend de l'année. La droite de régression représente la moyenne à long terme des GDD  $\pm 1\sigma$  et les points représentent les données brutes sous-jacentes des observations phénologiques in situ (Vitasse et al., 2022). (b) Représentation temps de floraison du cerisier Liestal en fonction de la température, sous l'hypothèse d'un cumul annuel de degrés-jours de croissance (GDD) constant. La droite de régression représente les valeurs moyennes simulées  $\pm 1\sigma$ , et les points représentent les données brutes sous-jacentes. (c) Le temps transformé en logarithme logarithmique jusqu'à relation entre la température de floraison des données présentées en (d) pour linéariser la relation.

On ne peut exclure que des limitations physiologiques, telles qu'un manque de froid ou une photopériode plus courte en début de période de végétation, puissent retarder l'avancement phénologique printanier. des espèces d'arbres tempérées. Cependant, l'hypothèse d'un GDD constant et spécifique à chaque individu est erronée. La somme jusqu'au débournement, quelle que soit la température, diminuerait inévitablement le phénologie printanier.

La sensibilité phénologique sous des climats plus chauds est indépendante des changements physiologiques des arbres. D'après nos résultats, le débat récent et animé concernant une diminution de la sensibilité phénologique face au réchauffement climatique pourrait être attribué, au moins en partie, à des causes mathématiques plutôt qu'à la réponse physiologique de la plante aux contraintes environnementales.

## Méthodologie

Pour notre analyse, la somme moyenne d'accumulation de chaleur spécifique à l'espèce et l'intervalle de confiance correspondant de 0,95 ont été calculés comme une somme des températures moyennes quotidiennes  $T_i$  sur toutes les températures avec  $0\text{ °C}$  comme température de base à partir du premier jour d'exposition à la température  $t_1$  jusqu'au débourrement  $t_{BB}$  (voir l'équation 2).

$$GDD = \sum_{t_1}^{t_{BB}} T_i \quad (2)$$

Pour l'analyse des séries temporelles à long terme, les degrés-jours de croissance (GDD) et la température moyenne ont été calculés de manière similaire (avec  $0\text{ °C}$  comme température de référence) du 1er janvier à la date de floraison du cerisier Liestal pour chaque année de 1984 à 2020. Seuls les jours avec des températures moyennes journalières supérieures à  $0\text{ °C}$  ont été pris en compte pour l'accumulation des GDD et le calcul de la température moyenne. Le résultat a ensuite permis de calculer la moyenne à long terme des GDD et son écart-type ( $\pm 1!$ ) pour la floraison du cerisier Liestal. Cette moyenne à long terme (GDD  $\pm 1!$ ) a servi à simuler les dates de floraison pour des températures comprises entre  $3$  et  $10\text{ °C}$ . La figure 6b représente ainsi les jours simulés jusqu'à la floraison à partir du 1er janvier (jour 1 de l'année) pour une température donnée, ainsi que les données brutes sous-jacentes pour les deux paramètres, sans les jours avec des températures moyennes inférieures à  $0\text{ °C}$ .

La sensibilité phénologique printanière (ST) a été calculée pour des intervalles de température de  $1\text{ °C}$ , de la température  $T_i$  à la température  $T_{i+1 \leftrightarrow C}$ , ainsi que le temps de floraison correspondant  $t_{Ti}$  et  $t_{Ti+1 \leftrightarrow C}$ . Plus précisément, l'équation (3) a été utilisée pour les unités non transformées (naturelles) et l'équation (4) pour les unités transformées logarithmiquement ( $x$  et  $y$ ).

$$ST = \frac{t_{Ti} \downarrow t_{Ti+1 \leftrightarrow C}}{|T_i \downarrow T_{i+1 \leftrightarrow C}|} \quad (3)$$

$$ST = \left| \frac{\log(t_{Ti}) \downarrow \log(t_{Ti+1 \leftrightarrow C})}{\log(T_i) \downarrow \log(T_{i+1 \leftrightarrow C})} \right| \quad (4)$$

## Références

- Baumgarten, F., Zohner, CM, Gessler, A., et Vitasse, Y. (2021). Le froid pour être forcé : la meilleure dose pour réveiller les bourgeons de leur dormance hivernale. *New Phytologist*, 230(4):1366–1377.
- Chen, L., Huang, JG, Ma, Q., Hanninen, H., Tremblay, F. et Bergeron, Y. (2019). Changements à long terme des impacts du réchauffement climatique sur la phénologie foliaire de quatre espèces d'arbres tempérés. *Global Change Biology*, 25(3):997–1004.
- Chuine, I. (2010). Pourquoi la phénologie détermine-t-elle la distribution des espèces ? *Philosophical Transactions of the Royal Society B Sciences biologiques*, 365(1555):3149–60.
- Dai, W., Jin, H., Zhang, Y., Liu, T. et Zhou, Z. (2019). Détection des changements temporels de la sensibilité à la température de la phénologie printanière avec le réchauffement climatique : application de l'apprentissage automatique dans un modèle phénologique. *Agricultural and Forest Meteorology*, 279.
- Fu, YH, Zhao, H., Piao, S., Peaucelle, M., Peng, S., Zhou, G., Ciais, P., Huang, M., Menzel, A., Penuelas, J., Song, Y., Vitasse, Y., Zeng, Z., et Janssens, IA (2015). Diminution des effets du réchauffement climatique sur la phénologie du débourrement printanier. *Nature*, 526(7571):104– 7.
- Güsewell, S., Furrer, R., Gehrig, R. et Pietragalla, B. (2017). Les changements de sensibilité à la température de la phénologie printanière avec le réchauffement climatique récent en Suisse sont liés aux décalages de la pré-saison. *Global Change Biology*, 23(12):5189–5202.
- Keenan, TF, Richardson, AD et Hufkens, K. (2020). Sur la quantification de la sensibilité apparente à la température de la phénologie des plantes. *New Phytologist*, 225(2):1033–1040.
- Piao, S., Liu, Q., Chen, A., Janssens, IA, Fu, Y., Dai, J., Liu, L., Lian, X., Shen, M., et Zhu, X. (2019). Phénologie des plantes et changement climatique global : progrès actuels et défis. *Global Change Biology*, 25(6):1922–1940.
- Shelford, VE (1930). La phénologie et l'un de ses descendants modernes. *The Quarterly Review de biologie*, 5(2):207–216 0033–5770.
- Vitasse, Y., Baumgarten, F., Zohner, CM, Rutishauser, T., Pietragalla, B., Gehrig, R., Dai, J., Wang, H., Aono, Y., et Sparks, TH (2022). La grande accélération des changements phénologiques des plantes. *Nature Climate Change*, 12(4):300–302.
- Walde, MG, Wu, Z., Fox, T., Baumgarten, F., Fu, YH, Wang, S., et Vitasse, Y. (2022). Sensibilité phénologique printanière plus élevée des espèces d'arbres asiatiques par rapport aux espèces européennes aux températures de forçage, dans des conditions de pré-refroidissement faibles et élevées. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5.
- Wang, C., Cao, R., Chen, J., Rao, Y. et Tang, Y. (2015). La sensibilité à la température de la phénologie de la végétation printanière est corrélée à la vitesse de réchauffement printanier dans l'hémisphère nord. *Ecological Indicators*, 50 : 62–68.

Wolkovich, EM, Auerbach, J., Chamberlain, CJ, Buonaiuto, DM, Ettinger, AK, Morales-Castilla, I., et Gelman, A. (2021). Une explication simple de la diminution de la sensibilité à la température avec le réchauffement. *Global Change Biology*, 27(20):4947–4949.

Zohner, CM, Benito, BM, Svenning, J.-C. et Renner, SS (2016). La durée du jour ne semble pas limiter les variations, induites par le climat, de la période de débourrement des plantes ligneuses nordiques. *Nature Changement climatique*, 6(12):1120–1123.

## Chapitre 3

Les isotopes stables de l'eau, un indicateur des processus physiologiques des arbres pendant leur dormance ?

Le suivi du flux d'isotopes de l'eau dans les bourgeons permet d'identifier le début de l'endodormance, mais pas la levée de dormance chez les arbres des régions tempérées.

## Résumé

Résumé : Dans ce chapitre, nous étudions la répartition de l'eau des rameaux aux bourgeons pendant l'hiver (c'est-à-dire de la décoloration automnale des feuilles au débourrement printanier) à l'aide d'eau marquée au tritium ( $^3\text{H}$ ). Notre étude visait à établir un lien entre l'absorption d'eau à court terme par les bourgeons et leur état de dormance. Nous avons toutefois constaté que la teneur en eau du bourgeon, plutôt que l'absorption d'eau à court terme, est un indicateur fiable de l'état de dormance du bourgeon.

Statut : Publié en tant que document de recherche dans *Tree Physiology* sous le nom de Manuel G. Walde<sup>1</sup>, Benedicte Wenden<sup>2</sup>, Isabelle Chuine<sup>3</sup>, Arthur Gessler<sup>1,4</sup>, Matthias Saurer<sup>1</sup> et Yann Vitasse<sup>1</sup>, DOI : 10.1093/treephys/tpae028

<sup>1</sup> Écologie des écosystèmes, Dynamique forestière, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage (WSL), Birmensdorf, Suisse ; <sup>2</sup> INRAE, Université de Bordeaux, UMR Biologie du fruit et Pathologie, Villenave d'Ornon, France ; <sup>3</sup> CEFE, Université de Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France ; <sup>4</sup> Institut des écosystèmes terrestres, ETH Zurich (École polytechnique fédérale de Zurich), Zurich, Suisse.

Contributions des auteurs : HYV, BW, IC et MS : conceptualisation ; AG, MS et YV : obtention de financement ; MGW : investigation ; MGW : visualisation ; MGW avec d'importantes contributions de tous les co-auteurs : rédaction – première version ; YV : supervision.

## Abstrait

Le démarrage plus précoce de la végétation printanière dans les forêts tempérées est un effet visible du réchauffement climatique qui modifie les cycles mondiaux de l'eau et du carbone. Par conséquent, il devient crucial de le prédire avec précision. les futurs changements phénologiques printaniers de la végétation dans différents scénarios de réchauffement climatique. Cependant, les modèles phénologiques actuels souffrent d'un manque de connaissances physiologiques sur les arbres. dormance, et sont rarement validées expérimentalement. Ici, nous avons échantillonné des boutures de rameaux de cinq espèces d'arbres à feuilles caduques dans deux lieux climatiquement différents (270 et 750 m d'altitude,  $\rightarrow 2,3$  °C différence) tout au long de l'hiver 2019/2020. Le succès du débournement des bourgeons des rameaux, le temps thermique de débournement, la teneur en eau des bourgeons et l'absorption d'eau marquée au 2H à court terme par les bourgeons ont été quantifiés. L'objectif de cette étude est d'établir un lien entre l'état de dormance des bourgeons et l'efficacité du transport d'eau vasculaire, afin de relier cet état à l'efficacité du transport d'eau vasculaire.

transport par voie d'eau. Nous avons constaté d'importantes différences dans l'état de dormance entre les espèces tout au long de l'ensemble de l'eau. l'ensemble de la période d'enquête reflétant probablement les exigences environnementales spécifiques à l'espèce pour initier et lever la dormance, alors que seules de petites différences dans l'état de dormance étaient

Nous avons observé une forte absorption d'eau marquée au 2H par les bourgeons entre les deux sites étudiés. au cours de la sénescence foliaire, suivie d'une forte diminution que nous avons attribuée à l'initiation de endodormance. Cependant, de manière surprenante, nous n'avons pas observé d'augmentation progressive du marquage au 2H. L'absorption d'eau par les bourgeons s'est intensifiée avec l'avancement de l'hiver. Néanmoins, toutes les espèces d'arbres étudiées ont présenté une corrélation constante entre la teneur en eau des bourgeons et leur état de dormance. Nos résultats Cela suggère que l'absorption d'eau marquée au 2H à court terme pourrait ne pas être un indicateur fiable de la dormance.

Bien qu'elle ne soit pas encore totalement maîtrisée, cette méthode s'avère prometteuse pour le suivi de l'induction de la dormance chez les arbres à feuilles caduques. arbres. En revanche, la teneur en eau des bourgeons apparaît comme un indicateur plus rentable et plus fiable de levée de dormance.

## Introduction

Les arbres des régions tempérées exercent une influence significative sur les cycles mondiaux de l'eau et du carbone et fournissent un important mécanisme de rétroaction pour le système climatique terrestre (Richardson et al., 2013). Tout au long de leur étude, ils ont démontré que ce mécanisme joue un rôle essentiel dans la régulation du climat terrestre.

Au cours de leur histoire évolutive, ils ont optimisé le moment de la reprise de leur croissance printanière pour climat local pour éviter les dégâts du gel tardif au printemps tout en maximisant la compétitivité pour les ressources (Chuine, 2010 ; Lenz et al., 2016 ; Baumgarten et al., 2023). Espèces d'arbres tempérées ont donc développé des stratégies d'adaptation pour ajuster leur phénologie printanière en fonction de facteurs abiotiques.

Des exigences telles que le refroidissement (température froide pendant la dormance hivernale), le forçage (température favorisant la croissance cellulaire après la levée de dormance) et la photopériode (revues dans Delpierre et al. 2016).

Ainsi, différents modèles ont été proposés pour prédire la phénologie printanière des feuillus et des arbres à feuilles persistantes au cours des 50 dernières années, en tenant compte de ces principaux facteurs environnementaux (Cannell, 1989 ; Hänninen, 1990 ; Chuine, 2000). Des expériences contrôlées ont été mises en place dans ces dernières années, des études ont été menées pour caractériser les différentes phases de dormance ainsi que les signaux environnementaux associés (par exemple, Laube et al. 2014, Flynn et Wolkovich 2018, Baumgarten et al. 2021,

Walde et al. 2022), mais ont rarement été utilisées pour améliorer les modèles phénologiques. Pourtant, des observations intéressantes Il convient d'étudier les mécanismes physiologiques qui interviennent lors de la progression de la dormance hivernale des bourgeons. fournir la base pour prédire la phénologie dans un contexte de changements climatiques d'une rapidité sans précédent (Basler, 2016). Par conséquent, un intérêt croissant pour la régulation moléculaire, physiologique et structurale de la dormance des bourgeons a récemment émergé, notamment grâce aux progrès technologiques.

et des études approfondies sur les arbres fruitiers plantés dans des climats plus chauds (Liu et Sherif, 2019, Fadón et al., 2020, Pan et al., 2021, Yang et al., 2021). Cependant, la compréhension de principaux composants métaboliques et de signalisation moléculaire inter- et intracellulaire qui conduisent à Les changements physiologiques impliqués dans la progression de la dormance hivernale des bourgeons ne sont pas encore totalement élucidés. (Velappan et al., 2017, Considine et Foyer, 2023). Lang et coll. (1987) distinguent trois Les stades successifs de dormance sont appelés parodormance (régulée par des facteurs physiologiques externes à l'organe affecté) et endodormance (régulée par des facteurs physiologiques internes à l'organe affecté). L'organe) et l'écodormance (régulée par des facteurs environnementaux). Ces trois stades sont pratiques pour décrire l'état phénologique des bourgeons durant la dormance hivernale, même si De plus en plus de preuves démontrent qu'elles ne sont pas totalement séparées dans le temps, mais se chevauchent progressivement (Cooke et al., 2012 ; Fadón et al., 2020). L'étude de la transition de l'endodormance à l'écodormance, c'est-à-dire lorsque les méristèmes des bourgeons commencent à devenir sensibles aux températures plus chaudes améliorer la précision des prévisions des modèles dans des scénarios climatiques plus chauds (Chuine et al., 2016).

Des changements structurels et physiologiques majeurs ont été observés chez un couple lors de l'initiation de la dormance. des plantes vivaces (revu dans Savage et Chuine 2021). Premièrement, sous l'effet de l'acide abscissique (ABA) La régulation, une accumulation de bouchons de callose au niveau des plasmodesmes des cellules a lieu en automne, isolant les cellules vivantes les unes des autres, à la fois dans les bourgeons et dans les cellules du phloème (Tylewicz et al., 2018). Ces bouchons forment un complexe sphinctérien de dormance qui empêche le flux d'eau. des tissus de la tige aux bourgeons et réduisent drastiquement les activités métaboliques et physiologiques (revue dans Rinne et van der Schoot 2003). Cet isolement symplastique est rétabli. durant l'hiver (supposément après une certaine exposition au froid) en raison d'un changement dans le équilibre métabolique entre la synthèse nette de callose et la dégradation nette de callose (Rinne et al., 2001). Il n'est cependant pas clair à quel moment cette restauration de la voie symplastique entre les cellules se produit durant l'hiver, ni quels signaux environnementaux la déclenchent. On ignore également si cette restauration est responsable de la levée de dormance ou constitue une condition préalable à d'autres processus, aboutissant finalement au gonflement et au débourrement des bourgeons (Fouché et al., 2023). De plus, des bouchons de composés tanniques Les molécules s'accumulent dans le xylème à la jonction entre le bourgeon et la tige au même niveau. Des périodes de dormance ont été observées chez certaines espèces, isolant les bourgeons du système vasculaire principal.

Des travaux récents suggèrent que la levée de dormance des arbres à feuilles caduques est également étroitement liée à la concentration d'acide abscissique (ABA) et de glucides (revue dans Fadón et al. 2020). Par exemple, les bourgeons du cerisier doux augmentent généralement leur concentration en ABA pendant la phase d'endodormance avant de la diminuer à nouveau pendant l'écodormance, tandis que les concentrations en saccharose diminuent de façon constante. augmentation pendant l'endodormance jusqu'à atteindre les concentrations maximales au début d'écodormance (Vimont et al., 2021, Chmielewski et Götz, 2022, Götz et Chmielewski, 2023). De plus, l'activation des communications inter- et intracellulaires par l'intermédiaire des aquaporines

Il semble que ces facteurs jouent un rôle important au printemps dans la turgescence cellulaire et le gonflement des bourgeons chez les arbres à feuilles caduques (Yooyongwech et al., 2008). La teneur en eau des bourgeons du cerisier et du pêcher diminue pendant l'endodormance et augmente à nouveau pendant l'écodormance avant le débourrement (Yooyongwech et al., 2009 ; Götz et al., 2014 ; Kaufmann et Blanke, 2017).

Dans cette étude, nous avons quantifié la teneur en eau des bourgeons et appliqué une technique de marquage isotopique pour suivre l'évolution du transport de l'eau de la tige au bourgeon via le système vasculaire, de l'automne au printemps. Nous avons également évalué le lien entre la teneur en eau des bourgeons, l'absorption d'eau à court terme par les bourgeons, ainsi que l'entrée et la sortie de dormance. Des boutures de cinq espèces d'arbres à feuilles caduques, provenant de deux sites du nord de la Suisse, ont été prélevées régulièrement d'octobre 2019 à avril 2020 et incubées à 20 °C, soit dans de l'eau déminéralisée jusqu'au débourrement, soit dans de l'eau marquée au deutérium ( $^2\text{H}$ ) pendant 24 h. Les boutures incubées dans l'eau déminéralisée ont servi à déterminer le stade de dormance (la profondeur de dormance étant évaluée par le nombre de jours nécessaires au débourrement dans des conditions de forçage), tandis que celles incubées dans l'eau marquée au deutérium ont permis de déterminer la teneur en eau des bourgeons et de suivre l'absorption d'eau à court terme par les bourgeons au cours de la période d'incubation. Cette expérience inédite visait à répondre aux questions suivantes :

1. En quoi les espèces d'arbres étudiées diffèrent-elles dans la progression de la dormance au sein et entre les deux sites climatiquement différents ?
2. Comment la teneur en eau des bourgeons évolue-t-elle au cours de la progression de la dormance et dans quelle mesure est-elle corrélée à la profondeur de la dormance ?
3. Le marquage isotopique stable de l'eau dans les boutures de rameaux pourrait-il être utilisé pour quantifier la dormance ?  
Quel est le statut des espèces d'arbres à feuilles caduques ?

Nous nous attendions à des différences importantes dans la progression de la dormance entre les différentes espèces, en raison de leurs exigences spécifiques en matière de température et de photopériode. Nous pensions que les températures plus élevées sur le site de basse altitude retarderaient la coloration des feuilles et le début de la dormance. De plus, nous anticipions une augmentation progressive de l'absorption d'eau à court terme avec l'augmentation du refroidissement lors d'une exposition à 20 °C.

## Matériels et méthodes

### Description du site et échantillonnage

Des échantillons de rameaux ont été prélevés dans deux forêts mixtes du nord de la Suisse, présentant une différence d'altitude d'environ 500 m et des conditions climatiques sensiblement différentes. Le site de basse altitude se situe à Muttenz, près de Bâle, à 270 m d'altitude (47°32'27.6"N 7°38'49.2"E), tandis que le site de haute altitude se trouve sur l'Uetliberg, près de Zurich, entre 700 et 800 m d'altitude (47°21'15.1"N 8°29'16.0"E). La température moyenne de l'air a été enregistrée toutes les heures, à 2 m du sol, à l'aide d'enregistreurs de température installés sur les troncs d'arbres, côté nord, à l'abri du soleil direct (HOBO MX2203). La température moyenne et l'écart type moyen quotidien de la température du 11 octobre 2019 au 1er avril 2020 étaient de  $6,4 \pm 2,6$  °C pour le site de Muttenz et de  $4,1 \pm 1,7$  °C pour le site d'Uetliberg (figure 1).

Sur chaque site, des rameaux ont été prélevés sur cinq espèces : *Acer pseudoplatanus* L., *Carpinus betulus* L., *Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* Liebl. et *Tilia cordata* Mill. Par souci de clarté et de concision, nous désignerons chaque espèce par son nom de genre anglais, soit respectivement *\*érable\**, *\*charmant\**, *\*hêtre\**, *\*chêne\** et *\*tilleul\**. Nous avons choisi ces espèces en raison de leur sensibilité contrastée à la température et à la photopériode pendant la dormance (voir Walde et al., 2022).

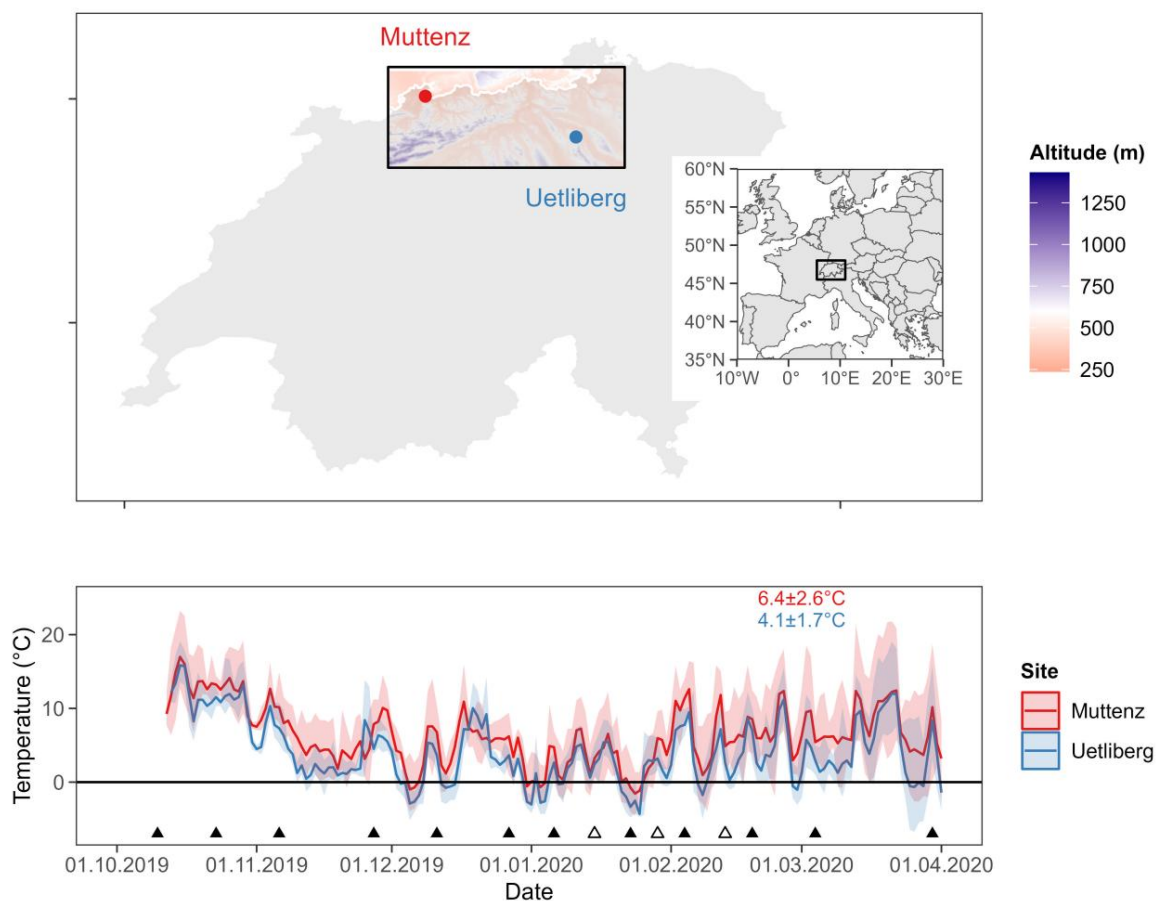


Figure 1 : Localisation des sites d'échantillonnage et température de l'air à ces sites. Les échantillons ont été prélevés à 270 m d'altitude (Muttenz) et entre 700 et 800 m d'altitude (Uetliberg). Les lignes du graphique inférieur représentent la température moyenne journalière de l'air et les zones ombrées indiquent les températures minimales et maximales journalières. Les températures moyennes de l'air  $\pm$  l'écart-type journalier moyen de la température de l'air sur l'ensemble de la période étudiée sont indiquées par des couleurs correspondantes. Les campagnes d'échantillonnage sont indiquées par des triangles noirs (tous les paramètres) et des triangles blancs (teneur en eau des bourgeons et absorption d'eau à court terme uniquement).

Lors du premier échantillonnage, nous avons sélectionné cinq arbres adultes sains pour chaque espèce et chaque site (hauteur > 10 m, âge > 30 ans). À l'aide d'un ébrancheur à perche de 7 m, nous avons prélevé à plusieurs reprises, au cours de 12 campagnes d'échantillonnage menées d'octobre 2019 à avril 2020 (soit environ toutes les deux semaines), deux boutures de 60 cm sur chaque arbre. Les boutures ont été placées dans des sacs en plastique immédiatement après le prélèvement et transportées à l'institut de recherche quelques heures plus tard. À l'institut de recherche, tous les résidus ont été traités.

---

Les feuilles ont été retirées, les rameaux recoupés à leur base et les surfaces de coupe placées le jour même dans des boîtes en plastique transparent remplies d'eau du robinet afin de maintenir les 5 cm inférieurs des rameaux immergés. Les rameaux ont ensuite été conservés à 2 °C pendant une nuit. Outre les 12 campagnes d'échantillonnage initiales, trois échantillonnages supplémentaires ont été réalisés en janvier et février 2020 afin d'obtenir une meilleure résolution de l'absorption d'eau à court terme par les bourgeons, car nous prévoyons que la transition de l'endodormance à l'écodormance se produise durant cette période.

## surveillance du débourrement

Le lendemain matin du prélèvement, la première branche de chaque individu a été taillée à environ 50 cm et placée dans des boîtes en plastique transparent dont les 5 premiers centimètres étaient immergés dans de l'eau déminéralisée (voir figure 2, en haut à gauche). Ces boîtes ont été exposées à une température de 20 °C et à une photopériode de 24 h dans une chambre climatique afin d'évaluer l'état de dormance. Une longueur de bouture d'environ 50 cm a été choisie pour inclure un nombre représentatif de bourgeons pour chaque branche et pour pouvoir recouper fréquemment la base de la branche (d'environ 0,5 cm) jusqu'au débourrement afin d'éviter l'occlusion des vaisseaux. Les branches ont été recoupées et l'eau déminéralisée a été renouvelée chaque semaine jusqu'au débourrement. La phénologie printanière (c.-à-d. le débourrement) des boutures a été suivie deux fois par semaine à l'aide d'une échelle catégorielle à cinq stades (Vitasse, 2013). Cette classification comprend l'absence de développement visible (stade 0) ; Le stade de développement des bourgeons a été suivi en plusieurs étapes : gonflement (stade 1), éclosion et apparition partielle des feuilles (stade 2), feuilles complètement émergées mais repliées, frisées ou pendantes (stade 3), et enfin, feuilles complètement déployées (stade 4, voir Figure supplémentaire 1). Dès que le premier bourgeon de chaque rameau atteignait un nouveau stade, la date était enregistrée. Le taux de réussite de l'éclosion a été évalué deux semaines après que le premier bourgeon ait atteint le stade 4, en comptant le nombre de bourgeons ayant atteint au moins le stade 2 par rapport au nombre total de bourgeons (Baumgarten et al., 2021). Le temps thermique nécessaire à l'éclosion (stade 2) après exposition à des conditions de forçage (20 °C) a permis de déterminer la profondeur de dormance en conditions naturelles. Nous nous sommes concentrés sur le stade d'éclosion, car il s'agit du premier indicateur clairement visible de l'émergence des feuilles chez toutes les espèces, tandis que l'atteinte des stades ultérieurs peut dépendre de la disponibilité des ressources, qui peuvent être limitées lors de l'utilisation de boutures (Vitasse et Basler, 2014). La chambre climatique fournissait des températures stables à  $\pm 1$  °C de la valeur cible et était équipée de lampes halogènes (Philips MASTER TL-D) avec une densité de flux de photons photosynthétiques de 50  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  à hauteur de bourgeon.

## Suivi de l'absorption d'eau à court terme à l'aide d'eau marquée au 2H

La deuxième branche de chaque individu a été taillée en fragments d'environ 10 cm de long, chacun portant un seul bourgeon à son extrémité supérieure. Ces fragments ont ensuite été placés dans des tubes en plastique de 30 mL préalablement remplis de 10 mL d'eau marquée au deutérium ( $^2\text{H} \rightarrow 2000 \text{‰}$ ) et soumis aux mêmes conditions de forçage (voir figure 2 en haut à droite). La courte longueur de coupe (environ 10 cm) a permis de réduire la distance entre la jauge d'eau et le bourgeon supérieur afin d'accélérer l'absorption de l'eau marquée par les bourgeons. Après 24 h, le bourgeon supérieur de chaque fragment de branche a été coupé juste au-dessus de sa base et les échantillons ont été conservés à -20 °C jusqu'à l'extraction de l'eau.

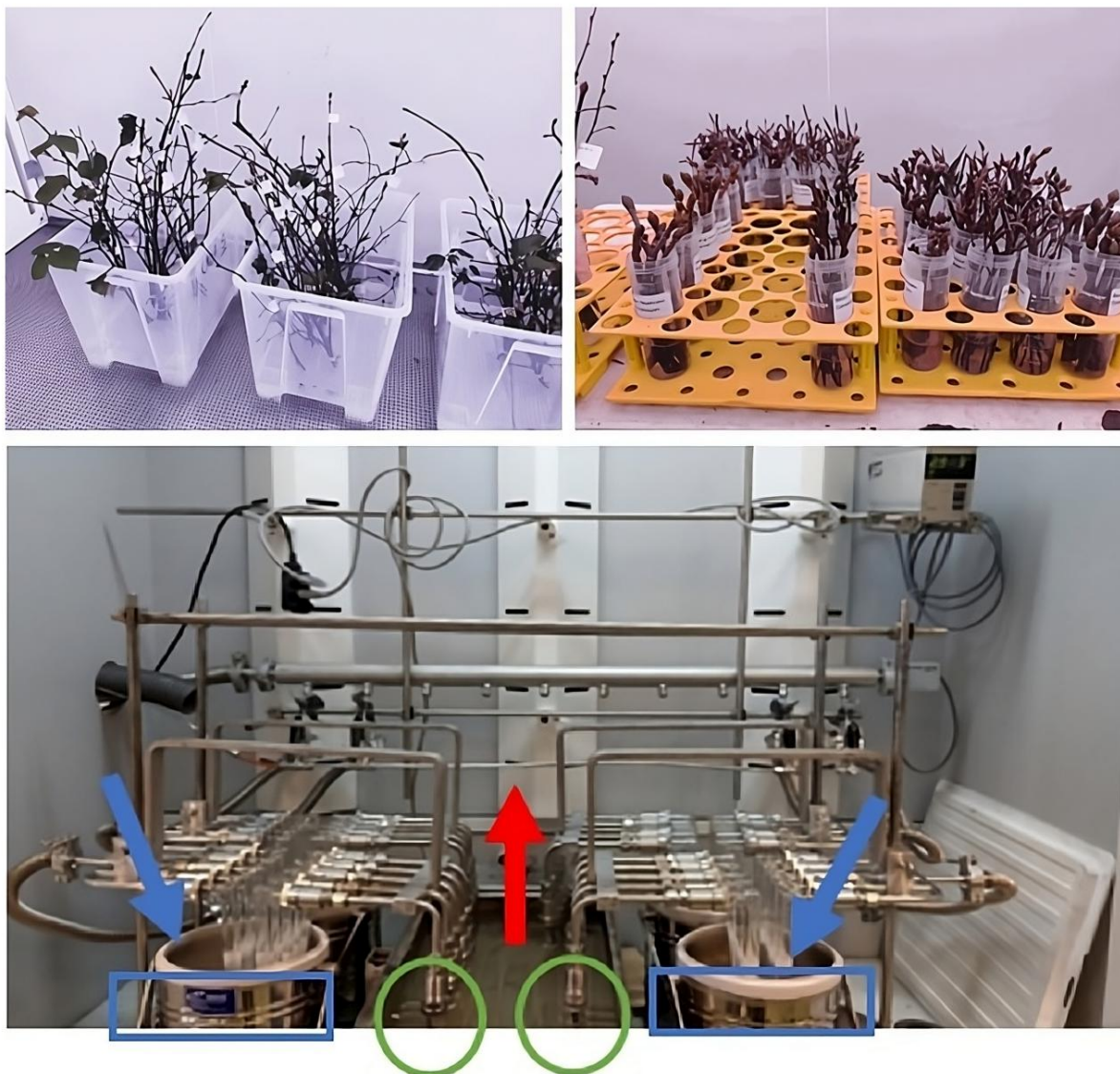


Figure 2 : Illustration graphique du dispositif. Sont illustrés des rameaux issus d'une campagne d'échantillonnage placés dans des boîtes en plastique transparent pour la détermination de la profondeur de dormance et du succès du débourrement (en haut à gauche), l'étiquetage des boutures (en haut à droite) et l'extraction d'eau par le distillation cryogénique sous vide (CVD, en bas) réalisée artisanalement. La CVD utilise une basse pression et température élevée pour évaporer la vapeur d'eau (flèche rouge) des échantillons (cercles verts) qui se condense ensuite dans un piège froid (flèche bleue) utilisant de l'azote liquide comme agent de congélation (rectangles bleus).

L'eau des bourgeons a été extraite à l'aide d'un système de distillation sous vide cryogénique (CVD) conçu sur mesure. Le modèle présenté dans West et al. (2006) décrit un système CVD qui extrait l'eau contenue dans un échantillon en l'évaporant dans un compartiment puis en la condensant dans un autre (figure 2, en bas). Le principal composant du système CVD utilisé est un bain-marie.

Le premier compartiment contenait une solution maintenue à 80 °C et le second, des tubes en U immergés dans de l'azote liquide (voir Orlowski et al., 2013 ; Diao et al., 2022). L'ensemble du processus a été accéléré par une pompe à vide (BS2212, Brook Crompton Ltd, Doncaster, Royaume-Uni) maintenant la pression en dessous de 0,05 mbar pendant l'extraction. Celle-ci a duré 2 h afin d'extraire toute l'eau des tissus. Après l'extraction, la pompe à vide a été arrêtée et de l'azote sec a été injecté dans le système CVD. Les tubes en U ont ensuite été retirés de l'azote liquide et détachés du système CVD. Ils ont été scellés avec des bouchons en caoutchouc et les extraits ont été décongelés à température ambiante avant d'être transférés dans des flacons en verre (350 µL ou 2 mL, selon la quantité d'eau extraite ; Infochroma AG, Goldau, Suisse) à l'aide d'une pipette. Les isotopes stables de l'eau des extraits,  $^2\text{H}$  et  $^{13}\text{C}$ , ont été mesurés. Les valeurs de  $^1\text{O}$  ont été mesurées à l'aide d'un analyseur élémentaire à conversion haute température couplé à un spectromètre de masse à rapport isotopique DeltaPlus XP (TC/EA-IRMS ; Finnigan MAT, Brême, Allemagne) avec une précision de 1 ‰ pour  $^2\text{H}$  et de 0,2 ‰ pour  $^1\text{O}$ . Les échantillons ont été pesés avant et après extraction à l'eau.

déterminer la teneur en eau du bourgeon.

Les concentrations de  $^2\text{H}$  et de  $^1\text{O}$  à l'intérieur des bourgeons peuvent varier durant l'hiver en raison de l'évaporation, mais le rapport entre ces deux isotopes devrait rester stable. Afin de déterminer la relation entre l'abondance isotopique naturelle de  $^2\text{H}$  et de  $^1\text{O}$  au cours de l'hiver, nous avons réalisé trois campagnes d'échantillonnage supplémentaires durant l'hiver 2020/2021 (Figure 3).

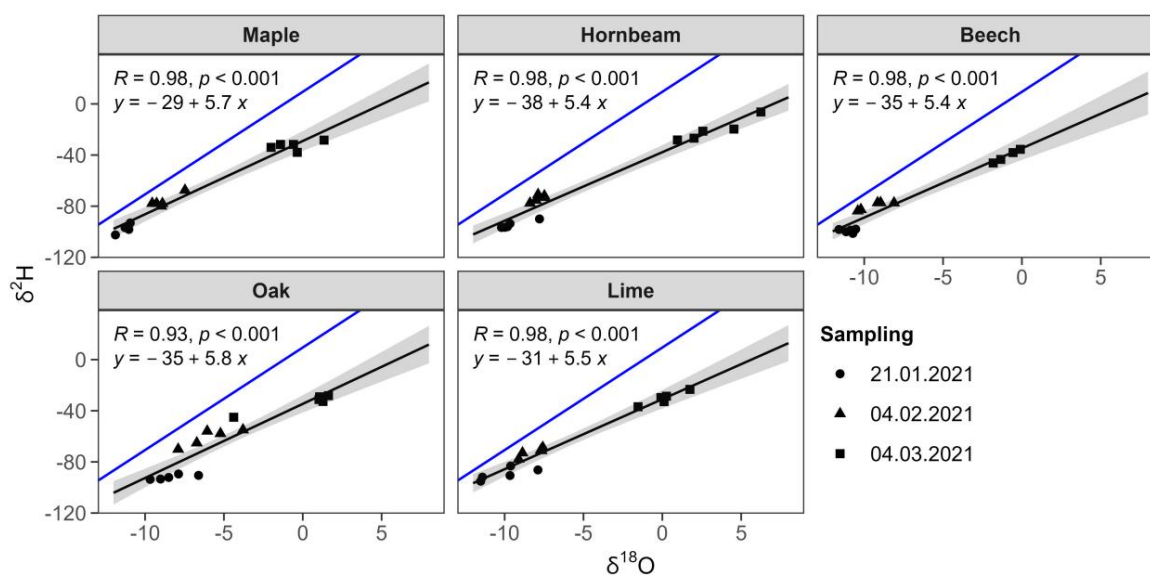


Figure 3 : Relation entre l'abondance naturelle de l'oxygène ( $^1\text{O}$ ) et les signatures isotopiques de l'hydrogène ( $^2\text{H}$ ) de l'eau des bourgeons. Cette relation linéaire spécifique à l'espèce entre les isotopes de l'oxygène et de l'hydrogène a permis de déterminer l'excès de marqueur absorbé par les bourgeons (absorption d'eau à court terme). La ligne bleue représente la relation moyenne annuelle globale entre les isotopes de l'oxygène et de l'hydrogène (Droite des eaux météoriques mondiales).

Cette relation déterminée a été utilisée dans une étape suivante pour prédire le fond attendu (abondance naturelle)  $! 2H$  dans chaque échantillon (fond  $! 2H$ ) de l'étude de marquage  $! 2H$  à chaque date d'échantillonnage en fonction du  $! 18O$  mesuré et de la relation linéaire spécifique à l'espèce entre  $! 18O$  et  $! 2H$  avec une ordonnée à l'origine  $! 0$  et une pente  $! 1$  (Équation 1).

$$! 2H_{background} = ! 0 + ! 1 \cdot ! 18O_{sample} \quad (1)$$

Ensuite, le pourcentage d'atomes de deutérium ( $! 2H$ ) équivalent au fond  $! 2H$ , à l'échantillon  $! 2H$  et à l'étiquette  $! 2H$  a été calculé à l'aide de l'équation (2) avec  $R_{standard}$  étant la composition isotopique de l'eau océanique moyenne standard de Vienne (VSMOW).

$$\text{atome \%} = \frac{100 \cdot R_{standard} \cdot \frac{! 2H}{1000} + 1}{1 + R_{standard} \cdot \frac{! 2H}{1000} + 1} \quad (2)$$

Le pourcentage d'atomes  $! 2H$  des échantillons, du fond et du marqueur a été utilisé pour calculer l'absorption à court terme de l'eau marquée (%) c'est-à-dire que l'excès de  $! 2H$  par rapport au fond  $! 2H$  a été calculé à l'aide de l'équation (3). L'absorption à court terme d'eau marquée (%) reflète donc l'excès de deutérium qui a pu passer de l'eau marquée dans les tubes aux bourgeons via le système vasculaire du rameau après 24 h à 20 °C.

$$\uparrow \text{ Pourcentage d'atomes marqués par fond.} \quad \frac{\text{Pourcentage d'atomes marqués par échantillon}}{\text{Absorption d'eau marquée (\%) = Pourcentage}} \cdot 100 \quad (3)$$

d'atomes marqués  $\uparrow$  Pourcentage d'atomes marqués par fond. Le 24 janvier 2020, nous avons également analysé l'absorption d'eau à court terme dans les tissus des rameaux situés sous la base des bourgeons ( $\rightarrow$  env. 0,5 cm) afin de déterminer si la circulation de l'eau dans les rameaux était possible mais bloquée avant d'atteindre les méristèmes des bourgeons. La même équation spécifique à l'espèce, déjà utilisée pour calculer l'absorption d'eau à court terme dans le bourgeon, a été utilisée pour calculer l'absorption d'eau dans les tissus des rameaux adjacents au bourgeon, car nous avons constaté que la pente de la relation linéaire entre les concentrations d'oxygène  $! 18$  ( $! 18O$ ) et d'hydrogène  $! 2$  ( $! 2H$ ) dans les tissus des rameaux était similaire à celle des tissus des bourgeons (Figure supplémentaire 2).

## Analyse des données et statistiques

Le succès du débourrement, le délai thermique de débourrement, la teneur en eau des bourgeons et l'absorption à court terme d'eau marquée ont été modélisés à l'aide de modèles linéaires mixtes généralisés. Le succès du débourrement et la profondeur de dormance ont été modélisés respectivement par une régression binomiale et une régression polynomiale, avec les dates d'échantillonnage (variable continue), les espèces (variable catégorielle à 5 modalités) et les sites (variable catégorielle à 2 modalités), ainsi que toutes les interactions possibles à deux facteurs, comme effets fixes, et l'identité de l'arbre donneur comme effet aléatoire. Dans ce dernier modèle, la variable dépendante, le délai thermique de débourrement, a été transformée par le logarithme népérien et les dates d'échantillonnage ont été paramétrées par un polynôme du second degré afin de normaliser les données de profondeur de dormance et de modéliser avec précision la progression non linéaire de la profondeur de dormance spécifique à chaque espèce durant l'hiver. Seules les campagnes d'échantillonnage réalisées après les premières gelées (soit 27 mois avant le premier ge

---

novembre 2019) pour l'évaluation de la profondeur de dormance, car les espèces d'arbres ont montré des modèles de temps thermique non linéaires incohérents jusqu'au débournement avant les premières gelées.

La teneur en eau des bourgeons et l'absorption d'eau à court terme ont été modélisées de manière similaire, mais en utilisant un échantillonnage. Les dates sous forme de variables catégorielles (15 niveaux) afin de mieux modéliser les résultats non linéaires et de pouvoir comparer les différentes campagnes d'échantillonnage. Coefficients de corrélation de Pearson spécifiques à chaque espèce. Des corrélations ont été calculées entre le succès du débournement, la profondeur de dormance, la teneur en eau des bourgeons et l'absorption d'eau à court terme. Toutes les corrélations ont été testées sans les campagnes d'échantillonnage 1 à 3 (c.-à-d. du 10.10.2019 au 07.11.2019) car pour ces corrélations, notre objectif était de nous concentrer sur l'état physiologique du bourgeon lié à la dormance interne, tandis que pendant ces campagnes, les feuilles étaient encore présents et potentiellement photosynthétiquement actifs, ce qui pourrait influencer la dormance des bourgeons par le biais d'interactions avec les sucres et l'ABA (Chao et al., 2007).

Toutes les analyses et tous les graphiques ont été réalisés avec R v.4.1.1 (R Core Team, 2022). Tous les modèles ont été Les données ont été ajustées à l'aide du package R glmmTMB (v1.1.5), qui prend en charge un large éventail de distributions statistiques ainsi que des extensions de modèle telles que la surabondance de zéros, l'hétéroscédasticité et l'autocorrélation<sup>1</sup>. Toutes les figures ont été générées avec ggplot2 (v3.4.0). Le package car (v3.1-1) a été utilisé. Les analyses de variance (ANOVA) ont été réalisées à l'aide du logiciel emmeans (v1.8.4-1), et les tests post-hoc ont été effectués avec le test HSD de Tukey afin de rechercher des différences significatives entre les variables. espèces, dates et sites d'échantillonnage. Une ANOVA de type II a été utilisée pour évaluer le succès du débournement (n = 583), tandis que des ANOVA de type III ont été utilisées pour évaluer la profondeur de la dormance (n = 442), la teneur en eau (n = 620) et l'absorption d'eau à court terme (n = 620).

## Résultats

### Progression de la dormance spécifique à l'espèce sur les différents sites

Globalement, la plupart (>85 %) des boutures de hêtre et de chêne provenant des deux sites et les boutures de charme provenant de Les érables d'Uetliberg ont pu débourrer tout au long de la période expérimentale, tandis que les érables et les boutures de tilleul ainsi que les boutures de charme de Muttenz ont montré une valeur considérablement plus faible Capacité de débournement, notamment en automne et au début de l'hiver (Figure supplémentaire 3). Le succès du débournement a augmenté chez les différentes espèces au fil de l'hiver, avec des différences significatives. parmi les espèces (Figure 4A). Le chêne, par exemple, a montré la plus faible augmentation du succès de débournement de 15 % lors du premier échantillonnage à 45 % lors du dernier échantillonnage, tandis que la chaux a montré Augmentation la plus importante, passant de 0 % au début à 80 % à la fin. La plupart des boutures d'érable et de tilleul n'a pas débourré avant les premières gelées, alors que la plupart des boutures de hêtre y sont parvenues. Le débournement s'est déroulé tout au long de la période étudiée. Le succès du débournement n'a pas différé entre les différentes phases. sites pour toutes les espèces étudiées (Tableau 1 et Figure 4A). Le temps thermique nécessaire au débournement variait selon la date d'échantillonnage, l'espèce, le site et l'interaction. entre la date d'échantillonnage et l'espèce (figure 4B, tableau 1). Globalement, l'érable et le hêtre ont nécessité un temps thermique significativement plus long pour le débournement que le charme, le chêne et le tilleul (tous  $P < 0,05$ ).

---

<sup>1</sup><https://github.com/glmmTMB/glmmTMB>

Tableau 1 : Impact de la date d'échantillonnage, de l'espèce, du site et de leurs interactions sur le succès du débourrement et le temps thermique de débourrement à 20 °C et une photopériode de 24 h. Le tableau présente le chi carré ( $\chi^2$ ).

Degrés de liberté (ddl) et valeur p. Les résultats significatifs ( $p < 0,05$ ) sont indiqués en gras.

Effet fixe	Succès du débourrement		Temps thermique du débourrement	
	l2 dl	p-value	l2 dl	p-value
(Intercept)	NA	NA	2897,6	1 < 0,001
Date d'échantillonnage :	57	1 < 0,001	366,4	2 < 0,001
Espèce :	60,5	4 < 0,001	65,9	4 < 0,001
Site : 0,2 : 1 ; Date d'échantillonnage : Espèce :			0,651	6,7
6,2 : 4 ; Date d'échantillonnage : Site : 0,1 : 1 ;			0,182	88,3
Espèce : Site : 2 : 4			0,723	3,0
			0,741	4,6

0,001). De plus, le charme a montré une diminution plus rapide du temps thermique nécessaire au débourrement que le d'autres espèces ( $P < 0,001$ ). Les boutures d'érable et de tilleul provenant du site de basse altitude de Muttentz ont nécessité un temps thermique significativement plus long pour le débourrement que les boutures provenant du site de haute altitude. Uetliberg. Toutes les espèces ont montré une forte relation linéaire négative entre le succès du débourrement et le temps thermique jusqu'au débourrement (tous  $P < 0,001$ , Figure 4C).

#### Teneur en eau des bourgeons et absorption d'eau par les bourgeons pendant la dormance

La teneur en eau des bourgeons dépendait significativement de la date d'échantillonnage, de l'espèce, de leur interaction et l'interaction entre la date et le site d'échantillonnage (tableau 2, figure 5A). Par exemple, l'eau des bourgeons

La teneur en composés organiques volatils (COV) a considérablement diminué chez le hêtre entre la première date d'échantillonnage (10/10/2019, feuilles majoritairement vertes) et la quatrième date d'échantillonnage (27/11/2019, c'est-à-dire après les premières gelées et la fin de la saison sèche). la sénescence des feuilles), tandis que la teneur en eau du chêne n'a pas changé au cours de cette période ( $P = 0,002$  et  $P = 0,989$ , respectivement). De la deuxième à la troisième date d'échantillonnage (c.-à-d. du 23.10.2019 au Le 06/11/2019, des érables et des charmes du site de plus basse altitude (Muttentz) ont montré

On a observé une augmentation remarquable de la teneur en eau des bourgeons, significativement plus élevée que chez les arbres prélevés sur le site situé à plus haute altitude (Uetliberg,  $p < 0,001$  pour les deux comparaisons). De décembre à février, la teneur en eau des bourgeons était globalement la plus élevée pour le tilleul, avec  $\rightarrow 57 \pm 3$  % (moyenne  $\pm$  écart-type).

La valeur la plus faible a été observée pour le chêne, avec  $\rightarrow 40 \pm 4$  % (figure 5A). Toutes les espèces ont présenté une augmentation significative de la teneur en eau des bourgeons entre l'avant-dernière et la dernière date d'échantillonnage avant le débourrement, même si Certaines espèces ont nécessité plus de deux semaines entre la dernière date d'échantillonnage et le débourrement (tous les  $P < 0,001$  ; voir le tableau supplémentaire 2).

L'absorption d'eau à court terme par les bourgeons dépendait significativement de la date d'échantillonnage, l'interaction entre la date d'échantillonnage et l'espèce, et l'interaction entre le site et l'espèce (Tableau 2).

Au début de notre étude (soit le 10 octobre 2019), aucune absorption d'eau à court terme par les bourgeons n'a été observée. a été observé (Figure 5B). Ensuite, au cours de la progression de la sénescence foliaire (c.-à-d. le 23 octobre et le 23 octobre), Le 06/11/2019, d'importantes allocations d'eau à court terme ont été détectées. À partir du 6 novembre

Jusqu'au 27 novembre, toutes les espèces, à l'exception du hêtre de Muttentz, ont vu leur absorption d'eau diminuer de manière relativement Des valeurs élevées à presque zéro (tous les  $P < 0,001$ ), marquant probablement une barrière physiologique bloquant le

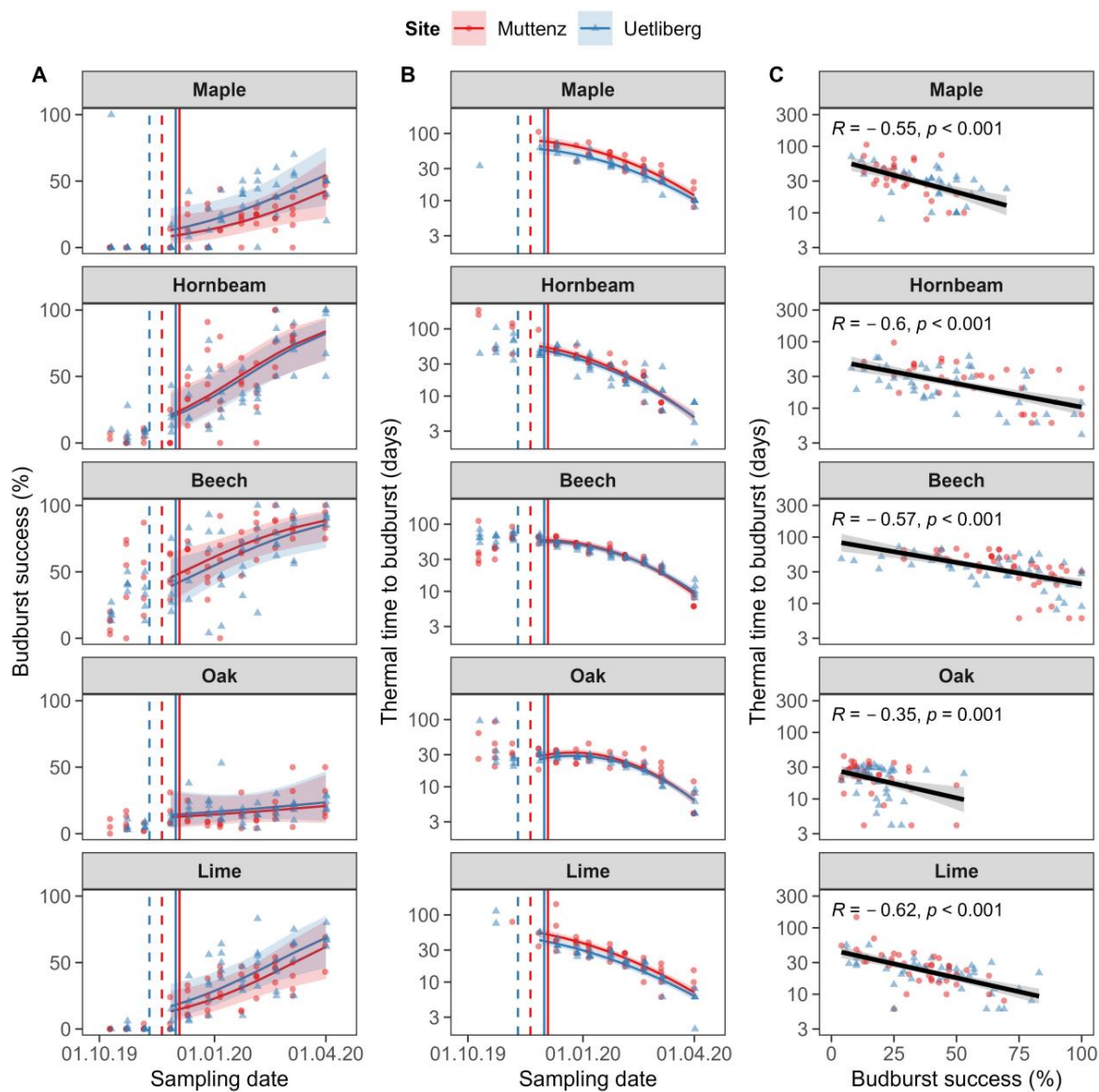


Figure 4 : (A) Taux de réussite du débournement et (B) temps thermique nécessaire au débournement, et (C) corrélation entre le succès du débournement et le temps thermique nécessaire au débournement à 20 °C et sous photopériode constante condition de forçage. Les lignes continues et les zones ombrées représentent respectivement les prédictions du modèle et les intervalles de confiance correspondants à 0,90, tandis que les points représentent les données brutes sous-jacentes. Les différents sites sont illustrés par des triangles bleus pour Uetliberg (site de haute altitude) et rouges. cercles pour MuttENZ (site de basse altitude). Le premier jour avec une température minimale inférieure à 0 °C est indiqué par des lignes pointillées. Le premier jour où les températures moyennes sont inférieures à 0 °C est indiqué par des traits pleins.

Le passage de l'eau se produit à l'interface entre la brindille et le bourgeon. De fin novembre à l'avant-dernière date d'échantillonnage, l'absorption d'eau à court terme était minimale, mais non nulle, pour tous les échantillons.

Tableau 2 : Impact de la date d'échantillonnage, de l'espèce, du site et de leurs interactions sur la teneur en eau des bourgeons et l'absorption d'eau à court terme après 24 h d'exposition à 20 °C et à une lumière constante. Le tableau présente les valeurs de chi carré ( $\chi^2$ ), degrés de liberté (ddl) et valeur p. Les résultats significatifs ( $p < 0,050$ ) sont indiqués en gras.

Effet fixe	Succès du débourrement		Temps thermique du débourrement		
	Valeur	p (à 2 degrés de liberté)	ddl	ddl	Valeur p
(Intercepter)	1	< 0,001	87,7	13	1,0
Date d'échantillonnage	< 0,001	45,5	13	< 0,001	1
Espèces	53,6	4 < 0,001	1,7	0,600	1,2
Site	0,3	1			1
Date d'échantillonnage : Espèce	188,1	52 < 0,001	127,5	52 < 0,001	
Date d'échantillonnage :	53,2	13 < 0,001	14,2	13	0,360
Site Espèces : Site	5,7	4 0,222			30,1
					4 < 0,001

espèces. Durant cette période, le charme a souvent présenté une absorption d'eau à court terme significativement plus élevée que la plupart des autres espèces (tous les  $P < 0,050$ ). Boutures de hêtre de Muttenz et boutures de tilleul Les données d'Uetliberg ont montré une augmentation significative de l'absorption d'eau à court terme à partir de l'avant-dernier échantillon jusqu'à la dernière campagne d'échantillonnage avant le débourrement, révélant ainsi des tendances similaires à celles de l'eau des bourgeons contenu (tous  $P < 0,001$ ).

L'absorption d'eau à court terme a augmenté chez le hêtre ( $P = 0,001$ ) et diminué chez le charme ( $P = 0,040$ ) avec l'augmentation de la teneur en eau des bourgeons, tandis qu'aucune relation entre l'absorption d'eau à court terme et la teneur en eau des bourgeons n'a été observée pour aucune autre espèce (Figure 5C). Par conséquent, les bourgeons La teneur en eau n'a pas fourni d'informations fiables sur l'évolution de la conductivité du vaisseau. au cours de la progression hivernale. À la neuvième date d'échantillonnage (soit le 24/01/2020), qui a eu lieu à le jour le plus froid de l'hiver 2019/2020, absorption d'eau à court terme par les brindilles sous le On a étudié les bourgeons et toutes les espèces ont eu tendance à incorporer davantage d'eau marquée dans les rameaux. que dans les bourgeons, avec une différence significative pour le hêtre ( $P = 0,012$ ) et le chêne ( $P = 0,024$ , voir Figure 6). Ce résultat indique qu'à ce moment-là, une grande partie de l'eau marquée restait verrouillées sous la base des bourgeons.

### Absorption d'eau à court terme et teneur en eau en fonction de l'état de dormance

Aucune corrélation n'a été trouvée entre le temps thermique nécessaire au débourrement et l'absorption d'eau à court terme dans tous les cas. espèces à l'exception du charme où une diminution de l'absorption d'eau à court terme a été associée à La durée thermique nécessaire au débourrement diminue (Figure 7A). Le tilleul, mais aucune autre espèce, a montré une augmentation significative du succès du débourrement avec l'augmentation de l'absorption d'eau à court terme (Figure S4A). Cependant, toutes les espèces ont montré une forte corrélation négative entre le temps thermique jusqu'au débourrement. et la teneur en eau des bourgeons (figure 7B) et toutes les espèces, à l'exception de l'érable, ont montré une forte corrélation positive corrélation entre le succès du débourrement et la teneur en eau des bourgeons (Figure supplémentaire 4B).

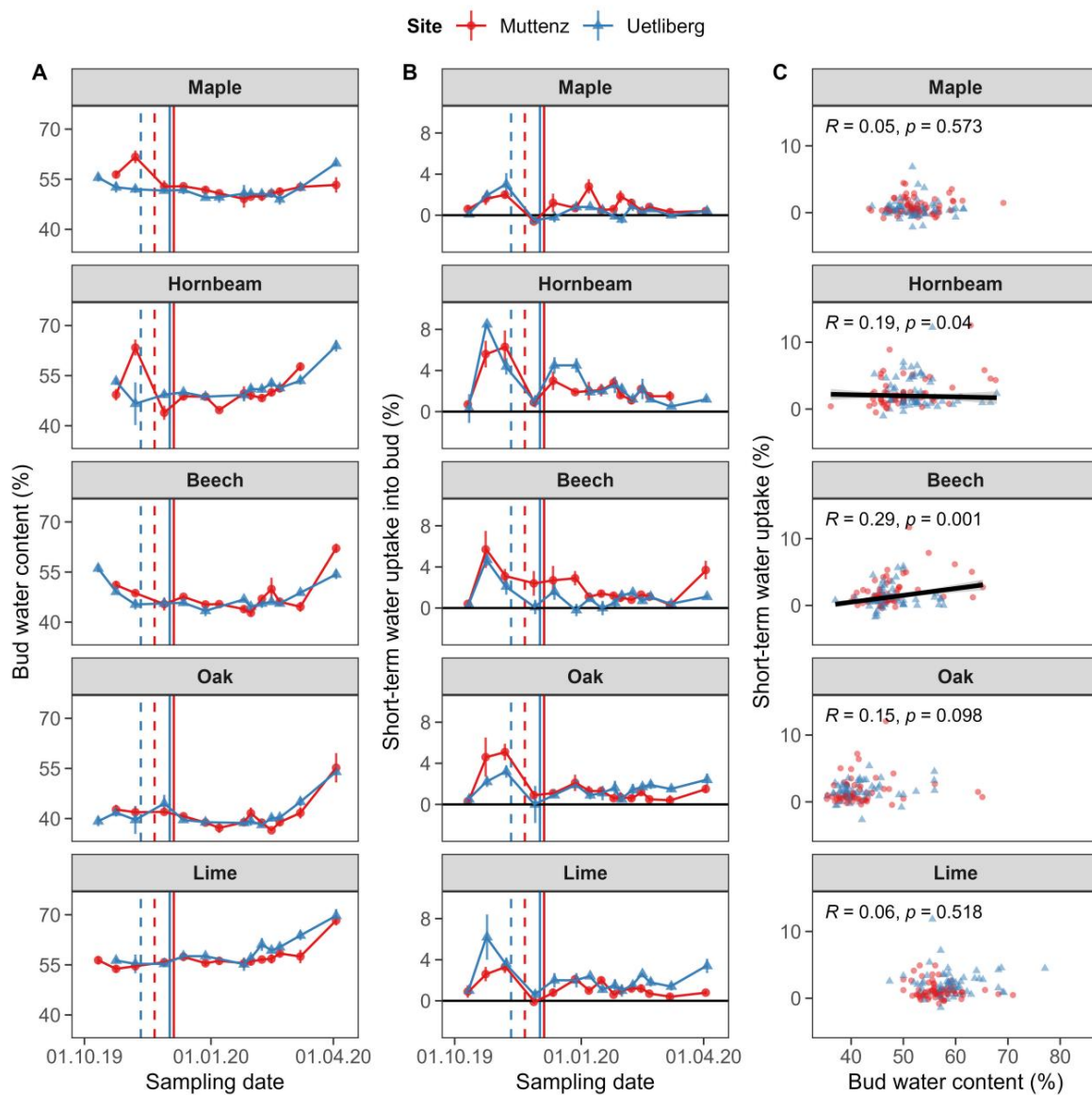


Figure 5 : (A) Effet de la progression de l'hiver sur la teneur en eau des bourgeons, (B) absorption d'eau à court terme par les bourgeons et (C) corrélation entre la teneur en eau des bourgeons et l'absorption d'eau à court terme après 24 h à 20 °C et sous photopériode constante. Les points opaques et les barres d'erreur représentent respectivement la moyenne et l'erreur standard correspondante, tandis que les lignes continues et les zones ombrées en (C) représentent les prédictions du modèle et leurs intervalles de confiance à 90 %, et les points transparents représentent les données brutes sous-jacentes. Les différents sites sont illustrés par des triangles bleus pour Uetliberg (site de haute altitude) et des cercles rouges pour MuttENZ (site de basse altitude). Le premier jour avec une température minimale inférieure à 0 °C est indiqué par des lignes pointillées. Le premier jour avec des températures moyennes inférieures à 0 °C est indiqué par des lignes continues.

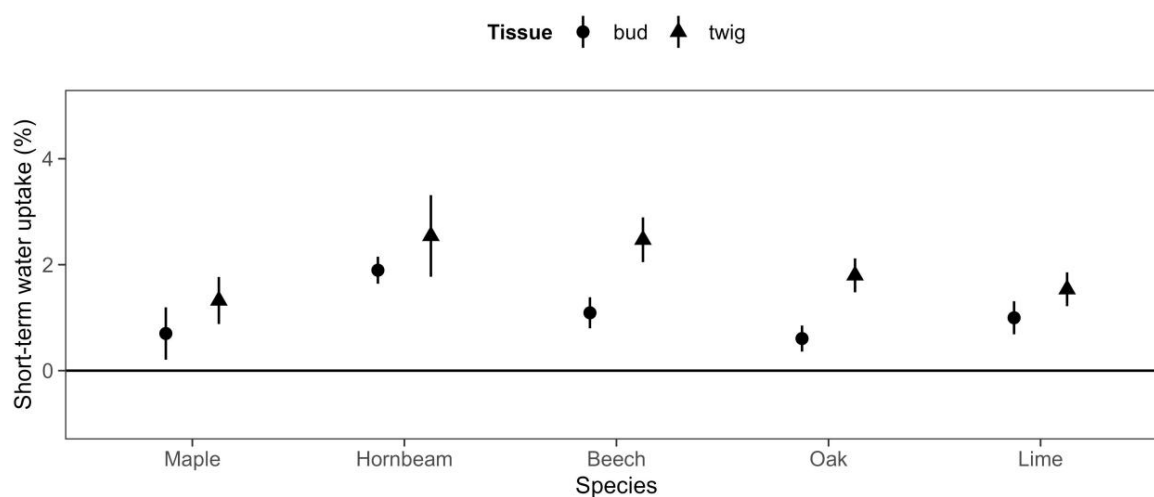


Figure 6 : Absorption d'eau à court terme, spécifique à chaque espèce, dans différents tissus après 24 h en conditions de forçage (20 °C et photopériode de 24 h) lors de la campagne d'échantillonnage 9 (soit le 24/01/2020). Les points opaques et les barres d'erreur représentent la moyenne et l'erreur standard correspondante.

## Discussion

Notre étude expérimentale montre que, pour toutes les espèces, le succès du débournement augmente et le temps thermique nécessaire au débournement diminue au cours de l'hiver, et que ces deux variables sont fortement corrélées. En revanche, les différences intraspécifiques entre les sites d'échantillonnage étaient faibles, voire inexistantes, pour ces deux paramètres. Nous avons observé de forts signaux isotopiques en automne pour toutes les espèces, indiquant une forte absorption d'eau à court terme par les bourgeons pendant la coloration des feuilles, avant de diminuer à un minimum après la sénescence foliaire, c'est-à-dire après la chute des feuilles, marquant probablement le début de l'endormance. De façon surprenante, aucune augmentation progressive de l'absorption d'eau à court terme par les bourgeons n'a été détectée au cours de l'hiver, mais une augmentation abrupte est survenue peu avant le débournement. Cependant, nous avons constaté une augmentation progressive de la teneur en eau des bourgeons au cours de l'hiver, fortement corrélée au temps thermique nécessaire au débournement pour toutes les espèces étudiées. Ceci suggère que la teneur en eau des bourgeons semble être un marqueur fiable et simple de la profondeur de dormance pendant l'écodormance, contrairement à l'absorption d'eau à court terme mesurée par les isotopes de l'eau.

### Progression de la dormance spécifique à l'espèce

Comme dans les travaux précédents, toutes les espèces d'arbres tempérés étudiées ont vu leur succès de débournement augmenter et leur temps thermique de débournement diminuer au fur et à mesure que l'hiver avançait (par exemple, Baumgarten et al. 2021). Nous avons toutefois constaté des différences significatives entre les espèces, reflétant leurs sensibilités variables aux signaux environnementaux. Par exemple, le hêtre et le chêne ont pu débourrer tout au long de la période d'étude, tandis que les trois autres espèces n'ont pu débourrer qu'après une brève période de froid. Ce résultat est conforme aux observations précédentes.

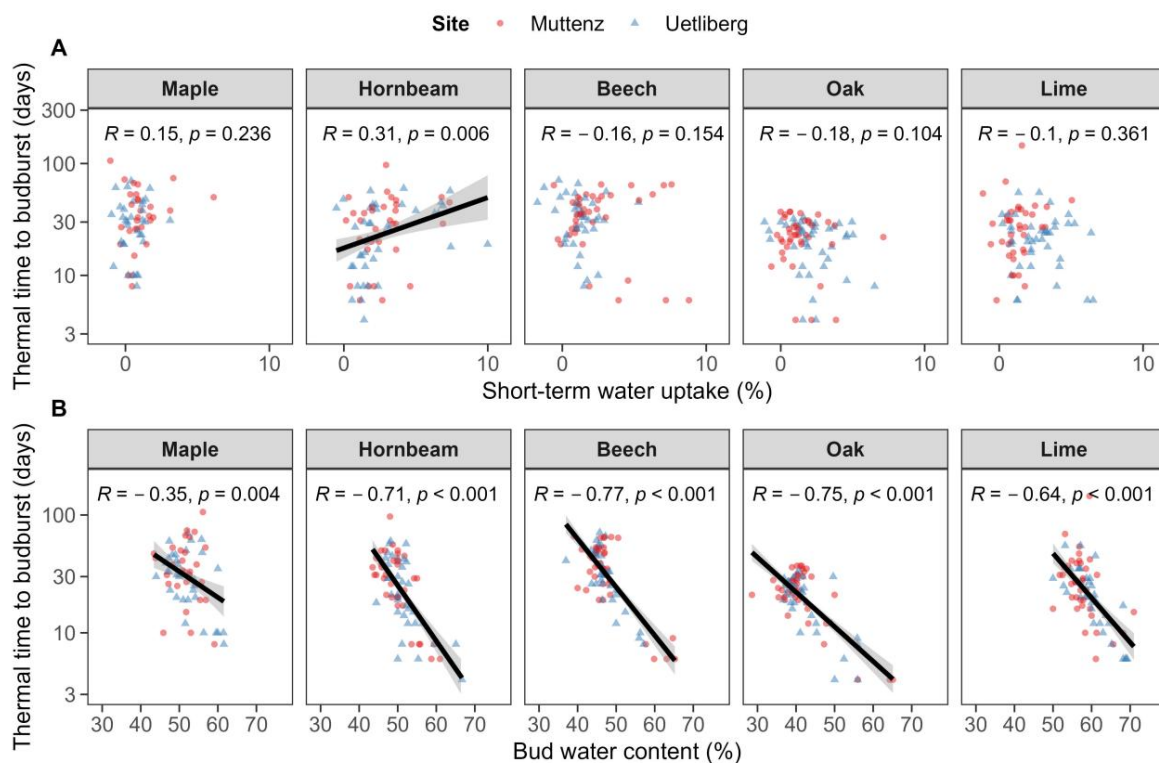


Figure 7 : (A) Corrélation entre la durée thermique de débournement et l'absorption d'eau à court terme et (B) la teneur en eau des bourgeons après l'induction de la dormance (après le 07/11/2019). Les lignes continues et les zones ombrées représentent les prédictions du modèle et leurs intervalles de confiance à 90 %, tandis que les points représentent les données brutes. Les différents sites sont illustrés par des triangles bleus pour Uetliberg (site de haute altitude) et des cercles rouges pour MuttENZ (site de basse altitude).

Des travaux ont montré que certaines espèces tempérées nécessitent une période de froid minimale pour le débournement (Laube et al., 2014 ; Baumgarten et al., 2021). Le taux de réussite du débournement ne différait pas significativement entre les individus d'une même espèce cultivés sur différents sites. Cependant, le temps thermique nécessaire au débournement de l'érable, du charme et du tilleul était plus court tout au long de la période étudiée pour les boutures provenant du site d'altitude d'Uetliberg, reflétant probablement une exposition plus importante aux températures froides sur ce site. Ainsi, l'augmentation des températures hivernales pourrait ralentir la progression de la phénologie printanière chez certaines espèces d'arbres des écosystèmes tempérés en raison d'une diminution ou d'un retard des conditions de froid (Fu et al., 2015 ; Wang et al., 2020 ; Beil et al., 2021 ; Zhang et al., 2022). Toutefois, cet effet pourrait également être dû à des différences intraspécifiques résultant d'une adaptation génétique aux conditions environnementales spécifiques du site (Vitasse, 2013).

### L'absorption d'eau à court terme comme indicateur de l'état de dormance

Étonnamment, l'étude de l'eau des bourgeons dans des conditions naturelles a révélé que la pente entre les isotopes de l'oxygène ( $^{18}\text{O}$ ) et de l'hydrogène ( $^2\text{H}$ ) est moins prononcée que prévu.

---

La relation généralement observée dans la droite des eaux météoriques globales (Figure 3) est similaire. L'accumulation plus importante de l'isotope lourd de l'oxygène ( $^{18}\text{O}$ ) par rapport à l'isotope lourd de l'hydrogène ( $^2\text{H}$ ) dans les bourgeons indique un fractionnement de Rayleigh (voir Gonfiantini, 1986). Ceci suggère que les bourgeons perdent de l'eau par évaporation à travers la cuticule pendant la dormance hivernale (Wiegand, 1906), ce qui est corroboré par un déplacement de  $^{18}\text{O}$  allant jusqu'à 10 ‰ entre le 21/01/2021 et le 04/03/2021 (Figure 3). Cependant, la teneur en eau des bourgeons de toutes les espèces étudiées n'a pas varié significativement entre début décembre et fin février, comme l'ont constaté Essiamah et Eschrich (1986). Ceci suggère que l'eau évaporée a été continuellement remplacée par l'eau provenant des tissus adjacents afin de protéger les bourgeons de la dessiccation.

L'analyse des isotopes de l'eau a révélé d'importantes fluctuations de l'absorption d'eau à court terme en automne, au cours de la sénescence foliaire, chez toutes les espèces. L'absorption d'eau à court terme était maximale chez toutes les espèces lors des deuxième (fin octobre) et troisième (début novembre) campagnes d'échantillonnage, tandis que les valeurs les plus faibles ont été observées lors des première (mi-octobre) et quatrième (fin novembre) campagnes. Ce schéma semble lié à la progression de la sénescence foliaire, qui s'est achevée (toutes les feuilles étaient soit colorées, soit tombées) entre la première et la quatrième campagne d'échantillonnage chez tous les individus étudiés. Durant cette période, l'appareil photosynthétique est dégradé par des enzymes cataboliques et des nutriments essentiels tels que l'azote et le phosphore sont redistribués de la feuille vers les tissus de réserve avant l'abscission (Matile, 2000 ; Keskitalo et al., 2005 ; Fracheboud et al., 2009). Nos résultats indiquent que, durant ce processus, le transport d'eau dans les bourgeons était probablement possible via le système vasculaire et sans doute nécessaire à la réabsorption des nutriments et des sucres. Nous avons attribué la forte diminution de l'absorption d'eau à court terme observée ensuite chez toutes les espèces à l'entrée en endodormance, une période caractérisée par une faible activité plasmodesmale et un faible transport passif d'eau entre les cellules, dus respectivement à un dépôt important de callose et à une forte répression des gènes d'aquaporines (Rinne et van der Schoot, 2003 ; Yooyongwech et al., 2008 ; Fouché et al., 2023). Cependant, des recherches complémentaires combinant des approches génétiques et physiologiques seraient nécessaires pour examiner le couplage entre l'induction de l'endodormance et la sénescence foliaire (par exemple, Yooyongwech et al., 2009, 2015 ; Fouché et al., 2023). De nouvelles expériences orientées vers cet objectif permettraient ainsi d'améliorer la précision des modèles phénologiques existants.

Étonnamment, aucune augmentation progressive de l'absorption d'eau à court terme n'a été observée pendant l'écodormance pour aucune des espèces. De plus, contrairement à des travaux antérieurs (par exemple, Aloni et Peterson 1997, Rinne et al. 2001), mais en accord avec une étude récente menée sur le cerisier (Fouché et al., 2023), nous n'avons trouvé aucune preuve d'une augmentation du flux d'eau du rameau vers le bourgeon avec l'augmentation de l'exposition au froid. Ainsi, le transport vasculaire de l'eau vers les bourgeons semble non fonctionnel de la fin de la sénescence foliaire jusqu'au moins juste avant le débourrement chez les espèces étudiées, soit en raison d'une obstruction du flux d'eau, soit en raison d'un xylème immature (Goodwin, 1967, Xie et al., 2018). Nos résultats indiquent donc que l'augmentation de la teneur en eau des bourgeons en fin d'hiver et début de printemps pourrait se produire par les voies apoplastique et/ou symplastique à partir de l'eau stockée dans les tissus adjacents. Cette quantité semble suffisante pour prévenir la dessiccation des bourgeons pendant la dormance, mais probablement insuffisante pour répondre à la demande croissante en eau lors du débourrement et du débourrement (Savage et Chuine, 2021). Cependant, le stade auquel les phénols printaniers interviennent reste incertain.

La voie vasculaire est rétablie. Par conséquent, l'origine des sources d'eau impliquées dans la cellule est restaurée.

Le phénomène d'élargissement (gonflement des bourgeons) à l'intérieur des bourgeons avant l'éclosion et le déploiement des feuilles reste encore mal compris. et mérite une attention accrue dans les expériences futures. Étant donné que notre approche de marquage 2H nécessite

Le transport à longue distance depuis la coupe le long de la brindille jusqu'au bourgeon pourrait être étudié par l'injection d'eau marquée, permettant ainsi de suivre le transport d'eau apoplastique et/ou symplastique à courte distance.

avec des micro-seringues dans la brindille à courte distance du bourgeon terminal.

## La teneur en eau des bourgeons comme indicateur de l'état de dormance

Globalement, la teneur en eau des bourgeons a diminué après la sénescence des feuilles et a commencé à augmenter pour tous les espèces au début du printemps, environ 6 à 8 semaines avant le débournement, ce qui correspond probablement au période durant laquelle les bourgeons commencent à réagir aux températures chaudes (c.-à-d. l'écodormance). Cette découverte la quantification de la teneur en eau des bourgeons est potentiellement intéressante en tant que méthode peu technologique.

L'objectif de cette étude était d'examiner l'état de dormance des espèces d'arbres à feuilles caduques des régions tempérées au printemps.

L'augmentation du poids sec et frais des primordia floraux au cours de l'hiver a été utilisée comme indicateur.

un marqueur de levée de dormance chez les arbres fruitiers (par exemple, Brown et Kotob 1957, Legave et Garcia

1982. Basler et Körner (2014) ont constaté une augmentation de la surface des bourgeons chez les arbres forestiers à feuilles caduques.

progression du printemps dans des conditions naturelles, mais à notre connaissance, aucune étude n'a

Nous avons examiné l'évolution de la teneur en eau des bourgeons foliaires des arbres forestiers au fil de l'hiver.

Nous avons constaté des relations linéaires entre la teneur en eau des bourgeons et le temps thermique nécessaire à leur éclosion.

toutes les espèces après l'induction de la dormance. Par conséquent, le suivi de l'évolution de la teneur en eau des bourgeons

L'imagerie par résonance magnétique pourrait être un indicateur plus fiable de la progression de la dormance hivernale chez les arbres des forêts de feuillus que la capacité d'absorption d'eau vasculaire à court terme.

L'IRM réalisée sur des arbres fruitiers a révélé que la majeure partie de l'eau est liée à l'intérieur des cellules au début de la dormance, et qu'elle est progressivement libérée sous l'effet de conditions de forçage, tandis que, simultanément, une quantité substantielle d'eau est libérée.

L'élargissement des primordia floraux se produit bien avant que les signes de débournement ne deviennent visibles (révisé)

(dans Faust et al. 1997). Par conséquent, notre observation apporte une preuve supplémentaire du lien étroit entre la profondeur de dormance et la résistance au froid, où l'augmentation de la teneur en eau avec

La progression pourrait être attribuée à une désacclimatation (Vitra et al., 2017, North et Kovaleski,

2023). Cependant, il pourrait ne pas y avoir de corrélation systématique entre la teneur en eau des bourgeons et la résistance au froid entre les espèces, car des espèces plus résistantes au gel comme l'érable et le charme l'ont montré.

La teneur en eau des bourgeons est en moyenne plus élevée pendant la période de dormance maximale et lors de la levée de dormance.

que des espèces plus sensibles comme le hêtre et le chêne (Lenz et al., 2013, Vitra et al., 2017).

La forte corrélation entre le succès du débournement et le temps thermique nécessaire au débournement est observée pour toutes les espèces.

cela montre que les deux variables sont, dans une certaine mesure, interchangeables et constituent des indicateurs importants de la

État de dormance physiologique des espèces d'arbres tempérés à feuilles caduques (Baumgarten et al., 2021).

Ce résultat indique des obstructions au début de la dormance qui ont fortement réduit le flux d'eau pour certains bourgeons (temps thermique élevé avant le débournement) ou même l'ont complètement empêché.

D'autres (faible succès de débournement) se sont ensuite progressivement dégradées avec la progression de la dormance. Nous supposons que la diminution des concentrations d'acide abscissique (ABA) est un facteur clé de ce phénomène.

transformation, car il a été démontré que des concentrations élevées d'ABA augmentent la calcitonine plasmodesmale.

perdre le dépôt et réguler à la baisse l'action des aquaporines (Tylewicz et al., 2018, Pan et al., 2021, Fouché et al., 2023). Il est intéressant de noter que les boutures de rameaux d'érable et de charme ont montré des résultats significatifs. La teneur en eau des bourgeons était plus faible sur le site d'altitude d'Uetliberg que sur les boutures provenant de Site de basse altitude de Muttetz lors de la troisième campagne d'échantillonnage (début novembre). La campagne d'échantillonnage était la première à enregistrer des températures moyennes journalières inférieures à 5 °C à Uetliberg. et s'est produite seulement 4 jours avant les premières gelées. Par conséquent, il s'agit d'une endodormance. La croissance des érables et des charmes à Uetliberg pourrait avoir été induite plus tôt en réponse à une croissance rapide. baisse de température, entraînant une réduction de la teneur en eau des bourgeons afin d'assurer leur protection leurs bourgeons des dommages potentiels causés par le gel (Vitra et al., 2017).

## Conclusion

Globalement, notre étude a mis en évidence d'importantes différences dans le succès du débournement et le temps thermique nécessaire au débournement entre les espèces européennes communes, reflétant probablement des besoins en froid spécifiques à chaque espèce et des sensibilités à la température de forçage, tandis que des différences beaucoup plus faibles ont été observées. entre les deux sites d'étude. Toutes les espèces ont montré une forte absorption d'eau à court terme pendant la croissance foliaire. La sénescence reflète probablement un transport efficace de l'eau à travers le système vasculaire pour les nutriments. résorption. Une fois les feuilles complètement colorées ou tombées, une diminution brutale de l'absorption d'eau à court terme a été observée, marquant le début de l'endodormance. Cependant, contrairement à Notre hypothèse n'a pas été confirmée par l'absence de preuves d'une augmentation de l'absorption d'eau par voie vasculaire. Ce système sert de marqueur pour la levée de l'endormite, associée à une diminution du temps thermique nécessaire au débournement. Il est peu probable que les bourgeons des arbres à feuilles caduques des régions tempérées absorbent l'eau par voie vasculaire. système durant l'endodormance et l'écodormance. Par conséquent, notre méthodologie n'est que partiellement adaptée comme traceur de l'état de dormance des arbres feuillus tempérés, notamment pour suivre le début de la fin de la dormance. Néanmoins, ce marquage isotopique de l'eau pourrait révéler de nouvelles perspectives s'il est appliqué avec une résolution temporelle plus élevée pendant la coloration et la chute des feuilles afin de suivre précisément le déclenchement Des études complémentaires sur l'endodormance et d'autres expériences seraient nécessaires pour quantifier les conditions climatiques induisant le début de la dormance, outre les facteurs internes à la plante. Il est intéressant de noter que la teneur en eau des bourgeons joue un rôle important. semble être un indicateur fiable et simple du temps thermique nécessaire au débournement pendant l'écodormance. toutes les espèces étudiées, contrairement à l'absorption d'eau à court terme, en utilisant des isotopes de l'eau.

## Références

- Aloni, R. et Peterson, CA (1997). L'auxine favorise l'élimination de la callose dormante du phloème de *Magnolia kobus* et l'accumulation de callose et la différenciation des vaisseaux du bois initial chez *Quercus robur*. *Journal of Plant Research*, 110:37–44.
- Basler, D. (2016). Évaluation des modèles phénologiques pour la prédiction des dates de débourrement chez six espèces d'arbres tempérés d'Europe centrale. *Agricultural and Forest Meteorology*, 217:10–21.
- Basler, D. et Körner, C. (2014). Réponses photopériodiques et thermiques du gonflement et de l'éclosion des bourgeons chez quatre espèces d'arbres forestiers tempérés. *Tree Physiology*, 34(4):377–88.
- Baumgarten, F., Gessler, A. et Vitasse, Y. (2023). Pas de risque, pas de plaisir : pénalité et récupération des dommages causés par le gel printanier chez les arbres tempérés à feuilles caduques. *Functional Ecology*, 37(3) : 648–663.
- Baumgarten, F., Zohner, CM, Gessler, A., et Vitasse, Y. (2021). Le froid pour être forcé : la meilleure dose pour réveiller les bourgeons de leur dormance hivernale. *New Phytologist*, 230(4):1366–1377.
- Beil, I., Kreyling, J., Meyer, C., Lemcke, N. et Malyshev, AV (2021). Coucher tard, lever tard : les températures plus chaudes de l'automne retardent la phénologie printanière en retardant la dormance. *Global Change Biology*, 27(22):5806–5817.
- Brown, DS et Kotob, FA (1957). Croissance des bourgeons floraux de l'abricotier, du pêcher et du poirier pendant la période de repos. *Actes de la Société américaine des sciences horticoles*, 69 : 158-164.
- Cannell, MGR (1989). Refroidissement, temps thermique et date de floraison des arbres, pages 99–113. Butterworth-Heinemann.
- Chao, WS, Foley, ME, Horvath, DP et Anderson, JV (2007). Signaux régulant la dormance des bourgeons végétatifs. *International Journal of Plant Developmental Biology*, 1(1):49–56.
- Chmielewski, F.-M. et Götz, K.-P. (2022). Métabolites des bourgeons de cerisier pour la détection de l'hiver dormance. *Métabolites*, 12(3):247.
- Chuine, I. (2000). Un modèle unifié pour le débourrement des arbres. *Journal of Theoretical Biology*, 207(3):337–47.
- Chuine, I. (2010). Pourquoi la phénologie détermine-t-elle la distribution des espèces ? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 365(1555):3149–60.
- Chuine, I., Bonhomme, M., Legave, JM, Garcia de Cortazar-Atauri, I., Charrier, G., La-cointe, A., et Ameglio, T. (2016). Les modèles phénologiques peuvent-ils prédire avec précision la phénologie des arbres à l'avenir ? L'obstacle non révélé de la levée d'endodormance. *Global Change Biology*, 22(10):3444–60.

- Considine, MJ et Foyer, CH (2023). Régulation métabolique de la quiescence chez les plantes. *Plant Journal*, 114(5):1132–1148.
- Cooke, JE, Eriksson, ME et Junttila, O. (2012). La nature dynamique de la dormance des bourgeons chez les arbres : contrôle environnemental et mécanismes moléculaires. *Plant, Cell & Environment*, 35(10):1707–28.
- Delpierre, N., Vitasse, Y., Chuine, I., Guillemot, J., Bazot, S., Rutishauser, T., et Rathgeber, CBK (2016). Phénologie des arbres des forêts tempérées et boréales : des processus à l'échelle de l'organe aux modèles d'écosystèmes terrestres. *Annals of Forest Science*, 73(1):5–25.
- Diao, H., Schuler, P., Goldsmith, GR, Siegwolf, RTW, Saurer, M. et Lehmann, MM (2022). Note technique : Sur les incertitudes dans la composition isotopique de l'eau des plantes après extraction par distillation cryogénique sous vide. *Hydrology and Earth System Sciences*, 26(22):5835–5847.
- Essiamah, S. et Eschrich, W. (1986). Absorption d'eau chez les arbres à feuilles caduques pendant l'hiver et le rôle des tissus conducteurs dans la réactivation du ressort. *IAWA Journal*, 7(1):31–38.
- Fadón, E., Fernandez, E., Behn, H. et Luedeling, E. (2020). Un cadre conceptuel pour dormance hivernale chez les arbres à feuilles caduques. *Agronomie*, 10(2).
- Faust, M., Erez, A., Rowland, L., Wang, S. et Norman, H. (1997). Dormance des bourgeons chez les arbres fruitiers vivaces : base physiologique de l'induction, du maintien et de la levée de la dormance. *HortScience*, 32(4):623–629.
- Flynn, DFB et Wolkovich, EM (2018). La température et la photopériode déterminent la phénologie printanière chez toutes les espèces d'une communauté forestière tempérée. *New Phytologist*, 219(4):1353– 1362.
- Fouché, M., Bonnet, H., Bonnet, D. et Wenden, B. (2023). La capacité de transport est découplée avec la levée de l'endodormance dans les bourgeons de cerisier doux : aperçus physiologiques et moléculaires. *Frontières en sciences végétales*, 14:1–16.
- Fracheboud, Y., Luquez, V., Bjorken, L., Sjodin, A., Tuominen, H. et Jansson, S. (2009). Le contrôle de la sénescence automnale chez le peuplier faux-tremble européen. *Physiologie végétale*, 149(4):1982–91.
- Fu, YH, Zhao, H., Piao, S., Peaucelle, M., Peng, S., Zhou, G., Ciais, P., Huang, M., Menzel, A., Penuelas, J., Song, Y., Vitasse, Y., Zeng, Z., et Janssens, IA (2015). Diminution des effets du réchauffement climatique sur la phénologie du débourrement printanier. *Nature*, 526(7571):104– 7.
- Gonfiantini, R. (1986). Chapitre 3 - ISOTOPES ENVIRONNEMENTAUX DANS LES ÉTUDES LACUNES, pages 113–168. *Manuel de géochimie isotopique environnementale*. Elsevier, Amsterdam.
- Goodwin, PB (1967). Le contrôle de la croissance des branches sur les tubercules de pomme de terre : I. Anatomie des bourgeons en relation avec la dormance et l'inhibition corrélative. *Journal of Experimental Botany*, 18(54):78–86.

- Götz, K.-P. et Chmielewski, F.-M. (2023). Métabolites confirmant l'induction et la levée des phases de dormance dans les bourgeons de cerisier doux. *Métabolites*, 13(2):1–15.
- Götz, K.-P., Chmielewski, F.-M., Homann, T., Huschek, G., Matzneller, P. et Rawel, HM (2014). Changements saisonniers des paramètres physiologiques des bourgeons de cerisier doux (*prunus avium* L.). *Scientia Horticulturae*, 172:183–190.
- Hänninen, H. (1990). Modélisation de la levée de dormance des bourgeons chez les arbres des régions froides et tempérées. *Acta Forestalia Fennica*, 213(7660).
- Kaufmann, H. et Blanke, M. (2017). Changements dans les niveaux de glucides et la teneur relative en eau (rwc) pour distinguer les phases de dormance chez le cerisier doux. *Journal of Plant Physiology*, 218:1–5.
- Keskitalo, J., Bergquist, G., Gardstrom, P. et Jansson, S. (2005). Un horaire cellulaire de sénescence automnale. *Physiologie végétale*, 139(4):1635–48.
- Lang, GA, Early, JD, Martin, GC et Darnell, RL (1987). Endo-, para- et écodormance : terminologie physiologique et classification pour la recherche sur la dormance. *HortScience*, 22(3):371–377.
- Laube, J., Sparks, TH, Estrella, N., Hofler, J., Ankerst, DP et Menzel, A. (2014). Le froid l'emporte sur la photopériode pour prévenir le développement printanier précoce. *Global Change Biology*, 20(1):170–82.
- Legave, JM et Garcia, G. (1982). Besoins en froid pour la floraison de l'abricotier déterminés soit par une méthode statistique, soit par une méthode expérimentale et évalués selon une conception exponentielle de l'action de la température. *Acta Horticulturae*, 121 : 103-109.
- Lenz, A., Hoch, G., Körner, C., Vitasse, Y., et Russo, S. (2016). Convergence du débourrement vers un risque minimal de dommages dus au gel chez les arbres tempérés. *Functional Ecology*, 30(9):1480–1490.
- Lenz, A., Hoch, G., Vitasse, Y., et Korner, C. (2013). Les arbres feuillus européens présentent des marges de sécurité similaires contre les dommages causés par les épisodes de gel printanier le long des gradients d'altitude. *Nouveau phytologiste*, 200(4):1166–75.
- Liu, J. et Sherif, SM (2019). Orchestration hormonale du cycle de dormance des bourgeons chez les feuillus Plantes vivaces ligneuses. *Frontiers in Plant Science*, 10:1136.
- Matile, P. (2000). Biochimie de l'été indien : physiologie de la coloration automnale des feuilles. *Gérontologie expérimentale*, 35:145–158.
- North, MG et Kovaleski, AP (2023). Le temps jusqu'au débourrement ne suffit pas : l'évaluation de la résistance au froid est nécessaire dans les études sur la dormance et la phénologie printanière. *Annals of Botany*.

- Orlowski, N., Frede, HG, Brüggemann, N., et Breuer, L. (2013). Validation et application d'un système d'extraction sous vide cryogénique pour l'extraction d'eau du sol et des plantes en vue d'une analyse isotopique. *Journal of Sensors and Sensor Systems*, 2(2):179–193.
- Pan, W., Liang, J., Sui, J., Li, J., Liu, C., Xin, Y., Zhang, Y., Wang, S., Zhao, Y., Zhang, J., et al. (2021). Aba et dormance des bourgeons chez les plantes vivaces : connaissances actuelles et perspectives d'avenir. *Genes*, 12(10):1635.
- R Core Team (2022). R : Un langage et un environnement pour le calcul statistique.
- Richardson, AD, Keenan, TF, Migliavacca, M., Ryu, Y., Sonnentag, O., et Toomey, M. (2013). Changement climatique, phénologie et contrôle phénologique des rétroactions de la végétation sur le système climatique. *Agricultural and Forest Meteorology*, 169 : 156–173.
- Rinne, PLH, Kaikuranta, PM et Van der Schoot, C. (2001). Le méristème apical caulinaire restaure son organisation symplasmique lors de la levée de dormance induite par le froid. *The Plant Journal*, 26(3):249–264.
- Rinne, PLH et van der Schoot, C. (2003). Les plasmodesmes au carrefour du développement, de la dormance et de la défense. *Canadian Journal of Botany*, 81(12):1182–1197.
- Savage, JA et Chuine, I. (2021). Coordination de la phénologie vasculaire et organique printanière chez les angiospermes à feuilles caduques poussant dans des climats froids saisonniers. *New Phytologist*, 230(5):1700–1715.
- Tylewicz, S., Petterle, A., Marttila, S., Miskolczi, P., Azeez, A., Singh, RK, Immanen, J., Mähler, N., Hvidsten, TR, Eklund, DM, Bowman, JL, Helariutta, Y., et Bhalerao, RP (2018). Le contrôle photopériodique de la croissance saisonnière est médié par l'ABA agissant sur la communication intercellulaire. *Science*, 360(6385):212–215.
- Velappan, Y., Signorelli, S., et Considine, MJ (2017). Arrêt du cycle cellulaire chez les plantes : qu'est-ce qui distingue la quiescence, la dormance et la phase g1 différenciée ? *Annals of Botany*, 120(4):495– 509.
- Vimont, N., Schwarzenberg, A., Domijan, M., Donkpegan, ASL, Beauvieux, R., le Dan-tec, L., Arkoun, M., Jamois, F., Yvin, JC, Wigge, PA, Dirlewanger, E., Cortijo, S., et Wenden, B. (2021). Le réglage fin de la signalisation hormonale est lié à l'état de dormance des bourgeons floraux du cerisier doux. *Tree Physiology*, 41(4):544–561.
- Vitasse, Y. (2013). Ce sont les changements ontogéniques, et non les différences de température, qui provoquent un débournement plus précoce des arbres du sous-bois. *New Phytologist*, 198(1):149–155.
- Vitasse, Y. et Basler, D. (2014). L'utilisation de boutures est-elle un bon indicateur pour explorer les réponses phénologiques des forêts tempérées dans les expériences de réchauffement et de photopériode ? *Tree Physiology*, 34(2):174–83.

- Vitra, A., Lenz, A. et Vitasse, Y. (2017). Potentiel de durcissement et de dédurcissement dû au gel dans Arbres des régions tempérées, de l'hiver au débourrement. *New Phytologist*, 216(1):113–123.
- Walde, MG, Wu, Z., Fox, T., Baumgarten, F., Fu, YH, Wang, S., et Vitasse, Y. (2022). Sensibilité phénologique printanière plus élevée des espèces d'arbres asiatiques par rapport aux espèces européennes aux températures de forçage, en conditions de pré-refroidissement faibles et élevées. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5 : 1–13.
- Wang, H., Wu, C., Ciais, P., Penuelas, J., Dai, J., Fu, Y., et Ge, Q. (2020). Surestimation de l'effet du réchauffement climatique sur la phénologie printanière due à une mauvaise représentation du refroidissement. *Nature Communications*, 11(1):4945.
- West, AG, Patrickson, SJ et Ehleringer, JR (2006). Temps d'extraction à l'eau pour les matériaux végétaux et de sol utilisés dans l'analyse des isotopes stables. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 20(8):1317–21.
- Wiegand, KM (1906). Quelques études concernant la biologie des bourgeons et des rameaux en hiver. *Gazette botanique*, 41(6):373–424.
- Xie, Z., Forney, CF et Bondada, B. (2018). Renouvellement des connexions vasculaires entre les bourgeons et les sarments de vigne lors du débourrement. *Scientia Horticulturae*, 233:331–338.
- Yang, Q., Gao, Y., Wu, X., Moriguchi, T., Bai, S. et Teng, Y. (2021). Endodormance des bourgeons chez les arbres fruitiers à feuilles caduques : progrès et perspectives. *Recherche horticole*, 8.
- Yooyongwech, S., Horigane, AK, Yoshida, M., Sekozawa, Y., Sugaya, S. et Gemma, H. (2015). Effet de la température oscillante sur l'expression de deux gènes d'aquaporine (pp- $\uparrow$ tip1,pp-pip2) impliqués dans la régulation de l'état hydrique intercellulaire dans les bourgeons floraux du pêcher. *Journal des sciences horticoles et de la biotechnologie*, 83(6):784–790.
- Yooyongwech, S., Horigane, AK, Yoshida, M., Yamaguchi, M., Sekozawa, Y., Sugaya, S., et Gemma, H. (2008). Changements dans l'expression des gènes d'aquaporine et imagerie par résonance magnétique de l'état hydrique des bourgeons floraux du pêcher pendant la dormance. *Physiologia Plantarum*, 134(3):522–33.
- Yooyongwech, S., Sugaya, S., Sekozawa, Y. et Gemma, H. (2009). Adaptation différentielle des pêches dormantes à forte et faible teneur en froid en hiver par l'expression du gène de l'aquaporine et la teneur en sucre soluble. *Plant Cell Reports*, 28(11):1709–15.
- Zhang, H., Chuine, I., Regnier, P., Ciais, P. et Yuan, W. (2022). Déciffrer les multiples effets du réchauffement climatique sur le décalage temporel du déploiement des feuilles. *Nature Climate Change*, 12(2):193–199.

# Le marquage isotopique stable révèle les flux d'eau et de carbone dans les jeunes arbres des régions tempérées avant le débourrement.

## Résumé

Résumé : Ce chapitre présente des données expérimentales sur l'absorption d'eau par les tissus (tige, rameau et bourgeon) des arbres, tant au niveau aérien que souterrain, grâce à l'utilisation d'eau marquée au tritium ( $^3\text{H}$ ). Toutes les espèces étudiées absorbent l'eau du sol et de l'atmosphère pendant leur dormance hivernale, probablement pour maintenir l'hydratation de leurs tissus. Cependant, la redistribution interne de l'eau avant le débourrement est fortement influencée par la physiologie spécifique de l'espèce, son stade phénologique et l'anatomie de son bois.

Statut : Accepté comme article de recherche dans *Plant, Cell and Environment* sous le nom de Manuel G. Walde<sup>1</sup>, Marco M. Lehmann<sup>1</sup>, Arthur Gessler<sup>1,2</sup>, Yann Vitasse<sup>1,3</sup> et Haoyu Diao<sup>1</sup>, DOI : 10.1111/pce.15173

<sup>1</sup>Écologie des écosystèmes, Dynamique forestière, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage (WSL), Birmensdorf, Suisse

<sup>2</sup>Institut des écosystèmes terrestres, ETH Zurich (École polytechnique fédérale de Zurich), Zurich, Suisse

<sup>3</sup>Centre Oeschger de recherche sur le changement climatique, Université de Berne, Hochschulstrasse 4, 3012 Berne, Suisse

Contributions des auteurs : HD, MML et MGW ont conçu l'étude et élaboré la méthodologie ; MGW a mené le travail de terrain avec l'aide précieuse de HD et MML ; MGW a analysé les données et dirigé la rédaction du manuscrit. Tous les auteurs ont contribué aux versions préliminaires et ont donné leur accord final pour la publication.

## Abstrait

Malgré des efforts expérimentaux considérables, les mécanismes physiologiques régissant la dynamique de l'eau et du carbone chez les espèces d'arbres tempérés avant le début de la période de croissance restent mal compris. Nous avons appliqué de l'eau enrichie en  $^2\text{H}$  au sol de quatre espèces d'arbres européens cultivées en pot pendant leur dormance hivernale. Après huit semaines de froid, les isotopes de l'hydrogène dans l'eau des tiges, des rameaux et des bourgeons ont été mesurés à six reprises au cours de deux semaines consécutives de forçage (expérience 1). De plus, nous avons marqué par impulsion des tissus aériens des plantes à l'aide de vapeur d'eau enrichie en  $^2\text{H}$  et de  $\text{CO}_2$  enrichi en  $^{13}\text{C}$  sept jours après l'exposition aux conditions de forçage afin de suivre l'absorption d'eau et de carbone atmosphériques (expérience 2). L'expérience 1 a révélé l'incorporation d'eau du sol dans les organes aériens de toutes les espèces pendant la phase de froid et des différences significatives, spécifiques à chaque espèce, dans la répartition de l'eau pendant les conditions de forçage, que nous avons attribuées à des différences de caractéristiques structurales. L'expérience 2 a illustré l'incorporation de vapeur d'eau dans tous les tissus aériens de toutes les espèces. Cependant, l'incorporation de carbone n'a été observée que chez les jeunes arbres à feuilles persistantes. Nos résultats suggèrent que les arbres des régions tempérées absorbent et redistribuent l'eau du sol et l'eau atmosphérique afin de maintenir une hydratation suffisante de leurs tissus aériens durant l'hiver. Par conséquent, nos observations apportent un nouvel éclairage sur la dynamique de répartition de l'eau chez les arbres des régions tempérées au début du printemps.

## Introduction

Le début de la période de croissance des arbres des régions tempérées est principalement régulé par les températures froides hivernales nécessaires à la levée de dormance (effet de froid), les températures plus chaudes du printemps (effet de forçage) et la durée du jour (photopériode), autant de facteurs qui interagissent de manière complexe (Delpierre et al., 2016). Ces facteurs ont fait l'objet de nombreuses expériences, révélant des différences substantielles entre les espèces (par exemple, Flynn et Wolkovich 2018, Laube et al. 2014, Walde et al. 2022). Une fois toutes les exigences phénologiques satisfaites, l'apport en eau est crucial pour soutenir l'expansion et la division cellulaires dans les méristèmes des bourgeons et permettre le débournement et la feuillaison, quelle que soit l'espèce. Cependant, on ignore encore largement si l'eau nécessaire à l'expansion cellulaire lors du gonflement et du débournement des bourgeons provient des tissus adjacents ou des racines. Il est connu que les arbres des régions tempérées diminuent leur fonction métabolique et leur transport d'eau en fermant les canaux de transport d'eau au début de l'endodormance pour protéger les tubes criblés (conduits du phloème) des dommages causés par le gel et les vaisseaux (conduits du xylème) de l'embolie déclenchée par le gel (Cavender-Bares, 2005, Cavender-Bares et al., 2005, Cochard et Tyree, 1990).

On suppose donc que le transport vasculaire de l'eau dans les bourgeons est absent pendant l'endodormance, soit en raison d'une obstruction du flux d'eau, soit en raison d'un xylème immature, et il semble n'être rétabli que peu de temps avant le débournement (Goodwin, 1967, Xie et al., 2018, Walde et al., 2024).

En revanche, le transport non vasculaire de l'eau, c'est-à-dire le mouvement de l'eau à travers les cellules de la plante plutôt que par des tissus de transport spécialisés, pourrait maintenir l'hydratation des bourgeons pendant la dormance en réallouant l'eau interne de la plante à partir des tissus voisins (Savage et Chuine, 2021). L'hydratation des bourgeons pendant la dormance hivernale semble particulièrement importante car

Les bourgeons perdent de l'eau pendant l'hiver à travers la cuticule (c'est-à-dire par transpiration non stomatique) lorsqu'un fort gradient d'humidité existe entre l'air et les tissus internes du bourgeon (Wiegand, 1906). Si les études existantes reconnaissent l'importance de l'apport en eau aux bourgeons pendant l'hiver, la transition du moment précis où les arbres passent de processus de transport principalement non vasculaires à des processus de transport vasculaires pour soutenir les divisions et l'élongation des cellules méristématiques reste incertain (par exemple, Götz et Chmielewski, 2023, Vimont et al. 2021, Yooyongwech et al. 2008). Xie et al. (2018) ont découvert que le transport d'eau non vasculaire initie le gonflement des bourgeons de *Vitis vinifera* avant la connexion vasculaire. Un lien s'établit entre le bourgeon et la tige. Bien que le transport d'eau non vasculaire puisse contribuer à l'expansion cellulaire à l'intérieur du bourgeon, un système vasculaire fonctionnel serait essentiel à répondre plus tard aux besoins en eau des feuilles des arbres tempérés (Lavric et al., 2017, Zweifel et al., 2006). Laube et al. (2014) ont suggéré que l'absorption de vapeur d'eau (c.-à-d. la transpiration inversée) ou l'absorption de gouttelettes d'eau à travers la surface de la plante pourrait contribuer à la réhydratation des tissus au cours de la phénologie printanière. Mayr et al. (2014), par exemple, ont montré que l'espèce conifère à feuilles persistantes *Picea abies* peut restaurer la teneur en eau du xylème embolisé des branches par l'absorption d'eau par les feuilles, bien que ce processus semble peu susceptible de déclencher le débourrement des espèces à feuilles caduques (Zohner et al., 2020), fait l'objet d'études qui prennent en compte la levée de dormance. Le transport simultané de l'eau et de l'eau est rare (mais voir Fouché et al. 2023). Par conséquent, le suivi des processus de transport de l'eau lors de la levée de dormance peut améliorer notre compréhension de les facteurs phénologiques printaniers (Hänninen et al., 2019), qui ont le potentiel d'affiner les modèles phénologiques printaniers existants basés sur les processus (par exemple, Zhang et al. 2023).

La fixation du carbone est un autre facteur indispensable au développement des plantes, outre l'absorption d'eau et de nutriments. Les arbres fixent le carbone principalement par la photosynthèse foliaire, mais la photosynthèse de l'écorce joue également un rôle important. est répandue et représente une manière alternative de fixer le carbone (voir Salomón et al. 2024), en particulier lors de conditions climatiques défavorables (voir Ávila et al., 2014). La photosynthèse de l'écorce pourrait donc se produire pendant la dormance hivernale des espèces d'arbres tempérées. (Wittmann et Pfan, 2007).

Néanmoins, les espèces d'arbres des régions tempérées diffèrent considérablement dans leurs processus physiologiques liés à l'approvisionnement en eau et en carbone pendant la dormance hivernale. Parmi les exemples les plus évidents, citons les espèces à feuilles persistantes qui nécessitent davantage d'eau pour hydrater leurs feuilles en hiver. que les espèces à feuilles caduques. De plus, des différences morphologiques, telles que l'anatomie du bois pendant La dormance hivernale pourrait également affecter l'hydratation des tissus des arbres à feuilles caduques. Essiamah et Eschrich (1986) a suggéré que le début de l'absorption d'eau par les racines et des processus de transport vasculaire chez les espèces à pores diffus accompagne le gonflement des bourgeons au printemps. En revanche, les espèces à pores annulaires reconstruisent de nouveaux vaisseaux conducteurs avant la phénologie foliaire au printemps (par exemple, Sass-Klaassen et al. 2011) et les systèmes de transport vasculaire ne deviennent fonctionnels que pendant débourrement. Bien que la répartition interne de l'eau dans les arbres au début du printemps soit en partie comprise, on ignore principalement si la photosynthèse de l'écorce des espèces d'arbres tempérées pourrait fixer une quantité détectable de CO<sub>2</sub> atmosphérique pendant l'hiver ou si les bourgeons des arbres y contribuent à l'assimilation du carbone.

Dans cette étude, nous avons cherché à suivre les processus de (ré)allocation de l'eau et du carbone dans les tissus des tiges, des rameaux et des bourgeons à la fin de la dormance hivernale, c'est-à-dire juste avant le débourrement. Pour ce faire, nous avons injecté de l'eau fortement enrichie en  $^2\text{H}$  dans le sol de quatre espèces d'arbres en pot présentant des caractéristiques physiologiques contrastées, durant leur dormance hivernale. Grâce à cette méthode de marquage isotopique, nous avons pu suivre le transport potentiel de l'eau du sol vers les tissus aériens avant le débourrement et quantifier les variations de la teneur en eau des tissus après exposition aux conditions de forçage (expérience 1). De plus, nous avons également quantifié l'absorption d'eau atmosphérique et la fixation du carbone dans les tissus aériens en appliquant de la vapeur d'eau enrichie en  $^2\text{H}$  et du dioxyde de carbone ( $\text{CO}_2$ ) enrichi en  $^{13}\text{C}$  avant le débourrement à deux espèces d'arbres à feuilles caduques et une espèce d'arbre à feuilles persistantes (expérience 2).

Notre méthodologie nous a permis de suivre l'absorption d'eau par les racines et la répartition interne de l'eau chez la plante lors de conditions expérimentales de refroidissement et de forçage. De plus, nous avons déterminé la répartition de l'eau et du carbone dans différents tissus aériens (tige, bourgeons et aiguilles) après une semaine de forçage au printemps. Nos deux expériences visaient à tester les trois hypothèses suivantes.

1. Les basses températures limitent fortement l'absorption d'eau par les racines et empêchent la redistribution de l'eau du sol vers les parties aériennes chez toutes les espèces d'arbres. Par conséquent, nous prévoyons que la reprise du flux d'eau du sol vers les bourgeons au printemps dépendra largement des caractéristiques physiologiques propres à chaque espèce lors de la levée de dormance.
2. Les arbres perdent de l'eau en hiver par la cuticule et les lenticelles, en fonction de la demande évaporative atmosphérique. Nous émettons l'hypothèse que ce processus pourrait s'inverser en cas de faible demande atmosphérique, permettant ainsi aux arbres d'absorber l'eau de l'atmosphère avant le débourrement.
3. La photosynthèse de l'écorce est caractéristique d'un ensemble d'espèces d'arbres. Par conséquent, nous supposons que l'assimilation du carbone se produit en quantités détectables chez les espèces à feuilles caduques avant le débournement printanier.

## Matériels et méthodes

### Espèces étudiées

Nous avons sélectionné quatre espèces d'arbres originaires d'Europe centrale présentant des stratégies d'utilisation des ressources contrastées : *Fagus sylvatica* L., une espèce à feuilles caduques tolérante à l'ombre et répandue dans un climat tempéré humide ; *Quercus petraea* Liebl. et *Sorbus torminalis* L., deux espèces à feuilles caduques qui poussent principalement dans des forêts sèches, chaudes et clairsemées en raison de leur tolérance à la sécheresse et de leurs besoins en lumière nettement supérieurs à ceux de *F. sylvatica* ; et *Pinus sylvestris* L., une espèce de conifère à feuilles persistantes exigeant de la lumière et présentant des besoins en nutriments et en eau relativement faibles. Chaque espèce présente des caractéristiques anatomiques du bois différentes : *F. sylvatica* possède un bois à pores diffus à semi-annulaires, *Q. petraea* un bois à pores annulaires, *S. torminalis* un bois à pores diffus à légèrement semi-annulaires et *P. sylvestris* un conifère à trachéides (Schoch et al., 2004). Selon l'espèce, l'expérience a été menée avec de jeunes plants en pot provenant de pépinières suisses, âgés de 2 à 5 ans et mesurant de 50 à 87 cm de hauteur (Tableau supplémentaire 3).

---

## Expérience 1 : Marquage souterrain à $2\text{H}_2\text{O}$ pendant la dormance hivernale

Tous les jeunes plants ont été maintenus à l'extérieur, dans la pépinière expérimentale de l'Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage (WSL,  $47^{\circ}21'38''$  N,  $8^{\circ}27'16''$  E ; 550 m d'altitude, température annuelle moyenne à la station météorologique de Zurich/Kloten de  $9,8^{\circ}\text{C}$  de 1987 à 2016), depuis février 2021 et arrosés quotidiennement durant l'été 2021. Au cours de la première semaine de 2022, tous les jeunes plants en pot ont été transférés des conditions extérieures ambiantes vers une chambre climatique (Bitzer 6HE-35Y, Kälte 3000 AG, Landquart, Suisse) à température froide constante ( $1,2 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$ ) afin de satisfaire pleinement les exigences de froid pour la levée de dormance (phase de froid, figure 8). Cette phase de refroidissement s'est déroulée du 3 janvier au 7 mars 2022. Après une semaine de refroidissement en chambre climatique, soit le 10 janvier, 40 mL d'eau marquée au tritium ( $^3\text{H} = 2037 \pm 8$ ) ont été injectés dans chacun des pots de 36 jeunes plants de *\*S. torminalis\** et *\*F. sylvatica\**, tandis que 36 jeunes plants de *\*Q. petraea\** et *\*P. sylvestris\** ont reçu respectivement 30 mL et 20 mL par pot, en raison de la plus petite taille de leurs pots et de leur moindre capacité de rétention d'eau. L'injection de tritium dans le sol des jeunes arbres a enrichi la composition isotopique du sol, avec des valeurs allant de  $273 \pm 213$  à  $554 \pm 208$  selon l'espèce (voir tableau supplémentaire 4).

Dès lors, les jeunes plants marqués n'ont plus été arrosés jusqu'aux prélèvements destructifs visant à quantifier les isotopes stables de l'eau dans leurs tissus. L'absorption et la redistribution du tritium ( $^3\text{H}$ ) ont été analysées individuellement pour chaque espèce en raison des différences spécifiques à chaque espèce concernant la teneur en  $^3\text{H}$  de l'eau du sol. Le 7 mars, les 36 jeunes plants marqués au  $2\text{H}_2\text{O}$  et les neuf jeunes plants non marqués, de toutes les espèces, ont été transférés de la chambre climatique froide vers une serre et exposés à des températures ambiantes plus élevées. À l'intérieur de la serre, les jeunes plants ont été exposés à la lumière directe du soleil sans ombrage (l'irradiation ambiante, du 7 au 18 mars, était d'environ  $141 \text{ W/m}^2$  en moyenne et de  $560 \text{ W/m}^2$  en valeur maximale journalière). Du 7 au 18 mars, six individus de chaque pot marqué ont été prélevés de manière destructive tous les deux ou trois jours (soit 0, 2, 4, 7, 9 et 11 jours après l'exposition aux conditions de forçage) pour chaque espèce, afin de quantifier la quantité de  $2\text{H}_2\text{O}$  absorbée par le sol et la teneur en eau des tissus. Contrairement aux trois autres espèces étudiées, *\*P. sylvestris\** n'a été échantillonné que les 7, 9 et 11 mars (soit 0, 2 et 4 jours après l'exposition aux conditions de forçage), car les pots de cette espèce se déshydrataient plus rapidement après cette exposition en raison de la présence d'aiguilles qui transpiraient abondamment. Afin d'éviter que le stress hydrique n'influence nos mesures, nous avons interrompu l'expérience 1 pour les jeunes plants de *\*P. sylvestris\** restants après quatre jours.

La température de l'air a été enregistrée toutes les 30 minutes pendant les phases de refroidissement et de forçage par des enregistreurs de température HOBO (HOBO MX2203, Onset Computer Corporation, Bourne, MA, États-Unis). La température moyenne durant la phase de refroidissement (du 3 janvier au 7 mars) était de  $1,2 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$  (moyenne  $\pm$  écart-type). Ce protocole de température a été choisi afin de satisfaire aux exigences de refroidissement tout en minimisant l'accumulation des températures de forçage (Chuine, 2000 ; Walde et al., 2022). La température moyenne journalière durant la phase de forçage (du 7 au 18 mars) était de  $17,8^{\circ}\text{C}$  (minimum  $13,0^{\circ}\text{C}$ , maximum  $25,4^{\circ}\text{C}$ ), ce qui correspond approximativement à la température ambiante lors des journées exceptionnellement chaudes d'avril ou à la température moyenne à long terme enregistrée par l'institut début juin. Ce protocole de température impose donc aux jeunes arbres des conditions de forçage importantes, mais réalistes. Éclosion des bourgeons de *S. torminalis*

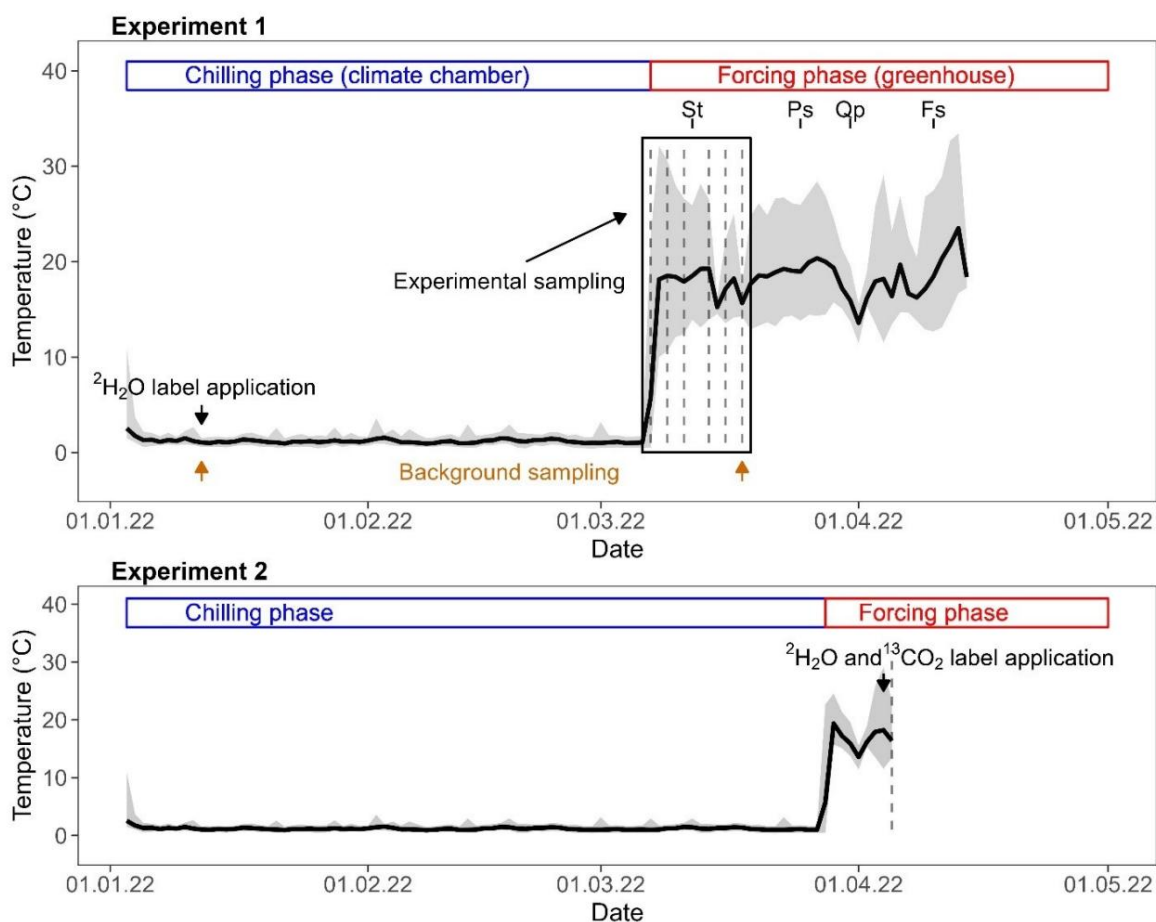


Figure 8 : Exposition thermique des jeunes arbres en pot pendant la phase de refroidissement (chambre climatique) et la phase de forçage (serre). Les zones grises représentent l'intervalle entre les températures journalières.

températures minimales et maximales, et la ligne noire épaisse correspond à la moyenne journalière température. Expérience 1 : Les campagnes d'échantillonnage sont illustrées par des lignes pointillées et ont été exécutées à intervalles réguliers dans les deux semaines suivant le début de la phase de forçage.

La flèche noire indique la date d'application de l' étiquette  $^2\text{H}_2\text{O}$ , tandis que les flèches orange indiquent les dates des prélèvements de fond. Le débourrement de *S. torminalis*, *P. sylvestris*,

*Q. petraea* et *F. sylvatica* sont respectivement illustrés par St, Ps, Qp et Fs et ont été déterminés uniquement pour l'expérience 1.

cet événement s'est produit pendant la période d'échantillonnage, moins d'une semaine après l'exposition aux conditions de forçage. (du 11 au 13 mars). En revanche, le débourrement de *P. sylvestris*, *Q. petraea* et *F. sylvatica* s'est produit environ 20 jours (du 24 au 29 mars), 23 jours (du 29 au 31 mars) et 33 jours (du 7 au 12 avril) après exposition aux conditions de forçage, respectivement (Figure 8).

À chaque date d'échantillonnage, des échantillons de tiges, de rameaux et de bourgeons ont été prélevés de manière destructive sur six individus de chaque espèce. Les échantillons de tiges ont été coupés à environ 3-5 cm au-dessus du sol, tandis que les rameaux

---

Des bourgeons ont été prélevés dans les 10 centimètres supérieurs de la canopée des jeunes plants (Figure supplémentaire 5). Au moins cinq rameaux et cinq bourgeons ont été prélevés sur au moins trois branches par individu. Les échantillons de rameaux ont été prélevés à 1 cm sous le bourgeon, tandis que les bourgeons ont été prélevés environ 2 mm au-dessus de l'intersection rameau-bourgeon. Après abscission, les échantillons ont été conservés à -20 °C jusqu'à l'extraction de l'eau pour les analyses isotopiques. Des aiguilles âgées d'un an ont été incluses dans les échantillons de rameaux de *\*P. sylvestris\** afin de séparer les tissus photosynthétiques en formation (c.-à-d. à l'intérieur des bourgeons) des tissus fonctionnels existants, et ainsi refléter les conditions naturelles.

Trois individus non marqués de chaque espèce ont été échantillonnés le 10 janvier (soit après une semaine de refroidissement) et trois autres le 18 mars (soit après onze jours de forçage) afin de calibrer la relation de fond des compositions isotopiques de l'hydrogène ( $\delta^2\text{H}$ ) et de l'oxygène ( $\delta^{18}\text{O}$ ) pour tous les tissus (voir la section « Correction du fond de  $\delta^2\text{H}$  »). De plus, six individus non marqués de chaque espèce ont été soumis au même refroidissement et maintenus dans les mêmes conditions de forçage jusqu'à la fin du développement phénologique printanier de tous les arbres.

Le développement phénologique printanier des espèces respectives a été évalué à l'aide d'une échelle catégorielle à cinq stades trois fois par semaine pour déterminer la date de débourrement (voir Vitasse 2013).

## Expérience 2 : Marquage aérien au $2\text{H}_2\text{O}$ et au $^{13}\text{CO}_2$

Pour l'expérience 2, six jeunes plants de *\*Quercus petraea\**, *\*Fusarium sylvatica\** et *\*Pinus sylvestris\** ont été maintenus en chambre climatique froide jusqu'au 27 mars, puis exposés aux conditions de forçage le 28 mars dans la même serre que celle utilisée pour l'expérience 1 (Figure 8). *\*Solanum tormentaria\** a été exclu de l'expérience 2 car cette espèce a commencé à débourrer en quatre jours seulement lors de l'expérience 1, et notre objectif était d'étudier les processus hydrauliques intervenant avant le débourrement. Après une semaine de forçage (température moyenne de 16,9 °C, minimale quotidienne de 13,8 °C, maximale quotidienne de 22,1 °C), le soir du 4 avril, les pots des jeunes plants ont été enveloppés dans des sacs en plastique transparents et fixés avec des élastiques afin d'empêcher tout échange de vapeur d'eau entre le sol et l'air. Ensuite, les jeunes plants ont été déplacés de la serre dans une tente installée à l'intérieur d'une chambre climatique (Convion PGR15, Controlled Environments Limited, Manitoba, Canada) et y ont été conservés pour la nuit.

Le 5 avril, le marquage atmosphérique a été effectué de 9h00 à 15h30. Aucun signe visible de phénologie printanière n'a été observé pour aucune des espèces étudiées au cours de l'expérience 2.

Le marquage isotopique pulsé double en surface a été réalisé en injectant dans la tente de la vapeur d'eau enrichie en isotope lourd de l'hydrogène ( $^2\text{H}_2\text{O}$ ) et du dioxyde de carbone enrichi en isotope lourd du carbone ( $^{13}\text{CO}_2$ ) (Studer et al., 2015 ; Wang et al., 2021). La température de l'air (T) à l'intérieur de la chambre climatique était de  $19,7 \pm 1,0$  °C et les plantes ont été exposées à une densité de flux photonique de  $489 \pm 19$   $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  (Figure supplémentaire 6A, B). L'humidité relative (HR) a été mesurée à l'intérieur de la chambre et calculée à l'intérieur de la tente (voir Informations supplémentaires). L'HR à l'intérieur de la chambre climatique était de  $63 \pm 14$  % pendant le marquage atmosphérique, tandis que l'HR à l'intérieur de la tente était légèrement supérieure à la saturation, à  $102 \pm 16$  % en moyenne (Figure supplémentaire 6C).

---

La concentration de CO<sub>2</sub> à l'intérieur de la tente était de 564 ± 54 ppm pendant toute la durée du marquage en surface (Figure supplémentaire 6D). La composition isotopique stable de l'air dans la tente a été enregistrée en continu à l'aide d'un analyseur d'isotopes de CO<sub>2</sub> (Delta Ray, Thermo Fisher Scientific Inc., Brême, Allemagne) et d'un analyseur d'isotopes de H<sub>2</sub>O (L2120-i, Picarro Inc., Santa Clara, CA, États-Unis) pendant le marquage. Comparées aux périodes sans marquage, les valeurs de δ<sup>2</sup>H et δ<sup>13</sup>C ont fortement augmenté pendant le marquage en surface, atteignant respectivement 491 ± 247 et 6992 ± 4845 ( Figures supplémentaires 6E et 6F). Après la fin du marquage atmosphérique, les plantes ont été retirées de la chambre climatique et replacées dans les conditions de forçage de la serre précédemment utilisée. Au bout d'une heure, les tissus de la tige, des brindilles et des bourgeons ont été récoltés comme dans l'expérience 1. Avant la récolte, 2 g des 5 cm supérieurs du sol ont été prélevés dans trois pots de chaque espèce pour contrôler toute contamination par H<sub>2</sub>O pénétrant les sacs en plastique et se retrouvant dans le sol, ce qui s'est avéré négligeable (Figure supplémentaire 7).

## Extraction d'eau et analyse des isotopes stables

Une distillation cryogénique sous vide (CVD) faite maison, basée sur le modèle décrit par West et al. (2006), a été utilisée pour extraire l'eau contenue dans les échantillons pour les analyses isotopiques de l'eau.

Le système CVD utilisé comprend un bain-marie maintenu à 80 °C dans lequel les échantillons sont immergés, ainsi que des tubes en U immergés dans de l'azote liquide pour la collecte de l'eau extraite (voir Diao et al., 2022 ; Orlowski et al., 2013). Le procédé a été accéléré par une pompe à vide (BS2212, Brook Crompton Ltd, Doncaster, Royaume-Uni) maintenant la pression en dessous de 0,05 mbar pendant l'extraction. Celle-ci a duré 2 h, après quoi le système a été purgé à l'azote sec avant le retrait des tubes en U. Ces derniers ont ensuite été obturés par des bouchons en caoutchouc, et les extraits ont été décongelés à température ambiante avant d'être transférés dans des flacons en verre (Infochroma AG, Goldau, Suisse) à l'aide d'une pipette. La masse des échantillons a été mesurée avant et après l'extraction afin de déterminer leur teneur en eau. En moyenne, 0,91 ± 0,29 mL, 0,32 ± 0,34 mL et 0,24 ± 0,21 mL d'eau de tissu végétal ont été extraits respectivement des tiges, des brindilles et des bourgeons.

Les isotopes stables de l'eau des extraits, <sup>2</sup>H et <sup>18</sup>O, ont été mesurés avec un analyseur élémentaire à conversion haute température couplé à un spectromètre de masse à rapport isotopique DeltaPlus XP pour <sup>2</sup>H IRMS ; Finnigan MAT, Brême, Allemagne) avec une précision de 1 pour <sup>18</sup>O. Après extraction à l'eau, les tissus secs des arbres témoins et des arbres 0,2 utilisés dans l'expérience 2 ont été broyés en une poudre fine à l'aide d'un broyeur ultra-centrifuge (ZM1000 ; Retsch, Haan, Allemagne). Ensuite, 1 ± 0,1 mg d'échantillon sec en vrac a été pesé dans des capsules en étain (3,3±5 mm, Sántis Analytical AG, Teufen, Suisse) à l'aide d'une balance de haute précision (MT5 ; Mettler-Toledo, Greifensee, Suisse), et les échantillons ont été analysés pour <sup>13</sup>C à l'aide d'un EA-IRMS (Thermo EA 1100 Deltaplus XL ; précision de 0,1).

## Correction du bruit de fond de $^2\text{H}$

Une relation linéaire stable entre  $^2\text{H}$  et  $^{18}\text{O}$  dans l'eau tissulaire est généralement observée dans des conditions naturelles et peut être exprimée sous la forme de l'équation (4).

$$^2\text{H} = b + a \cdot ^{18}\text{O} \quad (4)$$

Dans un premier temps, une relation linéaire entre  $^2\text{H}$  et  $^{18}\text{O}$  a été établie pour six jeunes plants non marqués après sept jours de la phase de refroidissement et lors du dernier prélèvement de la phase de forçage ( $R^2 = 0,99$ , voir figure 8). Cette relation a ensuite été utilisée pour prédire les valeurs de  $^2\text{H}$  de chaque jeune plant marqué non affecté par le marquage ( $^2\text{H}_{\text{fond}}$ ) à chaque date de prélèvement, à partir des valeurs de  $^{18}\text{O}$  mesurées ( $^{18}\text{O}_{\text{échantillon}}$ ). En effet, la composition isotopique de l'eau utilisée pour le marquage est très proche de celle de l'eau d'irrigation utilisée lors des expériences (équation 5).

$$^2\text{H}_{\text{background}} = b + a \cdot ^{18}\text{O}_{\text{sample}} \quad (5)$$

Ensuite, le  $^2\text{H}_{\text{background}}$  prédit a été soustrait de la composition isotopique de l'hydrogène mesurée des tissus échantillonnés après le marquage ( $^2\text{H}_{\text{sample}}$ ) pour déterminer l'excès de marquage  $^2\text{H}_2\text{O}$  ( $\delta^2\text{H}$ , Équation 6), qui représente le centre des deux expériences de notre étude.

$$\delta^2\text{H} = ^2\text{H}_{\text{sample}} - ^2\text{H}_{\text{background}} \quad (6)$$

De plus, nous avons approximé la fraction de marqueur incorporé dans les tissus végétaux afin d'obtenir une meilleure représentation de la quantité réelle d'eau marquée dans chaque tissu (voir l'équation S4-S6 du SI).

### Analyse des données et statistiques :

Toutes les analyses et tous les graphiques ont été réalisés avec R v.4.1.1 (R Core Team, 2021). La concentration en  $^2\text{H}$  a été modélisée par régression linéaire avec la concentration en  $^{18}\text{O}$  (variable continue), l'espèce (variable catégorielle), le tissu (variable catégorielle) et toutes les interactions possibles à deux et trois facteurs comme effets fixes, à l'aide du package stats de R. Les droites de régression spécifiques à l'espèce et au tissu, ainsi que leurs intervalles de confiance correspondants, ont été prédits à l'aide de ggeffects (v1.2.3). La corrélation entre la teneur en eau des tissus, l'excès de  $^2\text{H}$  ( $^2\text{H}$ ) et l'exposition aux conditions de forçage a été évaluée spécifiquement pour chaque espèce et chaque tissu à l'aide du coefficient de corrélation de Pearson dans l'expérience 1. Les différences d'excès de marquage spécifiques à l'espèce entre les tissus dans les expériences 1 et 2 ont été évaluées à l'aide de tests de Wilcoxon bilatéraux. Les différences spécifiques au traitement entre les tissus et le  $^{13}\text{C}$  dans l'expérience 2 ont été évaluées par des tests de Wilcoxon à rangs signés unilatéraux dans l'expérience de marquage atmosphérique. Les corrélations et les tests non paramétriques de Wilcoxon à rangs signés ont été réalisés avec le package R rstatix (v0.7.2). Toutes les figures ont été générées avec ggplot2 (v3.4.2).

## Résultats

Expérience 1 : Absorption et répartition de l'eau par les racines. L'eau contenue dans

les tissus de la tige de tous les individus étudiés était enrichie en  $^2\text{H}$  par rapport au niveau de référence au début de la phase de forçage (Figure 9). Ainsi, une certaine quantité de  $^2\text{H}$   $\text{O}$  était déjà incorporée dans la partie inférieure de la tige à la fin de la phase de refroidissement, alors que les jeunes arbres étaient exposés à une température de  $-1$  °C. Cependant, la répartition de l'eau entre la tige, les rameaux et les bourgeons différait selon les espèces durant cette phase. Toutes les valeurs de  $^2\text{H}$  des rameaux et des bourgeons des jeunes plants de *\*F. sylvatica\** et de *\*S. torminalis\** étaient supérieures à l'erreur standard de la calibration de référence (+4,6) à la fin de la phase de refroidissement (Figure 9), ce qui indique un transport d'eau de la partie inférieure de la tige vers les organes aériens à des températures proches de 0 °C pour ces espèces. Un jeune plant de *\*P. sylvestris\** sur six présentait des valeurs de  $^2\text{H}$  des rameaux et des bourgeons inférieures à +4,6, tandis qu'aucune eau marquée n'a été détectée dans ces tissus chez *\*Q. petraea\**. Ainsi, à l'exception de *Q. petraea*, toutes les espèces ont absorbé environ 10 à 15 % de l'eau marquée du sol dans les tissus de la tige et 1 à 3 % dans les tissus des rameaux et des bourgeons pendant la phase de refroidissement de l'expérience 1, tandis qu'une absorption d'eau du sol plus élevée dans la tige et aucune absorption d'eau du sol dans les rameaux et les bourgeons a été observée pour *Q. petraea* pendant cette période (Tableau supplémentaire 4).

La teneur en eau des bourgeons de *\*S. torminalis\** a augmenté ( $r = 0,76$ ,  $p < 0,001$ ) et celle des tiges de *\*P. sylvestris\** a diminué ( $r = -0,79$ ,  $p < 0,001$ ) avec l'augmentation de l'exposition aux conditions de forçage (Figure supplémentaire 9). De plus, nous avons observé une augmentation, faible et à la limite de la significativité, de la teneur en eau des tiges de *\*Q. petraea\** ( $r = 0,33$ ,  $p = 0,052$ ) et des rameaux de *\*P. sylvestris\** ( $r = 0,45$ ,  $p = 0,063$ ) avec l'augmentation de l'exposition aux conditions de forçage.

La teneur en eau de tous les autres tissus n'a pas été affectée chez toutes les espèces avec une exposition croissante aux conditions de forçage (Figure supplémentaire 9).

Tout au long de la phase de forçage, toutes les espèces ont présenté un  $\Delta 2\text{H}$  de la tige supérieur à celui des rameaux et des bourgeons (Figure 10). Le  $\Delta 2\text{H}$  de la tige de *\*Q. petraea\** et de *\*F. sylvatica\** a diminué ( $r = -0,49$ ,  $p = 0,003$  et  $r = -0,64$ ,  $p < 0,001$ , respectivement), tandis que celui des rameaux de ces deux espèces a augmenté avec l'augmentation du forçage ( $r = 0,44$ ,  $p = 0,008$  et  $r = 0,41$ ,  $p = 0,018$ , respectivement). Le  $\Delta 2\text{H}$  des bourgeons a augmenté de manière significative chez *\*Q. petraea\**, mais pas chez les bourgeons des autres espèces étudiées ( $r = 0,61$ ,  $p < 0,001$ ). Cette tendance, observée avant le développement des bourgeons, indique une dynamique de flux d'eau ascendant des racines vers les bourgeons, sans transpiration foliaire. Chez *\*P. sylvestris\**, une tendance distincte, mais faiblement significative, à l'augmentation de la concentration de  $^{12}\text{H}$  dans les bourgeons et les rameaux avec l'exposition croissante aux conditions de forçage a été observée ( $r = 0,47$ ,  $p = 0,051$  et  $r = 0,44$ ,  $p = 0,066$ , respectivement), contrairement à *\*S. torminalis\** (Figure 10). Chez *\*S. torminalis\**, la diffusion de  $^{12}\text{H}$  dans l'eau des rameaux et des bourgeons était relativement faible durant les quatre premiers jours suivant l'exposition aux conditions de forçage, tandis que la diffusion de  $^{12}\text{H}$  dans les deux tissus était beaucoup plus importante par la suite (Figure 10). Aucune corrélation entre l'excès de marquage dans la tige et dans les rameaux n'a été observée pour aucune des espèces (Figure supplémentaire 10A). Cependant, une forte corrélation entre l'excès d'étiquettes des rameaux et des bourgeons a été trouvée pour toutes les espèces sauf *F. sylvatica* (Figure supplémentaire 10B), indiquant que *S. torminalis*, *Q. petraea* et *P. sylvestris* sont moins limités dans le flux d'eau des rameaux vers les bourgeons vers la fin de l'hiver que *F. sylvatica*.

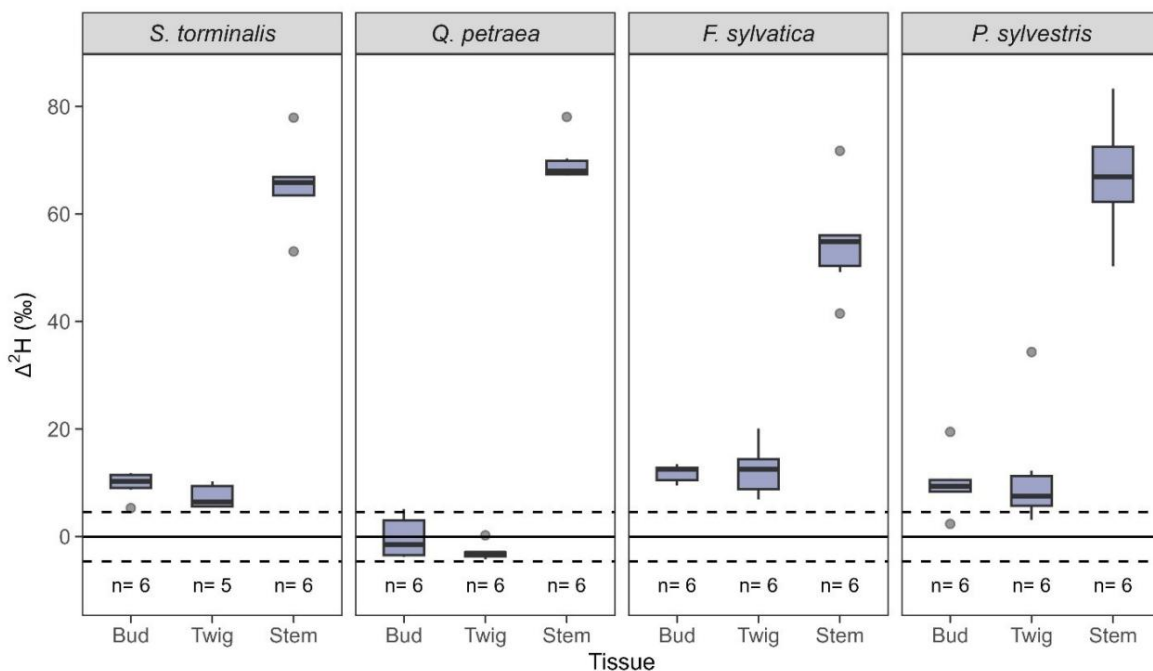


Figure 9 : Excès de marquage  $2H_2O$  ( $\Delta^2H$ ) au début de la phase de forçage de l'expérience 1 dans différents tissus aériens après exposition à de l'eau du sol enrichie en  $2H$ . Les boîtes représentent le premier quartile, la médiane et le troisième quartile, tandis que les moustaches indiquent 1,5 fois la valeur médiane. L'intervalle interquartile est mesuré dans les deux sens et les valeurs sont regroupées par espèce. Les points représentent les mesures hors de l'intervalle des moustaches. Les lignes continues et pointillées représentent le fond. moyenne et erreur standard moyenne de 4,6 respectivement, n représente le nombre de réplicats.

Les valeurs de  $\Delta^2H$  des bourgeons et des tiges n'étaient pas corrélées à la teneur en eau pour aucune espèce (Figure 11). Cependant, la valeur de  $\Delta^2H$  des rameaux augmentait significativement avec l'augmentation de la teneur en eau chez *S. torminalis* et *P. sylvestris* ( $r = 0,60$ ,  $P < 0,001$  et  $r = 0,54$ ,  $P = 0,021$ , respectivement). Ce résultat fournit preuves d'une augmentation de la teneur en eau des brindilles due à un flux d'eau ascendant pendant la phase de forçage chez les espèces à feuilles caduques à débournement précoce *S. torminalis* et à feuilles persistantes *P. sylvestris*.

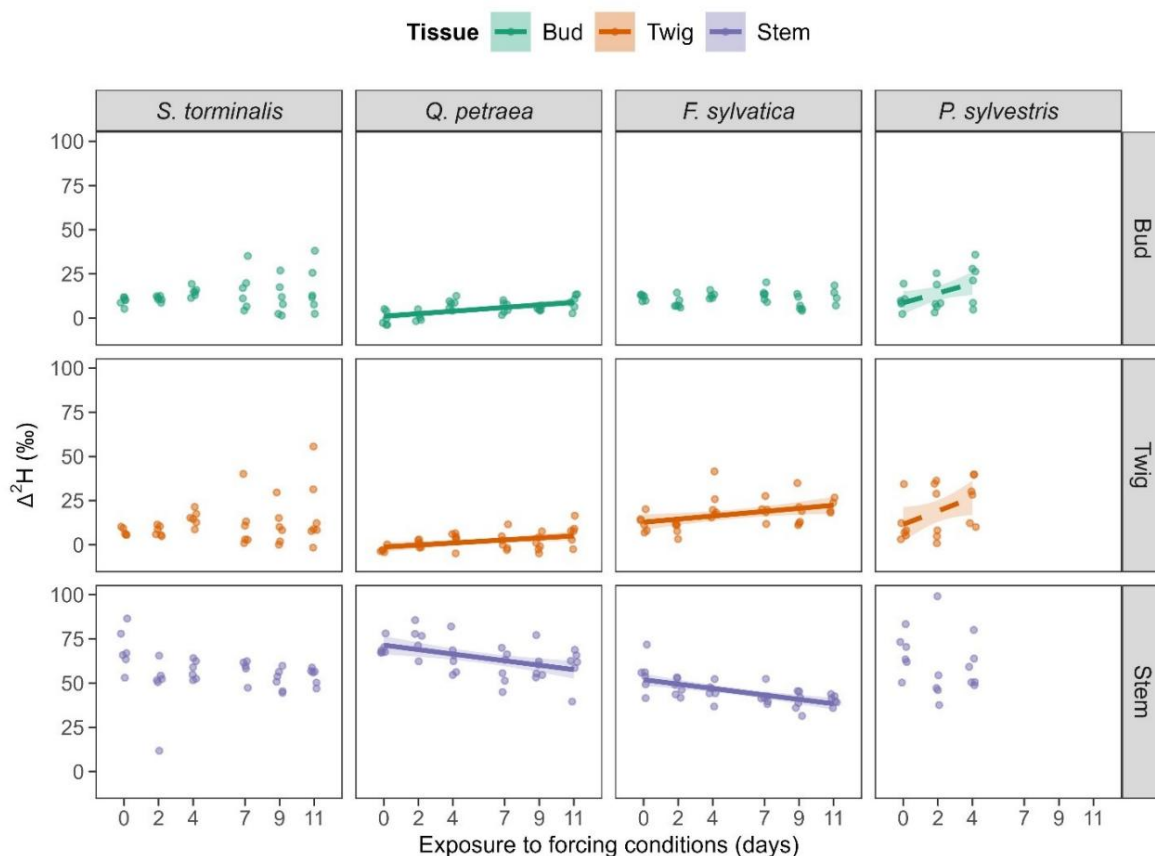


Figure 10 : Évolution de  $\Delta^2\text{H}$  en fonction de l'augmentation des conditions de forçage dans l'expérience 1 pour chaque espèce et tissu étudiés. Les droites de régression, avec leurs intervalles de confiance à 95 %, indiquent le sens des corrélations. Les traits pleins représentent les corrélations significatives ( $P < 0,050$ ), tandis que les traits pointillés représentent les corrélations pour lesquelles  $0,050 < P < 0,100$ .

#### Expérience 2 : Absorption d'eau atmosphérique. Les résultats du marquage

à la vapeur d'eau atmosphérique ont montré un marquage  $^{12}\text{H}$  positif chez toutes les espèces et tous les tissus échantillonnés (figure 12), ce qui indique que toutes les plantes peuvent absorber l'eau atmosphérique dans leurs tissus aériens pendant leur dormance hivernale en conditions d'humidité saturée. Le marquage  $^{12}\text{H}$  était significativement plus élevé dans les bourgeons que dans les tiges des jeunes plants de *Quercus petraea* et de *Fusarium sylvatica* ( $p = 0,002$  et  $p = 0,004$ , respectivement), tandis qu'aucune différence de ce type n'a été observée entre les tissus chez *Pinus sylvestris*. De plus, toutes les espèces ont présenté une valeur de  $\Delta^2\text{H}$  plus élevée pour les rameaux que pour les tiges et plus faible pour les rameaux que pour les bourgeons. Cependant, cette tendance n'était significative que pour *F. sylvatica* ( $P = 0,009$  dans les deux cas). Ainsi, l'eau contenue dans les rameaux et les bourgeons représentait environ 10 à 13 % et 7 à 10 % de l'eau marquée absorbée à partir de la vapeur d'eau pour *Q. petraea* et *F. sylvatica*, respectivement, tandis que la quantité d'eau dans ces tissus était d'environ 4 % pour *P. sylvestris* (Tableau supplémentaire 5).

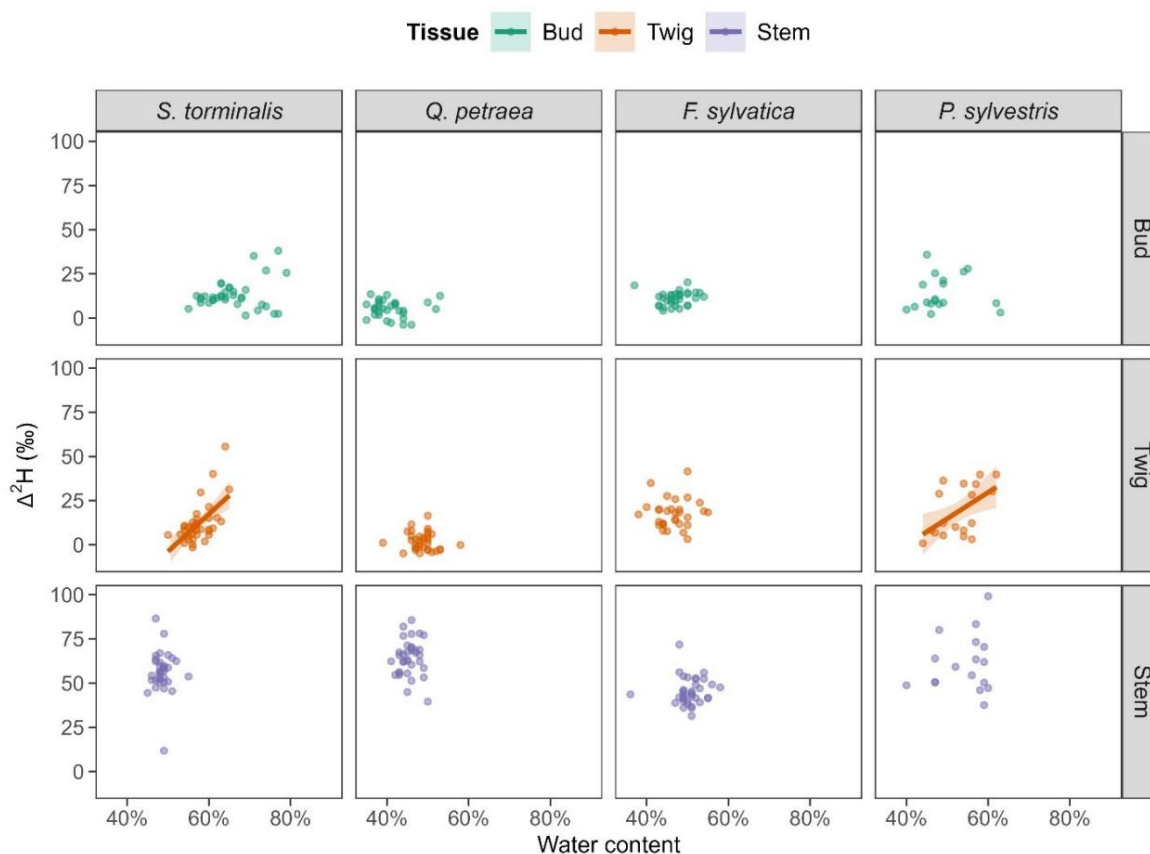


Figure 11 : Évolution de  $\Delta^2\text{H}$  en fonction de la teneur en eau lors de l'expérience 1 pour chaque espèce étudiée. Les droites de régression, avec leurs intervalles de confiance à 95 %, indiquent le sens des corrélations. Les traits pleins représentent les corrélations significatives ( $p \leq 0,050$ ).

## Expérience 2 : Assimilation du carbone

Aucun des tissus analysés (bourgeons, rameaux et tige) des jeunes plants de *Q. petraea* et de *F. sylvatica* n'était enrichi en  $^{13}\text{C}$ . En revanche, la tige, les rameaux et les bourgeons de *P. sylvestris* étaient significativement enrichis en  $^{13}\text{C}$  par rapport aux arbres témoins après marquage au  $^{13}\text{CO}_2$  ( $p = 0,021$ ,  $p = 0,013$  et  $p = 0,021$ , respectivement ; figure 13). Ainsi, le conifère *P. sylvestris* a assimilé le  $\text{CO}_2$  atmosphérique sept jours après l'exposition aux conditions de forçage, probablement grâce aux aiguilles des années précédentes, tandis qu'aucune assimilation significative de carbone n'a été observée chez *Q. petraea* et *F. sylvatica*.

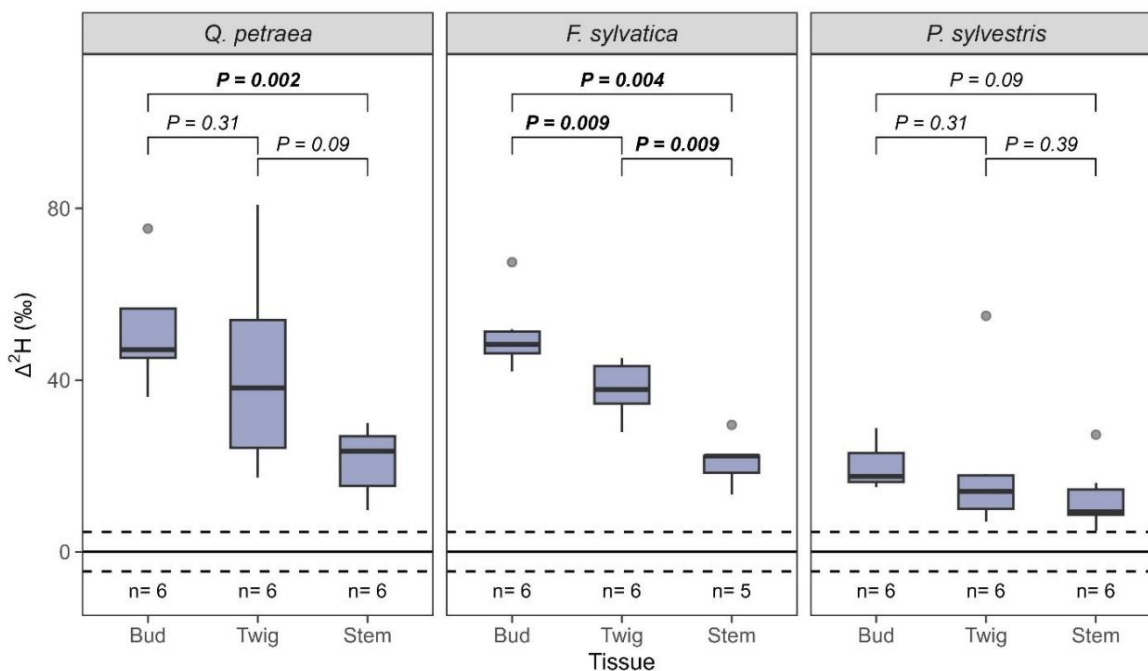


Figure 12 : Concentration de  $\epsilon^2\text{H}$  dans différents tissus aériens lors de l'expérience 2 après exposition à de la vapeur d'eau enrichie en  $\epsilon^2\text{H}$  agrégé par espèce. Les boîtes représentent le premier quartile, la médiane et le troisième quartile, tandis que les barres d'erreur indiquent 1,5 fois l'écart interquartile de part et d'autre. Les lignes continues et pointillées représentent respectivement la moyenne et l'erreur standard moyenne du bruit de fond (4,6). P représente la valeur p des tests de Wilcoxon bilatéraux spécifiques à l'espèce entre les tissus, les valeurs p significatives étant indiquées en gras. n représente le nombre de réplicats.

## Discussion

Le marquage du sol lors de l'expérience 1 a révélé une absorption et une redistribution de l'eau vers les rameaux et les bourgeons à des températures légèrement supérieures à 0 °C pour toutes les espèces (phase de refroidissement). Fait intéressant, lors de l'exposition à des températures élevées (phase de forçage), la teneur en eau des tiges et des rameaux est restée inchangée chez les espèces à feuilles caduques *Q. petraea* et *F. sylvatica*. Cependant, chez ces deux espèces, l' $\Delta^2\text{H}$  des rameaux a augmenté avec l'exposition au forçage, suggérant un flux ascendant d' $\Delta^2\text{H}$  des tiges vers le xylème des rameaux pour maintenir la teneur en eau. Chez les espèces à feuilles caduques à débourrement précoce *S. torminalis* et à feuilles persistantes *P. sylvestris*, on a observé une corrélation positive entre l' $\Delta^2\text{H}$  des rameaux et leur teneur en eau. Ces résultats suggèrent que ces espèces allouent l'eau provenant de tissus distants via leur système vasculaire pour soutenir le gonflement des bourgeons (*S. torminalis*) et la transpiration des aiguilles (*P. sylvestris*), plutôt que de simplement compenser les pertes d'eau par évaporation et transpiration. Le marquage atmosphérique appliqué lors de l'expérience 2 a révélé que toutes les espèces étudiées pouvaient absorber l'eau atmosphérique dans différents tissus aériens (tige, rameau et bourgeon). Cependant, contrairement aux espèces à feuilles persistantes, les espèces à feuilles caduques sans feuilles ne pouvaient pas fixer le carbone à des concentrations détectables avant le débournement.

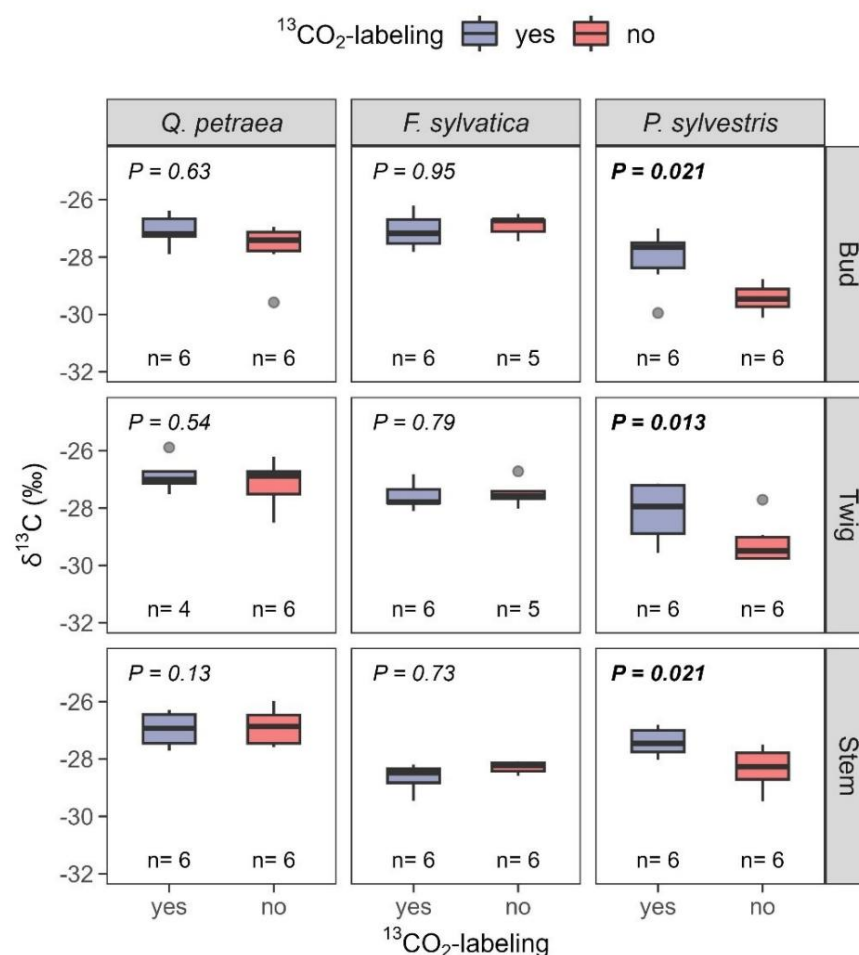


Figure 13 : Concentration de  $^{13}\text{C}$  dans différents tissus aériens lors de l'expérience 2 après exposition à du dioxyde de carbone enrichi en  $^{13}\text{C}$  et agrégé par espèce. Les boîtes représentent le premier quartile, la médiane et le troisième quartile, tandis que les barres d'erreur indiquent 1,5 fois l'écart interquartile dans les deux directions. P représente la valeur p des tests de Wilcoxon unilatéraux spécifiques au tissu et à l'espèce, comparant les individus marqués et non marqués ; les valeurs p significatives sont indiquées en gras. n représente le nombre de réplicats.

## L'absorption d'eau souterraine maintient l'hydratation des tissus aériens de l'arbre pendant l'hiver.

Contrairement à nos attentes, toutes les espèces ont absorbé de l'eau marquée dans leur tige pendant la phase de refroidissement. Ce résultat indique une absorption d'eau par les racines et un flux d'eau des racines vers la tige à des températures légèrement supérieures à zéro pendant la dormance hivernale des tissus aériens. Par conséquent, nous rejetons la première partie de l'hypothèse 1, qui impliquait que l'absorption d'eau par les racines et le transport d'eau des parties souterraines vers les parties aériennes étaient fortement limités par les basses températures. Young-Robertson et al. (2016) et Thalheimer et al. (2024) ont également détecté une absorption d'eau par les racines pendant cette période.

---

L'absorption d'eau par les racines en fin d'hiver est un processus complexe, notamment pour les arbres feuillus boréaux et les pommiers. Cependant, les mécanismes sous-jacents à cette absorption restent encore mal compris. Un processus actif du système vasculaire semble possible, car les racines ne présentent apparemment aucune dormance lorsque la température du sol est supérieure à 0 °C (Malyshev et al., 2023). De plus, une absorption passive à travers l'écorce des grosses racines est probable, l'eau pouvant ensuite se déplacer par diffusion selon les gradients osmotiques (Cuneo et al., 2018). Notre méthodologie ne permet pas de distinguer l'absorption active d'eau par les radicelles et les processus de transport passif du sol vers les grosses racines. Néanmoins, nos résultats démontrent que les racines peuvent absorber de l'eau pendant la dormance hivernale et alimenter d'autres organes, comme la tige.

Étonnamment, la présence de  $^2\text{H}_2\text{O}$  a même été détectée dans les rameaux et les bourgeons de *S. torminalis*\*, *F. sylvatica*\* et *P. sylvestris*\* à la fin de la période de froid. Cette observation montre que, chez ces espèces, la répartition de l'eau de la tige vers les rameaux et les bourgeons a lieu pendant l'hiver, à des températures légèrement supérieures à 0 °C. La perte d'eau dans l'atmosphère et la diffusion de l'eau à partir des tissus voisins pour compenser cette perte pourraient expliquer la répartition de l'eau observée de la partie inférieure de la tige vers les rameaux et les bourgeons par temps froid (Thalheimer et al., 2024). En revanche, aucune trace de  $^2\text{H}_2\text{O}$  n'a été détectée dans les rameaux et les bourgeons de *Q. petraea*\*, ce qui confirme que les processus de répartition de l'eau en hiver chez *Q. petraea*\*, une espèce à bois poreux annulaire, diffèrent fondamentalement de ceux des autres espèces étudiées, présentant des structures ligneuses différentes (Dai et al., 2020).

Les espèces à feuilles caduques diffèrent dans leurs stratégies de répartition de l'eau pour soutenir le débourrement.

Les variations temporelles de la teneur en eau des tissus et de l'absorption de  $^2\text{H}_2\text{O}$  marqué, en fonction de l'augmentation des conditions de forçage, indiquent différentes stratégies de répartition de l'eau entre la tige, les rameaux et les bourgeons. Un flux d'eau de la partie inférieure de la tige vers les bourgeons a déjà été détecté chez *S. torminalis*\* pendant la phase de refroidissement, et le  $^2\text{H}$  des bourgeons était fortement corrélé à celui des rameaux chez toutes les espèces, à l'exception de *F. sylvatica*\*, lors de la première expérience. Ce résultat montre qu'un flux d'eau, au moins partiel, se produit entre les rameaux et les bourgeons avant le débourrement, conformément aux observations de Walde et al. (2024). Au début de la dormance hivernale, le transport d'eau entre les tissus de l'arbre est limité par une faible circulation plasmodesmale et un faible transport passif d'eau entre les cellules, en raison respectivement d'un dépôt important de callose et de la répression des gènes d'aquaporines (Fouché et al., 2023 ; Rinne et van der Schoot, 2003 ; Walde et al., 2024 ; Yooyongwech et al., 2008). Par conséquent, le flux d'eau observé entre les rameaux et les bourgeons pendant la phase de refroidissement pourrait être induit par la dégradation de la callose et l'activation des aquaporines après une exposition spécifique aux conditions de froid (Rinne et al., 2001, 2011 ; Yooyongwech et al., 2008). La répartition de l'eau à partir de tissus distants est impliquée dans le gonflement et l'éclosion des bourgeons de *S. torminalis*, même si des processus de répartition de l'eau plus importants des organes souterrains vers les organes aériens ne sont probablement initiés qu'une fois que les feuilles sont complètement déployées.

En revanche, *F. sylvatica* a maintenu la teneur en eau des bourgeons et leur hauteur tout au long de la phase de forçage, ce qui indique que cette espèce hydrate les rameaux à partir de sources d'eau éloignées.

---

L'apport d'eau pourrait même provenir de l'eau du sol en hiver. Cependant, le flux d'eau des rameaux vers les bourgeons de *F. sylvatica*\* était limité durant la phase de forçage de cette expérience, tandis que les mécanismes de levée de dormance des autres espèces étaient probablement déjà opérationnels (Fouché et al., 2023 ; Yooyongwech et al., 2009). Ce résultat concorde avec des travaux antérieurs montrant que le développement phénologique printanier de *F. sylvatica*\* dépend fortement des conditions photopériodiques (Basler et Körner, 2012 ; Malyshev et al., 2018 ; Walde et al., 2022). La photopériode artificielle appliquée durant les conditions de forçage de cette expérience (début mars) était probablement trop courte pour induire le gonflement des bourgeons, car elle était légèrement inférieure à 12 heures durant la phase de forçage de l'expérience 1 (voir Fu et al., 2013 ; Vitasse et Basler, 2012).

Nous avons observé une augmentation significative de l'épaisseur de la couche superficielle ( $\pm 2H$ ) des rameaux et des bourgeons de *Q. petraea*\* avec l'augmentation de la contrainte, mais cette épaisseur n'était pas significativement supérieure à la valeur de référence. Ainsi, les processus de transport vasculaire semblent être restreints entre la tige et les rameaux chez *Q. petraea*\*, tandis que la connexion entre les rameaux et les bourgeons paraît libre. Contrairement à *Q. petraea*\*, nous avons mis en évidence un flux d'eau entre la tige et les rameaux chez les autres espèces, ce qui indique des caractéristiques physiologiques spécifiques à l'espèce lors de la levée de dormance, comme le prédit la seconde partie de l'hypothèse 1. Cependant, ce flux d'eau entre les rameaux et les bourgeons chez *Q. petraea*\* pourrait également être assuré, en faibles quantités, par des voies de transport non vasculaires, telles que les voies apoplastique et symplastique. Les vaisseaux du bois initial des espèces à pores annulaires sont plus sensibles aux embolies liées au gel que ceux des conifères et des espèces à pores diffus (Dai et al., 2020 ; Sperry et al., 1994). Par conséquent, les espèces à pores annulaires comme *Quercus petraea*\* doivent reconstituer leurs vaisseaux de bois initial au printemps afin d'alimenter les bourgeons et les rameaux en eau via le système vasculaire (Cochard et Tyree, 1990 ; Essiamah et Eschrich, 1986). La faible valeur de  $\pm 2H$  observée dans les bourgeons et les rameaux de cette espèce pourrait être due aux limitations de capacité hydraulique globales en début de printemps. Toutefois, nous ne pouvons exclure d'autres restrictions liées au système de transport d'eau non vasculaire.

## L'absorption d'eau atmosphérique par les tissus aériens avant le débourrement est possible

Conformément à l'hypothèse 2, *Q. petraea*, *F. sylvatica* et *P. sylvestris* ont présenté une incorporation importante de  $2H_2O$  marqué atmosphérique dans les tissus de la tige, des rameaux et des bourgeons avant le débourrement. Ce résultat indique que les arbres peuvent absorber l'eau par la surface de leurs organes aériens, comme cela avait été précédemment observé chez *P. abies* en fin d'hiver (Mayr et al., 2014). Si le transport de l'eau des racines aux rameaux et aux bourgeons est limité, l'absorption d'eau atmosphérique pourrait constituer une voie d'hydratation dans des conditions atmosphériques proches de la saturation en vapeur d'eau (par exemple, tôt le matin au printemps).

L'absorption d'eau par les rameaux et les tiges pourrait s'être produite par l'intermédiaire des lenticelles, dont il a été démontré qu'elles facilitent l'absorption d'humidité atmosphérique par l'écorce (Beckett et al., 2024 ; Groh et al., 2002 ; Rosner et Morris, 2022). Cependant, notre étude n'a pas permis de différencier les tissus des bourgeons. Des recherches supplémentaires sont donc nécessaires pour déterminer si les bourgeons incorporent l'eau marquée uniquement dans leurs écailles ou si cette eau peut également être distribuée dans les primordia foliaires et les cellules méristématiques.

---

Après une courte exposition aux conditions de forçage, nous avons observé des différences significatives de  $^2\text{H}$  entre les tissus de *\*Quercus petraea\** et *\*Fusarium sylvatica\** (caucasiens à feuilles caduques) et de l'espèce conifère à feuilles persistantes *\*Pinus sylvestris\**. Chez les deux espèces de caucasiens à feuilles caduques, l'absorption de  $^2\text{H}$  O marqué était plus importante dans les bourgeons que dans la tige. Cette différence d'absorption se reflète partiellement dans la quantité de marqueur incorporé, où nous avons constaté des différences substantielles entre la tige et les tissus acropètes chez *\*Q. petraea\**, mais pas chez *\*Fusarium sylvatica\**. Il est intéressant de noter que *F. sylvatica* a présenté une incorporation plus importante du marqueur dans la tige et une incorporation moindre dans les rameaux et les bourgeons que *Q. petraea*, ce qui suggère que la circulation de l'eau entre la tige et les tissus acropètes est davantage restreinte chez *Q. petraea* par des contraintes internes dues à l'immaturation du xylème en début de printemps (Essiamah et Eschrich, 1986). Les tissus de la tige de *Q. petraea* semblent bien alimentés en eau par les racines durant cette période, tandis que les tissus acropètes de cette espèce ne peuvent compenser entièrement les pertes d'eau par transpiration. En revanche, les vaisseaux conducteurs entre les racines et la tige de *F. sylvatica* pourraient être moins développés durant cette période. Une autre raison de l'incorporation plus importante du marqueur isotopique dans les tiges des jeunes plants de *F. sylvatica* pourrait être la différence de conductivité de l'eau de l'écorce entre les deux espèces. *P. sylvestris* a montré une corrélation étroite entre la teneur en eau des rameaux et... Dans l'expérience 1 (marquage souterrain au  $^2\text{H}$  O), aucune différence significative n'a été observée entre les bourgeons et les tiges, contrairement à l'expérience 2 (marquage atmosphérique au  $^2\text{H}$  O). Ceci indique que le système vasculaire de cette espèce est pleinement fonctionnel au moins quelques jours après l'exposition aux températures induisantes. La faible quantité de marqueur isotopique incorporée dans les tissus de *\*P. sylvestris\**, comparée à celle des tissus des deux espèces à feuilles caduques, confirme la fonctionnalité du système vasculaire. Ainsi, la présence d'aiguilles chez *\*P. sylvestris\** pourrait avoir facilité la libération de la vapeur d'eau incorporée dans les tissus végétaux vers l'atmosphère après le marquage aérien de l'expérience 2, avant le prélèvement des échantillons. Contrairement à l'hypothèse 3, nous n'avons pas observé d'absorption de carbone par photosynthèse de l'écorce en quantités détectables chez les espèces à feuilles caduques *\*F. sylvatica\** et *\*Q. petraea\** avant le débournement.

Nous avons observé des valeurs de  $^{13}\text{C}$  significativement plus élevées dans tous les tissus analysés chez le conifère à feuilles persistantes *\*Pinus sylvestris\** après le marquage au  $^{13}\text{CO}_2$  de l'expérience 2. Ce résultat confirme que les conifères à feuilles persistantes comme *\*P. sylvestris\** initient la photosynthèse autotrophe à partir des aiguilles de l'année précédente et commencent à redistribuer les assimilats carbonés fixés par la canopée vers les bourgeons et les tiges peu après l'exposition aux conditions de forçage. Néanmoins, la photosynthèse de l'écorce pourrait également avoir contribué à l'excès de  $^{13}\text{C}$  observé dans la tige de *\*P. sylvestris\** lors de cette expérience (voir Ávila et al., 2014). Aucune corrélation n'a été trouvée entre la teneur en eau des bourgeons et leur enthalpie ( $^2\text{H}$ ) lors de l'expérience 1. Par conséquent, le conifère à feuilles persistantes étudié, *\*P. sylvestris\**, a probablement initié le transport d'eau de la tige vers les rameaux pour alimenter la photosynthèse peu après l'exposition aux conditions de forçage, augmentant ainsi la teneur en eau des rameaux. Même si l'écoulement de l'eau des rameaux vers les bourgeons se produisait probablement à ce moment-là, aucun gonflement des bourgeons n'a été observé chez cette espèce pendant au moins trois semaines après l'exposition aux conditions de forçage.

## Conclusion et perspectives

Globalement, cette étude apporte un éclairage nouveau sur l'absorption et la répartition de l'eau chez différentes espèces d'arbres d'Europe centrale durant l'hiver. Nous montrons que l'absorption et la répartition de l'eau par les racines vers les parties aériennes se produisent à des températures légèrement supérieures à 0 °C, invalidant ainsi la première partie de l'hypothèse 1, probablement liée au maintien de l'hydratation des tissus avant le débourrement. Néanmoins, conformément à la seconde partie de l'hypothèse 1, nous avons observé des différences substantielles dans la répartition de l'eau entre les espèces étudiées au début du printemps, différences que nous avons attribuées à des variations dans les caractéristiques anatomiques du bois, les facteurs de levée de dormance et la présence ou l'absence de feuillage. De plus, conformément à notre deuxième hypothèse, l'eau atmosphérique pourrait contribuer à l'hydratation des tissus pendant la dormance hivernale et au début du printemps. Cependant, contrairement à notre troisième hypothèse, les espèces d'arbres à feuilles caduques étudiées n'ont pas absorbé de carbone en quantités détectables avant le débourrement. Notre étude démontre que l'absorption et la répartition de l'eau chez les arbres durant l'hiver sont des processus plus importants et complexes qu'on ne le pensait.

## Références

- Basler, D. et Körner, C. (2012). Sensibilité à la photopériode du débournement dans 14 forêts tempérées espèces d'arbres. *Météorologie agricole et forestière*, 165 :73–81.
- Beckett, HAA, Webb, D., Turner, M., Sheppard, A., et Ball, MC (2024). L'absorption d'eau par l'écorce à travers les lenticelles augmente l'hydratation de la tige et contribue au gonflement de celle-ci. *Plant, Cell & Environment*, 47(1):72–90.
- Cavender-Bares, J. (2005). Impacts du gel sur le transport à longue distance chez les plantes ligneuses, pages 401–424. Elsevier.
- Cavender-Bares, J., Cortes, P., Rambal, S., Joffre, R., Miles, B. et Rocheteau, A. (2005). Sensibilité estivale et hivernale des feuilles et du xylème aux températures minimales de congélation : une comparaison de chênes méditerranéens coexistant présentant des durées de vie foliaire différentes. *New Phytologist*, 168(3):597–612.
- Chuine, I. (2000). Un modèle unifié pour le débournement des arbres. *Journal of Theoretical Biology*, 207(3):337–47.
- Cochard, H. et Tyree, MT (1990). Dysfonctionnement du xylème chez le chêne : tailles des vaisseaux, thylls, cavitation et variations saisonnières de l'embolie. *Tree Physiology*, 6(4):393–407.
- Cuneo, IF, Knipfer, T., Mandal, P., Brodersen, CR et McElrone, AJ (2018). L'absorption d'eau peut se produire par les parties ligneuses des racines et facilite la réparation localisée des embolies chez la vigne. *New Phytologist*, 218(2):506–516.
- Dai, Y., Wang, L. et Wan, X. (2020). Fatigue due au gel et récupération printanière des conduits du xylème chez les espèces à pores annulaires, à pores diffus et conifères in situ. *Plant Physiology and Biochemistry*, 146:177–186.
- Delpierre, N., Vitasse, Y., Chuine, I., Guillemot, J., Bazot, S., Rutishauser, T., et Rathgeber, CBK (2016). Phénologie des arbres des forêts tempérées et boréales : des processus à l'échelle de l'organe aux modèles d'écosystèmes terrestres. *Annals of Forest Science*, 73(1):5–25.
- Diao, H., Schuler, P., Goldsmith, GR, Siegwolf, RTW, Saurer, M. et Lehmann, MM (2022). Note technique : Sur les incertitudes dans la composition isotopique de l'eau des plantes après extraction par distillation cryogénique sous vide. *Hydrology and Earth System Sciences*, 26(22):5835–5847.
- Essiamah, S. et Eschrich, W. (1986). Absorption d'eau chez les arbres à feuilles caduques pendant l'hiver et le rôle des tissus conducteurs dans la réactivation du ressort. *IAWA Journal*, 7(1):31–38.
- Flynn, DFB et Wolkovich, EM (2018). La température et la photopériode déterminent la phénologie printanière chez toutes les espèces d'une communauté forestière tempérée. *New Phytologist*, 219(4):1353– 1362.

- Fouché, M., Bonnet, H., Bonnet, D. et Wenden, B. (2023). La capacité de transport est découplée avec la levée de l'endormance dans les bourgeons de cerisier doux : aperçus physiologiques et moléculaires. *Frontières en sciences végétales*, 14:1–16.
- Fu, YH, Campioli, M., Deckmyn, G. et Janssens, IA (2013). Sensibilité du déploiement des feuilles au réchauffement expérimental chez trois espèces d'arbres tempérés. *Agricultural and Forest Meteorology*, 181:125–132.
- Goodwin, PB (1967). Le contrôle de la croissance des branches sur les tubercules de pomme de terre : I. Anatomie des bourgeons en relation avec la dormance et l'inhibition corrélative. *Journal of Experimental Botany*, 18(54):78–86.
- Groh, B., Hubner, C. et Lenzian, KJ (2002). Perméabilité à l'eau et à l'oxygène des phellèmes isolés des arbres : le rôle des cires et des lenticelles. *Planta*, 215(5):794–801.
- Götz, K.-P. et Chmielewski, F.-M. (2023). Métabolites confirmant l'induction et la levée des phases de dormance dans les bourgeons de cerisier doux. *Métabolites*, 13(2):1–15.
- Hänninen, H., Kramer, K., Tanino, K., Zhang, R., Wu, J., et Fu, YH (2019). Les expériences sont nécessaires dans la modélisation phénologique des arbres basée sur les processus. *Trends in Plant Science*, 24(3):199–209.
- Laube, J., Sparks, TH, Estrella, N., Hofler, J., Ankerst, DP et Menzel, A. (2014). Le froid l'emporte sur la photopériode pour prévenir le développement printanier précoce. *Global Change Biology*, 20(1):170–82.
- Lavric, M., Eler, K., Ferlan, M., Vodnik, D., et Gricar, J. (2017). Séquence chronologique de la phénologie foliaire, de la formation du xylème et du phloème et du flux de sève de *Quercus pubescens* provenant de prairies karstiques abandonnées. *Frontiers in Plant Science*, 8:1–11.
- Malyshev, AV, Blume-Werry, G., Spiller, O., Smiljanic, M., Weigel, R., Kolb, A., Nze, BY, Marker, F., Sommer, FCJ, Kinley, K., Ziegler, J., Pasang, P., Mahara, R., Joshi, S., Heinsohn, V., et Kreyling, J. (2023). Le réchauffement des racines non dormantes des arbres avance la phénologie printanière aérienne chez les arbres tempérés. *New Phytologist*, 240(6):2276–2287.
- Malyshev, AV, Henry, HAL, Bolte, A., Arfin Khan, MAS et Kreyling, J. (2018). Sensibilité temporelle à la photopériode et exigences de forçage pour le débourrement des bourgeons chez les jeunes arbres tempérés. *Agricultural and Forest Meteorology*, 248:82–90.
- Mayr, S., Schmid, P., Laur, J., Rosner, S., Charra-Vaskou, K., Damon, B. et Hacke, UG (2014). L'absorption d'eau par les branches aide les conifères de la limite forestière à reconstituer le xylème embolisé à la fin de l'hiver. *Physiologie végétale*, 164(4):1731–40.
- Orlowski, N., Frede, HG, Brüggemann, N., et Breuer, L. (2013). Validation et application d'un système d'extraction sous vide cryogénique pour l'extraction d'eau du sol et des plantes en vue d'une analyse isotopique. *Journal of Sensors and Sensor Systems*, 2(2):179–193.

- Équipe R Core (2021). R : un langage et un environnement pour le calcul statistique. Fondation R. tion pour le calcul statistique, Vienne, Autriche.
- Rinne, PLH, Kaikuranta, PM et Van der Schoot, C. (2001). Le méristème apical caulinaire restaure son organisation syplasmique lors de la levée de dormance induite par le froid. *The Plant Journal*, 26(3):249–264.
- Rinne, PLH et van der Schoot, C. (2003). Les plasmodesmes au carrefour du développement, de la dormance et de la défense. *Canadian Journal of Botany*, 81(12):1182–1197.
- Rinne, PLH, Welling, A., Vahala, J., Ripel, L., Ruonala, R., Kangasjarvi, J., et van der Schoot, C. (2011). Le refroidissement des bourgeons dormants hyperinduit le locus de floraison t et recrute des 1,3-bêta-glucanases inductibles par ga pour rouvrir les conduits de signalisation et libérer la dormance chez le peuplier. *Cellule végétale*, 23(1):130–46.
- Rosner, S. et Morris, H. (2022). Donner vie aux arbres : les fonctions physiologiques et biomécaniques des lenticelles. *IAWA Journal*, 43(3):234–262.
- Salomón, RL, Helm, J., Gessler, A., Grams, TEE, Hilman, B., Muhr, J., Steppe, K., Wittmann, C., et Hartmann, H. (2024). Le dilemme des sources et des puits d'efflux de CO<sub>2</sub> dans les tiges d'arbres : nouvelles perspectives et orientations futures. *Tree Physiology*, 44(1) : 1–15.
- Sass-Klaassen, U., Sabajo, CR et den Ouden, J. (2011). Formation des vaisseaux en relation avec la phénologie foliaire chez le chêne pédonculé et le frêne européen. *Dendrochronologia*, 29(3):171–175.
- Savage, JA et Chuine, I. (2021). Coordination de la phénologie vasculaire et organique printanière chez les angiospermes à feuilles caduques poussant dans des climats froids saisonniers. *New Phytologist*, 230(5):1700–1715.
- Schoch, W., Heller, I., Schweingruber, F. et Kienast, F. (2004). Anatomie du bois des espèces d'Europe centrale. En ligne : [www.woodanatomy.ch](http://www.woodanatomy.ch). Rapport technique, consulté le 02-01-2020.
- Sperry, JS, Nichols, KL, Sullivan, JEM et Eastlack, SE (1994). Embolie du xylème chez les arbres à pores annulaires, à pores diffus et conifères du nord de l'Utah et de l'intérieur de l'Alaska. *Écologie*, 75(6):1736–1752.
- Studer, MS, Siegwolf, RTW, Leuenberger, M., et Abiven, S. (2015). Marquage multi-isotopique de la matière organique par diffusion de vapeur d'eau 2h/18o-h2o et de 13c-co2 dans les feuilles et sa distribution dans la plante. *Biogeosciences*, 12(6):1865–1879.
- Thalheimer, M., Aguzzoni, A., Wittemann, MS, Carlino, U. et Tagliavini, M. (2024). L'absorption d'eau par les racines et le transport de l'eau vers les organes aériens compensent les pertes d'eau hivernales et préviennent la déshydratation des pousses chez les pommiers. *Agricultural Water Management*, 291 :1–9.

Vimont, N., Schwarzenberg, A., Domijan, M., Donkpegan, ASL, Beauvieux, R., le Dan-tec, L., Arkoun, M., Jamois, F., Yvin, JC, Wigge, PA, Dirlwanger, E., Cortijo, S., et Wenden, B. (2021). Le réglage fin de la signalisation hormonale est lié à l'état de dormance des bourgeons floraux du cerisier doux. *Tree Physiology*, 41(4):544–561.

Vitasse, Y. (2013). Ce sont les changements ontogéniques, et non les différences de température, qui provoquent un débournement plus précoce des arbres du sous-bois. *New Phytologist*, 198(1):149–155.

Vitasse, Y. et Basler, D. (2012). Quel rôle pour la photopériode dans la phénologie du débournement du hêtre européen ? *European Journal of Forest Research*, 132(1):1–8.

Walde, MG, Wenden, B., Chuine, I., Gessler, A., Saurer, M. et Vitasse, Y. (2024). Les isotopes stables de l'eau révèlent le début de la dormance des bourgeons chez les arbres des régions tempérées, tandis que la teneur en eau est un meilleur indicateur de la levée de dormance. *Tree Physiology*, 44(4):1–12.

Walde, MG, Wu, Z., Fox, T., Baumgarten, F., Fu, YH, Wang, S., et Vitasse, Y. (2022). Sensibilité phénologique printanière plus élevée des espèces d'arbres asiatiques par rapport aux espèces européennes aux températures de forçage, en conditions de pré-refroidissement faibles et élevées. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5 : 1–13.

Wang, A., Siegwolf, RTW, Joseph, J., Thomas, FM, Werner, W., Gessler, A., Rigling, A., Schaub, M., Saurer, M., Li, MH et Lehmann, MM (2021). Effets de l'humidité du sol, de l'âge des aiguilles et de la morphologie foliaire sur l'absorption, l'incorporation et la répartition du carbone et de l'oxygène : une approche de double marquage avec  $^{13}\text{CO}_2$  et  $\text{H}_2^{18}\text{O}$  dans le feuillage d'une forêt de conifères. *Tree Physiology*, 41(1) : 50-62.

West, AG, Patrickson, SJ et Ehleringer, JR (2006). Temps d'extraction à l'eau pour les matériaux végétaux et de sol utilisés dans l'analyse des isotopes stables. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 20(8):1317–21.

Wiegand, KM (1906). Quelques études concernant la biologie des bourgeons et des rameaux en hiver. *Gazette botanique*, 41(6):373–424.

Wittmann, C. et Pfanz, H. (2007). Dépendance de la photosynthèse de l'écorce à la température chez le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et le bouleau (*Betula pendula* Roth.). *Journal of Experimental Botany*, 58(15-16):4293–306.

Xie, Z., Forney, CF et Bondada, B. (2018). Renouvellement des connexions vasculaires entre les bourgeons et les sarments de vigne lors du débournement. *Scientia Horticulturae*, 233:331–338.

Yooyongwech, S., Horigane, AK, Yoshida, M., Yamaguchi, M., Sekozawa, Y., Sugaya, S., et Gemma, H. (2008). Changements dans l'expression des gènes d'aquaporine et imagerie par résonance magnétique de l'état hydrique des bourgeons floraux du pêcher pendant la dormance. *Physiologia Plantarum*, 134(3):522–33.

Yooyongwech, S., Sugaya, S., Sekozawa, Y. et Gemma, H. (2009). Adaptation différentielle des pêches dormantes à forte et faible teneur en froid en hiver par l'expression du gène de l'aquaporine et la teneur en sucre soluble. *Plant Cell Reports*, 28(11):1709–15.

Young-Robertson, JM, Bolton, WR, Bhatt, US, Cristobal, J., et Thoman, R. (2016).

Les arbres à feuilles caduques constituent un important puits de rétention des eaux de fonte des neiges, souvent négligé, dans la forêt boréale. *Rapports scientifiques*, 6:1–10.

Zhang, R., Lin, J., Zheng, J., Chuine, I., Delpierre, N., Janssens, I., Kramer, K., Hänninen, H., et Wu, J. (2023).

Découverte des causes écophysiologiques des différentes réponses phénologiques printanières des arbres au réchauffement climatique. *Agricultural and Forest Meteorology*, 340:1–10.

Zohner, CM, Strauss, AFT, Baumgarten, F., Vitasse, Y., et Renner, SS (2020).

L'augmentation de l'humidité de l'air au printemps ne déclenche pas le débourrement des plantes ligneuses des régions tempérées. *Nouveau phytologiste*, 225(1):16–20.

Zweifel, R., Zimmermann, L., Zeugin, F., et Newbery, DM (2006). Croissance radiale intra-annuelle et relations hydriques des arbres : implications pour un mécanisme de croissance. *Journal of Experimental Botany*, 57(6):1445–59.

Ávila, E., Herrera, A. et Tezara, W. (2014). Contribution de la fixation du CO<sub>2</sub> par la tige à l'ensemble de la plante. Bilan carbone des plantes chez les espèces non succulentes. *Photosynthetica*, 52(1):3–15.

## Chapitre 4

Compétition des jeunes arbres en situation de réduction des précipitations et après une avance phénologique printanière induite artificiellement.

# La réduction des précipitations et l'impact phénologique printanier précoce sur la compétition intra- et interspécifique entre les jeunes plants de hêtre, de chêne et de tilleul

## Résumé

Résumé : Dans ce chapitre, nous avons évalué expérimentalement la compétitivité de jeunes plants de hêtre, de chêne et de tilleul cultivés en buttes, en monoculture et en mélange de deux, sous un régime de réduction des précipitations et de réchauffement passif printanier. De façon inattendue, les jeunes plants de hêtre ont conservé une compétitivité remarquable, notamment pour l'azote, en conditions de sécheresse. En revanche, les jeunes plants de tilleul ont surtout retenu l'attention en raison de leur forte consommation d'eau et de leur moindre compétitivité pour les ressources azotées du sol.

Statut : Soumis comme article de recherche au Journal of Ecology sous les noms de Manuel G. Walde<sup>1</sup>, Arthur Gessler<sup>1,2</sup> et Yann Vitasse<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>Écologie des écosystèmes, dynamique forestière, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage (WSL), Birmensdorf, Suisse ; <sup>2</sup>Institut des écosystèmes terrestres, ETH Zurich Zurich (École polytechnique fédérale de Zurich), Zurich, Suisse <sup>3</sup> Centre Oeschger pour Recherche sur le changement climatique, Université de Berne, Hochschulstrasse 4, 3012 Berne, Suisse

Contributions des auteurs : AG, MGW et YV ont conçu l'étude et élaboré la méthodologie ; MGW a mené le travail de terrain et analysé les données ; MGW a dirigé la rédaction du manuscrit. AG et YV ont contribué de manière significative aux versions préliminaires et ont donné leur approbation finale pour la publication.

## Abstrait

Le hêtre européen est l'essence feuillue la plus répandue en Europe centrale. Outre la production de bois d'œuvre de grande valeur, les hêtraies rendent de nombreux services écosystémiques essentiels, notamment en matière de régulation, de soutien et de services culturels. Cependant, le hêtre est menacé par le réchauffement et la sécheresse croissants du climat, comme en témoignent la défoliation prématurée et le dépérissement du houppier observés après les sécheresses et les vagues de chaleur extrêmes qui ont frappé l'Europe en 2015, 2018 et 2022. Par conséquent, les gestionnaires forestiers recherchent des essences forestières plus résistantes à la sécheresse afin d'atténuer le stress hydrique et d'adapter progressivement les forêts aux conditions climatiques futures. Toutefois, les études se penchent rarement sur la compétition intra- et interspécifique pour l'eau et les nutriments chez les arbres forestiers durant la phase de recrutement, ni sur l'évolution de cette compétition face à la diminution des précipitations et à l'avancement phénologique printanier induit par le réchauffement climatique.

- Ici, nous avons étudié des jeunes plants de hêtre européen, de chêne sessile et de tilleul à petites feuilles cultivés soit en monoculture, soit en mélange de deux espèces dans des mésocosmes expérimentaux. Après une année d'acclimatation, les jeunes plants ont été soumis à une réduction des précipitations, à un réchauffement passif au printemps, ou à une combinaison des deux pendant deux années consécutives. Durant cette période, nous avons étudié les changements induits par le traitement sur la physiologie foliaire, la phénologie et la croissance des jeunes plants.

La réduction des précipitations a limité la croissance et induit un volume foliaire plus important chez le hêtre et le tilleul, ce qui indique une utilisation plus économe en eau pour ces espèces. En revanche, ce traitement n'a eu aucun effet sur le chêne. Les jeunes plants de hêtre et de chêne ont mieux poussé en compétition interspécifique avec le tilleul, probablement parce que ces deux espèces étaient plus compétitives pour les ressources en azote du sol. Par contre, le débourrement précoce induit par le réchauffement n'a eu aucun effet significatif sur la consommation d'eau, la répartition des nutriments ou la croissance des jeunes plants.

- Synthèse : Nos résultats suggèrent que les jeunes hêtres sont plus tolérants à la sécheresse au stade juvénile que prévu et restent de bons compétiteurs pour les sources d'azote du sol en cas de précipitations réduites, notamment lorsqu'ils poussent en mélange avec des tilleuls. La consommation d'eau plus élevée du tilleul par rapport aux deux autres espèces pourrait constituer un inconvénient dans un climat futur plus chaud et plus sec. Par conséquent, nos conclusions indiquent que les jeunes chênes pourraient être plus adaptés que les tilleuls pour la régénération forestière sur les sites touchés par le dépérissement du hêtre.

## Introduction

Le changement climatique actuel, induit par les émissions anthropiques de gaz à effet de serre, provoque des sécheresses plus fréquentes et plus intenses, d'une part en modifiant les régimes de précipitations et d'autre part en augmentant globalement la demande évaporative (Albano et al., 2022 ; GIEC, 2021). Ces modifications du cycle global de l'eau accroissent la fréquence des événements où les arbres dépassent leurs limites physiologiques, les rendant plus vulnérables aux défaillances hydrauliques.

symptômes allant d'une baisse de productivité à la mortalité des arbres (Allen et al., 2010, Choat et al., 2018, Senf et al., 2020).

Le hêtre européen (*Fagus sylvatica* L.) est l'essence feuillue la plus abondante et la plus importante d'Europe centrale. En l'absence de gestion active, il supplante durablement la plupart des autres essences présentes dans les peuplements forestiers océaniques et subocéaniques humides et bien drainés d'Europe centrale. Cette capacité à dominer ses voisins est due à sa forte tolérance à l'ombre durant sa jeunesse et à son important couvert forestier, qui intercepte la majeure partie de la lumière à l'âge adulte (Ellenberg, 2010 ; Landolt et al., 2010). Le hêtre européen présente donc une limite physiologique quasi identique à la limite socio-écologique observée dans les peuplements forestiers naturels et naturalisés (Ellenberg et Klötzli, 1972). Cependant, contrairement à d'autres espèces d'arbres feuillus européens, le hêtre européen est plus vulnérable à la sécheresse en raison de sa moindre capacité à limiter les pertes d'eau après la fermeture des stomates lors d'un stress hydrique sévère et de son système racinaire relativement superficiel (Zimmermann et al., 2015 ; Walthert et al., 2021 ; Wang et al., 2024). Cette plus grande vulnérabilité du hêtre européen se traduit par de nombreuses observations de brûlures foliaires et de défaillances hydrauliques induites par la sécheresse, se manifestant par une décoloration et une chute précoces des feuilles, un dépérissement du houppier et la mortalité des arbres. Tous ces symptômes liés à la sécheresse ont été particulièrement observés après les sécheresses extrêmes survenues en 2003, 2018 et 2022 dans une grande partie de l'Europe occidentale et centrale (Schuldt et al., 2020 ; Rukh et al., 2023). Par conséquent, le hêtre européen devrait décliner dans des conditions plus chaudes à l'avenir, même au centre de son aire de répartition actuelle, ce qui entraînera un changement majeur dans la composition des espèces des écosystèmes forestiers d'Europe centrale (Knutzen et al., 2017, Buras et Menzel, 2018).

Il est indéniable que le hêtre européen perdra du terrain face aux espèces d'arbres plus résistantes à la sécheresse, qui ont jusqu'à présent été déplacées vers des sites plus secs et plus exposés, au-delà de ses limites physiologiques. Cependant, on ignore encore laquelle des espèces d'arbres coexistantes tirera le plus grand profit de la diminution de la compétitivité du hêtre européen.

Outre la sécheresse, le changement climatique entraîne également une hausse des températures printanières, ce qui accélère le renouvellement de la matière organique du sol et augmente potentiellement la disponibilité de l'azote dans le sol au printemps (Isobe et al., 2018). Cet apport supplémentaire d'azote pourrait être bénéfique aux espèces arborées, capables d'avancer considérablement leur phénologie printanière en réponse à la hausse des températures et ainsi mieux résister aux événements climatiques extrêmes ou aux pathogènes (Reyer et al., 2013 ; Vitasse et al., 2014). Cependant, le hêtre européen figure parmi les espèces arborées les moins sensibles aux températures en Europe centrale en ce qui concerne son développement phénologique printanier, probablement grâce à un fort contrôle photopériodique de son débournement (Basler et Körner, 2012 ; Zohner et Renner, 2015 ; Walde et al., 2022). Ainsi, en plus d'un stress hydrique plus fréquent et plus intense, le réchauffement climatique affectera la phénologie printanière des espèces arborées à des degrés divers et modifiera l'équilibre compétitif entre elles (Vitasse et al., 2011).

Il existe un consensus général selon lequel une plus grande richesse spécifique et une plus grande diversité fonctionnelle favorisent la productivité des écosystèmes et leur stabilité temporelle grâce à des réactions de performance relativement asynchrones des espèces cooccurrentes (c'est-à-dire qu'une espèce peut bien performer une année donnée, mais pas une autre).

année, alors qu'une autre espèce se comporte beaucoup mieux cette année-là) dans les prairies (par exemple, Hector et al., 1999, Tilman et al., 2006, Craven et al., 2018). Cependant, contrairement aux prairies Les plantes et les arbres forestiers ont des cycles de génération très longs, ce qui assure la disponibilité d'espèces capables de prendre la relève. Les fonctions écosystémiques à court terme après un dépérissement sont généralement limitées. Une stratégie fréquente Il s'agit donc de promouvoir une plus grande diversité de jeunes arbres poussant dans les hêtraies afin que, sur le D'une part, le stress hydrique des jeunes hêtres pourrait être atténué et, d'autre part, Cela contribuerait à créer les conditions propices à la succession d'espèces prospères après un éventuel dépérissement du hêtre européen. À long terme, cette procédure devrait permettre de pérenniser la multiplicité des espèces. les services écosystémiques des forêts européennes et atténuent les risques économiques (Hof et al., 2017, West et al., 2021).

Idéalement, les espèces d'arbres candidates présentent des stratégies fonctionnelles très diversifiées pour la répartition de l'eau (racines profondes vs racines superficielles) ou le comportement stomatique en période de sécheresse (isohydrique et des stratégies anisohydriques) afin que l'eau disponible dans le sol puisse être répartie plus efficacement entre les espèces et que l'accès aux réserves d'eau soit facilité (Grossiord, 2020). En effet, sur En moyenne, les mélanges d'essences d'arbres sont plus productifs que les monocultures grâce à la facilitation. de l'absorption des ressources et de l'atténuation compétitive des arbres poussant en compétition intraspécifique par rapport aux arbres poussant en situation de compétition interspécifique (Pretzsch, 2022). Cependant, une étude récente Une étude dendroécologique menée à l'échelle du peuplement forestier n'a révélé aucun effet de la diversité des espèces sur la croissance radiale de trois espèces de conifères tempérées (Charlet de Sauvage et al., 2023). De plus, une expérience menée avec de jeunes arbres cultivés dans des chambres ouvertes a permis d'obtenir des résultats. Des preuves indiquent que les espèces tolérantes à la sécheresse se développent mieux lorsqu'elles poussent dans un mélange avec davantage de plantes. espèces sensibles. En revanche, les espèces les plus sensibles du mélange ne pourraient pas en bénéficier. à partir des traits fonctionnels complémentaires des jeunes plants voisins plus tolérants à la sécheresse (Didion-Gency et al., 2022). C'est pourquoi l'étude des performances des arbres Le mélange d'espèces, en particulier au stade juvénile lors de l'établissement, est une étape clé dans la recherche d'espèces d'arbres candidates pour la composition des futurs écosystèmes forestiers.

Dans cette étude, nous avons évalué expérimentalement les effets interactifs de la sécheresse et des changements d'intensité artificielle. Phénologie printanière avancée en fonction des paramètres suivants : volume foliaire ( $^{13}\text{C}$ ), teneur en azote (N) des feuilles, phénologie automnale et croissance des jeunes plants de trois espèces d'arbres feuillus communes présentant une sensibilité contrastée à la température et à la sécheresse. Le volume foliaire ( $^{13}\text{C}$ ) représente un indicateur indirect . en cas de sécheresse, les plantes réduisent leur transpiration en conditions d'humidité du sol limitée en restreignant la conductance stomatique, ce qui entraîne une augmentation de la concentration en  $^{13}\text{C}$  des nouveaux assimilats (Farquhar. et al., 1989, Ehleringer, 1993). La teneur en azote foliaire ajustée en fonction des saisons était un indicateur de la compétition pour l'azote du sol.

Dans cette expérience, nous avons étudié des jeunes plants de hêtre européen âgés de deux ans et d'autres espèces plus âgées. Des espèces d'arbres forestiers tolérantes à la sécheresse et plus sensibles à la température, le chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) et le tilleul à petites feuilles (*Tilia cordata* Mill.), provenant de pépinières locales (Tableau supplémentaire 1), ont été sélectionnées. Les jeunes plants ont été mis en culture en monoculture ou en association de deux espèces dans 18 parcelles boisées. des conteneurs contenant un sol sableux plutôt pauvre, qui étaient compartimentés en quatre unités chacun. Après un an d'acclimatation, des abris anti-pluie et un système de chauffage passif (seulement

Des dispositifs (avant le débourrement) ont été installés pour les monocultures et les mélanges d'espèces afin de simuler le stress hydrique et d'avancer la phénologie printanière des espèces étudiées.

Ce dispositif expérimental a ensuite été utilisé pour évaluer la répartition de l'eau et de l'azote dans le sol, en fonction de la compétition interspécifique, du stress hydrique et de la phénologie printanière avancée. La croissance des arbres a été évaluée annuellement selon la répartition de l'eau et de l'azote afin de tester les hypothèses suivantes :

- Nous prévoyons que le stress hydrique induira une utilisation plus conservatrice de l'eau pour toutes les espèces, ce qui se traduira par un volume foliaire plus important ! 13C. Cependant, le stress hydrique perçu au niveau du jeune plant devrait varier en fonction de la compétition intra- et interspécifique, le hêtre amplifiant et le chêne atténuant le stress hydrique.

Nous prévoyons que les jeunes hêtres surpasseront les jeunes plants des autres espèces pour l'allocation d'azote au sol dans des conditions ambiantes. Cependant, le stress hydrique et la précocité printanière pourraient réduire cet avantage compétitif, car les autres espèces sont plus tolérantes à la sécheresse et présentent une précocité printanière plus marquée en réponse à l'augmentation des températures.

Nous prévoyons que la compétitivité pour l'eau et l'azote du sol influence la croissance des jeunes plants. Par conséquent, nous émettons l'hypothèse que les jeunes hêtres se développent mieux en mélange d'espèces, sous des précipitations normales, au détriment des autres espèces. En revanche, le chêne et le tilleul pourraient devenir plus compétitifs en cas de réduction des précipitations, lorsqu'ils poussent en concurrence avec le hêtre.

## Matériels et méthodes

### Espèces étudiées et protocole expérimental

Nous avons étudié les effets de la réduction des précipitations, de la compétition et de l'avancement de la phénologie printanière sur les jeunes plants de trois espèces d'arbres feuillus tempérés : *\*Fagus sylvatica\** L., *\*Quercus petraea\** Liebl. et *\*Tilia cordata\** Mill. Par souci de clarté et de concision, nous désignons chaque espèce par son nom de genre anglais : hêtre, chêne et tilleul. Ces espèces ont été choisies en raison de leurs différences de tolérance à la sécheresse et de sensibilité phénologique printanière. Le chêne et le tilleul sont plus tolérants à la sécheresse et leur phénologie printanière est plus sensible aux températures printanières plus élevées que celle du hêtre (voir par exemple Vitasse et al., 2009 ; Fuchs et al., 2021 ; Walde et al., 2022 ; Leuschner et al., 2024).

En février et mars 2021, 18 conteneurs en bois (c'est-à-dire des plates-bandes surélevées) de 3 m de long, 1 m de large et 0,45 m de profondeur ont été construits. Ces plates-bandes surélevées ont ensuite été compartimentées en quatre unités appelées ci-après mésocosmes, avec un volume de sol d'environ 0,34 m<sup>3</sup> pour chaque mésocosme.

Les plates-bandes surélevées étaient disposées en trois blocs de six plates-bandes surélevées, de sorte qu'un bloc comprenait 24 mésocosmes, chaque traitement étant répété dans chaque bloc afin que le même traitement

Le dispositif a été appliqué à trois mésocosmes au total. En mars 2021, les plates-bandes surélevées ont été remplies d'un mélange de terre pauvre en nutriments et perméable, acheté auprès d'une entreprise locale (Ökohum gmbh, Herrenhof, Suisse), afin d'accroître la compétition entre les jeunes arbres pour les nutriments et l'eau. Le sol était composé de 20 % de tourbe, 20 % de schiste expansé, 16 % de pierre ponce, 40 % de sable, 4 % d'argile et 1 kg de billes de soufre par m<sup>3</sup>. Le substrat présentait les caractéristiques nutritionnelles suivantes : pH : 7,2 ; teneur en azote (N) : 4 mg/l ; teneur en phosphore (P) : < 2 mg/l ; teneur en potassium (K) : 51 mg/l ; teneur en magnésium (Mg) : 75 mg/l. Après la mise en place de l'expérience au printemps 2021, 10 l de compost ont été ajoutés à chaque mésocosme afin d'enrichir le sol en nutriments et d'y introduire une communauté microbienne. Enfin, 100 g de galets calcaires ont été ajoutés à chaque mésocosme durant l'hiver 2022/2023. Durant l'hiver 2020/2021, 300 jeunes plants de deux ans de chaque espèce ont été achetés auprès d'une pépinière suisse (Emme Forstbaumschule, 3428 Wiler bei Utzenstorf) qui les avait cultivés à partir de plants d'origine locale (Tableau supplémentaire 1). Tous les jeunes plants de hêtre, tous les jeunes plants de chêne et la moitié des jeunes plants de tilleul ont été livrés en godets, tandis que l'autre moitié a été livrée à racines nues. En mars 2021, 288 jeunes plants de chaque espèce ont été plantés, à raison de douze plants par mésocosme. Les plants ont été plantés soit en monoculture (douze individus par espèce), soit en mélange de deux espèces (six individus par espèce). Cette procédure a permis d'obtenir six compositions : monocultures de hêtre, de chêne et de tilleul, et mélanges hêtre-chêne, hêtre-tilleul et chêne-tilleul. La moitié des jeunes tilleuls cultivés en monoculture et en mélange étaient à racines nues, l'autre moitié provenant de godets de germination. Au début de l'expérience, les tilleuls en godets étaient plus petits que ceux à racines nues. Cependant, aucune différence de caractéristiques foliaires ni de phénologie n'a été observée entre les deux types de tilleuls au cours de l'expérience. Les jeunes plants ont été exposés aux conditions ambiantes (sans abri contre la pluie ni réchauffement passif) pendant toute l'année 2021 afin de minimiser l'effet du choc de transplantation durant la phase expérimentale.

## Le traitement de réduction des précipitations et de réchauffement passif

En novembre 2021, des abris anti-pluie constitués de canaux en plastique ont été installés à environ 2 m du sol sur toutes les plates-bandes surélevées, de manière à couvrir environ 50 % de la surface du mésocosme. Le traitement de réduction des précipitations consistait en des canaux concaves en plastique faisant office d'abris anti-pluie afin de réduire les précipitations d'environ 50 % (voir figure supplémentaire 1). Ces abris étaient composés aux deux tiers de canaux noirs et au tiers de canaux transparents afin de réduire l'irradiation directe sur la plante. Pour le traitement témoin, les mêmes abris ont été retournés à 180° (forme convexe) afin de permettre les précipitations ambiantes tout en maintenant les mêmes conditions d'éclairage, quel que soit le traitement de réduction des précipitations (voir Vitasse et al., 2021). Les abris anti-pluie ont été installés pendant deux années consécutives, de novembre 2021 à la fin de l'expérience en novembre 2023. Durant la période de végétation 2022 et 2023, la teneur en eau volumique (TEV) de tous les mésocosmes a été déterminée à 18 reprises (7 fois en 2022 et 11 fois en 2023) à l'aide d'un humidimètre de sol FieldScout TDR 150 (Spectrum Technologies, Aurora, États-Unis). La TEV du traitement de réduction des précipitations était toujours significativement inférieure à celle du témoin à 20 cm de profondeur. Au cours des deux premières semaines de janvier 2022 et 2023, la partie supérieure de chaque jeune arbre a été exposée à un réchauffement passif grâce à des bouteilles en PET transparentes de 1,5 L faisant office de mini-serres. Le traitement de réchauffement passif a été appliqué.

L'étude a porté sur la moitié des individus cultivés en monoculture (approche intraspécifique) et sur la totalité des individus cultivés en mélange (approche interspécifique). Les monocultures ont ainsi été soumises à trois traitements de réchauffement passif : témoin (absence de réchauffement passif des jeunes plants), non-réchauffement (absence de réchauffement passif des jeunes plants, mais réchauffement des plants voisins) et oui-réchauffement (réchauffement passif des jeunes plants, mais pas des plants voisins). Après leur installation, les bouteilles en PET ont été maintenues en place jusqu'à l'apparition de la première feuille complètement déployée pour chaque jeune plant. Les bouteilles individuelles du système de réchauffement passif ont ainsi été retirées entre le 10 avril et le 8 mai, en fonction du développement phénologique printanier des jeunes plants.

Analyse de la masse foliaire ! Teneur en <sup>13</sup>C

et en azote (N) Pour l'analyse de la masse foliaire ! Teneur en <sup>13</sup>C et en azote (N), quatre campagnes d'échantillonnage ont été réalisées. Ces campagnes ont été menées sur un sous-ensemble d'individus début juin et août 2022 et 2023 afin de suivre l'évolution de l'exposition à la sécheresse et de la teneur en azote foliaire d'une année à l'autre. Trois jeunes plants par bloc et par traitement ont été sélectionnés aléatoirement, de sorte que chaque traitement comprenait au moins neuf répétitions. Le dispositif expérimental factoriel complet comprenait quatorze traitements par espèce (prenant en compte la composition spécifique, l'exposition à la sécheresse et le réchauffement passif printanier). Ainsi, 378 jeunes plants ont été étudiés lors de chaque campagne d'échantillonnage (14 traitements x 3 espèces x 9 répétitions), à l'exception de celle de juin 2022. En juin 2022, 324 jeunes plants, répartis en douze traitements, ont été analysés, car les plants issus de monocultures non réchauffées, en compétition avec ceux issus de monocultures réchauffées, n'ont pas été échantillonnés. Pour chaque campagne d'échantillonnage, trois feuilles exposées au soleil de chaque plant, préalablement choisis aléatoirement, ont été prélevées et séchées à 60 °C pendant au moins 48 heures avant d'être broyées en une fine poudre à l'aide d'un broyeur ultracentrifuge (ZM1000 ; Retsch, Haan, Allemagne). Ensuite,  $1 \pm 0,1$  mg d'échantillon sec en vrac a été pesé dans des capsules en étain (3,3→5 mm, Säntis Analytical AG, Teufen, Suisse) à l'aide d'une balance de haute précision (MT5 ; Mettler-Toledo, Greifensee, Suisse), et les échantillons ont été analysés pour le volume de feuilles <sup>13</sup>C, et la teneur totale en C et N à l'aide d'un EA-IRMS (Thermo EA 1100 Deltaplus XL ; précision 0,1).

## Suivi phénologique et évaluation de la croissance des jeunes plants

Suivi de la phénologie printanière et automnale

Le développement phénologique printanier des jeunes arbres a été évalué jusqu'à trois fois par semaine, du début mars à la mi-mai, afin de déterminer la date de débournement et de feuillaison selon une échelle catégorielle à cinq stades (voir Vitasse, 2013). Les stades ont été estimés par interpolation linéaire lorsque cela s'avérait nécessaire (c'est-à-dire lorsqu'un stade donné se situait entre deux dates de suivi). Le réchauffement passif a été appliqué à partir de la deuxième semaine de janvier jusqu'au feuillaison de l'individu réchauffé (stade 4). Pour la sénescence foliaire automnale, nous avons évalué le pourcentage de feuillage restant de chaque jeune arbre, de la première semaine de septembre jusqu'à la disparition complète du feuillage, ce qui est généralement le cas durant la première semaine de novembre.

Le jeune plant présentant la phénologie automnale la plus tardive a été sélectionné. Pour estimer la sénescence foliaire automnale, la date à laquelle 50 % et 80 % du feuillage avait disparu (feuilles colorées ou tombées) a été retenue. Une interpolation linéaire spécifique à chaque plant entre deux dates de suivi a été utilisée le cas échéant.

#### Évaluation de la hauteur, du diamètre et de la biomasse des jeunes plants

La hauteur et le diamètre de chaque plant ont été mesurés à quatre reprises : une première fois immédiatement après la plantation en mars 2021, une deuxième fois en décembre 2021 après un an d'acclimatation aux nouvelles conditions, une troisième fois en décembre 2022 après un an de réduction des précipitations et de réchauffement passif, et une quatrième fois en novembre 2023 après deux ans de réduction des précipitations et de réchauffement passif. La hauteur des plants a été mesurée du collet à la partie supérieure de la plante à l'aide d'un mètre pliant, et leur diamètre a été mesuré à 2 cm au-dessus du collet à l'aide d'un pied à coulisse électronique. Après les mesures de hauteur et de diamètre effectuées en novembre 2023, le système racinaire de tous les plants a été soigneusement déterré entre la mi-novembre et la mi-décembre.

Après l'excavation, le système racinaire a été lavé pour éliminer les résidus de terre adhérents, puis les jeunes plants ont été coupés en parties aériennes et racinaires au niveau du collet et séchés pendant au moins 48 heures à 60 °C. Ensuite, la biomasse sèche des racines, des parties aériennes et la biomasse totale ont été déterminées à l'aide d'une balance.

## Conditions environnementales et efficacité du traitement passif de réchauffement et de réduction des précipitations

Une température moyenne annuelle de 11,7 °C et 11,5 °C a été enregistrée à la station météorologique installée sur le site expérimental pour les années 2022 et 2023, respectivement (figure 1A). La température moyenne durant la période de végétation (avril-octobre) était de 16,8 °C en 2022 et de 16,5 °C en 2023. 2022 et 2023 ont été les années les plus chaudes jamais enregistrées sur ce site, avec des températures moyennes annuelles supérieures d'environ 3,5 °C aux niveaux préindustriels et de 2 °C à la moyenne trentenaire de la période 1990-2020. Le déficit de pression de vapeur d'eau (DPVE) était légèrement plus élevé durant la période de végétation de 2022 (0,69 kPa) qu'en 2023 (0,64 kPa, figure 1B). En 2022, la VPD moyenne était la plus élevée en juillet (1,21 kPa), tandis qu'en 2023, elle était la plus élevée en juin (1,12 kPa). L'efficacité du traitement de réchauffement passif a été mesurée à l'aide de sondes thermocouples (modèle HYP1, Omega Engineering Inc., Norwalk, CT, États-Unis) depuis l'installation de toutes les bouteilles en PET (soit le 18 janvier) jusqu'au débourrement de la plupart des jeunes plants (soit le 13 avril). Afin d'éviter tout échauffement, les thermocouples ont été fixés à la partie supérieure du tronc, exposée au nord, à l'aide d'un ruban adhésif blanc. Notre méthode de réchauffement passif a permis d'augmenter les températures moyennes journalières de 0,8 °C et 0,7 °C et les températures maximales journalières de 2,5 °C et 4,2 °C pour 2022 et 2023, respectivement (tableau supplémentaire 2). Globalement, le débourrement a eu lieu 5 à 7 jours plus tôt en 2022 qu'en 2023 pour toutes les espèces, probablement en raison des températures plus élevées en avril 2022 (+1,1 °C, Figure 1A, Tableau supplémentaire 2). Le chêne a entamé sa phénologie printanière plus tôt que les deux autres espèces au cours des deux années et a débourré environ sept jours plus tôt que le hêtre et le tilleul en 2022 et environ deux jours plus tôt en 2023. Le traitement de réchauffement passif a induit une avance phénologique printanière similaire pour toutes les espèces.

---

L'effet le plus marqué a été observé chez le chêne (-4,4 jours) et le plus faible chez le tilleul (-3,3 jours, Figure supplémentaire 2A, B). Le potentiel hydrique du sol a été mesuré en continu tout au long de l'expérience grâce à des capteurs TEROs 21 (METER Group, Pullman, WA, États-Unis). La réduction des précipitations a significativement diminué le potentiel hydrique du sol mesuré de juin à novembre 2022 et d'août à septembre 2023 (Figure 1C). L'écart entre les précipitations ambiantes et la réduction des précipitations était plus important durant la période de végétation 2022 (avril-octobre) que durant celle de 2023. Cependant, le potentiel de la matrice du sol du témoin était plus faible en 2023 sous les précipitations ambiantes qu'en 2022, ce qui indique une moindre disponibilité en eau cette année-là. Malgré ces conditions environnementales difficiles, toutes les espèces ont présenté un faible taux de mortalité (< 1 %) durant l'expérience. Plus précisément, un hêtre est mort à cause de l'activité de coléoptères xylophages, et deux tilleuls sont morts pour des raisons non précisées, tandis que tous les jeunes chênes ont survécu jusqu'à la fin de 2023.

## Analyse des données et statistiques

Selon le paramètre étudié, au moins trois jeunes plants de chaque mésocosme ont été analysés, de sorte que le nombre minimal de répétitions soit d'au moins neuf individus par traitement. Cependant, toutes les analyses statistiques, à l'exception de celles portant sur les isotopes stables du carbone et la teneur en azote foliaire, ont été réalisées sur l'ensemble des 864 jeunes plants cultivés dans le cadre de l'expérience, avec au moins 18 répétitions par traitement. Plus précisément, nous avons utilisé des modèles bayésiens non hiérarchiques spécifiques à chaque espèce, de type gaussien, pour tester les effets de la compétition (facteur à trois niveaux : hêtre, chêne et tilleul), de la réduction des précipitations (facteur à deux niveaux : oui/non) et du réchauffement passif (facteur à deux niveaux : oui/non), ainsi que toutes les interactions à deux facteurs possibles, comme effets fixes sur tous les paramètres étudiés. De plus, nous avons inclus les effets de la campagne d'échantillonnage (facteur à deux niveaux : juin et août) et de l'année (facteur à deux niveaux : 2022 et 2023), ainsi que toutes les interactions à deux facteurs qui en découlent, afin de modéliser les variations de la masse foliaire en  $^{13}\text{C}$  et de la teneur en azote foliaire. Les accroissements en hauteur et en diamètre ont été étudiés spécifiquement pour les années 2022 et 2023. De plus, la différence entre les espèces concernant la masse foliaire ( $^{13}\text{C}$ ) et la teneur en azote (N) des feuilles a été évaluée par des modèles hiérarchiques globaux. Les espèces représentaient un niveau d'information supérieur (effets fixes), tandis que la compétition, la réduction des précipitations, le réchauffement passif, l'année et la campagne d'échantillonnage représentaient un niveau d'information inférieur (effets aléatoires). Cette procédure a été choisie car la masse foliaire ( $^{13}\text{C}$ ) et la teneur en N des feuilles diffèrent fortement entre les espèces, et nous souhaitons évaluer statistiquement ces différences avant d'appliquer des modèles spécifiques à chaque espèce. Contrairement aux autres paramètres, la décoloration prématurée des feuilles a été évaluée par une régression bêta spécifique à chaque espèce. Pour cette raison, 0,1 a été ajouté à la proportion de décoloration prématurée évaluée, et le produit a été soustrait de 100,2 afin d'obtenir un espace de paramètres de décoloration foliaire compris entre 0 et 1.

Les estimations des paramètres ont été obtenues à partir de modèles factoriels complets spécifiques à chaque espèce, à l'aide du package R `rstanarm` (v2.21.4, Goodrich et al., 2024), qui fournit une interface avec la bibliothèque Stan C++ pour l'estimation bayésienne (Stan Development Team, 2024). Les modèles spécifiques à chaque espèce de tous les paramètres étudiés ont été exécutés sur quatre chaînes de 4 000 itérations (dont 2 400 itérations d'échauffement) avec des distributions a priori par défaut. L'importance de toutes les variables incluses dans le modèle a ensuite été calculée.

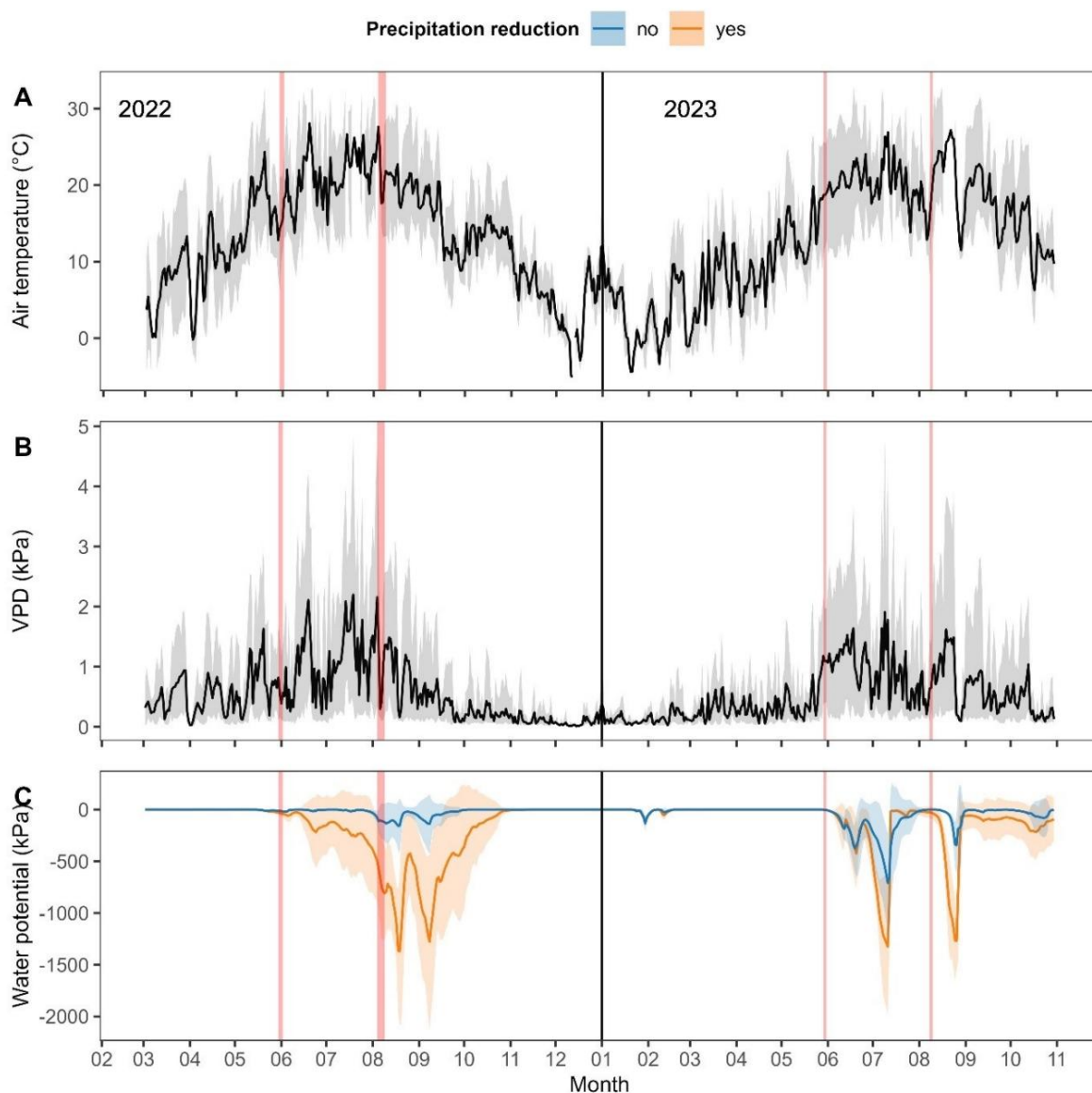


Figure 1 : Température de l'air (A), déficit de pression de vapeur d'eau (VPD, B) et potentiel hydrique du sol (C) enregistrés sur le site expérimental au cours de l'expérience en 2022 et 2023. Les quatre lignes rouges correspondent aux dates d'échantillonnage pour la masse foliaire  $^{13}C$  et la teneur en azote.

Le modèle factoriel complet a été évalué sur la base de la densité prédictive ponctuelle logarithmique attendue (elpd) et de l'erreur quadratique moyenne (rmse) après une sélection de paramètres par validation croisée à K plis ( $K = 5$ ) à l'aide du package R `projpred` (v2.7.0, Piironen et al., 2023). Après l'évaluation des paramètres, les modèles ont été réexécutés dans une version mise à jour ne contenant que les variables prédictives.

Les performances du modèle ( $R^2$ s et tailles d'échantillon effectives) et les tirages postérieurs (médiane et intervalles de crédibilité à 0,89) des modèles mis à jour ont été récupérés à l'aide du package `bayestestR` (v0.13.2,

---

Makowski et al., 2019). L'interprétation statistique du modèle a été réalisée à l'aide des facteurs de Bayes (BF) et des régions d'équivalence pratique (ROPE) afin d'identifier la proportion de prédictions a posteriori des paramètres chevauchant l'intervalle de densité le plus élevé (IDH) de l'ordonnée à l'origine modélisée (médiane  $\pm 0,89$  IC). Des différences ont été observées entre les monocultures et les traitements « témoin » et « sans réchauffement », mais aucun effet n'a été constaté sur les paramètres mesurés.

Par conséquent, nous n'avons pas fait de distinction entre ces deux traitements dans les analyses statistiques suivantes. Toutes les analyses ont été réalisées avec le logiciel R v.4.1.1 (R Core Team, 2024), et tous les graphiques ont été créés à l'aide du package ggplot2 (v3.4.2, Wickham, 2016).

## Résultats

### Compétition intra- et interspécifique pour l'eau

isotopes de carbone stables en vrac dans les feuilles

Les jeunes arbres présentaient une différence significative, spécifique à l'espèce, dans les isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) de leurs feuilles. Le chêne affichait des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  plus élevées que le hêtre (+1,37) et le tilleul (+1,18), ce qui indique une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau et, par conséquent, une stratégie hydraulique plus conservatrice chez les jeunes chênes par rapport aux autres espèces (Figure 2). En 2022, la teneur en  $\delta^{13}\text{C}$  des feuilles de toutes les espèces a diminué de juin à août, la baisse étant plus marquée chez les jeunes hêtres (-0,93) que chez les jeunes chênes et tilleuls (-0,42 et -0,43, respectivement). En 2023, la diminution de  $\delta^{13}\text{C}$  de juin à août était similaire pour le tilleul, mais plus faible pour le hêtre (-0,49), tandis qu'aucune différence n'a été observée pour le chêne entre juin et août cette année-là (Tableau supplémentaire 3). La réduction des précipitations et la compétition ont affecté la teneur en  $\delta^{13}\text{C}$  des feuilles de toutes les espèces (Figure 2). La teneur en  $\delta^{13}\text{C}$  des jeunes hêtres a augmenté en 2022, et encore davantage en 2023 (+0,29 et +0,79), ainsi qu'en présence de tilleuls (+0,37, Tableau supplémentaire 3). La teneur en  $\delta^{13}\text{C}$  des feuilles des jeunes chênes a diminué en présence de hêtres (-0,44) sous des précipitations normales, mais a augmenté en présence de hêtres et de tilleuls en situation de réduction des précipitations (+0,18 et +0,38, respectivement). Cependant, aucun effet de la réduction des précipitations sur la teneur en  $\delta^{13}\text{C}$  des feuilles n'a été observé pour les jeunes chênes en monoculture (Tableau supplémentaire 3). En revanche, la teneur en  $\delta^{13}\text{C}$  des feuilles de tilleuls a augmenté en situation de réduction des précipitations (+0,29) et diminué en présence de jeunes hêtres et de jeunes chênes (-0,36 et -0,29, respectivement). Aucune interaction entre la réduction des précipitations et la compétition n'a été observée pour les jeunes chênes (Figure 2).

### Décoloration prématurée des feuilles

L'évaluation de la décoloration prématurée des feuilles des jeunes arbres au cours de la première semaine de septembre a révélé des différences importantes selon les espèces. Les jeunes chênes présentaient la plus faible décoloration, tandis que les jeunes tilleuls affichaient la décoloration prématurée la plus marquée, avec plus de 50 % de décoloration en moyenne pour les deux années (figure 3). Plus précisément, le hêtre

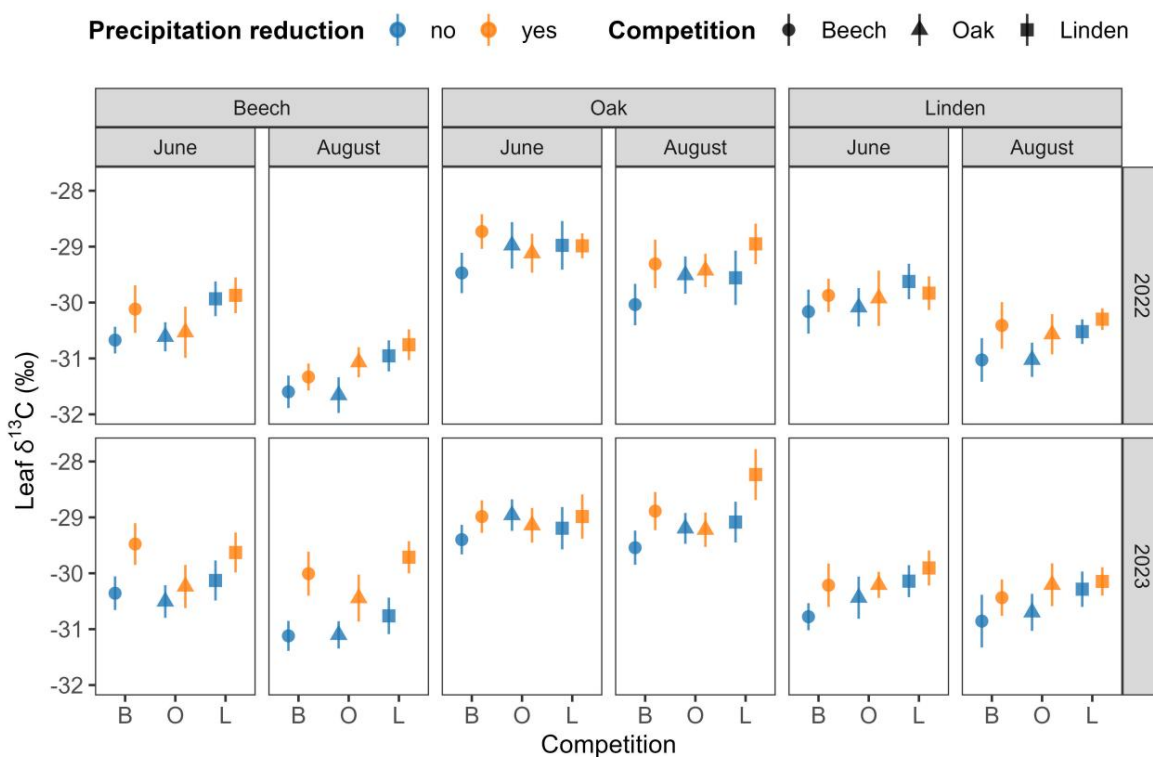


Figure 2 : Effets de la réduction des précipitations, de la compétition, de la période d'échantillonnage et de l'année sur les feuilles en vrac !  $\delta^{13}\text{C}$ . Les points représentent des moyennes arithmétiques avec des intervalles de confiance correspondants de 0,95.

Les jeunes plants présentaient moins de décoloration début septembre lorsqu'ils poussaient en concurrence avec le tilleul (-7 %) et lorsqu'ils étaient réchauffés passivement avant le débourrement (-6 %), et davantage de décoloration en 2023. sous réduction des précipitations par rapport au témoin (+30 %, figure 3 et annexes)

Tableau 4). Les jeunes chênes présentaient une décoloration foliaire plus avancée en 2023 (+14 %), mais étaient non affecté par aucun autre traitement, tandis que le tilleul a montré moins de décoloration prématurée en 2023 (-10 %) et légèrement moins en cas de concurrence avec le chêne (-8 %), et plus prématuré décoloration sous réduction des précipitations (+11%).

## Compétition intra- et interspécifique pour les nutriments

teneur en azote des feuilles

Nous avons constaté d'importantes différences spécifiques à l'espèce dans la teneur en azote (N) des feuilles, mesurée selon pour cent de la biomasse sèche totale des feuilles tout au long de l'expérience (Figure 4). Feuilles de hêtre

Les jeunes plants présentaient, en général, une teneur en azote inférieure à celle des feuilles des jeunes chênes et tilleuls (Tableau supplémentaire 5). La teneur en azote des feuilles a diminué pour toutes les espèces de juin à août, probablement représentant la dégradation de la chlorophylle durant l'été. Cependant, la diminution de la teneur en azote foliaire entre début juin et début août a varié selon les espèces et les années. En 2022,

La diminution de la teneur en azote foliaire pendant l'été était beaucoup plus faible pour les jeunes hêtres et les jeunes chênes.

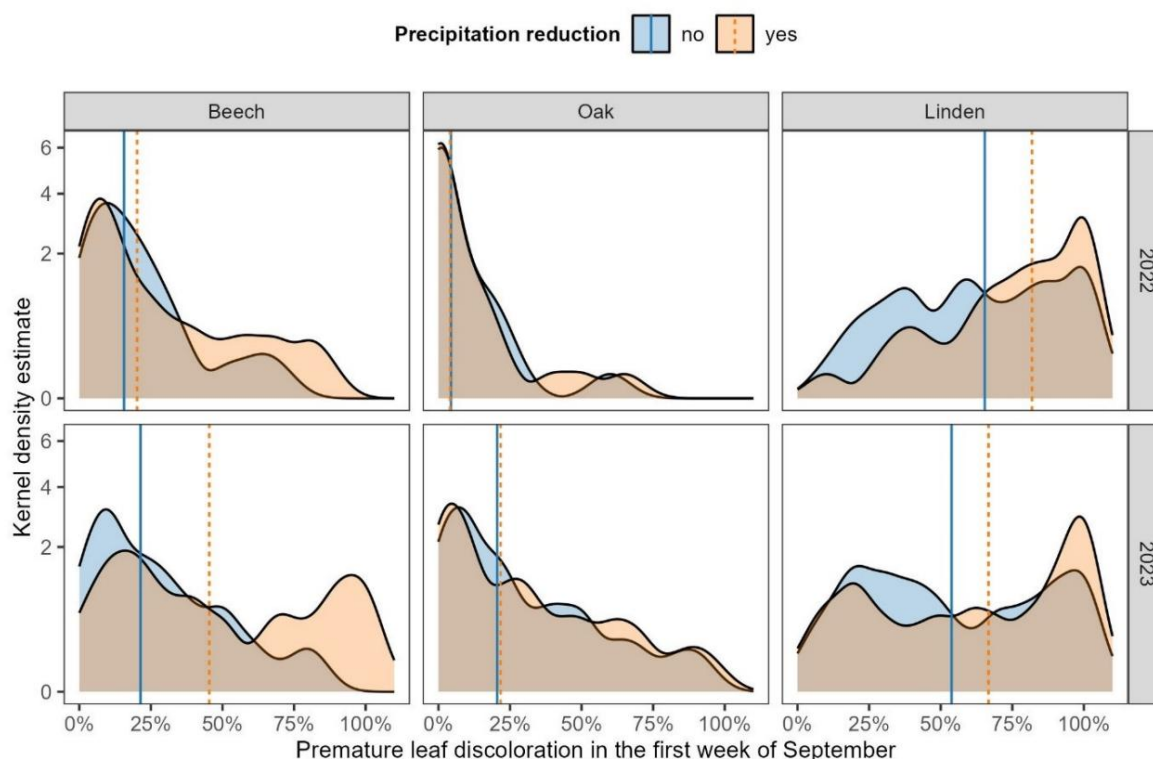


Figure 3 : Estimations de densité du noyau de la décoloration prématurée des feuilles évaluée au cours de la première semaine de septembre 2022 et 2023 en fonction de la réduction des précipitations, les lignes bleues continues et les lignes orange pointillées représentant les moyennes arithmétiques du traitement de réduction des précipitations correspondant.

Les données relatives à la teneur en azote foliaire des jeunes plants de hêtre et de tilleul ont été comparées à celles de 2023, tandis qu'aucune différence de teneur en azote foliaire n'a été observée entre les années pour les jeunes plants de tilleul (Tableau supplémentaire 5). L'analyse de l'indice de teneur en chlorophylle des deux campagnes d'échantillonnage de 2023 à l'aide d'un chlorophylle-mètre MC-100 (Apogee Instruments, Logan, États-Unis) a révélé une teneur en chlorophylle beaucoup plus faible début août qu'en juin pour les jeunes plants de toutes les espèces, avec une dégradation de la chlorophylle d'environ 36 % pour le hêtre et le tilleul et de 19 % pour le chêne en moyenne (Figure supplémentaire 2).

La réduction des précipitations et la compétition ont affecté différemment la teneur en azote (N) des feuilles des jeunes plants selon l'espèce (Figure 4). Par exemple, les jeunes plants de hêtre présentaient une teneur en N plus élevée en juin en situation de réduction des précipitations, mais pas en août, tandis qu'aucune tendance similaire n'a été observée pour les deux autres espèces. Les feuilles de hêtre avaient une teneur en N plus élevée lorsqu'elles poussaient en compétition avec le tilleul, tandis que les jeunes plants de tilleul avaient une teneur en N plus faible lorsqu'ils poussaient en compétition avec le hêtre. En revanche, le chêne présentait une teneur en N plus faible lorsqu'il poussait en compétition avec le hêtre en conditions de précipitations normales et une teneur en N plus élevée lorsqu'il poussait en compétition avec le hêtre et le tilleul en situation de réduction des précipitations (Tableau supplémentaire 5).

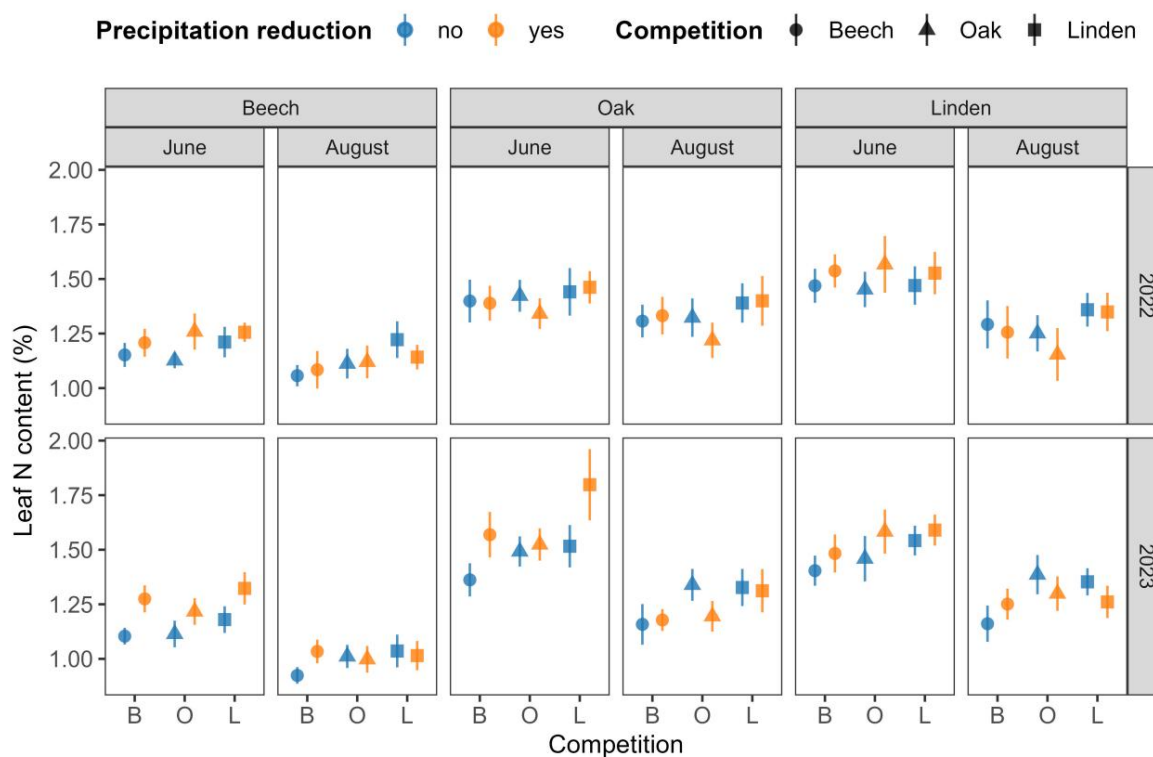


Figure 4 : Effets de la réduction des précipitations, de la compétition, de la période d'échantillonnage et de l'année sur la teneur en azote (N) des feuilles. Les points représentent les moyennes arithmétiques avec leurs intervalles de confiance respectifs de 0,95.

#### Phénologie automnale

La phénologie automnale a été évaluée statistiquement pour les jeunes plants de hêtre et de chêne, mais pas pour ceux de tilleul, car la plupart de ces derniers présentaient une décoloration prématurée des feuilles au cours des deux années, empêchant ainsi de déterminer la sénescence automnale à 50 % chez un nombre suffisant d'individus. Nous avons observé des différences spécifiques à l'espèce quant à la sénescence automnale : 50 % des feuilles étaient soit colorées, soit tombées fin septembre pour le hêtre et mi-octobre pour le chêne (Figure 5A). En 2023, la sénescence foliaire à 50 % du hêtre était retardée d'environ 2,5 jours par rapport à 2022, mais aucune différence n'a été constatée pour le chêne. Il est intéressant de noter que la composition spécifique a influencé la progression de la sénescence foliaire.

Par exemple, la sénescence foliaire à 50 % des jeunes hêtres et des jeunes chênes a été retardée respectivement de 2,7 et 4,4 jours en présence de tilleul (Tableau supplémentaire 6). De même, un retard de 2,8 jours a été observé pour la sénescence foliaire à 80 % des jeunes hêtres, tandis que la coloration des jeunes chênes a été retardée de 6,7 jours en présence de tilleul. La réduction des précipitations et le réchauffement passif n'ont eu aucun effet sur la sénescence foliaire à 50 % ni à 80 % pour aucune des deux espèces.

Les concentrations foliaires en azote constamment plus élevées pendant l'été et la date de sénescence foliaire plus tardive des jeunes hêtres et chênes poussant en compétition interspécifique avec le tilleul pourraient indiquer une

une corrélation entre ces deux paramètres. Une corrélation entre la teneur en azote des feuilles pendant la période d'août et la date de sénescence foliaire à 50 % a été trouvée pour les jeunes hêtres en 2022 (BF = 149,8) et 2023 (BF = 11,5), tandis qu'aucune corrélation n'a été trouvée pour les jeunes chênes en 2022 (BF = 1,4) et 2023 (BF = 0,3).

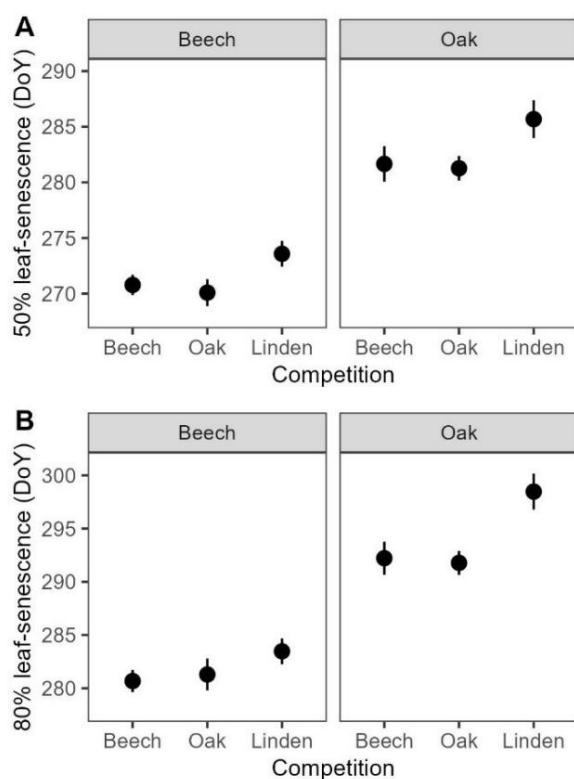


Figure 5 : Effet de la compétition intra- et interspécifique sur la sénescence foliaire à 50 % (A) et à 80 % (B) de jeunes plants de hêtre et de chêne. Les points représentent les moyennes arithmétiques et leurs intervalles de confiance à 95 %.

#### Effets de la compétition intra- et interspécifique sur la croissance des jeunes plants

Le hêtre et le tilleul ont présenté une croissance primaire et secondaire des pousses supérieure à celle du chêne (Figures supplémentaires 4 et 5). L'accroissement en hauteur du tilleul était inférieur d'environ 21 % en 2023 par rapport à 2022 et encore plus faible en cas de réduction des précipitations (-46 %), tandis que l'accroissement en hauteur du chêne et du hêtre n'était pas affecté par cette réduction. En 2023, l'accroissement en hauteur du hêtre était en moyenne supérieur de 49 % à celui de 2022 en monoculture ou en compétition interspécifique avec le chêne, et supérieur de 124 % en compétition interspécifique avec le tilleul. Contrairement aux deux autres espèces, affectées soit par la réduction des précipitations (tilleul), soit par la compétition (hêtre), l'accroissement en hauteur du chêne n'a été influencé par aucun paramètre et est resté relativement stable d'une année à l'autre et selon les traitements de précipitations (Figure supplémentaire 4).

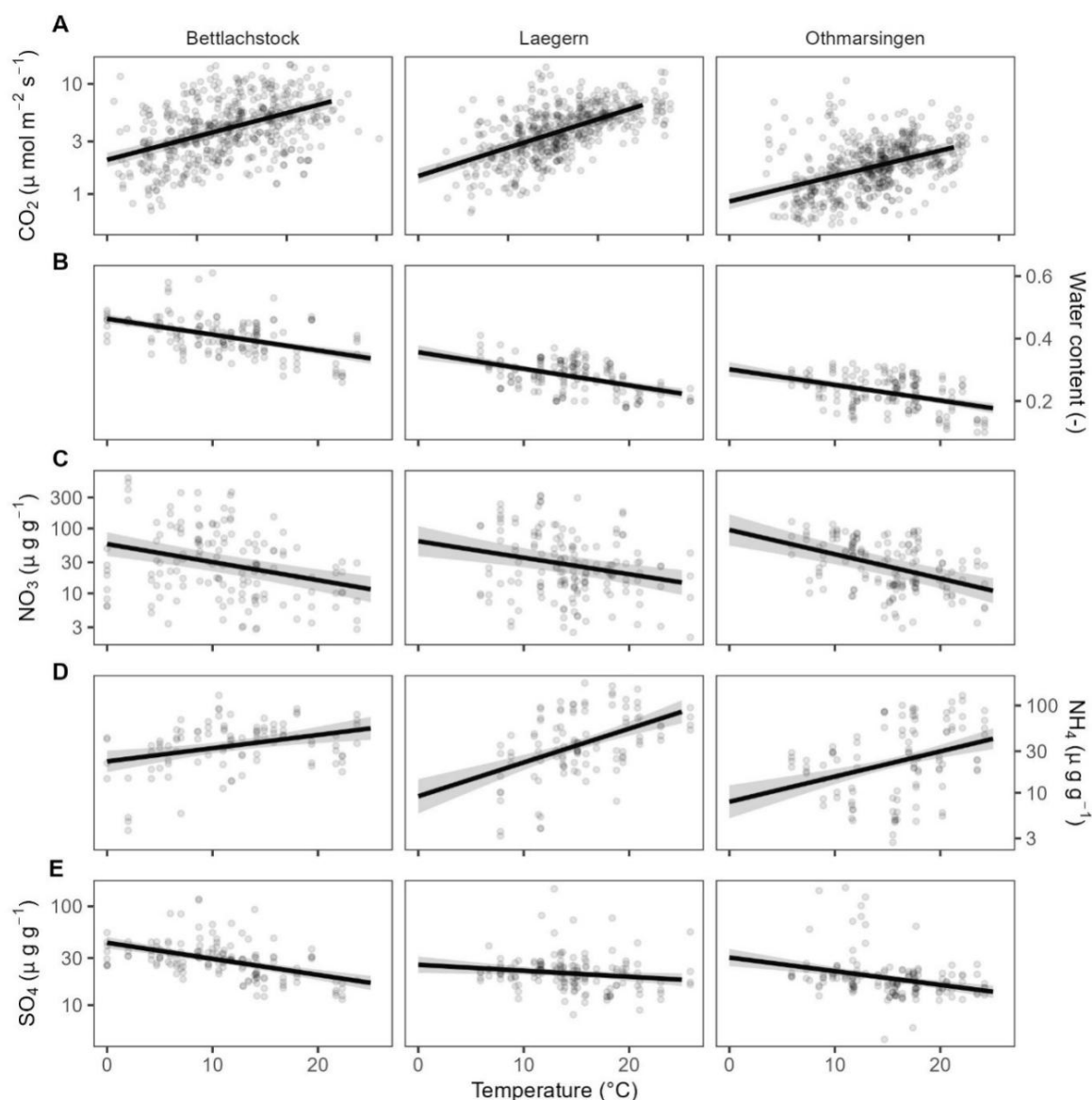


Figure 2 : Modèles de respiration du sol (A), de teneur en eau gravimétrique du sol (B) et de concentrations de nitrate (C), d'ammonium (D) et de sulfate (E) assimilables par les plantes, en fonction de la température et du site forestier. Les lignes continues et les zones ombrées représentent respectivement les prédictions du modèle et leurs intervalles de confiance à 90 %, tandis que les points représentent les données brutes sous-jacentes.

Notez que toutes les variables, à l'exception de la teneur en eau gravimétrique, sont affichées sur une échelle logarithmique ( $\log_{10}$ ).

Globalement, les modèles de respiration du sol spécifiques au site utilisant la température comme variable indépendante ont donné des résultats relativement bons pour les sites de Bettlachstock ( $R^2 = 0,29$ ) et de Lägern ( $R^2 = 0,38$ ), mais pas pour celui d'Othmarsingen ( $R^2 = 0,09$ ). Cependant, tous les modèles de respiration du sol spécifiques au site, y compris celui d'Othmarsingen, ont été significativement améliorés par l'ajout des concentrations de nutriments du sol comme variables indépendantes supplémentaires (Figure 3). L'effet le plus marqué de tous les nutriments du sol étudiés...

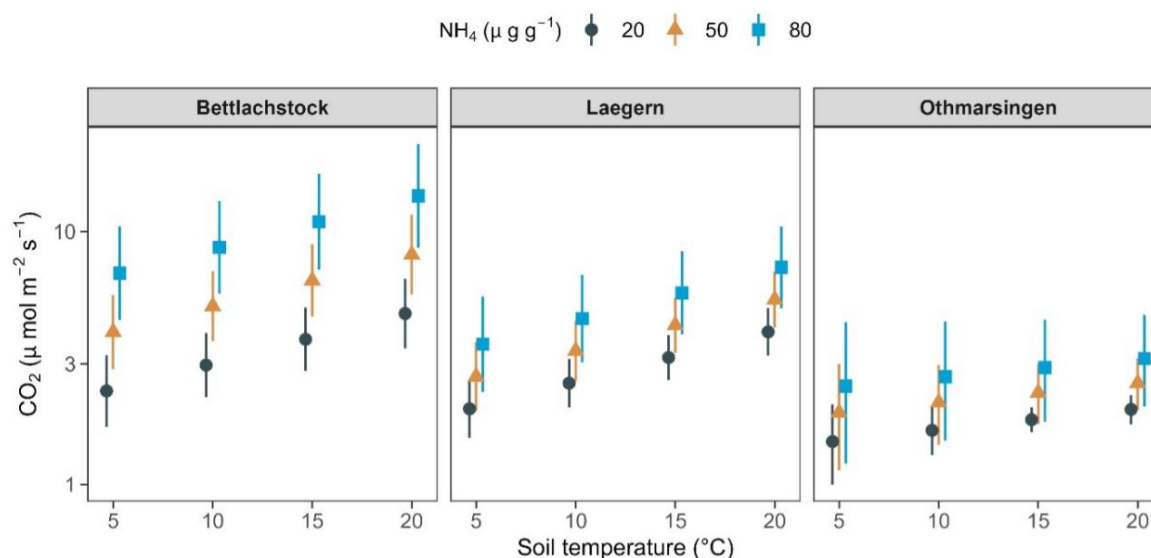


Figure 3 : Respiration du sol en fonction de la température et des concentrations d'ammonium assimilable par les plantes dans le sol, sur les trois sites forestiers de hêtres étudiés. Les symboles et les barres d'erreur représentent les prédictions du modèle et leurs intervalles de confiance à 90 % ( échelle logarithmique décimale).

Des effets ont été observés pour l'ammonium, qui a augmenté de manière significative la respiration du sol sur tous les sites ( $P < 0,001$ ,  $P < 0,001$  et  $P = 0,014$  ; respectivement pour Bettlachstock, Lägern et Othmarsingen).

Cependant, des concentrations plus élevées de nitrate et de sulfate dans le sol n'ont affecté la respiration du sol que sur le site de Bettlachstock, et non sur les deux autres sites. Plus précisément, une plus grande disponibilité en nitrate a augmenté la respiration du sol, tandis qu'une plus grande disponibilité en sulfate l'a diminuée sur le site de Bettlachstock. Il est intéressant de noter que l'incorporation de nutriments du sol a fortement amélioré les performances du modèle pour Bettlachstock ( $R^2 = 0,54$ ) et pour Lägern ( $R^2 = 0,48$ ), mais pas pour Othmarsingen ( $R^2 = 0,13$ ), indiquant que d'autres méthodes devraient être envisagées pour modéliser la respiration du sol sur le site d'Othmarsingen.

## Effets phénologiques printaniers des hêtres sur les cycles du carbone, de l'eau et des nutriments

Le débourrement du hêtre a eu lieu entre mi-avril et début mai. Bien que le débourrement ait été significativement plus précoce à Othmarsingen et Lägern qu'à Bettlachstock, aucune différence notable n'a été observée dans la phénologie printanière des hêtres individuels entre 2022 et 2023. Conformément à notre protocole expérimental, la respiration du sol, la teneur en eau gravimétrique et les nutriments assimilables par les plantes, quantifiés au printemps, ont été regroupés en périodes avant et après le débourrement de 50 % des hêtres sur chaque site.

Au printemps, la respiration du sol a augmenté avec la hausse de température, indépendamment du statut phénologique des hêtres de la canopée ( $P < 0,001$ , Figure 4A). Cependant, la respiration du sol

L'augmentation de la respiration du sol s'est accentuée avec la hausse des températures après le début de la phase phénologique printanière du hêtre, de sorte que la différence de respiration du sol avant et après le débournement s'est accrue avec l'augmentation de la température. La température printanière a augmenté ( $P < 0,001$ ). Il est intéressant de noter que l'effet du débournement sur la respiration du sol différait selon les sites et était significativement plus faible à Lägern et Othmarsingen qu'à d'autres sites. Bettlachstock ( $P < 0,001$  et  $P = 0,024$  pour Lägern et Othmarsingen, respectivement), qui indique que l'intensité de l'effet phénologique printanier sur la respiration du sol pourrait varier fortement dépendant des propriétés du sol et des espèces présentes sur le site.

Au printemps, la teneur en eau gravimétrique du sol était plus faible à Othmarsingen qu'à Lägern et Bettlachstock (Figure 4B). Cependant, un effet phénologique printanier des hêtres sur la teneur en eau gravimétrique n'a été observé que pour le site de Bettlachstock ( $P = 0,001$ ). Il est intéressant de noter que le printemps La phénologie a eu des effets différents selon les sites sur la disponibilité de l'ammonium dans le sol (Figure 4D). Sur le site de Bettlachstock, la concentration d'ammonium dans le sol n'a été que très peu affectée par l'état phénologique des feuilles de hêtres, tandis que les concentrations d'ammonium étaient significativement plus élevées ont été mesurées après le début de la période de végétation à Lägern et Othmarsingen sites ( $P < 0,001$  pour les deux). Contrairement à l'ammonium, aucun effet significatif d'un paramètre quelconque sur la concentration de nitrate dans le sol a été mesurée au printemps (Figure 4C). En revanche, la concentration de sulfate dans le sol était significativement plus faible après le débournement sur le site de Bettlachstock ( $P = 0,006$ ), alors qu'aucun effet phénologique printanier significatif sur la concentration de sulfate dans le sol n'a été observé pour les deux autres sites (Figure 4E).

## Effets phénologiques automnaux des hêtres sur le carbone, l'eau et les nutriments vélo

Tous les hêtres suivis ont atteint 50 % de sénescence foliaire entre début et mi-octobre, indépendamment du site et de l'année. Conformément à notre protocole expérimental, la respiration du sol, la teneur en eau gravimétrique et les nutriments du sol assimilables par les plantes, quantifiés durant l'automne, ont été regroupés dans les périodes précédant et suivant la sénescence foliaire de 50 % des hêtres poussant sur le site correspondant.

La respiration du sol a diminué avec la baisse des températures automnales, indépendamment du stade phénologique. L'état des hêtres de la canopée a diminué ( $P < 0,001$ ). Cependant, la respiration du sol a diminué moins. La respiration du sol était fortement corrélée aux températures plus froides avant que 50 % des feuilles ne soient sénescentes. Ainsi, la différence de respiration du sol avant et après la sénescence était faible aux températures élevées, mais plus marquée aux basses températures ( $P < 0,001$ , Figure 5A). En comparaison avec la respiration du sol des sites de Bettlachstock et Othmarsingen, qui ont été fortement touchés par la sénescence des feuilles de hêtre en automne, moins Des effets marqués de la sénescence foliaire sur la respiration du sol ont été observés sur le site de Lägern ( $P = 0,056$ ).

La teneur en eau gravimétrique du sol était plus élevée sur le site de Bettlachstock que sur les sites de Lägern et à Othmarsingen en automne ( $P < 0,001$ ). Cependant, il est intéressant de noter que la sénescence foliaire en automne a eu un effet important sur la teneur en eau gravimétrique du sol, en fonction de la température. (Figure 5B). Ainsi, la différence avant et après 50 % de sénescence foliaire était la plus marquée.

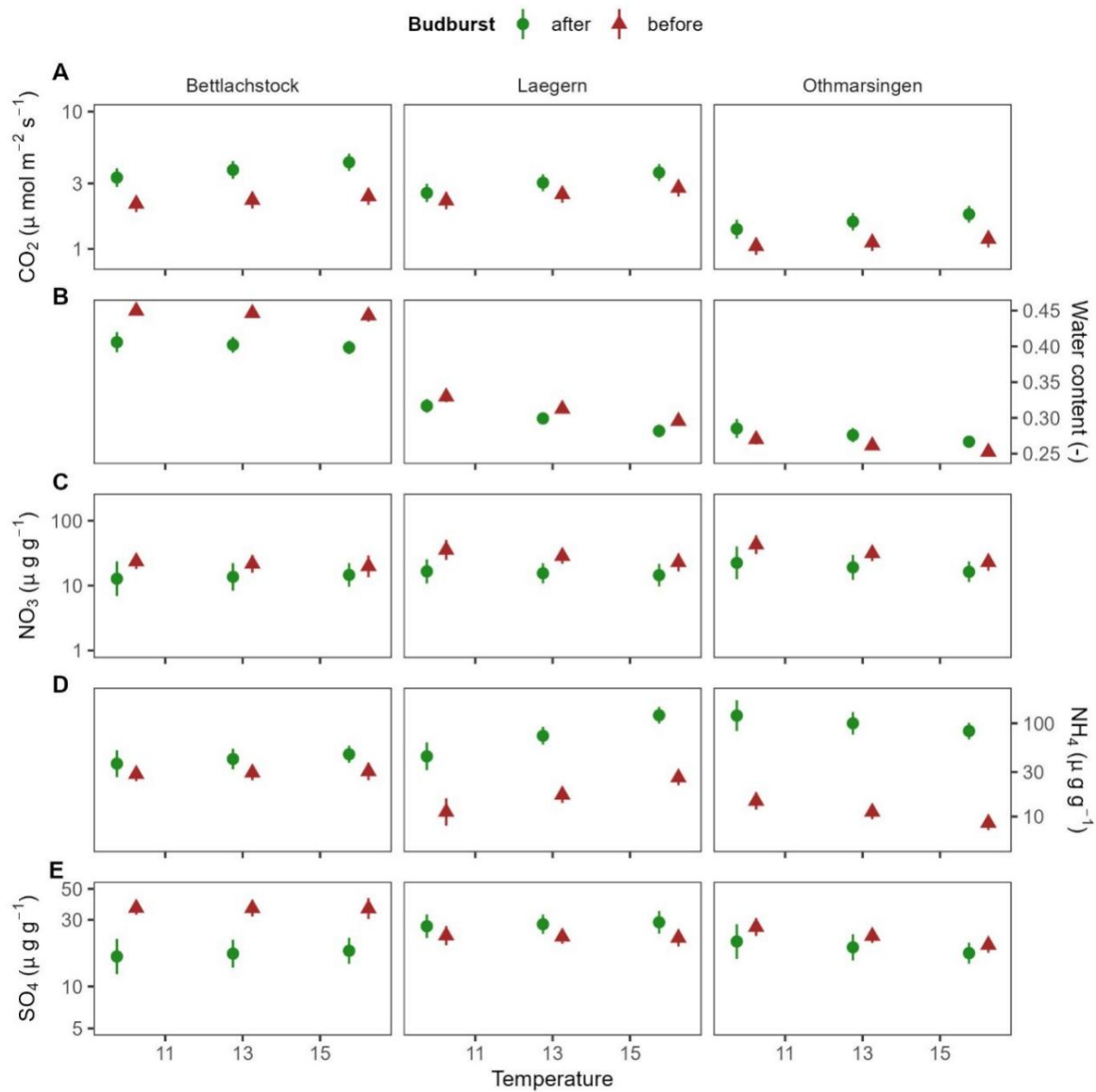


Figure 4 : Modèles de respiration du sol (A), de teneur en eau gravimétrique du sol (B) et de concentrations de nitrate (C), d'ammonium (D) et de sulfate (E) assimilables par les plantes, en fonction de trois températures simulées (11, 13 et 15 °C), du stade phénologique printanier des arbres de la canopée et du site forestier. Les symboles et les barres d'erreur représentent les prédictions du modèle et leurs intervalles de confiance à 90 %. À noter que toutes les variables, à l'exception de la teneur en eau gravimétrique, sont présentées sur une échelle logarithmique (log10).

À des températures élevées sur tous les sites, la concentration de nitrate dans le sol était légèrement supérieure avant 50 % de sénescence foliaire ( $P = 0,028$ ), tandis qu'aucun effet significatif de la sénescence foliaire sur la concentration d'ammonium dans le sol n'a été observé sur aucun site (figures 5C et 5D). De même, aucun effet de la sénescence foliaire sur la concentration de sulfate dans le sol n'a été constaté sur aucun site (figure 5E).

## Discussion

L'échantillonnage continu de la respiration du sol, de la teneur en eau gravimétrique du sol et des nutriments inorganiques du sol a révélé des différences marquées entre les sols forestiers pour toutes les variables étudiées. Néanmoins, certaines tendances se sont dégagées sur tous les sites et concordent avec les résultats d'études antérieures. Comme prévu, nous avons observé une augmentation exponentielle de la respiration du sol avec la température sur tous les sites (voir Lloyd et Taylor, 1994), probablement due à une activité accrue de la communauté microbienne du sol et des plantes sous l'effet de la hausse des températures. Cette activité accrue des espèces végétales entraîne une diminution de l'eau du sol, les arbres augmentant leur transpiration (par exemple, Ruehr et al., 2009 ; Ruehr et Buchmann, 2010).

Il est intéressant de noter que la phénologie automnale et printanière influence la respiration du sol, cette influence étant plus marquée lors de la baisse des températures en automne et de leur hausse au printemps. Ce résultat suggère que les racines augmentent la respiration du sol plus fortement avec la température que la communauté microbienne du sol après la phénologie printanière. Cette observation concorde avec celle de Ruehr et al. (2009), qui ont constaté une contribution croissante de la respiration racinaire à la respiration totale du sol avec l'augmentation de la température durant la période de végétation. En automne, l'activité racinaire semble diminuer en fonction de la température du sol plutôt que de la phénologie aérienne. Ainsi, la respiration du sol reste relativement stable après 50 % de sénescence du couvert végétal à des températures plus élevées, tandis qu'une différence significative entre la respiration du sol avant et après 50 % de sénescence est observée à basses températures (Blume-Werry et al., 2016 ; Schwieger et al., 2019).

La mesure du phosphate du sol a révélé que cet élément nutritif essentiel pour les arbres était systématiquement inférieur au seuil de quantification dans les trois hêtraies suisses étudiées. En général, la disponibilité du phosphate pour les plantes augmente ou diminue selon le pH du sol, respectivement à pH faible et élevé, et les réserves de phosphore organique sont généralement bien supérieures aux réserves de phosphate dans la plupart des sols. Néanmoins, notre observation concorde avec des travaux antérieurs ayant mis en évidence une diminution de la teneur en phosphore foliaire des hêtres européens depuis le début des années 1990 et une carence croissante en phosphore dans les hêtraies européennes (Jonard et al., 2015 ; Talkner et al., 2015). De même, des résultats plus récents montrent une carence en phosphore dans la plupart des forêts suisses, d'après l'état nutritionnel des feuilles sur les sites LWF.

Contrairement à nos attentes, une diminution de la disponibilité des nitrates et des sulfates dans le sol a été observée sur tous les sites avec l'augmentation de la température, indiquant une immobilisation accrue de ces nutriments. Des études antérieures ont montré que les stocks d'azote inorganique du sol (ammonium et nitrate) sont les plus élevés en hiver et au début du printemps (Isobe et al., 2018).

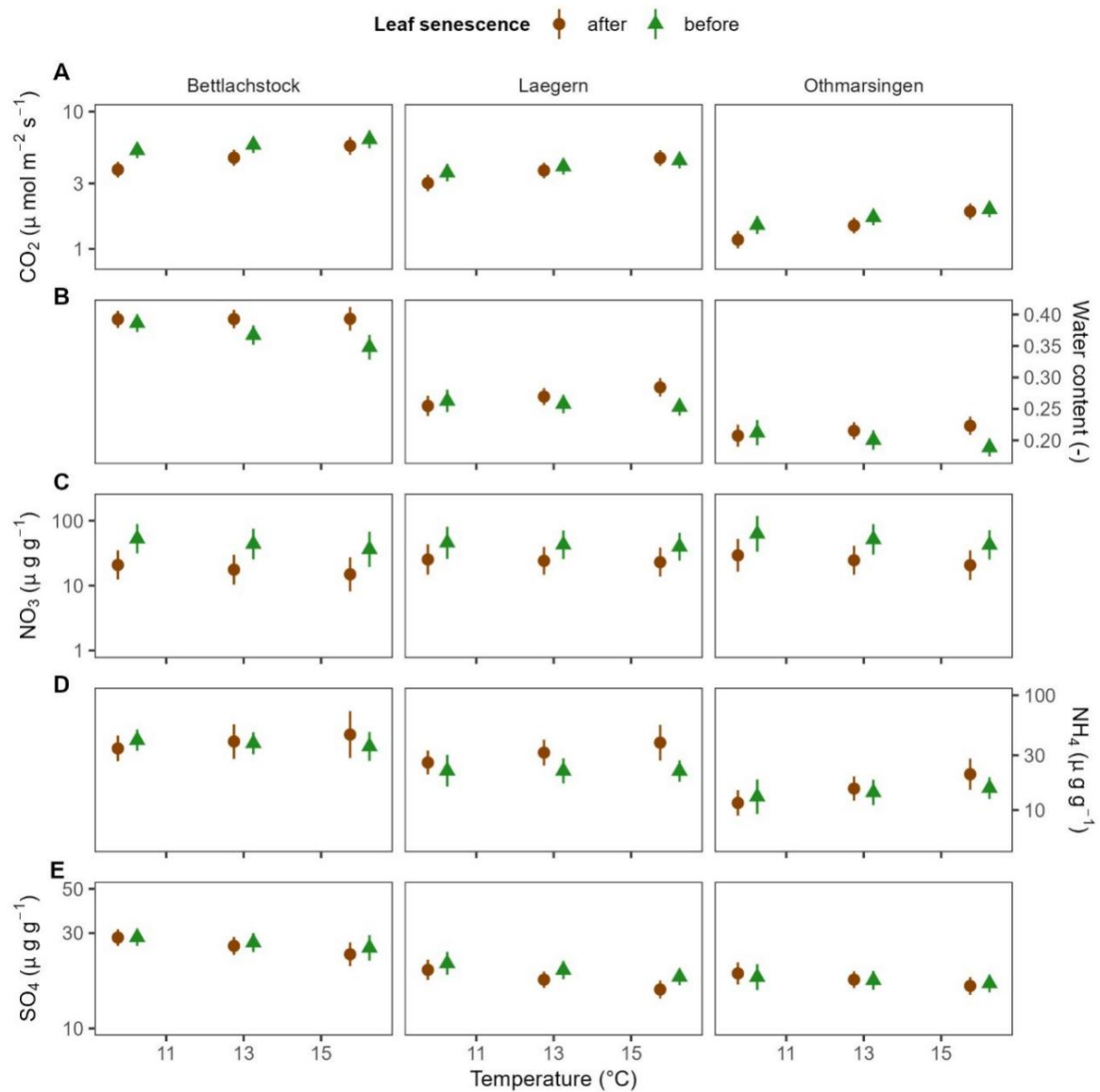


Figure 5 : Respiration du sol (A), teneur en eau gravimétrique du sol (B) et sol disponible pour les plantes  
 Modèles de concentration de nitrate (C), d'ammonium (D) et de sulfate (E) en fonction de trois températures simulées (11, 13  
 et 15  $^{\circ}\text{C}$ ), du stade phénologique automnal des arbres de la canopée et  
 Site forestier. Les symboles et les barres d'erreur représentent les prédictions du modèle et leurs intervalles de confiance  
 respectifs de 0,90. Notez que toutes les variables, à l'exception de la teneur en eau gravimétrique, sont affichées sur le graphique.

échelle logarithmique (log10)

Il a été constaté que la mobilisation des nutriments dépasse leur immobilisation par temps froid, tandis que l'inverse est observé par temps chaud. Cependant, les raisons exactes de ces observations restent floues, car la diminution des nitrates et des sulfates dans le sol avec l'augmentation de la température pourrait être due à l'immobilisation de ces nutriments par la communauté microbienne du sol, les arbres forestiers, ou les deux. Traditionnellement, les arbres forestiers sont considérés comme moins compétitifs pour les nutriments du sol que les micro-organismes, ce qui suggère que la disponibilité des nutriments est régulée par leur immobilisation par la communauté microbienne et que les arbres absorbent les nutriments disponibles. Toutefois, il a également été démontré que les arbres restent plus compétitifs, leur longue durée de vie et leurs mécanismes efficaces de recyclage interne des nutriments leur conférant des avantages à long terme par rapport aux micro-organismes du sol, dont la durée de vie est plus courte (Kuzyakov et Xu, 2013).

Bien qu'une diminution de la concentration en nitrates avec l'augmentation de la température ait été observée en considérant l'ensemble des mesures, aucun effet de la température sur les nitrates assimilables par les plantes n'a été constaté au printemps et en automne. Ce résultat indique que l'amplitude thermique (ou le nombre de répétitions) au cours des deux saisons n'était pas suffisante pour induire un déséquilibre entre la mobilisation et l'immobilisation de cet élément nutritif. Il est également possible que l'immobilisation des nitrates par les plantes et les micro-organismes du sol n'ait pas augmenté au printemps et en automne avec la hausse des températures, car d'autres formes d'azote présentes dans le sol étaient plus disponibles ou plus privilégiées (Warren, 2009 ; Geisseler et al., 2010 ; Ma et al., 2021).

Étonnamment, la sénescence des feuilles en automne a diminué la quantité de nitrate disponible pour les plantes sur tous les sites, tandis que la phénologie printanière a augmenté la quantité d'ammonium disponible pour les plantes à Lägern et Othmarsingen. Ce résultat contredit l'hypothèse selon laquelle les arbres épuisent les réserves d'azote inorganique pendant leur période de végétation, tandis que celles-ci s'accumulent durant leur dormance hivernale (Isobe et al., 2018). Plusieurs facteurs pourraient expliquer ce résultat. D'une part, les arbres absorbent probablement l'azote du sol même en dehors de la période de croissance, ce qui expliquerait la moindre carence en azote observée au printemps, contrairement à ce qui avait été envisagé (Ma et al., 2021). D'autre part, l'activité accrue des racelles après le débourrement printanier pourrait avoir stimulé la décomposition de la matière organique par la communauté microbienne du sol et, par conséquent, augmenté la concentration d'ammonium dans le sol après le débournement à Lägern et Othmarsingen (Nakayama et Tateno, 2021). Enfin, il est fort possible que, durant cette période, la production d'ammonium ait excédé la demande, les arbres privilégiant d'autres formes d'azote comme le nitrate (Zhou et al., 2021), ce qui est corroboré par la plus faible concentration de nitrate observée après le débournement sur les deux sites.

## Références

- Blume-Werry, G., Wilson, SD, Kreyling, J. et Milbau, A. (2016). La saison cachée : la saison de croissance est 50 % plus longue sous terre qu'au-dessus du sol le long d'un gradient d'altitude arctique. *Nouveau phytologiste*, 209(3):978–86.
- Bond-Lamberty, B., Bronson, D., Bladyka, E., et Gower, ST (2011). Une comparaison des techniques de parcelles en tranchées pour la répartition de la respiration du sol. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(10):2108–2114.
- Brooks, ME, Kristensen, K., van Benthem, KJ, Magnusson, A., Berg, CW, Nielsen, A., Skaug, H.J., Mächler, M. et Bolker, BM. (2017).
- Ellenberg, H., Leuschner, C. (2010). La végétation d'Europe centrale, y compris les Alpes : dans un contexte écologique, perspective dynamique et historique, volume 2. UTB, Stuttgart.
- Geisseler, D., Horwath, WR, Joergensen, RG et Ludwig, B. (2010). Voies d'utilisation de l'azote par les micro-organismes du sol – une revue. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(12):2058–2067.
- Isobe, K., Oka, H., Watanabe, T., Tateno, R., Urakawa, R., Liang, C., Senoo, K. et Shibata, H. (2018). Une forte activité microbienne du sol en hiver favorise le cycle de l'azote dans une forêt décidue tempérée froide. *Soil Biology and Biochemistry*, 124 : 90-100.
- Jonard, M., Furst, A., Verstraeten, A., Thimonier, A., Timmermann, V., Potocic, N., Wald-ner, P., Benham, S., Hansen, K., Merila, P., Ponette, Q., de la Cruz, A.C., Roskams, P., Nicolas, M., Croiselev, M., Matters, M., Ingevucci, G., Decinti, B., Bascietto, M. et Rautio, P. (2015). La nutrition minérale des arbres se détériore en Europe. *Global Change Biology*, 21(1):418-30.
- Kuzyakov, Y. et Xu, X. (2013). Compétition entre les racines et les micro-organismes pour l'azote : mécanismes et pertinence écologique. *New Phytologist*, 198(3):656–669.
- Körner, C. (2015). Changement de paradigme dans le contrôle de la croissance des plantes. *Current Opinion in Plant Biology*, 25:107–114.
- Liu, H., Wang, H., Li, N., Shao, J., Zhou, X., van Groenigen, KJ et Thakur, MP (2021). Décalages phénologiques entre les réponses aériennes et souterraines des plantes au réchauffement climatique. *Nature Climate Change*, 12(1):97–102.
- Lloyd, J. et Taylor, JA (1994). Sur la dépendance de la respiration du sol à la température. *Func-Écologie nationale*, 8(3):315–323.
- Ma, L., Xu, X., Zhang, C., Lv, Y., Liu, G., Zhang, Q., Feng, J., et Wang, R. (2021). Forte absorption d'azote par les arbres à feuilles caduques en dehors de la saison de croissance dans une forêt tempérée : une expérience isotopique <sup>15</sup>N. *Journal of Ecology*, 109(11):3752–3766.

- Malyshev, AV, Blume-Werry, G., Spiller, O., Smiljanic, M., Weigel, R., Kolb, A., Nze, BY, Marker, F., Sommer, FCJ, Kinley, K., Ziegler, J., Pasang, P., Mahara, R., Joshi, S., Heinsohn, V., et Kreyling, J. (2023). Le réchauffement des racines non dormantes des arbres avance la phénologie printanière aérienne chez les arbres tempérés. *New Phytologist*, 240(6):2276–2287.
- Nakayama, M. et Tateno, R. (2021). Mesure in situ de l'effet des racinelles des arbres de la canopée sur la disponibilité de l'azote dans le sol forestier. *Rhizosphère*, 18.
- Équipe R Core (2024). R : un langage et un environnement pour le calcul statistique. Fondation R. tion pour le calcul statistique, Vienne, Autriche.
- Ruehr, NK et Buchmann, N. (2010). Flux de respiration du sol dans une forêt mixte tempérée : la saisonnalité et les sensibilités à la température diffèrent entre la respiration microbienne et la respiration racinaire-rhizosphérique. *Tree Physiology*, 30(2):165–76.
- Ruehr, NK, Knohl, A., et Buchmann, N. (2009). Variables environnementales contrôlant la respiration du sol aux échelles de temps diurnes, saisonnières et annuelles dans une forêt de montagne mixte en Suisse. *Biogeochemistry*, 98(1-3):153–170.
- Savage, KE, Davidson, EA, Abramoff, RR, Finzi, AC et Giasson, MA (2018). Partitionnement de la respiration du sol : quantification des artefacts de la méthode de tranchée. *Biogéochimie*, 140(1):53–63.
- Schwieger, S., Blume-Werry, G., Peters, B., Smiljanic, M., et Kreyling, J. (2019). Les modèles et les facteurs déterminants de la phénologie printanière et automnale diffèrent au-dessus et au-dessous du sol dans quatre écosystèmes dans les mêmes conditions macroclimatiques. *Plant and Soil*, 445(1-2):217–229.
- Talkner, U., Meiwes, K.J., Potocić, N., Seletković, I., Cools, N., De Vos, B. et Rautio, P. (2015). La nutrition phosphorée du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) diminue en Europe. *Annals of Forest Science*, 72(7):919–928.
- Thakur, MP (2020). Réchauffement climatique et déséquilibres trophiques dans les écosystèmes terrestres : l'hypothèse du déséquilibre vert-brun. *Lettres de biologie*, 16(2).
- Vitasse, Y. (2013). Ce sont les changements ontogéniques, et non les différences de température, qui provoquent un débournement plus précoce des arbres du sous-bois. *New Phytologist*, 198(1):149–155.
- Vitasse, Y., Porté, AJ, Kremer, A., Michalet, R., et Delzon, S. (2009). Réponse de la durée de la canopée aux changements de température chez quatre espèces d'arbres tempérés : contributions relatives de la phénologie foliaire printanière et automnale. *Oecologia*, 161:187–198.
- Walde, MG, Lehmann, MM, Gessler, A., Vitasse, Y., et Diao, H. (2025). Le marquage isotopique stable révèle les flux d'eau et de carbone dans les jeunes arbres tempérés avant le débournement. *Plant, Cell & Environment*, 48(1):805–817.
- Warren, CR (2009). Pourquoi la température affecte-t-elle les taux d'absorption relatifs du nitrate, de l'ammonium et de la glycine : un test avec l'eucalyptus pauciflora. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(4) : 778–784.

Zhou, X., Wang, A., Hobbie, EA, Zhu, F., Qu, Y., Dai, L., Li, D., Liu, X., Zhu, W., Koba, K., Li, Y., et Fang, Y. (2021). Les conifères matures assimilent le nitrate aussi efficacement que l'ammonium des sols de quatre plantations forestières. *New Phytologist*, 229(6):3184–3194.

Zohner, CM, Renner, SS, Sebald, V., et Crowther, TW (2021). Comment les changements de phénologie printanière et automnale se traduisent en croissance - preuves expérimentales d'effets asymétriques. *Journal d'écologie*, 109(7):2717–2728.

## Chapitre 6

### Discussion générale

## 1. Bref résumé des principaux résultats

Au chapitre 2, j'ai découvert des différences significatives dans le temps thermique de débourrement entre les espèces d'arbres d'Asie de l'Est et d'Europe centrale du même genre, indépendamment de l'exposition au froid. Cette découverte souligne l'importance du climat local dans l'adaptation phénologique printanière. De plus, j'ai souligné que la diminution apparente de la sensibilité phénologique printanière à la température est mathématiquement attendue dans un contexte de réchauffement climatique et n'implique pas nécessairement changements dans la biologie des arbres. Au chapitre 3, j'ai étudié le flux d'eau des rameaux aux bourgeons dans le manuscrit 1 et l'absorption d'eau souterraine et aérienne dans le manuscrit 2. Hormis les points prévus, Nous n'avons pas observé d'augmentation progressive de l'absorption d'eau à court terme avec la progression de l'hiver dans le manuscrit 1 ; cependant, une relation a été mise en évidence entre la profondeur de la dormance et la teneur en eau des bourgeons. Des résultats ont été obtenus. Dans le manuscrit 2, nous avons constaté une absorption d'eau importante provenant du sol et de l'atmosphère, ainsi qu'une répartition de l'eau à l'intérieur de l'arbre avant le débourrement. Au chapitre 4, j'illustre ce point. Les jeunes plants de hêtre européen restent compétitifs pour l'eau et l'azote du sol après une intervention artificielle. L'avance phénologique printanière et la croissance dans un climat plus sec en raison de la réduction des précipitations suggèrent que la régénération naturelle d'arbres plus tolérants à la sécheresse sera fortement compromise. La concurrence des jeunes hêtres même dans un climat plus chaud et plus sec. Enfin, au chapitre 5, Je révèle des interactions complexes entre le site forestier, la température et la phénologie des arbres concernant Cycles du carbone, de l'eau et des nutriments, la phénologie des arbres influençant le carbone et les nutriments du sol Faire du vélo au printemps et en automne, de manière directe et indirecte.

## 2. Évaluation des facteurs phénologiques printaniers des espèces d'arbres tempérées

J'ai étudié la phénologie printanière des espèces d'arbres sous différents angles, en fonction de le plan expérimental. Les conclusions suivantes ont été tirées de la combinaison de tous les éléments. Expériences et observations réalisées dans le cadre de cette thèse de doctorat. J'ai constaté que l'ampleur et L'implication des effets dépend principalement du niveau d'observation et du contexte de l'étude. J'ai donc divisé la discussion de cette question clé en quatre sous-sections, chacune abordant différents aspects liés au niveau d'observation et au contexte de l'étude.

### 2.1 Comment les facteurs phénologiques printaniers influencent-ils la croissance des espèces d'arbres à au même endroit, différent

La différence substantielle dans la date de débourrement entre les différentes espèces poussant à la même période Le même lieu a bien illustré les grandes différences entre les espèces concernant leur La réaction à l'exposition au froid (c.-à-d. le refroidissement), à la durée du jour (c.-à-d. la photopériode) et à la durée thermique (c.-à-d. le forçage) pour le déclenchement phénologique printanier. Dans la première partie du chapitre 2, j'ai Des preuves solides ont été trouvées indiquant que les boutures de toutes les espèces étudiées étaient affectées par les températures froides entre décembre et février, ce qui réduit systématiquement le temps nécessaire au débourrement. une fois les boutures exposées à des températures extrêmes. L'exposition à des températures froides semble affecter la plupart des espèces d'arbres d'Europe centrale (Baumgarten et al., 2021, Laube).

---

et al., 2014), la photopériode affecte un nombre restreint d'espèces d'arbres (Basler et Körner, 2012 ; Way et Montgomery, 2015). Cependant, parmi les espèces étudiées dans la première partie du chapitre 2, seule *F. sylvatica* a réagi fortement aux signaux photopériodiques pour déclencher la phénologie printanière.

Bien que le froid soit essentiel à la phénologie printanière des arbres des régions tempérées et que de nombreuses espèces bénéficient de températures froides entre décembre et février, la première partie du chapitre 3 montre que les cinq espèces étudiées peuvent débourrer dès la mi-décembre lorsqu'elles sont exposées à des températures élevées. Cependant, j'ai également montré que certaines espèces, comme *\*Acer pseudoplatanus\**, *\*Carpinus betulus\** et *\*Tilia cordata\**, ne peuvent pas débourrer peu après l'induction de leur dormance. Mon étude confirme que certaines espèces présentent une dormance plus profonde en fin d'automne, nécessitant un certain niveau de froid avant de réagir à des températures plus clémentes. En revanche, d'autres espèces, comme *\*Quercus petraea\**, peuvent débourrer sans exposition au froid, mais avec un réchauffement important. Actuellement, et probablement dans un climat futur plus chaud, ce besoin minimal de froid est satisfait dans la majeure partie de l'aire de répartition des arbres des régions tempérées ; on s'attend donc à ce que l'avancement phénologique printanier se poursuive. Cependant, l'avance phénologique printanière différera selon les espèces, les espèces plus opportunistes faisant progresser leur phénologie printanière plus rapidement que les espèces d'arbres plus conservatrices soumises à des contraintes de froid et de photopériode plus élevées.

À ce stade, il semble peu probable que l'avancement phénologique printanier des espèces d'arbres d'Europe centrale étudiées s'arrête complètement prochainement, mais il ralentira certainement, comme cela a déjà été démontré (Fu et al., 2015, 2023) et comme prévu par les modèles de degrés-jours de croissance (deuxième partie du chapitre 2). Bien que les différences de début de la période de végétation entre les espèces d'arbres puissent s'accroître en raison de la sensibilité variable de leur phénologie printanière à la température, il reste à déterminer si ce processus affecte l'équilibre compétitif des espèces d'arbres au sein d'un écosystème forestier. Actuellement, la capacité des espèces à s'adapter au réchauffement climatique futur par la modification de leur phénologie printanière et automnale est rarement évaluée. J'ai abordé ce sujet au chapitre 4. Il mérite toutefois une attention plus soutenue et des études plus approfondies.

## 2.2 La phylogénie et l'adaptation au climat local déterminent les signaux phénologiques printaniers des espèces d'arbres

La comparaison d'espèces d'un même genre poussant dans des climats tempérés aux cycles annuels différents a bien montré que les espèces d'arbres adaptent leur phénologie printanière au climat local (première partie du chapitre 2). Les espèces d'arbres poussant dans un climat plus prévisible, avec des hivers longs et froids (par exemple, près de Pékin, en Chine), ont réagi plus rapidement au réchauffement climatique. Elles ont nécessité une période de froid plus courte pour déclencher le débourrement que les espèces poussant dans un climat où la transition hiver-printemps est moins prévisible (par exemple, près de Zurich, en Suisse). Des recherches antérieures sont parvenues à la même conclusion : les espèces d'Asie de l'Est (AE) nécessitent moins de froid et une période de froid plus courte pour déclencher le débourrement que les espèces européennes (UE) et nord-américaines (NA) (Zohner et al., 2017). Deux conclusions peuvent en être tirées :

1. Supposons que les décalages phénologiques printaniers des espèces d'Europe de l'Est et d'Amérique du Nord soient ralentis par une diminution de l'efficacité du refroidissement hivernal. Dans ce cas, le réchauffement climatique induira probablement des décalages phénologiques printaniers plus marqués en Asie de l'Est qu'en Europe centrale.
2. Si le refroidissement continue d'être suffisamment garanti, comme c'est le cas pour la plupart des régions tempérées, des considérations théoriques montrent que les avancées phénologiques printanières devraient être les plus fortes pour les espèces ayant les exigences thermiques les plus élevées s'il n'y a pas de restrictions photopériodiques.

Pour mieux illustrer la seconde affirmation, je fournis un exemple hypothétique. Dans le scénario 1, l'espèce A, originaire d'Afrique de l'Est (EA), nécessite toujours 100 degrés-jours de croissance (GDD) pour le débourrement, tandis que l'espèce B, originaire d'Europe de l'Est (EU), en nécessite 200. Ces deux espèces vivent dans leur milieu naturel et l'accumulation du temps thermique débute à la même date, disons le 60<sup>e</sup> jour de l'année (DOY). Lorsque les températures sont en moyenne supérieures de 5 °C au seuil de forçage radiatif entre le DOY 60 et le débourrement, l'espèce A mettrait 20 jours à débourrer, et le débourrement aurait lieu le DOY 80, tandis que l'espèce B mettrait 40 jours, et le débourrement aurait lieu le DOY 100. Dans le scénario 2, où l'accumulation du temps thermique débute au même DOY (c'est-à-dire le DOY 60) mais où les températures sont en moyenne supérieures de 7 °C au seuil, les espèces A et B mettraient respectivement 14,3 et 28,6 jours à débourrer. Ainsi, l'espèce A a avancé son débourrement de 5,7 jours dans le scénario 2 par rapport au scénario 1, tandis que l'espèce B a présenté un débourrement deux fois plus avancé (soit 11,4 jours) entre les scénarios 1 et 2 (Figure 1). Toutefois, ces observations comportent des limites. Par exemple, les besoins en temps thermique varient d'un arbre à l'autre et d'une année à l'autre, et des températures plus élevées avanceraient probablement aussi le début de l'accumulation du temps thermique.

Il est intéressant de noter que certaines réponses phénologiques printanières sont restées similaires entre les genres des deux continents, malgré les différences climatiques importantes entre les deux sites. Les espèces de bouleaux et de charmes européens et asiatiques ont réagi plus rapidement aux températures élevées que les espèces d'érables poussant sur le site correspondant et ont donc nécessité moins de temps thermique pour le débourrement. Cependant, la raison exacte de cette observation reste à déterminer. Les espèces des genres bouleaux et charmes pourraient, en général, tolérer des températures plus basses lors du débourrement et de la feuillaison que les autres espèces d'arbres présentes sur le site correspondant, de sorte que leur forte sensibilité aux températures printanières ne les expose pas à un risque accru (voir Till, 1956 ; Vitasse et al., 2014b). Toutefois, le temps relativement court nécessaire à la maturation (c'est-à-dire à la production de graines) et l'importante production de graines de ces espèces, combinés à la faible capacité de récupération de *Carpinus betulus* après des dégâts du gel, comme observé par Baumgarten et al., pourraient expliquer ces résultats. Les données de (2023) indiquent que les espèces des genres bouleau et charme présentent une stratégie de croissance opportuniste, outre leur tolérance aux basses températures printanières, comparativement aux espèces co-occurrentes dans leur aire de répartition naturelle. Ainsi, le réchauffement climatique projeté pourrait favoriser les espèces pionnières opportunistes (c'est-à-dire peu sensibles au froid et à la photopériode) en leur permettant de devenir plus compétitives face aux espèces de fin de succession qui réagissent de manière plus conservatrice aux températures plus élevées et privilégient une stratégie de survie à long terme (Körner et Basler, 2010 ; Basler et Körner, 2012). Les espèces d'arbres très sensibles à l'augmentation des températures pourraient ainsi devenir plus compétitives face à ces dernières.

Les températures printanières pourraient bénéficier d'une forte disponibilité en eau au printemps et acquérir déjà des ressources vitales pour résister aux épisodes de sécheresse pendant l'été, tandis que ces possibilités sont plus limitées pour les espèces d'arbres ayant une sensibilité moindre à l'augmentation des températures printanières (Meier et al., 2021).

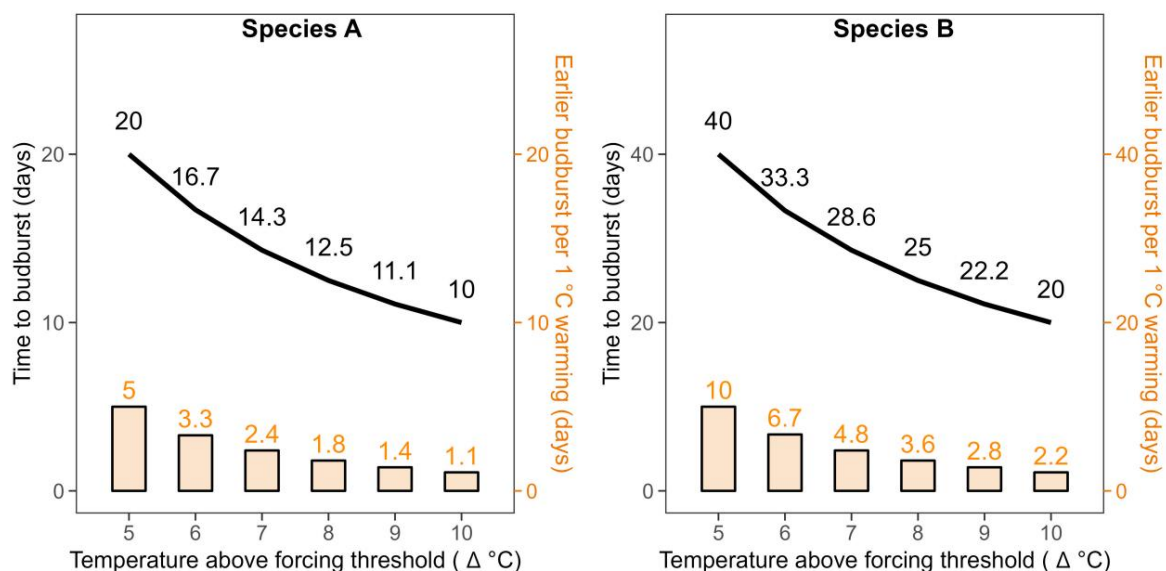


Figure 1 : Illustration de la diminution non linéaire de la sensibilité phénologique printanière à la température en fonction de l'augmentation des températures printanières, en supposant un temps de débournement thermique constant (c'est-à-dire des températures cumulées linéairement et l'absence d'effets physiologiques sur l'arbre, tels que le refroidissement et la restriction photopériodique, retardant le développement phénologique printanier). Dans cet exemple, deux espèces présentant des temps de débournement thermique différents ont été utilisées pour illustrer que les espèces dont le temps de débournement thermique est plus long devraient avancer leur phénologie printanière plus fortement que celles dont le temps de débournement thermique est plus court.

### 2.3 La dormance des espèces d'arbres poussant en Suisse, à basse et moyenne altitude, progresse de manière similaire durant l'hiver malgré des températures systématiquement différentes.

Les expériences avec des gradients d'altitude sont importantes en recherche phénologique car les différences de climat ambiant, notamment l'établissement de gradients de température, permettent de tester la réponse des plantes à la température (par exemple, Vitasse et al., 2009b,a). C'est pourquoi, pour l'expérience décrite dans la première partie du chapitre 3, deux sites forestiers suisses ont été choisis : un site de basse altitude (à Muttenz, près de Bâle, à 270 m d'altitude) et un site de moyenne altitude (situé sur l'Uetliberg, près de Zurich, entre 700 et 800 m d'altitude), distants d'environ 70 km à vol d'oiseau. Le site de basse altitude a été choisi pour ses températures hivernales relativement douces, susceptibles d'induire des modifications de la physiologie des arbres en hiver, comparativement au site de moyenne altitude.

Il est intéressant de noter que seules des différences mineures, spécifiques à chaque site, concernant la profondeur de dormance ont été observées dans l'ensemble de la région. Des hivers entiers ont été observés entre les deux sites étudiés. Ce résultat implique que le refroidissement n'a pas été globalement satisfait sur les deux sites, contrairement à nos attentes initiales. De plus, j'ai conclu que l'adaptation des espèces d'arbres aux conditions climatiques locales (ou l'évolution en général) se déroule très lentement, du moins à l'échelle humaine, ce qui pourrait être attribué à diverses causes. La tendance climatique annuelle entre les deux sites, bien que décalée d'environ 2,5 °C, est assez similaires, ce qui pourrait être suffisamment égal pour que la population d'arbres n'évolue pas différemment. Les facteurs phénologiques printaniers. En fait, les fluctuations climatiques interannuelles pour les deux sites. La durée de vie d'un arbre peut égaler, voire dépasser, les différences entre les sites au cours d'une année donnée ; il n'y a donc probablement pas de forte pression de sélection incitant les espèces d'arbres à s'adapter plus étroitement au climat local car ils doivent réagir de manière relativement flexible aux variations de température pendant l'hiver. De plus, d'un point de vue génétique, les deux sites sont relativement proches et il existe un flux de gènes entre eux. Il pourrait y avoir deux sites simultanément (voir Kremer et al., 2012). Kamm et al. (2009), par exemple, Des chercheurs ont constaté que le pollen de *Sorbus domestica* pouvait parcourir des distances de plus de 10 km avant de parvenir à se disperser. la pollinisation, tandis que le pollen de *Quercus robur* pouvait couvrir plus de 80 km (Buschbom et al., 2011). De plus, les forêts suisses sont gérées de manière intensive, et la plantation d'arbres issus de semences certifiées pourrait encore davantage freiner l'adaptation locale.

Cependant, il existe des différences phénologiques printanières substantielles entre les individus de la même espèce au même endroit, probablement en raison d'effets génétiques (Figure 2). Par exemple, les observations phénologiques printanières que j'ai menées sur les trois sites LWF (Bettlachstock, Lägern et Othmarsingen) ont montré que la plupart des arbres d'un peuplement donné conservent leur stade de croissance. Le débournement se déroule de manière identique d'une année sur l'autre (figure 2). Delpierre et al. (2017) Malyshev et al. (2022) ont observé des tendances similaires, statistiquement plus robustes. Il a donc été démontré que les mêmes individus ont tendance à être toujours en avance ou en retard par rapport au printemps moyen phénologie du site.

Néanmoins, il reste difficile de déterminer quelle stratégie est la plus prometteuse pour les arbres, car les premiers individus pourraient potentiellement bénéficier d'une moindre concurrence pour la lumière, l'eau et les nutriments pendant leur croissance. les premiers jours de la période de végétation et donc croître davantage (Delpierre et al., 2017, Vitasse et al., 2014b). Cependant, les individus précoces présentent également un risque plus élevé de subir des dommages causés par un épisode de gel tardif au printemps (Vitasse et al., 2014a,b). Personnellement, je ne crois pas qu'il y ait d'effet à long terme. L'une ou l'autre stratégie présente un avantage, et les deux sites étudiés, Muttetz et Uetliberg, peuvent en principe s'adapter lentement au climat local légèrement différent. Par ailleurs, je pense également que d'autres processus biologiques tels que le flux de gènes externes et la dérive génétique (c'est-à-dire la variation phénotypique) comme De plus, une sélection due à des facteurs autres que le climat se produit au sein des deux populations. Par conséquent, la variance spécifique à l'espèce au sein d'une population, et probablement même la variation des traits entre les individus des jeunes plants issus du même arbre mère (voir Schmeddes et al., 2023), suffisent à masquer les différences entre les sites causées par la sélection pour optimiser le calendrier phénologique printanier.

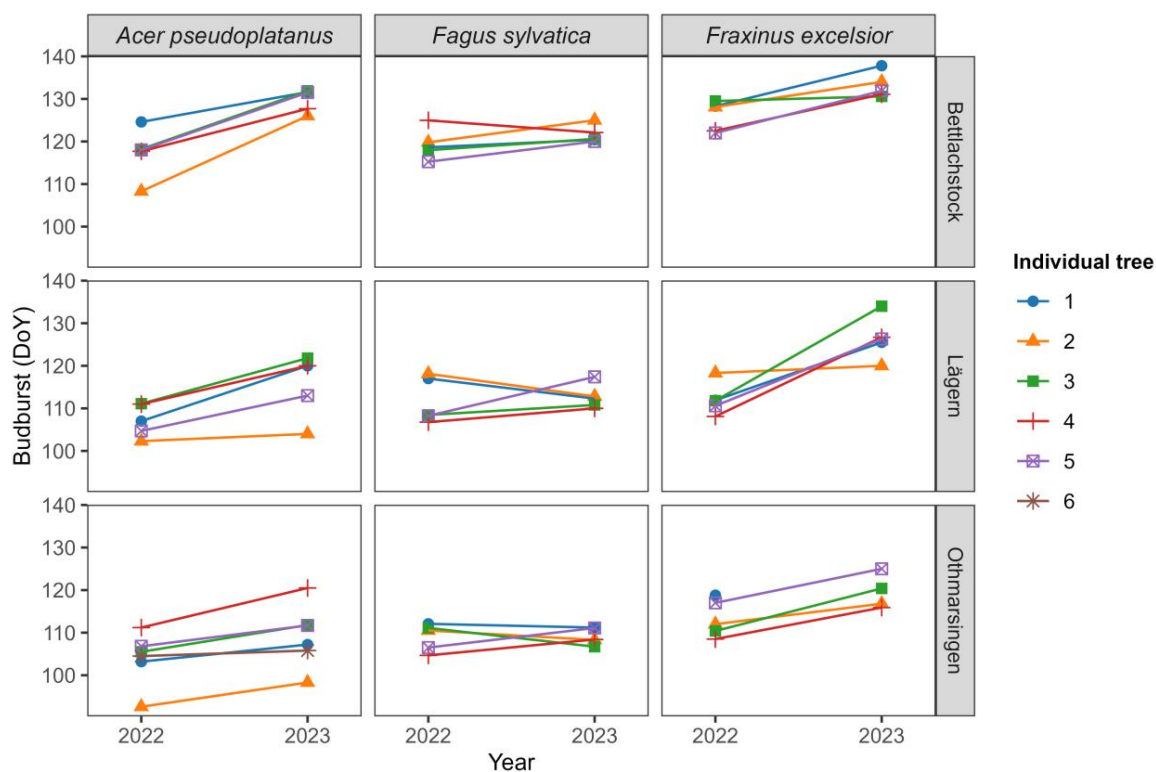


Figure 2 : La plupart des arbres présentent une tendance phénologique printanière cohérente sur un site donné, les spécimens étant beaucoup plus précoces ou plus tardifs que leurs congénères, les différences phénologiques printanières intraspécifiques pouvant atteindre trois semaines pour certaines espèces.

#### 2.4 Pourquoi la sensibilité « apparente » de la phénologie printanière à la température diminue-t-elle dans des conditions climatiques plus chaudes ?

Il y a près de dix ans, une diminution de la sensibilité phénologique printanière aux variations de température a été observée chez les espèces d'arbres européennes, attribuée à un déficit de froid ou à une limitation photopériodique croissante (Fu et al., 2015). Cette découverte a suscité un vif intérêt et inspiré de nouveaux projets de recherche menés par des scientifiques du monde entier afin d'étudier les besoins en froid et en photopériode des espèces d'arbres des régions tempérées (par exemple, Baumgarten et al., 2021 ; Flynn et Wolkovich, 2018 ; Malyshev et al., 2018). Plus récemment, les mêmes auteurs ont publié un autre article, s'appuyant sur les résultats de Fu et al. (2015), montrant que l'avancement phénologique printanier est en retard par rapport au réchauffement climatique, probablement en raison des contraintes liées au froid et à la photopériode (Fu et al., 2023).

La première partie des chapitres 2 et 3 de cette thèse de doctorat a montré que les conditions de froid et la photopériode ne limitent actuellement pas l'avance phénologique printanière des espèces arborées en Suisse (et probablement pas non plus dans l'ensemble de l'Europe centrale). Se pose désormais la question de l'interprétation des contradictions entre les résultats des premières parties des chapitres 2 et 3 de cette thèse et les conclusions de Fu et al. (2015).

En m'inspirant des travaux de Wolkovich et al. (2021), j'ai calculé les variations de sensibilité à la température en fonction de l'augmentation de la température globale, en utilisant un temps thermique constant pour le débourrement dans la deuxième partie du chapitre 2. Pour étayer cette idée, les données expérimentales de la première partie du chapitre 2 et les données phénologiques printanières à long terme d'un cerisier poussant à Liestal, en Suisse, ont été utilisées comme deux exemples illustratifs (voir Vitasse et al., 2022).

Dans cette brève communication, nous avons montré que la diminution « apparente » de la sensibilité phénologique à la température est une conséquence mathématique de l'augmentation de la température en soi. Lorsqu'une espèce donnée a besoin d'une quantité fixe de chaleur (c'est-à-dire un besoin thermique) pour débourrer, le nombre de jours nécessaires au débourrement diminue de manière non linéaire avec l'augmentation de la température, car le concept de GDD est un produit des deux variables temps et température (voir figure 1).

Ainsi, le ralentissement de la progression phénologique printanière du débourrement observé chez les espèces d'arbres tempérés au cours des dernières décennies n'est pas nécessairement dû à un manque de froid ou à des conditions photopériodiques défavorables, mais s'explique plutôt par l'hypothèse qu'une accumulation de chaleur spécifique à chaque individu déclenche ce phénomène. Une évaluation critique des méthodes et des résultats établis s'impose donc. Bien que l'esprit critique soit aujourd'hui relégué au second plan, notamment en raison de la pression accrue pour la publication rapide de revues scientifiques, la distinction entre causes biologiques et causes mathématiques est cruciale, car les conclusions des études scientifiques peuvent être contradictoires.

### 3. Le suivi des isotopes stables de l'eau dans les arbres est une méthode puissante pour détecter les processus physiologiques clés pendant l'hiver, mais elle présente aussi des limites.

Bien que nous n'ayons pas trouvé de preuves d'une augmentation de l'absorption d'eau par le système vasculaire avec la diminution du temps thermique nécessaire au débourrement (c.-à-d. la profondeur de dormance) pendant l'hiver et le début du printemps, nous avons constaté que le marquage isotopique stable de l'eau peut être un outil précieux et essentiel pour suivre les processus physiologiques des arbres. Par exemple, nous avons pu prédire avec une précision relative le début de l'endodormance en automne dans la première partie du chapitre 3, ce qui suggère que cette méthodologie pourrait contribuer à améliorer les modèles phénologiques existants en déterminant la date à laquelle les températures froides peuvent s'accumuler. De plus, les deux parties du chapitre 3 montrent qu'un flux d'eau, même minime, se produit entre les rameaux et les bourgeons pendant les basses températures hivernales pour toutes les espèces d'arbres tempérées étudiées.

Par conséquent, l'hypothèse de bouchons contenant de la callose et des protéines, formant un complexe sphinctérien de dormance qui restreint la circulation de l'eau entre les rameaux et les bourgeons pendant l'hiver, n'est pas nécessairement erronée (Rinne et al., 2001 ; Rinne et van der Schoot, 2003 ; Savage et Chuine, 2021). Nos résultats suggèrent que la dégradation de ce complexe sphinctérien de dormance, nécessaire à la restauration de la capacité de transport symplastique de l'eau, se produit peu avant ou au moment du débourrement.

Alors que la circulation de l'eau entre les rameaux et les bourgeons est assurée, au moins en partie, par la voie apoplastique et la faible activité des aquaporines durant la dormance hivernale (Fouché et al., 2023 ; Yooyongwech et al., 2008, 2009), un transport vasculaire de l'eau fonctionnel est indispensable au printemps pour répondre aux besoins hydriques des jeunes feuilles (Zweifel et al., 2006 ; Lavric et al., 2017). De futures études devraient examiner la concentration des hormones végétales dans les bourgeons d'arbres durant l'hiver afin de mieux comprendre l'interaction entre les facteurs phénologiques et la résistance au gel. En effet, l'acide abscissique, les sucres et les gibbérélines jouent probablement un rôle crucial dans la régulation du transport vasculaire de l'eau durant la dormance hivernale (Chmielewski et Gotz, 2022 ; Fadón et al., 2020 ; Tylewicz et al., 2018).

De plus, l'analyse des isotopes stables de l'eau présentée au chapitre 3 a démontré que les espèces d'arbres des régions tempérées transpirent davantage d'eau par la cuticule des bourgeons et, dans une moindre mesure, par les lenticelles de la tige pendant l'hiver qu'on ne le pensait auparavant. Par ailleurs, nous avons également observé une transpiration inverse dans les bourgeons dormants lorsque l'atmosphère est fortement saturée en vapeur d'eau. Ainsi, les espèces d'arbres des régions tempérées absorbent probablement l'eau de l'atmosphère dans tous leurs organes aériens pendant la dormance hivernale, ce qui peut au moins partiellement réhydrater des organes importants, comme le bourgeon, durant cette période. Cependant, l'absorption d'eau par les tissus aériens est probablement insuffisante pour compenser les pertes par transpiration ; un faible transport d'eau doit donc se produire à l'intérieur du bourgeon, même visuellement dormant, afin d'éviter sa dessiccation pendant la dormance hivernale. Les tiges des arbres ont tendance à se rétracter pendant l'hiver (par exemple, Zweifel et Häsler, 2000), ce que les auteurs attribuent à la variation de la teneur en eau de l'écorce. Toutefois, les pertes d'eau par transpiration pourraient également contribuer à cette observation, car une partie de l'eau contenue dans la tige peut être utilisée pour compenser ces pertes. Cependant, l'eau réallouée de la tige pour remplacer les pertes par transpiration ne pouvait pas être compensée par l'absorption d'eau par les racines en raison du sol gelé.

Il est intéressant de noter que nous avons observé des différences substantielles dans le transport de l'eau entre les racines et les rameaux selon les espèces, que nous avons attribuées à des différences dans les caractéristiques anatomiques du bois. Nos résultats indiquent que les conifères et les espèces à pores diffus réallouent progressivement l'eau des tiges et des racines vers les tissus acropètes afin de compenser les pertes d'eau des tiges, des rameaux et des bourgeons vers l'atmosphère. Cependant, la méthodologie utilisée dans la première partie du chapitre 3 ne permet pas de suivre précisément le parcours de l'eau à l'intérieur de la plante pendant l'hiver. Contrairement aux espèces à pores diffus et aux conifères, le transport de l'eau semble être plus fortement restreint chez les espèces à pores annulaires, car elles semblent dépendre des vaisseaux du bois initial nouvellement formés au printemps pour alimenter les bourgeons et les rameaux en eau (Cochard et Tyree, 1990 ; Essiamah et Eschrich, 1986). Les cycles de gel/dégel pendant l'hiver ont tendance à caviter les vaisseaux des espèces d'arbres tempérés à pores annulaires, ce qui pourrait être la raison pour laquelle les espèces à pores annulaires reconstruisent de nouveaux vaisseaux conducteurs avant la phénologie foliaire au printemps (Sass-Klaassen et al., 2011, Sperry et al., 1994).

Dans ce contexte, j'ai constaté, lors de mes observations phénologiques printanières pour le chapitre 4, que le développement, du débourrement au déploiement complet des feuilles, était beaucoup plus lent chez le chêne sessile (*Quercus petraea*), une espèce à pores annulaires, que chez le hêtre commun (*Fagus sylvatica*) et le tilleul à petites feuilles (*Tilia cordata*), deux espèces à pores diffus. Au moment où la feuille de chêne est complètement déployée au printemps, sa surface ne représente qu'une fraction de sa surface finale quelques années plus tard.

En revanche, le hêtre et le tilleul atteignent la zone terminale beaucoup plus rapidement et peu après le déploiement complet de la feuille. Par conséquent, je suppose implicitement que la limitation des capacités de transport d'eau vasculaire ralentit le développement phénologique printanier du chêne au début du printemps.

#### 4. Les jeunes plants de hêtre européen devraient rester compétitifs face aux changements climatiques projetés.

Le hêtre européen (*Fagus sylvatica* L.) a souffert dans toute l'Europe lors des sécheresses estivales de 2015, 2018 et 2022, présentant des symptômes allant du jaunissement prématuré des feuilles au dépérissement complet de l'arbre (Rukh et al., 2023 ; Schuldt et al., 2020). Cependant, la réduction des précipitations sur deux ans observée dans l'expérience sur buttes présentée au chapitre 4 n'a pas affecté significativement la vitalité des jeunes hêtres, puisque plus de 99 % d'entre eux ont survécu jusqu'à la fin de l'expérience, malgré un jaunissement prématuré des feuilles chez quelques individus et un ralentissement de la croissance des pousses et des racines. De plus, la phénologie printanière des jeunes hêtres a évolué de la même manière en réponse au réchauffement passif au printemps que celle des deux autres espèces, le chêne et le tilleul, étudiées dans cette expérience, même si dans les peuplements naturels, le hêtre montre généralement une sensibilité à la température plus faible au printemps que les autres espèces d'arbres présentes sur le même site (Vitasse et al., 2009b,a).

Ce résultat est probablement dû aux études menées sur de jeunes arbres, car ces derniers ont tendance à réagir de manière plus opportuniste au climat et sont généralement moins sensibles aux contraintes de froid et de photopériode que les arbres adultes (Vitasse et al., 2014a). De plus, le climat ambiant de l'institut de recherche WSL est peut-être suffisamment froid pour que les jeunes arbres n'aient pas encore atteint un stade où une photopériode courte ou un froid insuffisant auraient pu limiter leur décalage phénologique printanier. Dans un climat plus chaud, comme à Bâle ou, plus encore, dans le sud du Tessin, il est fort probable que les différences d'avance phénologique printanière entre les espèces de jeunes arbres auraient été plus marquées.

La plus grande plasticité des jeunes hêtres par rapport aux arbres adultes, caractérisée par une meilleure tolérance à la sécheresse et une sensibilité accrue aux variations de température printanières, montre que les jeunes hêtres resteront de redoutables concurrents pour l'eau et l'azote du sol dans un monde plus chaud et plus sec. Ces caractéristiques, combinées à leur extrême tolérance à l'ombrage en sous-bois, font que même après le dépérissement des hêtres adultes, qui entraîne généralement une ouverture de la canopée, d'autres espèces peinent à s'implanter face à la forte concurrence pour les nutriments et à l'ombrage intense des jeunes hêtres.

Cependant, les nouveaux arbres qui émergent ne sont pas nécessairement plus tolérants à la sécheresse que les vieux hêtres qui ont subi un dépérissement de la canopée après les sécheresses estivales malgré le potentiel d'adaptation du système hydraulique de cette espèce (voir Schuldt et al., 2016).

Par conséquent, les professionnels de la foresterie sont confrontés à une situation complexe. Les changements climatiques projetés impliquent que les hêtres n'atteindront probablement pas l'âge prévu pour maximiser le rendement en bois, car le risque de dépérissement augmentera considérablement. Néanmoins, le bois de hêtre est économiquement essentiel et cet arbre rend de nombreux services écosystémiques aux forêts européennes. De plus,

Remplacer les jeunes hêtres d'Europe centrale par des espèces plus résistantes à la sécheresse avant qu'ils n'établissent une couverture végétale étendue sur les sites sujets à la sécheresse est coûteux et prend du temps. De plus, il reste à voir si une espèce d'arbre candidate plus tolérante à la sécheresse pourrait couvrir tous les services écosystémiques actuellement fournis par le hêtre et si l'effort en vaut la peine, étant donné les fortes chances que cette espèce d'arbre particulière ne survive pas avant la récolte.

En résumé, je ne recommanderais pas de s'opposer à la régénération naturelle des jeunes hêtres dans les zones sujettes à la sécheresse, car cela risquerait de les empêcher d'atteindre la période de rotation prévue pour une croissance optimale du bois. Il faudrait alors procéder à des abattages prématurés, ce qui modifierait inévitablement l'utilisation du bois récolté, une utilisation qu'il convient d'anticiper. Par ailleurs, je favoriserais la présence d'essences indigènes plus résistantes à la sécheresse, comme les érables, les chênes ou les tilleuls, en procédant, si nécessaire, à une taille régulière pour éviter un ombrage excessif. Ceci permettrait à la forêt d'amorcer une transition lente mais progressive vers des climats plus chauds et plus secs.

## 5 La phénologie des arbres influence le cycle des nutriments, du carbone et de l'eau dans les forêts européennes

Au chapitre 5, j'illustre les effets de la phénologie printanière et automnale du hêtre européen (*Fagus sylvatica* L.) adulte sur la respiration du sol, la teneur en eau gravimétrique et la disponibilité des nutriments dans trois hêtraies distinctes du nord de la Suisse. Le débournement et la sénescence foliaire du hêtre ont influencé la respiration du sol de manière constante et marquée sur l'ensemble des sites, tandis que les effets phénologiques sur la disponibilité en eau et en nutriments ont varié d'un site à l'autre au printemps et en automne. Par exemple, sur le site de haute altitude de Bettlachstock, caractérisé par une couche arable argileuse sur un substrat calcaire, la phénologie printanière a entraîné une diminution de la teneur en eau gravimétrique et en sulfates, sans toutefois affecter la teneur en azote inorganique. En revanche, la teneur en eau gravimétrique et en sulfates des deux autres sites, Lägern et Othmarsingen, n'a pas été affectée par la phénologie printanière, tandis qu'une augmentation substantielle de la teneur en ammonium a été observée après le printemps sur ces deux sites.

Ces résultats montrent donc que la phénologie des arbres influence fortement les flux de carbone, d'eau et de nutriments dans les régions à climat saisonnier. Cependant, ces effets phénologiques n'entraînent pas nécessairement des flux d'éléments dans le même sens. Il convient également de souligner que les trois sites étudiés ont réagi différemment, et parfois de manière incohérente, à l'évolution des températures en ce qui concerne les cycles du carbone, de l'eau et des nutriments. Par conséquent, les différences locales entre les types de forêts doivent être prises en compte et intégrées afin d'améliorer la prédictibilité des modèles régionaux et mondiaux des cycles des éléments.

Il est bien connu que les arbres ne croissent que pendant une fraction de la période de végétation et que l'élongation des pousses et la croissance radiale cessent bien avant la décoloration des feuilles en automne (par exemple, Etzold et al., 2022 ; Zweifel et al., 2006). Cependant, on ignore encore dans quelle mesure la croissance primaire et secondaire des arbres sera affectée par les décalages phénologiques (c'est-à-dire,

L'allongement de la période de végétation, notamment en cas de sécheresses estivales plus fréquentes et plus sévères, et la question de savoir si des règles différentes s'appliquent à la croissance racinaire et à la croissance aérienne (Charlet de Sauvage et al., 2022 ; Liu et al., 2021), sont autant de facteurs à prendre en compte. Dans un scénario de croissance aérienne limitée, même en conditions favorables, pour les régions tempérées (ce que suggèrent certaines études, par exemple Körner, 2003 ; Zani et al., 2020 ; Zohner et al., 2021), le bilan carbone au sein de l'arbre joue un rôle déterminant et influence l'efficacité de la séquestration du carbone par les forêts dans un climat plus chaud.

Nos résultats sur la respiration du sol suggèrent que l'activité racinaire se poursuit au-delà de la décoloration des feuilles et de l'automne. Cependant, les mécanismes précis à l'œuvre dans le sol restent encore mal compris. Une partie de la respiration du sol en automne est sans aucun doute due au stockage, par les racines, des nutriments issus de la décoloration des feuilles. Mais qu'advient-il du carbone assimilé par les feuilles une fois la croissance radiale de la tige terminée ? Potentiellement, des températures automnales plus élevées pourraient entraîner une séquestration de CO<sub>2</sub> atmosphérique par les arbres plus importante que prévu, car la croissance racinaire semble être, dans une certaine mesure, découplée de la croissance de la tige et de la phénologie du couvert (Blume-Werry et al., 2016 ; Malyshev et al., 2023). Toutefois, le carbone supplémentaire fixé par l'arbre pourrait également être libéré dans le sol à court terme, puis remétabolisé par la communauté microbienne du sol. D'un point de vue climatologique, une croissance racinaire accrue est préférable, car elle permet, comme prévu, une séquestration globale de CO<sub>2</sub> atmosphérique plus importante. De plus, un rapport racine/partie aérienne plus élevé pourrait améliorer l'absorption des nutriments, rendant les arbres plus résistants aux stress environnementaux et biotiques lors des prochaines saisons de croissance. Cependant, la libération de carbone facilement dégradable par les racines (exsudats racinaires) en automne pourrait également accroître l'activité des micro-organismes du sol et, par conséquent, la respiration du sol. C'est pourquoi les recherches futures devraient étudier la croissance racinaire et la libération de carbone par les racines, notamment après le solstice d'été.

## 6 Synthèse et conclusions

L'ensemble des expériences et études que j'ai menées durant mon doctorat, et qui sont présentées dans cette thèse, a permis de faire progresser de manière significative notre compréhension de la phénologie des arbres des régions tempérées dans le contexte du changement climatique. La thèse portait sur les processus physiologiques essentiels qui se déroulent durant l'hiver et qui régulent la dormance et permettent la circulation de l'eau vers les bourgeons en dormance visuelle. J'ai également étudié la répartition des ressources et la croissance des jeunes arbres feuillus tempérés durant l'été, ainsi que l'influence de la phénologie printanière et automnale des arbres adultes sur les cycles du carbone, de l'eau et des nutriments dans le sol. Ces résultats apportent un éclairage important sur l'influence du froid, du forçage radiatif et de la photopériode sur la phénologie printanière des espèces d'arbres, sur le degré d'adaptation de ces espèces au climat local et sur le rôle de leur histoire phylogénétique du point de vue de la phénologie printanière.

- Dans la première partie du chapitre 2, je démontre que les espèces d'Asie de l'Est réagissent plus fortement aux températures de forçage, indépendamment de l'exposition au froid, que leurs homologues d'Europe centrale, ce qui suggère que la prévisibilité climatique régionale a façonné l'évolution des exigences en matière de froid et de forçage.

- Dans la deuxième partie du chapitre 2, je remets en question la croyance répandue selon laquelle les changements induits par le réchauffement climatique Les mécanismes physiologiques des arbres ne sont pas les seuls responsables du déclin observé de la sensibilité phénologique à la température. Je propose plutôt que ce phénomène soit mathématiquement...  
Conséquence attendue de l'augmentation des températures. Je préconise une évaluation critique plus approfondie des méthodes et des résultats établis, et j'invite la communauté universitaire à s'impliquer davantage à cet égard.
- Dans la première partie du chapitre 3, j'ai tenté d'établir un lien entre l'absorption d'eau à court terme et l'état de dormance. du bourgeon en utilisant de l'eau marquée au 2H. Cependant, contrairement à nos attentes, à court terme L'absorption d'eau par les bourgeons n'a pas augmenté progressivement avant le débourrement. Cependant, un lien Une corrélation a été observée entre la teneur en eau des bourgeons et leur état de dormance, suggérant que l'eau des bourgeons La teneur en eau est un indicateur plus fiable de la levée de dormance que l'absorption d'eau à court terme.
- Dans la deuxième partie du chapitre 3, je démontre que les arbres réhydratent leurs tissus aériens pendant En hiver, elle absorbe l'eau du sol et de l'atmosphère, probablement pour compenser le manque d'eau. pertes par transpiration. Cependant, des différences significatives entre les espèces concernant Des quantités d'eau interne ont été identifiées et attribuées à des différences dans l'état phénologique et l'anatomie du bois.
- Au chapitre 4, je présente des preuves supplémentaires que les jeunes plants de *Fagus sylvatica* restent compétitifs pour l'eau et l'azote du sol malgré la réduction des précipitations et la généralisation de la sécheresse. Le dépérissement des vieux arbres au cours de la dernière décennie illustre bien que Les jeunes plants de *Fagus sylvatica* restent de redoutables concurrents durant la phase de recrutement de Les forêts dans un futur climat plus chaud et plus sec.
- Au chapitre 5, l'effet de la température et de la phénologie des arbres sur les cycles du carbone, de l'eau et des nutriments a été étudié dans trois forêts de hêtres suisses très différentes. Ce chapitre a mis en évidence des interactions complexes entre le site, la température et l'arbre. la phénologie, notamment en ce qui concerne la respiration du sol et l'ammonium disponible pour les plantes et les concentrations de nitrates indiquent des effets phénologiques directs et indirects substantiels des arbres sur le cycle du carbone et des nutriments dans les sols forestiers.

Collectivement, les travaux présentés dans cette thèse de doctorat approfondissent la compréhension de l'interaction entre les facteurs climatiques, la phénologie des arbres, leur physiologie et les micro-organismes du sol communautaire. Mes conclusions offrent de nouvelles perspectives sur ce qui pourrait se produire dans un futur climat plus chaud et un climat plus sec en Suisse et en Europe centrale dans son ensemble. Cette recherche ne se limite pas à cela. Il s'agit de faire progresser la recherche en phénologie des arbres, mais aussi d'en examiner les implications pratiques pour les décideurs. Je suis convaincu que mes recherches, bien que modestes, contribuent à l'essor de la recherche forestière contemporaine. pourrait fournir des informations précieuses aux gestionnaires forestiers et conduire à des changements durables dans en combinaison avec les résultats d'autres chercheurs.

## 7 Perspectives et perspectives

Mes travaux des deux dernières années, présentés dans cette thèse, ont porté sur les différences phénologiques printanières entre espèces et entre espèces poussant sur différents sites du nord de la Suisse. Je prévois désormais d'étudier les différences physiologiques et phénologiques des arbres entre populations d'une même espèce se développant dans des conditions climatiques très différentes (provenances). De telles recherches pourraient s'avérer précieuses pour combler une lacune dans mes connaissances, qui s'étend des différences locales entre espèces aux différences entre espèces d'un même genre. Ces connaissances pourraient également servir à affiner les recommandations aux professionnels de la foresterie quant à l'opportunité d'envisager de nouvelles provenances ou de nouvelles espèces d'arbres pour un site forestier donné.

De plus, la répartition interne du carbone dans la plante, la synchronisation entre la croissance des racines et des parties aériennes, ainsi que le lien avec la respiration microbienne du sol sont encore mal compris. Par conséquent, les flux de carbone sont difficiles à prévoir dans un climat plus chaud, d'autant plus que les arbres réagissent différemment au réchauffement selon leur stade phénologique (Zohner et al., 2021).

Pour ces raisons, j'ai obtenu une bourse de mobilité postdoctorale de deux ans du FNS pour étudier la phénologie, la physiologie et la croissance de trois espèces d'arbres feuillus tempérés provenant de quatre régions aux climats très différents. Ce projet de recherche sera mené sur de jeunes plants exposés à un réchauffement simulé (scénarios GIEC SSP2-4.5 (+2 °C) et SSP5-8.5 (+4 °C)) au printemps et/ou à l'automne, afin de mieux comprendre les interactions entre les écosystèmes et la température. Pour ce faire, j'évaluerai la croissance des arbres, la dynamique du carbone dans le sol et les interactions plante-sol.

## Références

- Basler, D. et Körner, C. (2012). Sensibilité à la photopériode du débournement dans 14 forêts tempérées espèces d'arbres. *Météorologie agricole et forestière*, 165 :73–81.
- Baumgarten, F., Gessler, A. et Vitasse, Y. (2023). Pas de risque, pas de plaisir : pénalité et récupération des dommages causés par le gel printanier chez les arbres tempérés à feuilles caduques. *Functional Ecology*, 37(3) : 648–663.
- Baumgarten, F., Zohner, CM, Gessler, A., et Vitasse, Y. (2021). Le froid pour être forcé : la meilleure dose pour réveiller les bourgeons de leur dormance hivernale. *New Phytologist*, 230(4):1366–1377.
- Blume-Werry, G., Wilson, SD, Kreyling, J. et Milbau, A. (2016). La saison cachée : la saison de croissance est 50 % plus longue sous terre qu'au-dessus du sol le long d'un gradient d'altitude arctique. *Nouveau phytologiste*, 209(3):978–86.
- Buschbom, J., Yanbaev, Y. et Degen, B. (2011). Flux génique efficace à longue distance dans un peuplement isolé de chênes reliques. *Journal of Heredity*, 102(4):464–72.
- Charlet de Sauvage, J., Vitasse, Y., Meier, M., Delzon, S., et Bigler, C. (2022). La température, plutôt que la durée de la période de croissance individuelle, détermine la croissance radiale du chêne sessile dans les Pyrénées. *Agricultural and Forest Meteorology*, 317.
- Chmielewski, FM et Gotz, KP (2022). Absence de refroidissement réduisent les besoins en chaleur. forcer la floraison du cerisier après la levée de l'endodormance. *Plants (Bâle)*, 11(15).
- Cochard, H. et Tyree, MT (1990). Dysfonctionnement du xylème chez le chêne : tailles des vaisseaux, thylles, cavitation et variations saisonnières de l'embolie. *Tree Physiology*, 6(4):393–407.
- Delpierre, N., Guillemot, J., Dufrêne, E., Cecchini, S. et Nicolas, M. (2017). Les rangs phénologiques des arbres se répètent d'une année à l'autre et sont corrélés à la croissance dans les forêts tempérées caducifoliées. *Agricultural and Forest Meteorology*, 234-235:1–10.
- Essiamah, S. et Eschrich, W. (1986). Absorption d'eau chez les arbres à feuilles caduques pendant l'hiver et le rôle des tissus conducteurs dans la réactivation du ressort. *IAWA Journal*, 7(1):31–38.
- Etzold, S., Sterck, F., Bose, AK, Braun, S., Buchmann, N., Eugster, W., Gessler, A., Kahmen, A., Peters, RL, Vitasse, Y., Walthert, L., Zieminska, K. et Zweifel, R. (2022). Le nombre de jours de croissance, et non la durée de la période de croissance, détermine la croissance radiale de la tige des arbres tempérés. *Ecology Letters*, 25(2):427–439.
- Fadón, E., Fernandez, E., Behn, H. et Luedeling, E. (2020). Un cadre conceptuel pour dormance hivernale chez les arbres à feuilles caduques. *Agronomie*, 10(2).
- Flynn, DFB et Wolkovich, EM (2018). La température et la photopériode déterminent la phénologie printanière chez toutes les espèces d'une communauté forestière tempérée. *New Phytologist*, 219(4):1353– 1362.

- Fouché, M., Bonnet, H., Bonnet, D. et Wenden, B. (2023). La capacité de transport est découplée avec la levée de l'endodormance dans les bourgeons de cerisier doux : aperçus physiologiques et moléculaires. *Frontières en sciences végétales*, 14:1–16.
- Fu, YH, Geng, X., Chen, S., Wu, H., Hao, F., Zhang, X., Wu, Z., Zhang, J., Tang, J., Vitasse, Y., Zohner, CM, Janssens, I., Stenseth, NC et Penuelas, J. (2023). Le réchauffement climatique accentue l'écart entre les saisons vertes (réelles) et thermiques (potentielles) des arbres tempérés. *Global Change Biology*, 29(5) : 1377-1389.
- Fu, YH, Zhao, H., Piao, S., Peaucelle, M., Peng, S., Zhou, G., Ciais, P., Huang, M., Menzel, A., Penuelas, J., Song, Y., Vitasse, Y., Zeng, Z., et Janssens, IA (2015). Diminution des effets du réchauffement climatique sur la phénologie du débourrement printanier. *Nature*, 526(7571):104– 7.
- Kamm, U., Rotach, P., Gugerli, F., Siroky, M., Edwards, P. et Holderegger, R. (2009). Flux génétiques fréquents à longue distance chez un arbre rare des forêts tempérées (*Sorbus domestica*) à l'échelle du paysage. *Heredity (Edinb)*, 103(6):476–82.
- Kremer, A., Ronce, O., Robledo-Arnuncio, JJ, Guillaume, F., Bohrer, G., Nathan, R., Bridle, JR, Gomulkiewicz, R., Klein, EK, Ritland, K., Kuparinen, A., Gerber, S., et Schueler, S. (2012). Flux génétique à longue distance et adaptation des arbres forestiers aux changements climatiques rapides. *Ecology Letters*, 15(4):378–92.
- Körner, C. (2003). Limitation du carbone chez les arbres. *Journal of Ecology*, 91:4–17.
- Körner, C. et Basler, D. (2010). Phénologie face au réchauffement climatique. *Sciences*, 327 (5972).
- Laube, J., Sparks, TH, Estrella, N., Hofler, J., Ankerst, DP et Menzel, A. (2014). Le froid l'emporte sur la photopériode pour prévenir le développement printanier précoce. *Global Change Biology*, 20(1):170–82.
- Lavric, M., Eler, K., Ferlan, M., Vodnik, D., et Gricar, J. (2017). Séquence chronologique de la phénologie foliaire, de la formation du xylème et du phloème et du flux de sève de *Quercus pubescens* provenant de prairies karstiques abandonnées. *Frontiers in Plant Science*, 8:1–11.
- Liu, H., Wang, H., Li, N., Shao, J., Zhou, X., van Groenigen, KJ et Thakur, MP (2021). Décalages phénologiques entre les réponses aériennes et souterraines des plantes au réchauffement climatique. *Nature Climate Change*, 12(1):97–102.
- Malyshev, AV, Blume-Werry, G., Spiller, O., Smiljanic, M., Weigel, R., Kolb, A., Nze, BY, Marker, F., Sommer, FCJ, Kinley, K., Ziegler, J., Pasang, P., Mahara, R., Joshi, S., Heinsohn, V., et Kreyling, J. (2023). Le réchauffement des racines non dormantes des arbres avance la phénologie printanière aérienne chez les arbres tempérés. *New Phytologist*, 240(6):2276–2287.
- Malyshev, AV, Henry, HAL, Bolte, A., Arfin Khan, MAS et Kreyling, J. (2018). Sensibilité temporelle à la photopériode et exigences de forçage pour le débournement des bourgeons chez les jeunes arbres tempérés. *Agricultural and Forest Meteorology*, 248:82–90.

- Malyshev, AV, van der Maaten, E., Garthen, A., Mass, D., Schwabe, M. et Kreyling, J. (2022). La variation interindividuelle du débourrement chez *Fagus sylvatica* est déterminée par le taux de réchauffement. *Frontières en sciences végétales*, 13:853521.
- Meier, M., Vitasse, Y., Bugmann, H. et Bigler, C. (2021). Les changements phénologiques induits par le changement climatique amplifient la sécheresse pour les arbres à feuilles larges à basse altitude en Suisse. *Météorologie agricole et forestière*, 307.
- Rinne, PLH, Kaikuranta, PM et Van der Schoot, C. (2001). Le méristème apical caulinaire restaure son organisation symplasmique lors de la levée de dormance induite par le froid. *The Plant Journal*, 26(3):249–264.
- Rinne, PLH et van der Schoot, C. (2003). Les plasmodesmes au carrefour du développement, de la dormance et de la défense. *Canadian Journal of Botany*, 81(12):1182–1197.
- Rukh, S., Sanders, TGM, Krüger, I., Schad, T., et Bolte, A. (2023). Réponses distinctes du hêtre européen (*Fagus sylvatica* L.) à l'intensité et à la durée de la sécheresse - un examen des impacts des événements de sécheresse de 2003 et 2018-2019 en Europe centrale. *Forests*, 14(2).
- Sass-Klaassen, U., Sabajo, CR et den Ouden, J. (2011). Formation des vaisseaux en relation avec la phénologie foliaire chez le chêne pédonculé et le frêne européen. *Dendrochronologia*, 29(3):171–175.
- Savage, JA et Chuine, I. (2021). Coordination de la phénologie vasculaire et organique printanière chez les angiospermes à feuilles caduques poussant dans des climats froids saisonniers. *New Phytologist*, 230(5):1700–1715.
- Schmeddes, J., Muffler, L., Barbata, A., Beil, I., Bolte, A., Holm, S., Karitter, P., Klisz, M., Löff, M., Nicolas, M., Peñuelas, J., Vitasse, Y., Weigel, R. et Kreyling, J. (2023). Une forte variation phénotypique a été observée au sein de la progéniture de chaque arbre mère de *Fagus sylvatica*, quel que soit l'environnement ou la population source. *Écologie mondiale et biogéographie*.
- Schuldt, B., Buras, A., Arend, M., Vitasse, Y., Beierkuhnlein, C., Damm, A., Gharun, M., Grams, TEE, Hauck, M., Hajek, P., Hartmann, H., Hiltbrunner, E., Hoch, G., Holloway-Phillips, M., Körner, C., Larysch, E., Lübke, T., Nelson, DB, Rammig, A., Rigling, A., Rose, L., Ruehr, NK, Schumann, K., Weiser, F., Werner, C., Wohlgemuth, T., Zang, CS et Kahmen, A. (2020). Première évaluation de l'impact de la sécheresse estivale extrême de 2018 sur les forêts d'Europe centrale. *Basic and Applied Ecology*, 45 : 86–103.
- Schuldt, B., Knutzen, F., Delzon, S., Jansen, S., Muller-Haubold, H., Burlett, R., Clough, Y., et Leuschner, C. (2016). Dans quelle mesure le système hydraulique du hêtre européen est-il adaptable face à la réduction des précipitations liée au changement climatique ? *New Phytologist*, 210(2):443–58.
- Sperry, JS, Nichols, KL, Sullivan, JEM et Eastlack, SE (1994). Embolie du xylème chez les arbres à pores annulaires, à pores diffus et conifères du nord de l'Utah et de l'intérieur de l'Alaska. *Écologie*, 75(6):1736–1752.

- Till, O. (1956). Sur la résistance au gel des plantes des forêts de feuillus. *Flora ou Allgemeine Botanische Zeitung*, 143(4):499-542.
- Tylewicz, S., Petterle, A., Marttila, S., Miskolczi, P., Azeez, A., Singh, RK, Immanen, J., Mähler, N., Hvidsten, TR, Eklund, DM, Bowman, JL, Helariutta, Y., et Bhalerao, RP (2018). Le contrôle photopériodique de la croissance saisonnière est médié par l'ABA agissant sur la communication intercellulaire. *Science*, 360(6385):212–215.
- Vitasse, Y., Baumgarten, F., Zohner, CM, Rutishauser, T., Pietragalla, B., Gehrig, R., Dai, J., Wang, H., Aono, Y., et Sparks, TH (2022). La grande accélération des changements phénologiques des plantes. *Nature Climate Change*, 12(4):300–302.
- Vitasse, Y., Delzon, S., Dufrêne, E., Pontailier, J.-Y., Louvet, J.-M., Kremer, A., et Michalet, R. (2009a). Sensibilité phénologique des feuilles à la température chez les arbres européens : les populations au sein d'une même espèce présentent-elles des réponses similaires ? *Agricultural and Forest Meteorology*, 149(5):735–744.
- Vitasse, Y., Lenz, A., Hoch, G., Körner, C. et Piper, F. (2014a). Un débourrement plus précoce, plutôt qu'une différence de résistance au gel, expose les jeunes arbres à un risque de dommages plus élevé que les arbres adultes. *Journal of Ecology*, 102(4):981–988.
- Vitasse, Y., Lenz, A., et Körner, C. (2014b). L'interaction entre la tolérance au gel et la phénologie chez les arbres à feuilles caduques tempérés. *Frontiers in Plant Science*, 5:541.
- Vitasse, Y., Porté, AJ, Kremer, A., Michalet, R., et Delzon, S. (2009b). Réponse de la durée de la canopée aux changements de température chez quatre espèces d'arbres tempérés : contributions relatives de la phénologie foliaire printanière et automnale. *Oecologia*, 161:187–198.
- Way, DA et Montgomery, RA (2015). Contraintes photopériodiques sur la phénologie, la performance et la migration des arbres dans un monde qui se réchauffe. *Plant, Cell & Environment*, 38(9):1725– 36.
- Wolkovich, EM, Auerbach, J., Chamberlain, CJ, Buonaiuto, DM, Ettinger, AK, Morales-Castilla, I., et Gelman, A. (2021). Une explication simple de la diminution de la sensibilité à la température avec le réchauffement. *Global Change Biology*, 27(20):4947–4949.
- Yooyongwech, S., Horigane, AK, Yoshida, M., Yamaguchi, M., Sekozawa, Y., Sugaya, S., et Gemma, H. (2008). Changements dans l'expression des gènes d'aquaporine et imagerie par résonance magnétique de l'état hydrique des bourgeons floraux du pêcher pendant la dormance. *Physiologia Plantarum*, 134(3):522–33.
- Yooyongwech, S., Sugaya, S., Sekozawa, Y. et Gemma, H. (2009). Adaptation différentielle des pêches dormantes à forte et faible teneur en froid en hiver par l'expression du gène de l'aquaporine et la teneur en sucre soluble. *Plant Cell Reports*, 28(11):1709–15.

- Zani, D., Crowther, TW, Mo, L., Renner, SS et Zohner, CM (2020). L'augmentation de la productivité pendant la saison de croissance entraîne une sénescence foliaire automnale plus précoce chez les arbres tempérés. *Science*, 370(6520):1066–1071.
- Zohner, CM, Benito, BM, Fridley, JD, Svenning, JC et Renner, SS (2017). La prévisibilité du printemps explique différentes stratégies de débourrement dans les flores ligneuses d'Amérique du Nord, d'Europe et d'Asie de l'Est. *Ecology Letters*, 20(4):452–460.
- Zohner, CM, Renner, SS, Sebald, V., et Crowther, TW (2021). Comment les changements de phénologie printanière et automnale se traduisent en croissance - preuves expérimentales d'effets asymétriques. *Journal d'écologie*, 109(7):2717–2728.
- Zweifel, R. et Häsler, R. (2000). Rétraction réversible de l'écorce des arbres adultes induite par le gel Conifères subalpins. *Météorologie agricole et forestière*, 102(4):213–222.
- Zweifel, R., Zimmermann, L., Zeugin, F., et Newbery, DM (2006). Croissance radiale intra-annuelle et relations hydriques des arbres : implications pour un mécanisme de croissance. *Journal of Experimental Botany*, 57(6):1445–59.

# Annexes

## Articles et manuscrits de recherche auxquels j'ai contribué en tant que co-auteur

Impact des conditions microclimatiques et de la disponibilité des ressources sur la phénologie printanière et automnale des jeunes arbres des régions tempérées

Statut : Article complet publié dans *New Phytologist* par Yann

Vitasse<sup>1</sup>, Frederik Baumgarten<sup>1</sup>, Constantin M. Zohner<sup>2</sup>, Rungnapa Kaewthongrach<sup>3</sup>, Yongshuo H. Fu<sup>4</sup>, Manuel G. Walde<sup>1</sup> et Barbara Moser<sup>1</sup>, DOI : 10.1111/nph.17606

<sup>1</sup>Institut fédéral suisse de recherches sur la forêt, la neige et le paysage (WSL), 8903 Birmensdorf, Suisse

<sup>2</sup>Institut de biologie intégrative, ETH Zurich, 8092 Zurich, Suisse

<sup>3</sup>Agence de développement des technologies géoinformatiques et spatiales (GISTDA), Chonburi 20230, Thaïlande

<sup>4</sup>Faculté des sciences de l'eau, Université normale de Pékin, Pékin, Chine

Contributions des auteurs : YV, FB et BM ont planifié et conçu l'expérience. YV a mené l'expérience avec l'aide sur le terrain de RK et MGW. CMZ et YHF ont contribué à l'interprétation des résultats. YV a analysé les données et rédigé le manuscrit avec la précieuse contribution de tous les co-auteurs.

### Abstrait:

- Les effets microclimatiques (lumière, température) sont souvent négligés dans les études phénologiques et on dispose de peu d'informations sur l'impact de la disponibilité des ressources (nutriments et eau) sur les cycles phénologiques des arbres.
- Nous avons ici étudié expérimentalement la phénologie du printemps et de l'automne chez quatre arbres tempérés en réponse à des changements dans l'albédo des bourgeons (bourgeons peints en blanc vs bourgeons peints en noir), les conditions d'éclairage (non ombragés vs environ 70 % ombragés), la disponibilité en eau (irrigués, témoins et précipitations réduites) et les nutriments (faible vs forte disponibilité).

Nous avons constaté qu'un albédo plus élevé des bourgeons ou l'ombrage retardaient le débourrement (jusqu'à +12 jours), ce qui indique que la température est perçue localement au sein de chaque bourgeon. La sénescence foliaire était retardée par une forte disponibilité en nutriments (jusqu'à +7 jours) et par l'ombrage (jusqu'à +39 jours) chez toutes les espèces, à l'exception du chêne. Les réponses phénologiques automnales aux sécheresses estivales dépendaient des espèces : le cerisier était retardé (+7 jours) et le hêtre avancé (+7 jours).

Les effets phénologiques marqués de l'albédo des bourgeons et de l'exposition à la lumière révèlent le rôle important des variations microclimatiques sur la phénologie. Outre les effets de la température et de la photopériode, nos résultats suggèrent une interaction étroite entre les processus sources et puits dans la régulation de la fin du cycle de végétation saisonnier, laquelle peut être fortement influencée par la disponibilité des ressources (lumière, eau et nutriments).

---

## Se nourrir de l'ordinaire ou mourir de faim pour l'exceptionnel dans un climat qui se réchauffe : synchronicité phénologique entre le papillon spongieux (*Lymantria dispar*) et le débourrement de six espèces d'arbres européens

Statut : Publié en tant qu'article de recherche dans la revue *Ecology and Evolution*.

Yann Vitasse<sup>1</sup>, Nora Pohl<sup>2</sup>, Manuel G. Walde<sup>1</sup>, Hannah Nadel<sup>3</sup>, Martin M. Gossner<sup>1,4</sup> et

Frederik Baumgarten<sup>1</sup>, DOI : 10.1002/ece3.10928

<sup>1</sup>Institut fédéral suisse de recherches sur la forêt, la neige et le paysage (WSL), 8903 Birmensdorf, Suisse

<sup>2</sup>Centre de recherche forestière du sud de la Suède, Université suédoise des sciences agricoles, Lomma, Suède

<sup>3</sup>Département de l'Agriculture des États-Unis, Service d'inspection de la santé animale et végétale, Laboratoire des méthodes de lutte contre les ravageurs forestiers, Buzzards Bay, Massachusetts, États-Unis

<sup>4</sup>Département des sciences des systèmes environnementaux, Institut des écosystèmes terrestres, ETH Zurich, Zurich, Suisse

Contributions des auteurs : Yann Vitasse : Conceptualisation (responsable) ; analyse formelle (responsable) ; obtention de financement (responsable) ; investigation (à parts égales) ; méthodologie (responsable) ; administration du projet (responsable) ; Supervision (responsable) ; rédaction – première version (responsable) ; rédaction – révision et correction (responsable). Nora Pohl : curation des données (responsable) ; investigation (responsable) ; méthodologie (à parts égales) ; rédaction – relecture et correction Révision (contribution). Manuel G. Walde : Analyse formelle (contribution) ; investigation (contribution) ; supervision (contribution) ; rédaction – relecture et correction (contribution égale). Hannah Nadel : Méthodologie (contribution) ; ressources (contribution) ; rédaction – relecture et correction (contribution). Martin M. Gossner : Conceptualisation (contribution) ; méthodologie (contribution) ; rédaction – Révision et correction (à parts égales). Frederik Baumgarten : Conceptualisation (responsable) ; investigation (égal) ; méthodologie (responsable) ; supervision (responsable) ; rédaction – première version (contribution) ; rédaction – révision et correction (à parts égales).

Résumé : Le réchauffement climatique affecte les cycles phénologiques des plantes et des animaux, modifiant la synchronisation complexe qui a coévolué pendant des milliers d'années entre les espèces interagissantes et les niveaux trophiques. Nous avons examiné ici comment des conditions hivernales plus douces affectent ces cycles.

le moment du débourrement chez six arbres européens communs et l'éclosion d'un insecte phytophage généraliste, le papillon spongieux *Lymantria dispar*, dont la survie dépend de la synchronisation entre l'éclosion des œufs et l'apparition des feuilles de l'arbre hôte. Nous avons appliqué quatre températures différentes.

Des traitements appliqués aux œufs et aux boutures de rameaux de *L. dispar*, simulant des hivers plus doux, ont permis de réduire leur nombre. Des températures de refroidissement nécessaires à la diapause des insectes et à la levée de dormance des bourgeons, en utilisant des chambres ouvertes chauffées (à température ambiante ou +3,5 °C) et des serres chauffées (maintenues à >6 °C ou >10 °C). De plus, nous avons effectué des tests de préférence et de performance pour déterminer Quelles espèces d'arbres les larves préfèrent-elles et dont elles tirent le plus grand profit ? Succès du débourrement et des rameaux Le taux de survie était le plus élevé pour toutes les espèces d'arbres dans des conditions de température ambiante, tandis qu'il diminuait sous des températures hivernales élevées pour *Tilia cordata* et *Acer pseudoplatanus*, probablement en raison d'un manque de froid. Alors que l'éclosion des œufs de *L. dispar* coïncidait avec le débourrement chez la plupart des arbres

Dans des conditions ambiantes, l'apparition de la teigne du chêne pédonculé (*Quercus robur*), du charme (*Carpinus betulus*) et, dans une moindre mesure, de l'orme (*Ulmus glabra*) a coïncidé avec le débourrement des bourgeons uniquement chez *Quercus robur*, *Carpinus betulus* et, dans une moindre mesure, chez *Ulmus glabra*, sous des températures plus élevées. Avec la poursuite du réchauffement climatique, nous prévoyons donc un décalage croissant entre les espèces à forts besoins en froid, comme *Fagus sylvatica* et *A. pseudoplatanus*, et celles à faibles besoins en froid, comme *Q. robur* et *C. betulus*. De façon surprenante, les larves du premier stade ont préféré se nourrir de feuilles de *Fagus sylvatica* et y ont pris du poids plus rapidement, *Q. robur* arrivant en deuxième position. Nos résultats suggèrent que les pullulations de teigne du chêne pédonculé sont susceptibles de persister dans les forêts de chênes et de charmes d'Europe occidentale et centrale.

Sensibilité phénologique, sous l'effet d'un froid limité, de provenances méridionales et septentrionales de trois espèces d'arbres tempérés face au réchauffement et à la photopériode.

Statut : En préparation

comme Frederik Baumgarten<sup>1</sup>, Manuel G. Walde<sup>1</sup>, Yann Vitasse<sup>1</sup> et Arthur Gessler <sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Institut fédéral suisse de recherches sur la forêt, la neige et le paysage (WSL), 8903 Birmensdorf, Suisse

<sup>2</sup>Institut des écosystèmes terrestres, ETH Zurich (École polytechnique fédérale de Zurich), Zurich, Suisse

Contributions des auteurs : AG, FB et YV ont planifié et conçu l'expérience. FB a réalisé l'expérience avec l'aide de MGW. FB et MGW ont analysé les données. FB a rédigé le manuscrit avec la contribution importante de AG, MGW et YV.

Abstrait:

La photopériode (PP), ainsi que les températures chaudes (forçage thermique) et froides (effet de froid), régulent conjointement le cycle phénologique des arbres dans les climats tempérés et boréaux. Cela inclut l'induction de la sénescence et l'entrée en dormance jusqu'à l'émergence des feuilles au printemps. Bien que de nombreuses études aient montré que la durée du jour régule conjointement le débournement et/ou la sénescence foliaire, on ignore encore dans quelle mesure les effets de la durée du jour résultent d'un signal au sens strict de la PP ou de différences dans les flux de photons accumulés susceptibles de modifier l'assimilation photosynthétique.

Afin de tester cette hypothèse, nous avons exposé de jeunes plants de hêtre européen (*Fagus sylvatica*), de bouleau verruqueux (*Betula pendula*) et de chêne pédonculé (*Quercus robur*), provenant des parties nord et sud de leur aire de répartition européenne, aux niveaux de précipitations cycliques (PP) les plus contrastés qu'ils rencontreraient dans leur milieu naturel, grâce à des chambres climatiques. Nous avons utilisé une lumière tamisée afin de prolonger le signal de PP sans modifier la quantité d'énergie lumineuse disponible pour la photosynthèse. De plus, nous avons simulé des conditions de réchauffement climatique pour révéler l'éventail potentiel des réponses phénologiques en Europe centrale face à de futurs scénarios climatiques extrêmes d'exclusion du froid pendant la dormance.

Nous avons constaté que (i) les régimes de précipitations les plus contrastés ont modifié le calendrier de sénescence du bouleau et du hêtre, mais pas celui du chêne, et que (ii) l'exclusion continue des températures inférieures à 5 °C et 10 °C pendant l'hiver a limité la précocité du débournement chez le bouleau et le hêtre en raison d'un manque de froid, ce dernier présentant les premiers signes d'un débournement incomplet. En revanche, le débournement du chêne a continué d'avancer dans des conditions hivernales/de début de printemps plus chaudes, ce qui suggère un besoin en froid ou une profondeur de dormance très faibles. De plus, (iii) les jeunes plants d'origine nordique ont révélé des dates de sénescence et de débournement plus précoces que ceux d'origine méridionale pour le bouleau et le hêtre, mais la tendance inverse a été observée pour le chêne.

- Nos résultats suggèrent que le moment de la sénescence des feuilles peut être affecté par des effets PP purs et que les conditions de froid les plus limitantes (c'est-à-dire une température en hiver/printemps supérieure à 10 °C) permettent toujours un développement correct des bourgeons chez les jeunes arbres, avec une avance prononcée chez le chêne mais seulement une avance limitée chez le bouleau et le hêtre.

## Gestion de deux stress : l'impact d'un gel printanier destructeur suivi d'une sécheresse estivale sur les jeunes plants de quatre espèces d'arbres tempérés.

Statut : En cours d'évaluation (révision 2) dans la revue *Plant, Cell & Environment*, sous la direction de Na Luo<sup>1,2,3</sup>, Yann Vitasse<sup>1,4</sup>, Arthur Gessler<sup>1,5</sup> et Manuel G. Walde<sup>1</sup>.

<sup>1</sup>Écologie des écosystèmes, Dynamique forestière, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage (WSL), Birmensdorf, Suisse

<sup>2</sup>Laboratoire clé de sylviculture et de conservation, Université forestière de Pékin, Pékin, Chine

<sup>3</sup>École d'urbanisme et d'aménagement du territoire, École doctorale de Shenzhen, Université de Pékin, Shenzhen, Chine

<sup>4</sup>Centre Oeschger de recherche sur le changement climatique, Université de Berne, Berne, Suisse

<sup>5</sup>Institut des écosystèmes terrestres, ETH Zurich (École polytechnique fédérale de Zurich), Zurich, Suisse

Contributions des auteurs : AG, MGW et YV ont planifié et conçu l'expérience. NL a réalisé l'expérience avec l'aide précieuse de MGW. NL et MGW ont analysé les données et rédigé le manuscrit avec la contribution importante de AG et YV.

Résumé : Le réchauffement climatique augmente la probabilité que les espèces d'arbres des régions tempérées soient confrontées à des gelées tardives printanières (LTF) dommageables et à une grave sécheresse estivale au cours de la même saison de croissance. Cependant, les effets interactifs de ces deux stress sont encore peu étudiés. Nous avons examiné les réponses physiologiques et de croissance de jeunes plants d'*Acer campestre*, de *Fagus sylvatica*, de *Quercus robur* et de *Quercus petraea* à un stress hydrique de longue durée (SHLD) et à la sécheresse induits artificiellement, en nous concentrant sur les échanges gazeux stomatiques, la répartition du carbone, les glucides non structuraux (GNS), la phénologie et la croissance des arbres. Un mois après le SHLD, les GNS ont épuisé les GNS et modifié les profils de répartition du carbone. De plus, le SHLD a réduit l'accroissement en diamètre et la croissance racinaire d'*A. campestre* et de *F. sylvatica* au cours de l'année en cours. La sécheresse a affecté les échanges gazeux de toutes les espèces, diminué les GNS d'*A. campestre*, réduit la biomasse de *Q. robur* et exacerbé l'effet néfaste du SHLD sur les GNS de *Q. robur*. Nos résultats indiquent que les jeunes plants ont priorisé la restauration du couvert forestier immédiatement après le SHLD et ont privilégié la reconstitution des réserves avant la reprise de croissance jusqu'à la fin de la saison de croissance. De plus, nous soulignons le risque que la sécheresse et le dépérissement du bois au cours de la même année puissent pousser les espèces d'arbres au-delà de leurs limites physiologiques et nous insistons sur l'importance d'étudier les interactions de multiples facteurs de stress afin de mieux comprendre les effets de seuil qui pourraient profondément modifier les écosystèmes forestiers.

## Infographie sur la phénologie du hêtre européen publiée par Diagonale

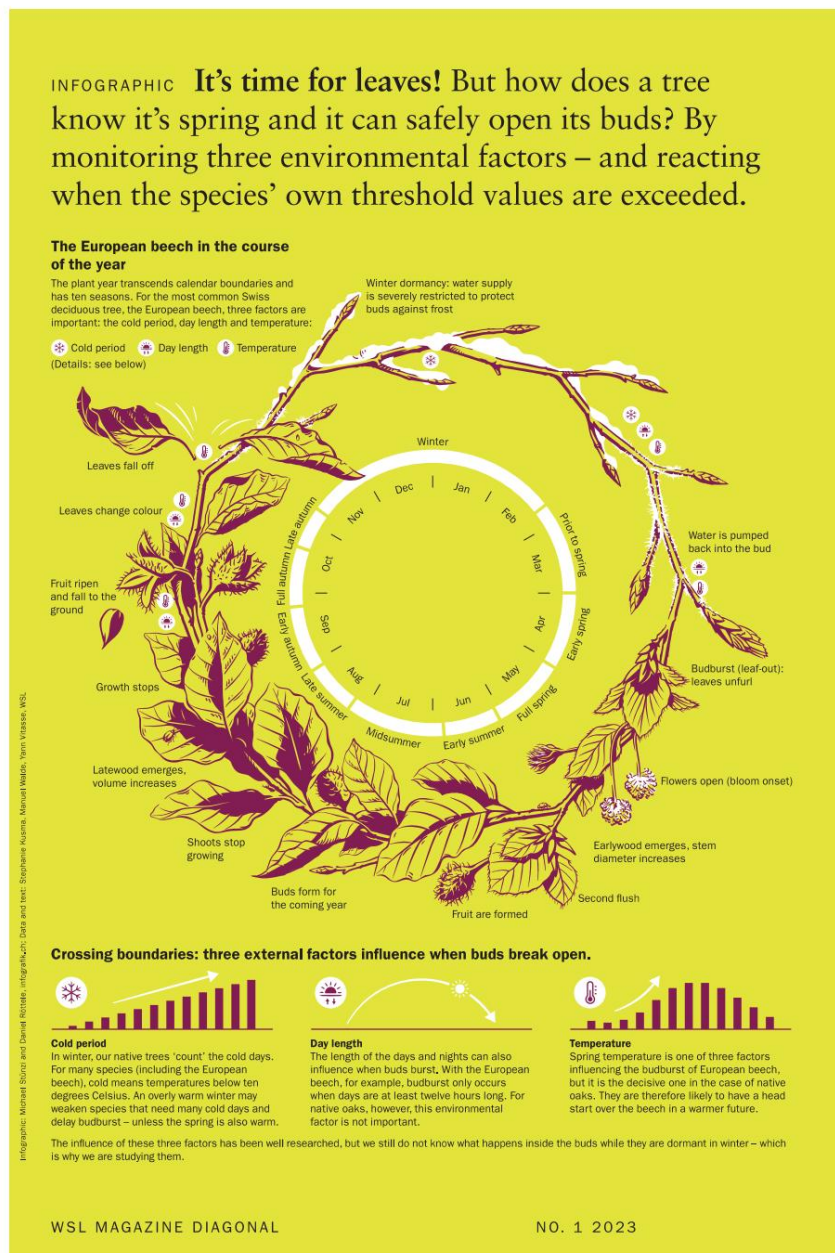


Figure supplémentaire 1 : Infographie illustrant le calendrier phénologique, les phénomènes caractéristiques du hêtre européen (*F. sylvatica*) ainsi que les facteurs environnementaux contrôlant l'expression de ces phénomènes.

Infographie : Michael Stünzi et Daniel Röttele, [infografik.ch](http://infografik.ch)

Données et textes : Stephanie Kusma, Manuel Walde, Yann Vitasse, WSL

Matériel supplémentaire : Sensibilité phénologique printanière plus élevée aux températures de forçage chez les espèces d'arbres asiatiques par rapport aux espèces européennes, dans des conditions de pré-refroidissement faibles et élevées.

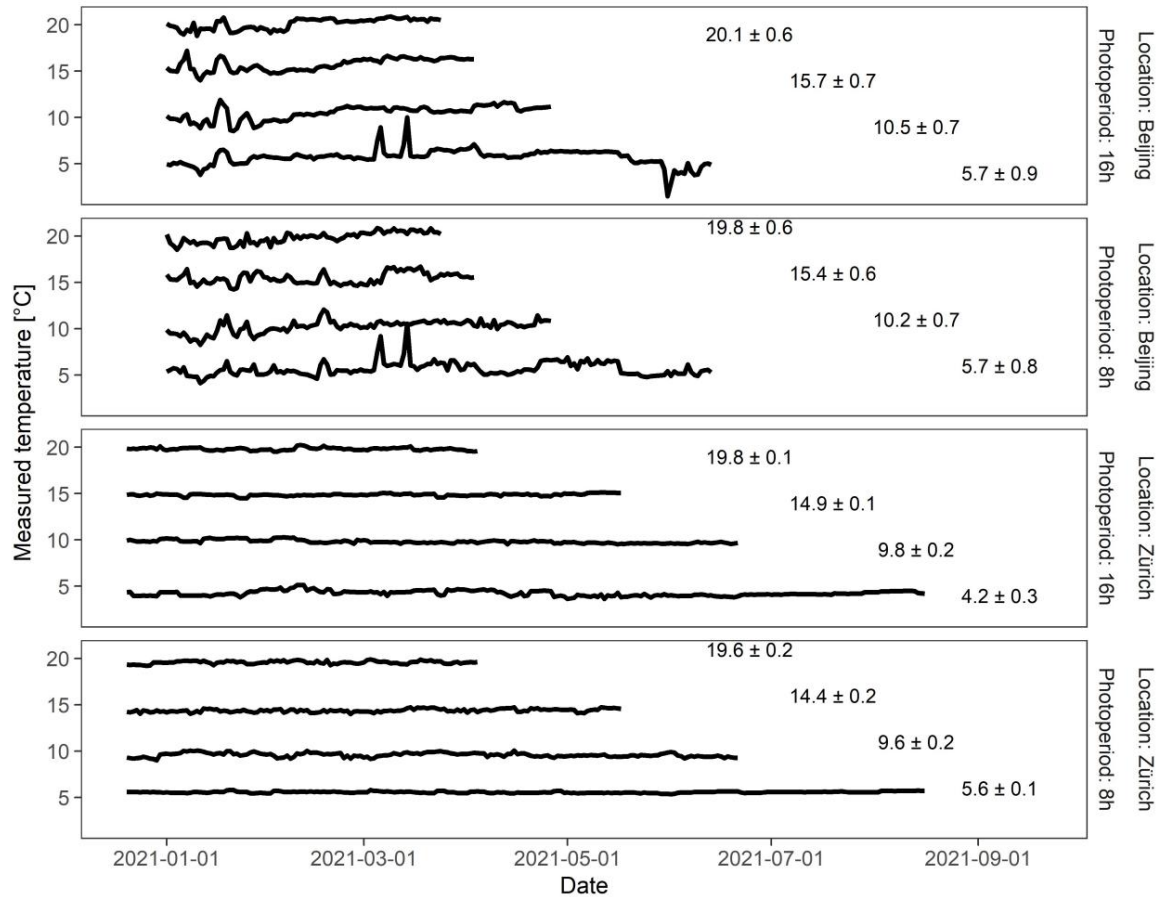


Figure supplémentaire 1 : Évolution des températures enregistrées dans les chambres climatiques utilisées pour simuler les conditions de forçage. À la fin de chaque traitement, la température moyenne (moyenne  $\pm$  écart-type) de la chambre correspondante est représentée.

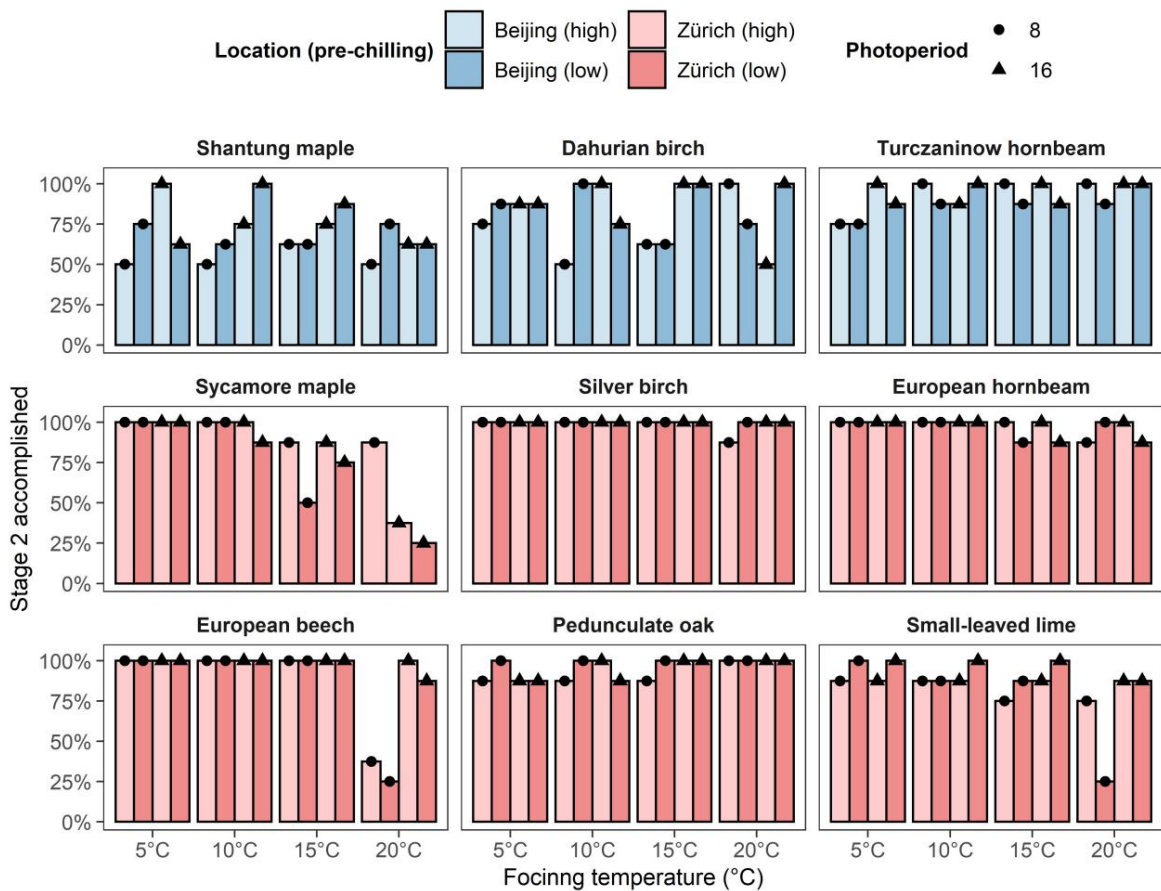


Figure supplémentaire 2 : Effet des différents traitements thermiques (forçage) sur le pourcentage de rameaux ayant atteint le stade 2 (débourrement). Les traitements de refroidissement et les lieux sont indiqués. représentées par des couleurs, où le bleu indique les espèces poussant près de Pékin et le rouge indique Espèces poussant près de Zurich. Les conditions de pré-refroidissement sont indiquées par la luminosité et les traitements photopériodiques sont représentés par différentes formes.

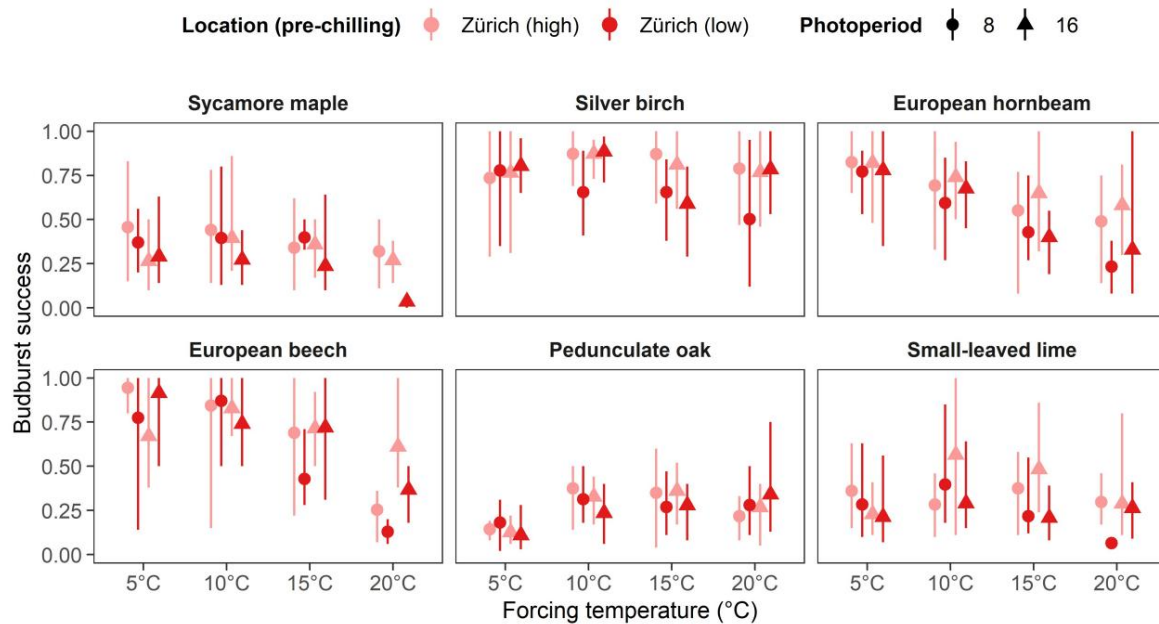


Figure supplémentaire 3 : Effet des différents traitements thermiques (forçage) sur le pourcentage de réussite du débournement, représenté par la moyenne et par une barre reliant le maximum et le minimum.

minimum. Les traitements et les emplacements de réfrigération sont représentés par des couleurs, le rouge indiquant Espèces poussant près de Zurich. Les conditions de pré-refroidissement sont indiquées par la luminosité et les traitements photopériodiques sont représentés par différentes formes.

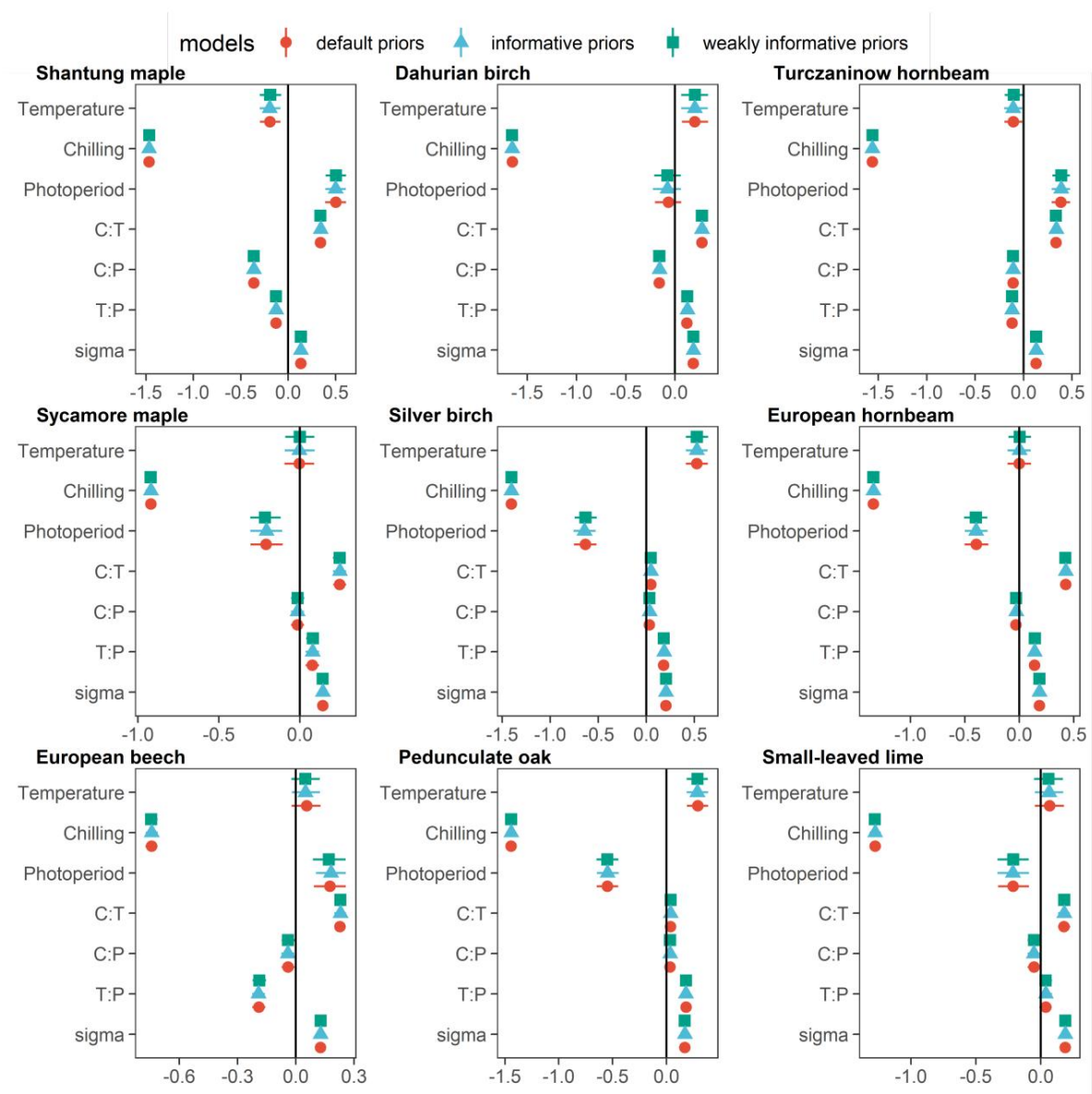


Figure suppl mentaire 4 : Analyse de sensibilit  pr alable des mod les de jours avant d bourrement. Les coefficients de temp rature, de froid, de photop riode, de rapport froid/temp rature (C:T), de rapport froid/photop riode (C:P), de rapport temp rature/photop riode (T:P) et l' cart type de l'erreur.

Les valeurs de  $\sigma$  sont repr sent es par la m diane et l'intervalle de cr dibilit  correspondant   0,50. Diff rentes distributions a priori Les param tres sont repr sent es par des couleurs : le rouge indique les distributions a priori par d faut, le bleu indique les distributions a priori informatives (ordonn e   l'origine = normale(0,4), coefficients = normale(4,2)) et le vert indique les distributions hebdomadaires a priori informatifs (intercept = normal(0,10), coefficients = normal(4,10)).

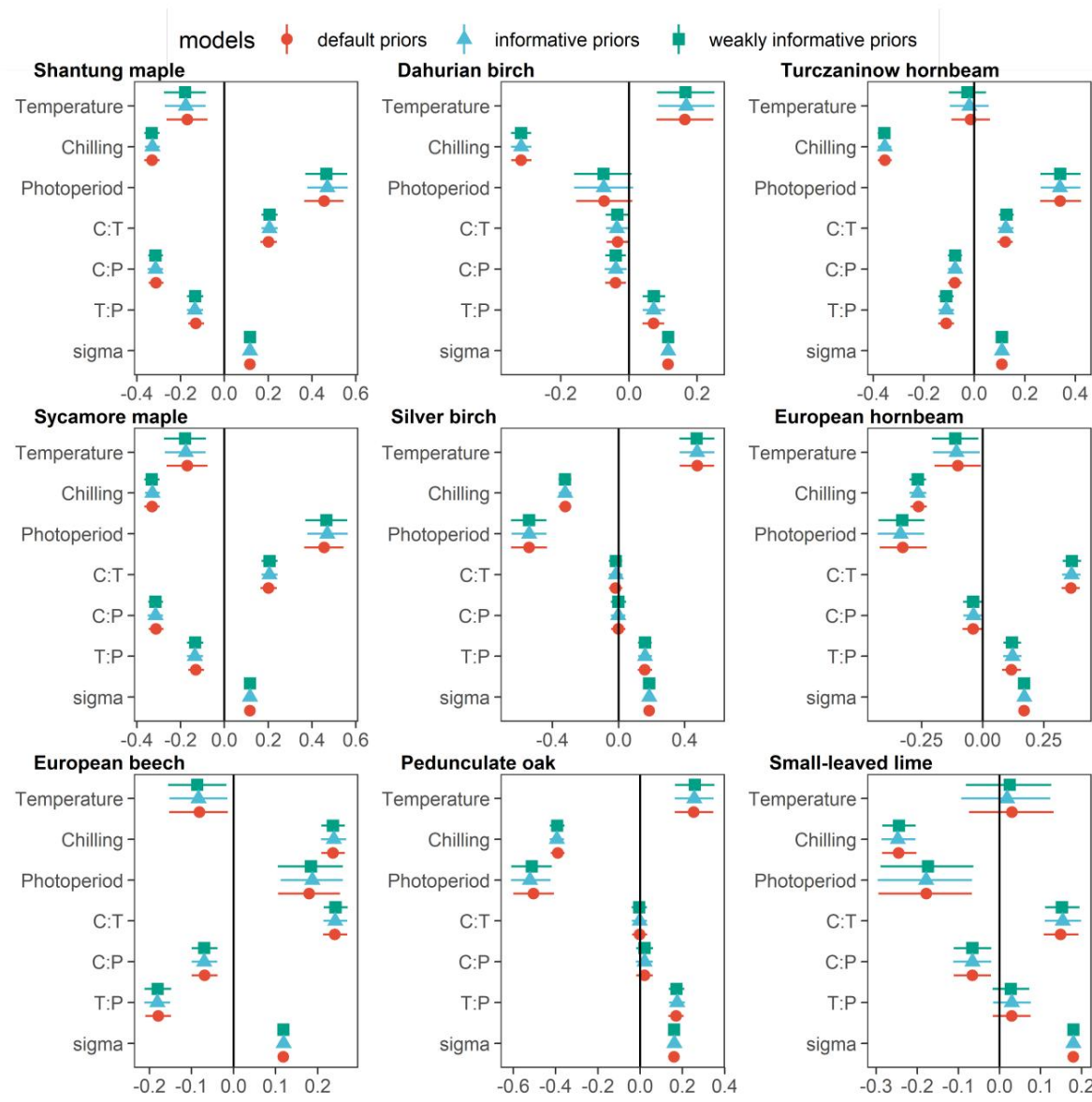


Figure supplémentaire 5 : Analyse de sensibilité a priori des modèles GDH. Les coefficients de température, de refroidissement, de photopériode, de rapport refroidissement/température (C:T), de rapport refroidissement/photopériode (C:P) et de rapport température/photopériode (T:P), ainsi que l'écart-type de l'erreur ( $\sigma$ ), sont représentés par la médiane et l'intervalle de crédibilité correspondant à 0,5. Les différentes distributions a priori sont représentées par des couleurs : le rouge indique les distributions a priori par défaut, le bleu les distributions a priori informatives (ordonnée à l'origine = normale(10,3), coefficients = normale(0,3)) et le vert les distributions a priori informatives hebdomadaires (ordonnée à l'origine = normale(10,10), coefficients = normale(0,10)).

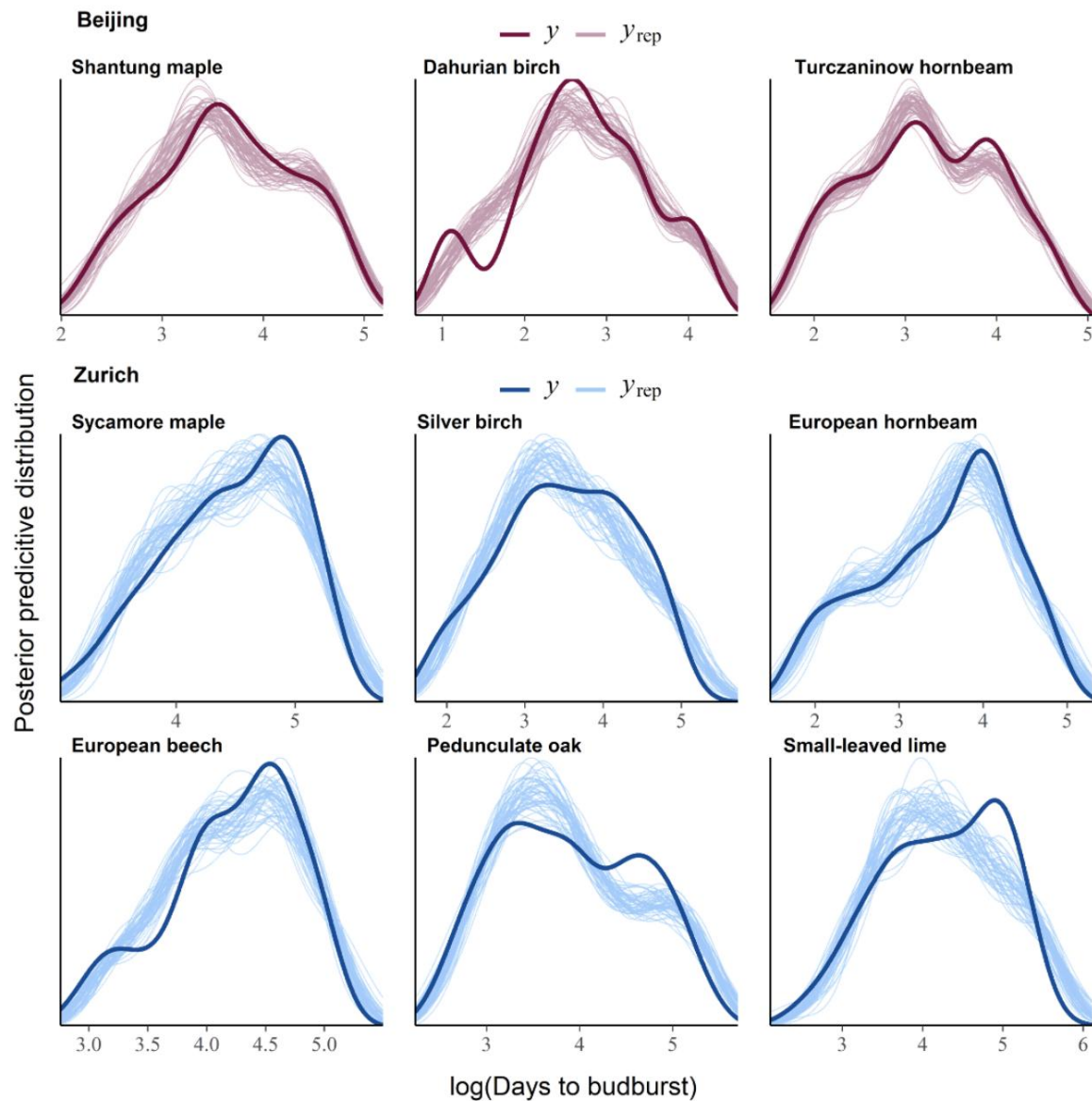


Figure supplémentaire 6 : Distribution prédictive a posteriori pour les modèles spécifiques à l'espèce simulant le nombre de jours avant le débourrement dans des conditions de forçage. Un gradient de couleur permet de distinguer les valeurs observées. données (y) issues des données prédictives (yrep).

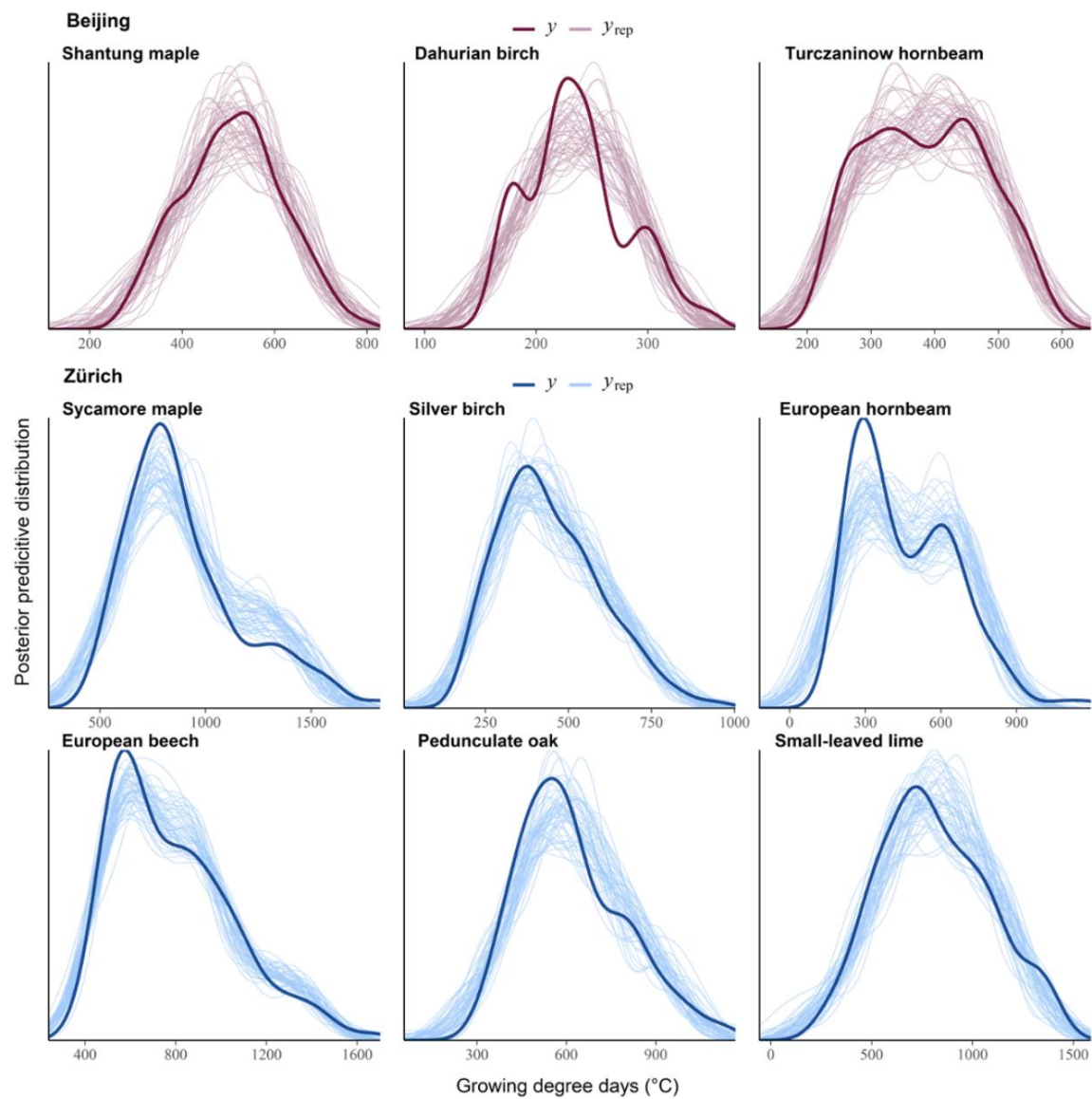


Figure supplémentaire 7 : Distribution prédictive a posteriori pour les modèles spécifiques à l'espèce simulant la GDH. Un dégradé de couleurs permet de distinguer les données observées ( $y$ ) des données prédictives ( $y_{rep}$ ).

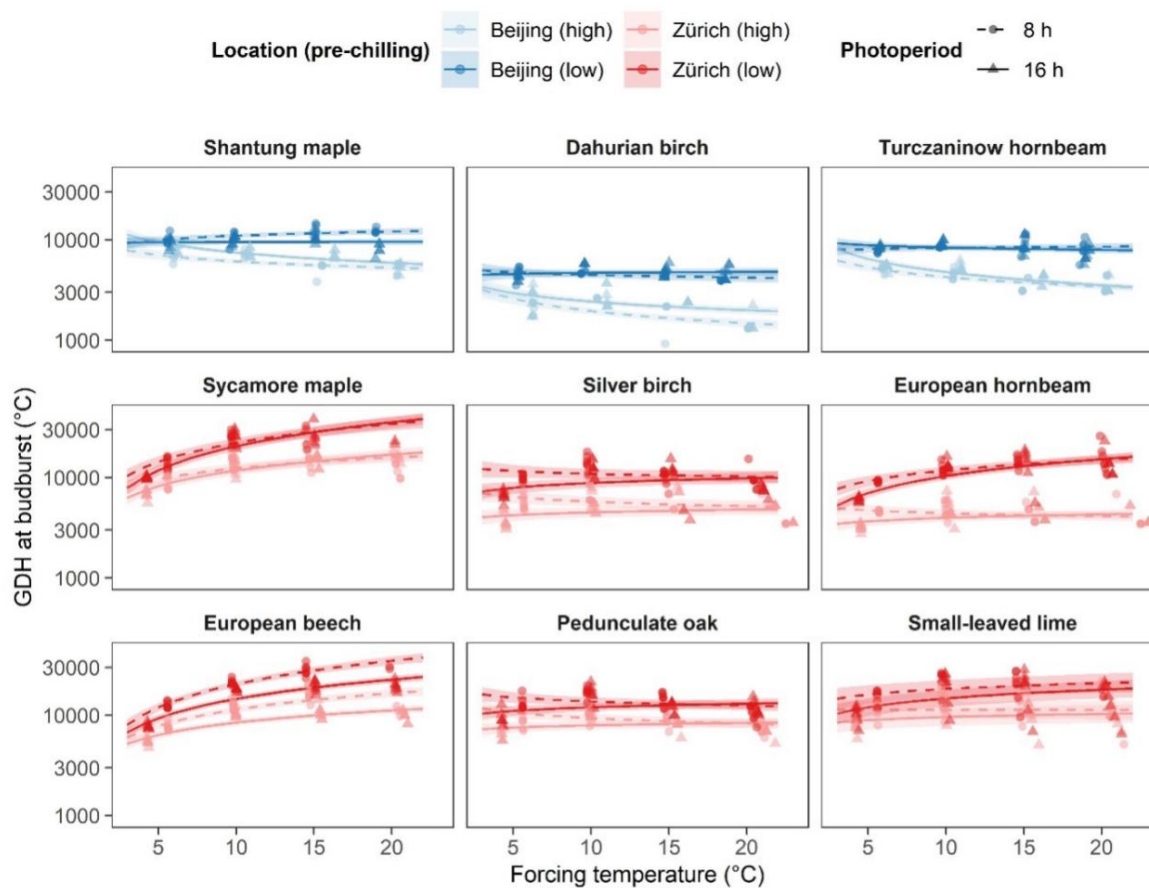


Figure supplémentaire 8 : Effet des différents traitements thermiques (forçage) sur les degrés-heures de croissance (DHC) sous différentes conditions de pré-refroidissement et de photopériode, pour un seuil de température de 2 °C. Les relations prédites par le modèle final sont représentées comme suit :

Lignes continues avec intervalles de crédibilité correspondants de 0,89. Les traitements de refroidissement et les emplacements sont représentés par des couleurs, où le bleu indique les espèces poussant près de Pékin et le rouge indique

Les espèces poussant près de Zurich. Les conditions de pré-refroidissement sont indiquées par une luminosité plus faible.

(pré-refroidissement élevé) et une luminosité plus élevée (pré-refroidissement plus faible), tandis que les traitements photopériodiques sont représentés par des lignes et des triangles pleins (photopériode de 16 h) et des lignes et des triangles pointillés.

points (photopériode de 8 h).

Tableau supplémentaire 1 : Résultats de la modélisation bayésienne du nombre de jours avant le débourrement pour chaque espèce. Les coefficients modélisés sont le refroidissement (°C), la température de forçage (°F) et la photopériode.

(PP), l'interaction entre la température de refroidissement et la température de forçage (C:T), l'interaction entre refroidissement et photopériode (C:PP) et interaction entre la température de forçage et la photopériode (T:PP). Catégories de preuve du facteur de Bayes (BF10) pour l'hypothèse alternative (H1) et

Les hypothèses nulles (H0) sont adaptées de Jeffreys (1998) avec log() étant le logarithme naturel.

Espèces	Paramètre	Médiane [IC à 89 %] log(BF)	Rat ESS 6,86 (6,62 ; 7,10)	Preuves antérieures 1,000 3156	Direction	
Shandong érable	(JE)	-0,19 (-0,44 ; 0,06)	135,28	N (3,64, 1,74)	Décisif pour H1	→
	C	-1,46 (-1,55 ; -1,36)	-2,38	1,001 3492 N (0,00 ; 3,47)	Forte pour H0	(t)
	log(T)	0,51 (0,25 ; 0,76)	62,38	1,000 3226 N (0,00 ; 3,79)	Décisif pour H1	↓
	PP	0,34 (0,24 ; 0,44)	1,62	1,000 3458 N (0,00 ; 3,49)	Substantiel pour	(→)
	C:log(T)	-0,36 (-0,46 ;	7,16	H1 1,001 3519 N (0,00 ; 1,38)	Décisif pour H1	→
	C:PP	-0,27 -0,13 (-0,23 ;	7,67	1,000 7762 N (0,00 ; 3,85)	Décisif pour H1	↓
	log(T):PP	-0,03) 6,16 (5,87 ;	-0,84	1,000 3610 N (0,00 ; 1,38)	Anecdotique pour	(t)
Dahurien bouleau	(JE)	6,45) 0,20 (-0,12 ;	96,33	H0 1,000 3467 N (2,67, 2,11)	Décisif pour H1	→
	C	0,51) -1,65 (-1,76 ;	-2,53	1,001 3809 N (0,00 ; 4,21)	Forte pour H0	(t)
	log(T)	-1,54) -0,07 (-0,43 ;	46,73	1,000 3524 N (0,00 ; 4,52)	Décisif pour H1	↓
	PP	0,24) 0,27 (0,14 ;	-2,99	1,000 3250 N (0,00 ; 4,22)	Forte pour H0	(t)
	C:log(T)	0,39) -0,16 (-0,27 ;	2,93	1,001 3870 N (0,00 ; 1,70)	Fort pour H1	→
	C:PP	-0,04) 0,12 (-0,01,	-1,81	1,000 6918 N (0,00 ; 4,71)	Substantiel pour H0	(t)
	log(T):PP	0,25) 6,73 (6,52,	-1,73	1,000 3291 N (0,00, 1,67)	Substantiel pour H0	(t)
Turczaninow charme	(JE)	6,91) -0,11 (-0,32,	163,57	1,000 3599 N (3,23, 1,96)	Décisif pour H1	→
	C	0,12) -1,56 (-1,64,	-3,07	1,001 3799 N (0,00 ; 3,91)	Forte pour H0	(t)
	log(T)	-1,49) 0,39 (0,17,	109,57	1,000 3954 N (0,00 ; 4,33)	Décisif pour H1	↓
	PP	0,62) 0,34 (0,25,	0,58	1,000 3736 N (0,00 ; 3,91)	Anecdotique pour	(t)
	C:log(T)	0,42) -0,11 (-0,19,	10,37	H1 1,001 3905 N (0,00 ; 1,55)	Décisif pour H1	→
	C:PP	-0,03) -0,12 (-0,20,	-1,95	1,000 7309 N (0,00 ; 4,48)	Substantiel pour H0	(t)
	log(T):PP	-0,03) 6,32 (6,11,	-0,82	1,000 3904 N (0,00, 1,53)	Anecdotique pour	(t)
Sycomore érable	(JE)	6,53) -0,01 (-0,22,	123,07	H0 1,000 3031 N (4,46 ; 1,40)	Décisif pour H1	→
	C	0,22) -0,92 (-1,00,	-2,99	1,000 3733 N (0,00 ; 2,81)	Forte pour H0	(t)
	log(T)	-0,84) -0,21 (-0,44,	34,93	1,000 3430 N (0,00 ; 2,68)	Décisif pour H1	↓
	PP	0,02) 0,25 (0,15,	-2,01	1,000 2923 N (0,00 ; 2,79)	Substantiel pour H0	(t)
	C:log(T)	0,35) -0,01 (-0,11 ;	3,92	1,000 3850 N (0,00 ; 1,25) Très fort pour H1 1,000 5975 N	→	
	C:PP	0,08) 0,08 (-0,02 ;	-4,02	(0,00 ; 3,30) Très fort pour H0 1,000 2992 N (0,00 ; 1,19)	(t)	
	log(T):PP	0,18) 6,67 (6,39 ;	-2,21	Substantiel pour H0	(t)	
Argent bouleau	(JE)	6,95) 0,53 (0,24 ;	104,64	1,001 2941 N (3,51, 2,06)	Décisif pour H1	→
	C	0,79) -1,41 (-1,51 ;	1,54	1,001 3482 N (0,00 ; 4,10)	Substantiel pour	(→)
	log(T)	-1,30) -0,64 (-0,92 ;	61,92	H1 1,000 3197 N (0,00 ; 3,75)	Décisif pour H1	↓
	PP	-0,35) 0,05 (-0,05 ;	2,35	1,000 3421 N (0,00 ; 4,10)	Fort pour H1	↓
	C:log(T)	0,16) 0,03 (-0,09 ;	-2,97	1,001 3484 N (0,00 ; 1,62)	Forte corrélation	(t)
	C:PP	0,14) 0,18 (0,07 ;	-4,06	pour H0 1,000 6842 N (0,00 ; 4,72) Très forte corrélation	(t)	
	log(T):PP	0,30) 6,27 (6,03 ;	0,33	pour H0 1,000 3455 N (0,00 ; 1,60)	Anecdotique pour	(t)
européen charme	(JE)	6,51) 0,00 (-0,25 ;	99,44	H1 1,001 3124 N (3,49 ; 2,07)	Décisif pour H1	→
	C	0,25) -1,34 (-1,44 ;	-3,24	1,001 3318 N (0,00 ; 4,12)	Forte pour H0	(t)
	log(T)	-1,26) -0,40 (-0,66 ;	60,10	1,001 3342 N (0,00 ; 3,77)	Décisif pour H1	↓
	PP	-0,15) 0,43 (0,33 ;	-0,19	1,000 3368 N (0,00 ; 4,12)	Anecdotique pour	(t)
	C:log(T)	0,53) -0,03 (-0,14 ;	11,70	H0 1,001 3357 N (0,00 ; 1,65)	Décisif pour H1	→
	C:PP	0,07) 0,14 (0,04 ;	-4,17	1,000 7564 N (0,00 ; 4,82) Très fort pour H0 1,000 3312 N	(t)	
	log(T):PP	0,24) 5,83 (5,64 ;	-0,67	(0,00 ; 1,62)	Anecdotique pour	(t)
européen hêtre	(JE)	6,00) 0,05 (-0,11 ;	158,89	H0 1,000 3221 N (4,22 ; 1,37)	Décisif pour H1	→
	C	0,24) -0,74 (-0,82 ;	-3,17	1,000 3767 N (0,00 ; 2,74)	Forte pour H0	(t)
	log(T)	-0,67) 0,18 (-0,01 ;	41,90	1,000 3538 N (0,00 ; 2,62)	Décisif pour H1	↓
	PP	0,38) 0,23 (0,16 ;	-2,02	1,001 3328 N (0,00 ; 2,75)	Substantiel pour H0	(t)
	C:log(T)	0,30) -0,04 (-0,11 ;	6,39	1,000 3681 N (0,00, 1,13)	Décisif pour H1	→
	C:PP	0,04) -0,19 (-0,27 ;	-3,80	1,000 8040 N (0,00 ; 3,09) Très fort pour H0 1,001 3380 N	(t)	
	log(T):PP	-0,11) 7,25 (7,02 ;	3,17	(0,00 ; 1,09)	Fort pour H1	↓
Pédonculé chêne	(JE)	7,48) 0,28 (0,05 ;	130,30	1,001 3159 N (3,89, 1,92)	Décisif pour H1	→
	C	0,52) -1,44 (-1,53 ;	-1,35	1,000 3478 N (0,00 ; 3,82)	Substantiel pour H0	(t)
	log(T)	-1,35) -0,55 (-0,78 ;	60,67	1,000 3631 N (0,00 ; 3,54)	Décisif pour H1	↓
	PP	-0,30) 0,04 (-0,05 ;	2,99	1,000 3848 N (0,00 ; 3,82)	Fort pour H1	↓
	C:log(T)	0,13) 0,03 (-0,07,	-2,98	1,000 3565 N (0,00 ; 1,51)	Forte corrélation	(t)
	C:PP	0,13) 0,18 (0,09,	-4,10	pour H0 1,000 6246 N (0,00 ; 4,44) Très forte corrélation	(t)	
	log(T):PP	0,27) 7,05 (6,73,	1,48	pour H0 1,000 3918 N (0,00 ; 1,50)	Substantiel pour	(→)
Petites feuilles citron vert	(JE)	7,35) 0,07 (-0,22,	65,51	H1 1,001 2910 N (4,23, 1,88)	Décisif pour H1	→
	C	0,32) -1,27 (-1,38,	-2,93	1,000 4758 N (0,00 ; 3,74)	Forte pour H0	(t)
	log(T)	-1,18) -0,21 (-0,49,	47,98	1,000 3758 N (0,00 ; 3,46)	Décisif pour H1	↓
	PP	0,08) 0,18 (0,07,	-2,41	1,000 3870 N (0,00 ; 3,75)	Forte pour H0	(t)
	C:log(T)	0,29) -0,05 (-0,17,	0,13	1,000 4754 N (0,00 ; 1,53)	Anecdotique pour	(→)
	C:PP	0,06) 0,04 (-0,08,	-3,80	H1 1,000 6552 N (0,00 ; 4,14) Très fort pour H0 1,002 3871	(t)	
	log(T):PP	0,15)	-2,91	N (0,00 ; 1,49)	Fort pour H0	(t)

Tableau supplémentaire 2 : Résultats de la modélisation bayésienne du GDH pour chaque espèce. Les coefficients modélisés sont le refroidissement (C), la température de forçage (T), la photopériode (PP), l'interaction entre le refroidissement et la température de forçage (C:T), l'interaction entre le refroidissement et La photopériode (C:PP) et l'interaction entre la température et la photopériode (T:PP) sont prises en compte. Les catégories de preuve du facteur de Bayes (BF10) pour l'hypothèse alternative (H1) et l'hypothèse nulle (H0) sont adaptées de Jeffreys (1998), log() désignant le logarithme népérien.

Espèces	Médiane du paramètre [IC à 89 %] :	log(BF) Rhat	ESS	Preuve a priori	198,9 1,000 2838 N (9,39 ; 0,55)	Direction	
Shandong érable	(JE)	10,02 (9,80 ; 10,23) ;				Décisif pour H1	--
	C	-0,17 (-0,40 ; 0,05) ;	-1,33	1,000 2744 N (0,00 ; 1,09)		Substantiel pour H0	(†)
	log(T)	-0,33 (-0,41 ; -0,25) ;	9,71	1,000 2787 N (0,00 ; 1,19)		Décisif pour H1	↓
	PP	0,46 (0,24 ; 0,68) ;	3,53	1,000 3381 N (0,00 ; 1,10)	Très fort pour H1 3,72	1,000 2743 N (0,00 ;	↓
	C:log(T)	0,20 (0,12 ; 0,29) ;	0,44	Très fort pour H1 9,5	1,000 5516 N (0,00 ; 1,21)		--
	C:PP	-0,31 (-0,40 ; -0,23) ;					Décisif pour H1
log(T):PP	-0,13 (-0,22 ; -0,04) ;	0,78		H1 1,000 3490 N (0,00 ; 0,44)		Anecdotique pour	(†)
Dahurien bouleau	(JE)	9,31 (9,13 ; 9,50) ;	257,88	1,000 3423 N (8,63 ; 0,47)		Décisif pour H1	--
	C	0,17 (-0,03 ; 0,37) ;	-1,09	1,000 3568 N (0,00 ; 0,94)		Anecdotique pour	(†)
	log(T)	-0,32 (-0,38 ; -0,24) ;	11,93	H0 1,000 3488 N (0,00 ; 1,01)		Décisif pour H1	↓
	PP	-0,07 (-0,29 ; 0,11) ;	-1,86	1,001 3640 N (0,00 ; 0,95)		Substantiel pour H0	(†)
	C:log(T)	-0,03 (-0,11 ; 0,05) ;	-1,8	1,000 3628 N (0,00 ; 0,38)		Substantiel pour H0	(†)
	C:PP	-0,04 (-0,12 ; 0,03) ;	-2,78	1,000 7157 N (0,00 ; 1,06)		Forte pour H0	(†)
log(T):PP	0,07 (0,00 ; 0,16) ;	-0,91	1,001 3726 N (0,00 ; 0,37)		Anecdotique pour	(†)	
Turczaninow charme	(JE)	9,84 (9,69 ; 10,01)	220,79	H0 1,001 3239 N (9,11 ; 0,61)		Décisif pour H1	--
	C	-0,02 (-0,20 ; 0,16) ;	-2,36	1,001 3554 N (0,00 ; 1,21)		Forte pour H0	(†)
	log(T)	-0,36 (-0,42 ; -0,30) ;	17	1,001 3405 N (0,00 ; 1,35)		Décisif pour H1	↓
	PP	0,34 (0,16 ; 0,52) ;	2,06	1,000 3692 N (0,00 ; 1,21)		Substantiel pour	(→)
	C:log(T)	0,13 (0,06 ; 0,20) ;	1,57	H1 1,001 3560 N (0,00 ; 0,48)		Substantiel pour	(→)
	C:PP	-0,08 (-0,14 ; -0,01) ;	-1,77	H1 1,000 7309 N (0,00 ; 1,39)		Substantiel pour H0	(†)
log(T):PP	-0,11 (-0,18 ; -0,04) ;	0,73	1,000 3877 N (0,00 ; 0,47)		Anecdotique pour	(†)	
Sycamore érable	(JE)	9,60 (9,41 ; 9,80) ;	207,77	H1 1,000 2899 N (9,94 ; 0,72)		Décisif pour H1	--
	C	-0,12 (-0,32 ; 0,08) ;	-1,96	1,001 3621 N (0,00 ; 1,45)		Substantiel pour H0	(†)
	log(T)	0,08 (0,01 ; 0,16) ;	-1,99	1,000 3290 N (0,00 ; 1,39)		Substantiel pour H0	(†)
	PP	-0,17 (-0,39 ; 0,04) ;	-1,5	1,000 2771 N (0,00 ; 1,44)		Substantiel pour H0	(†)
	C:log(T)	0,26 (0,17 ; 0,34) ;	5,96	1,000 3660 N (0,00 ; 0,65)		Décisif pour H1	--
	C:PP	-0,02 (-0,11 ; 0,07) ;	-3,39	1,000 4743 N (0,00 ; 1,71)		Forte pour H0	(†)
log(T):PP	0,06 (-0,02 ; 0,16) ;	-1,7	1,000 2856 N (0,00 ; 0,61)		Substantiel pour H0	(†)	
Argent bouleau	(JE)	9,87 (9,62 ; 10,10)	145,03	1,001 2699 N (9,22 ; 0,86)		Décisif pour H1	--
	C	0,48 (0,24 ; 0,72) ;	1,87	1,001 2945 N (0,00 ; 1,72)		Substantiel pour	(→)
	log(T)	-0,32 (-0,41 ; -0,23) ;	7,5	H1 1,000 2833 N (0,00 ; 1,57)		Décisif pour H1	↓
	PP	-0,54 (-0,77 ; -0,27) ;	3,38	1,000 3217 N (0,00 ; 1,72)		Fort pour H1	↓
	C:log(T)	-0,02 (-0,11 ; 0,08) ;	-2,37	1,001 2883 N (0,00 ; 0,68)		Forte pour H0	(-)
	C:PP	0,00 (-0,11 ; 0,10) ;	-3,38	1,000 6042 N (0,00 ; 1,98)		Forte pour H0	(-)
log(T):PP	0,16 (0,06 ; 0,25) ;	0,96	1,000 3200 N (0,00 ; 0,67)		Anecdotique pour	(-)	
européen charme	(JE)	9,51 (9,31 ; 9,73) ;	174,84	H1 1,000 3077 N (9,22 ; 1,08)		Décisif pour H1	--
	C	-0,10 (-0,34 ; 0,11) ;	-2,48	1,001 3319 N (0,00 ; 2,16)		Forte pour H0	(-)
	log(T)	-0,26 (-0,35 ; -0,18) ;	5,6	1,000 3233 N (0,00 ; 1,97)		Décisif pour H1	↓
	PP	-0,33 (-0,57 ; -0,10) ;	-0,14	1,000 3076 N (0,00 ; 2,16)		Anecdotique pour	(-)
	C:log(T)	0,36 (0,27 ; 0,45) ;	12,43	H0 1,001 3376 N (0,00 ; 0,86)		Décisif pour H1	--
	C:PP	-0,04 (-0,14 ; 0,06) ;	-3,46	1,000 5684 N (0,00 ; 2,52)	Très fort pour H0	1,000 3109 N	(-)
log(T):PP	0,12 (0,03 ; 0,21) ;	-0,52	(0,00 ; 0,85)		Anecdotique pour	(-)	
européen hêtre	(JE)	9,16 (9,00 ; 9,33) ;	260,41	H0 1,001 3226 N (9,80 ; 0,80)		Décisif pour H1	--
	C	-0,08 (-0,24 ; 0,07) ;	-2,5	1,000 3377 N (0,00 ; 1,58)		Forte pour H0	(-)
	log(T)	0,24 (0,17 ; 0,30) ;	8,06	1,001 3358 N (0,00 ; 1,51)		Décisif pour H1	--
	PP	0,18 (0,00 ; 0,35) ;	-1,28	1,001 3666 N (0,00 ; 1,59)		Substantiel pour H0	(-)
	C:log(T)	0,24 (0,17 ; 0,31) ;	8,57	1,000 3378 N (0,00 ; 0,65)		Décisif pour H1	(-)
	C:PP	-0,07 (-0,14 ; 0,01) ;	-2,55	1,000 5838 N (0,00 ; 1,79)		Forte pour H0	(-)
log(T):PP	-0,18 (-0,25 ; -0,11) ;	4,8	1,000 3603 N (0,00 ; 0,63)		Décisif pour H1	↓	
Pédonculé chêne	(JE)	10,44 (10,21 ; 10,64) ;	263,17	1,000 2771 N (9,57 ; 0,70)		Décisif pour H1	--
	C	0,26 (0,03 ; 0,47) ;	-0,6	1,000 3705 N (0,00 ; 1,40)		Anecdotique pour	(-)
	log(T)	-0,39 (-0,47 ; -0,31) ;	12,84	H0 1,000 3381 N (0,00 ; 1,30)		Décisif pour H1	↓
	PP	-0,50 (-0,72 ; -0,28) ;	3,89	1,000 3412 N (0,00 ; 1,40)	Très fort pour H1	1,000 3765 N	↓
	C:log(T)	0,00 (-0,09 ; 0,09) ;	-2,32	(0,00 ; 0,55)		Forte pour H0	(-)
	C:PP	0,02 (-0,08 ; 0,11) ;	-3,26	1,000 7144 N (0,00 ; 1,63)		Forte pour H0	(-)
log(T):PP	0,17 (0,09 ; 0,26) ;	2,38	1,000 3459 N (0,00 ; 0,55)		Fort pour H1	--	
Petites feuilles citron vert	(JE)	10,25 (9,95 ; 10,54) ;	114,81	1,000 2911 N (9,82 ; 0,89)		Décisif pour H1	--
	C	0,02 (-0,24 ; 0,27) ;	-2,42	1,000 4708 N (0,00 ; 1,76)		Forte corrélation	(-)
	log(T)	-0,24 (-0,34 ; -0,15) ;	4,11	pour H0 1,000 4156 N (0,00 ; 1,63)	Très forte corrélation		↓
	PP	-0,17 (-0,46 ; 0,10) ;	-1,89	pour H1 1,000 3709 N (0,00 ; 1,77)		Substantiel pour H0	(-)
	C:log(T)	0,15 (0,05 ; 0,25) ;	0,26	1,000 5016 N (0,00 ; 0,72)		Anecdotique pour	(-)
	C:PP	-0,07 (-0,18 ; 0,04) ;	-2,93	H1 1,000 6312 N (0,00 ; 1,95)		Forte pour H0	(-)
log(T):PP	0,03 (-0,08 ; 0,14) ;	-2,24	1,000 3737 N (0,00 ; 0,70)		Substantiel pour H0	(-)	

Matériel supplémentaire : Le suivi du flux d'isotopes de l'eau dans les bourgeons permet d'identifier le début de l'endodormance, mais pas la levée de dormance, chez les arbres des régions tempérées.

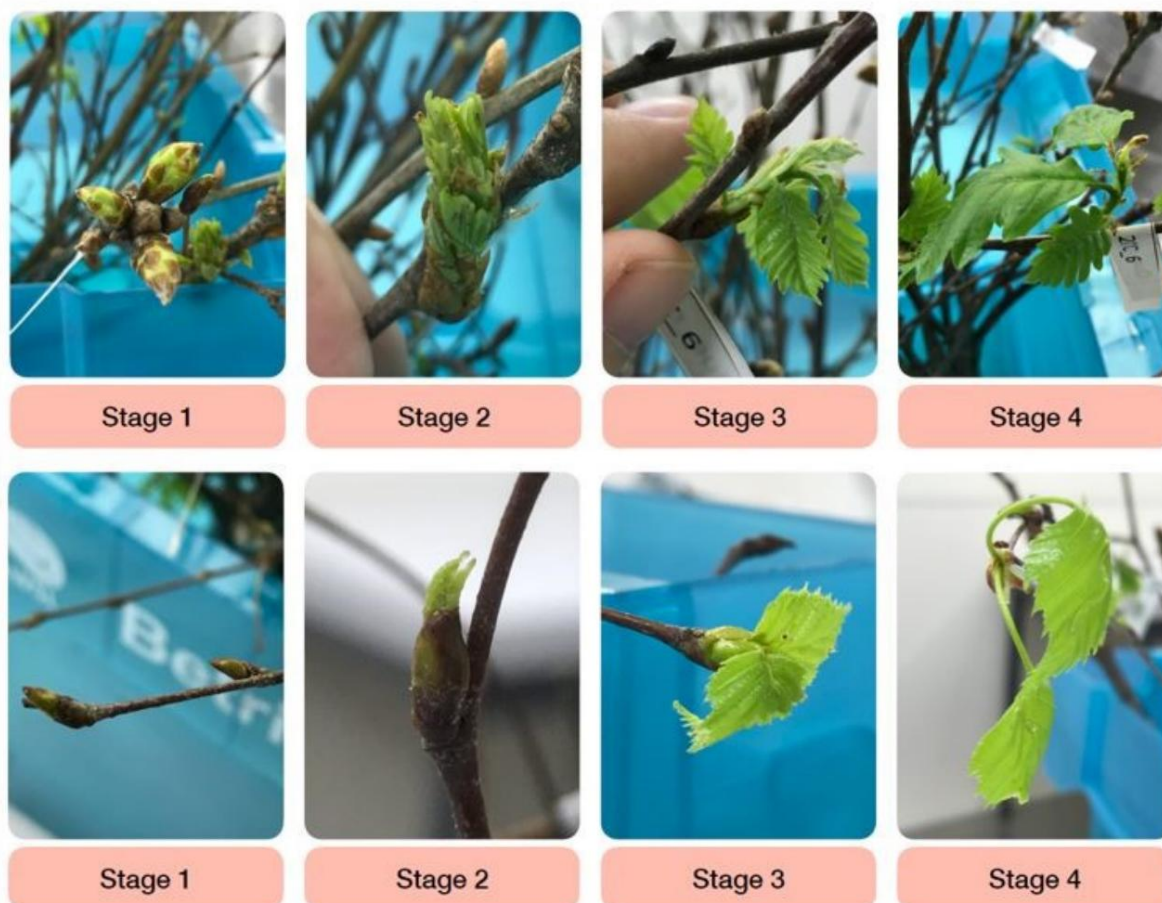


Figure supplémentaire 1 : Représentation visuelle des stades phénologiques printaniers utilisés pour classer le débourrement des espèces d'arbres à feuilles caduques. Sont illustrés des exemples représentatifs pour le chêne (en haut) et les boutures de bouleau (en bas).

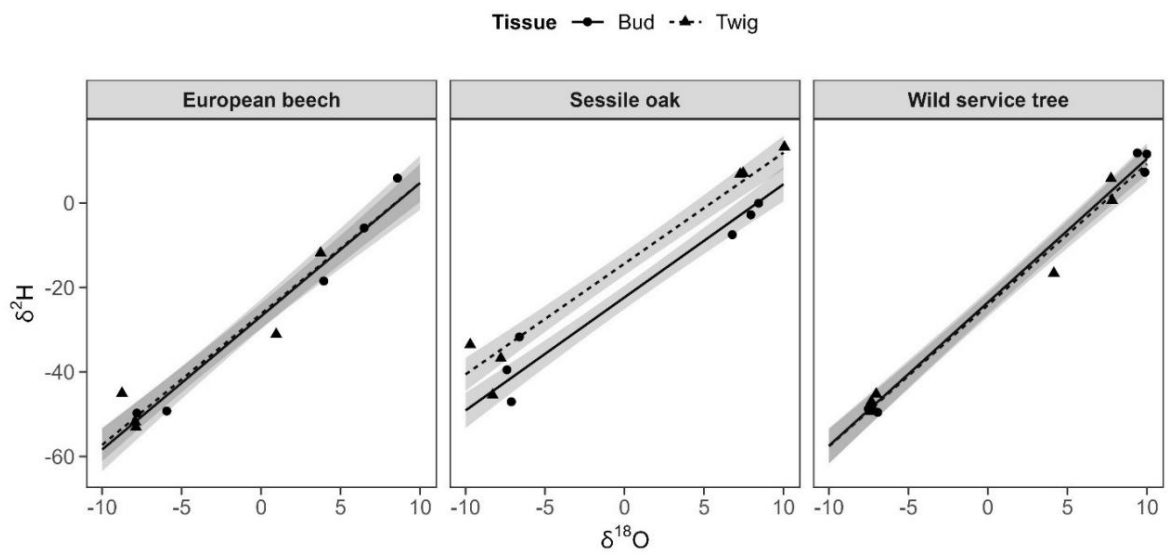


Figure supplémentaire 2 : Relation entre les isotopes de l'oxygène ( $\delta^{18}\text{O}$ ) et de l'hydrogène ( $\delta^2\text{H}$ ) contenus dans l'eau des bourgeons et des brindilles de jeunes arbres en pot mesurés pendant l'hiver 2022.

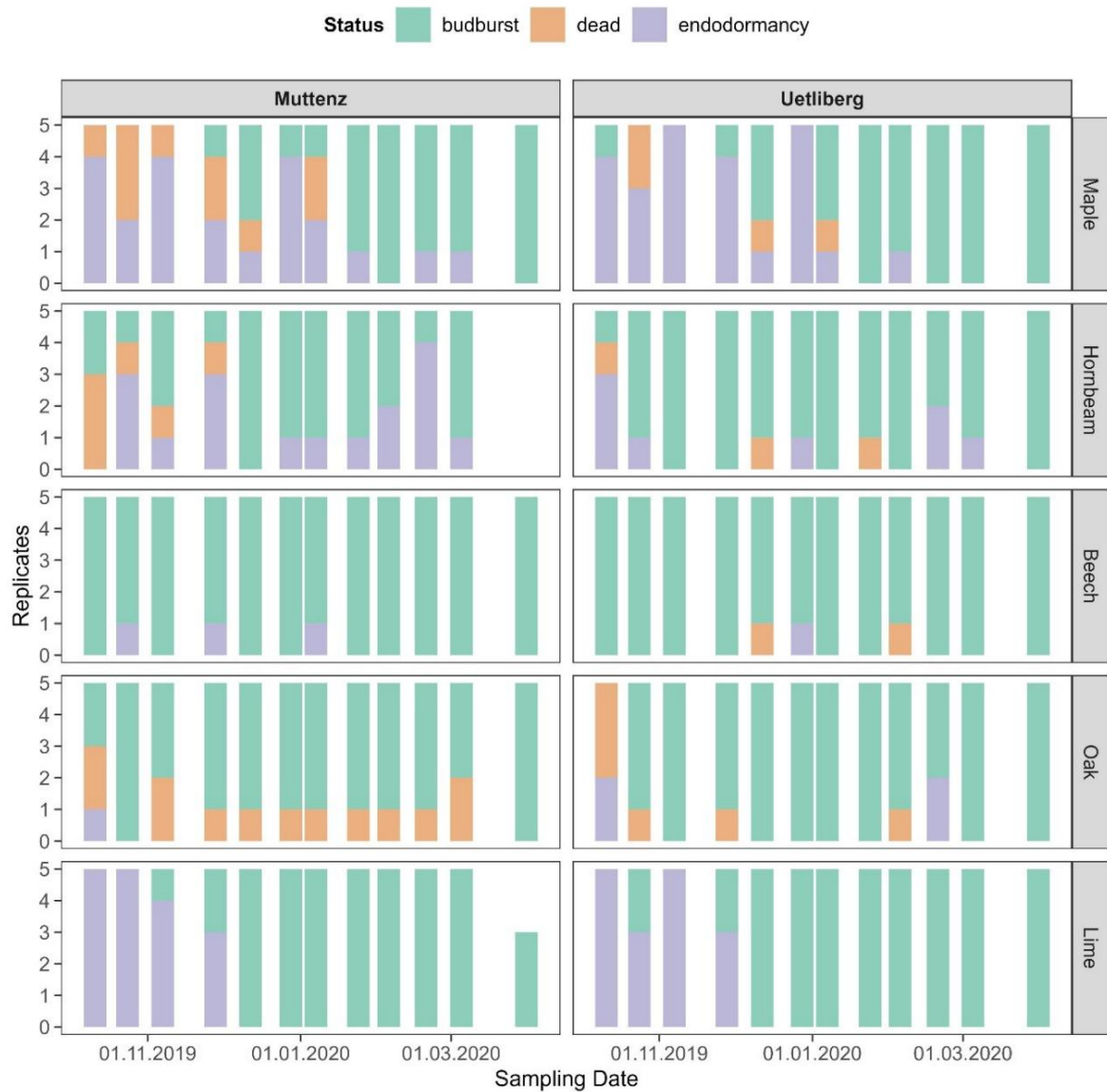


Figure supplémentaire 3 : État des boutures à la fin de l'expérience en fonction de la date d'échantillonnage. Le vert (débourrement) indique les boutures ayant débourré avant fin avril, l'orange (mortes) indique les boutures mortes en chambre climatique et le lilas (endodormance) indique les boutures ayant survécu jusqu'à la fin de l'expérience mais n'ayant pas pu débourrer malgré plusieurs mois de forçage à 20 °C et 24 h de photopériode.

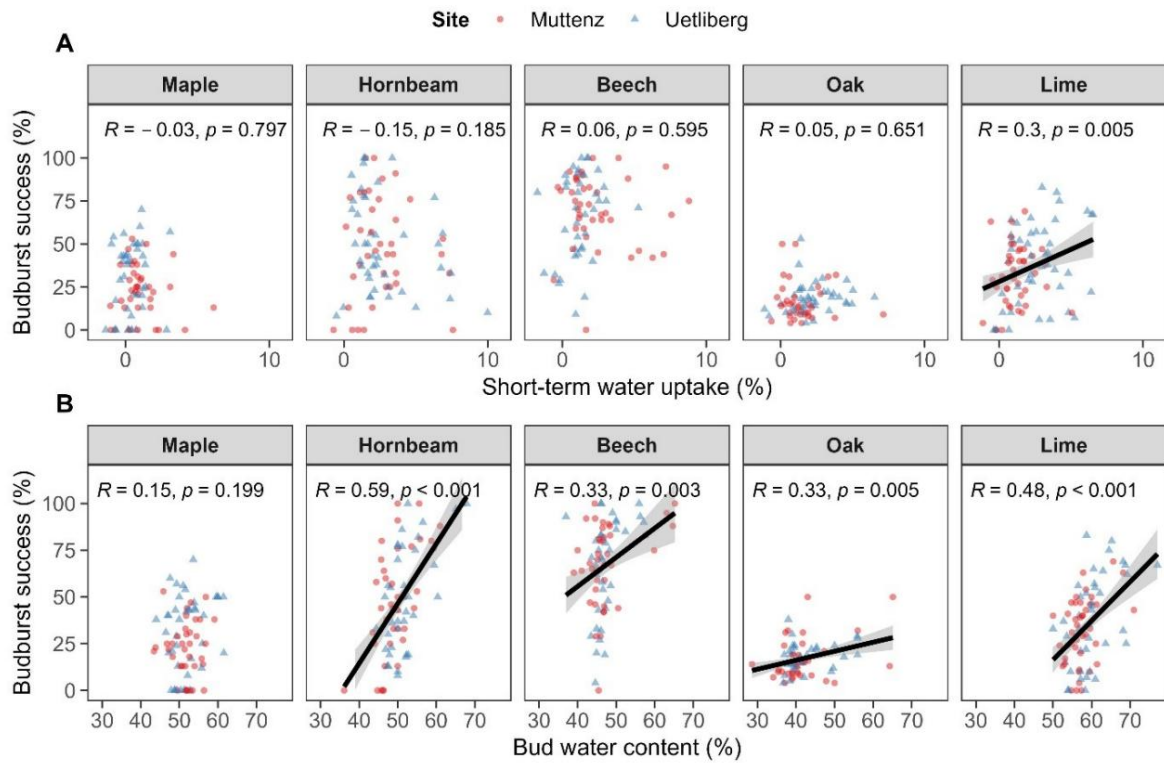


Figure supplémentaire 4 : (A) Corrélation entre le taux de réussite du débournement et l'absorption d'eau à court terme et (B) la teneur en eau des bourgeons. Les lignes continues et les zones ombrées représentent les prédictions du modèle et leurs intervalles de confiance à 90 %, tandis que les points représentent les données brutes. Les différents sites sont illustrés par des triangles bleus pour Uetliberg (site de haute altitude) et des cercles rouges pour MuttENZ (site de basse altitude).

Tableau supplémentaire 1 : Aperçu des campagnes d'échantillonnage représentées par la date et le jour de l'année (DoY).

Campagne 1	Date de l'année	Commentaire
	10.10.2019 283	
2	23.10.2019 296	
3	06.11.2019 310	
4	27.11.2019 331	
5	11.12.2019 345	
6	27.12.2019 361	
7	06.01.2020 6	
	15.01.2020 15	prélèvements supplémentaires pour analyse isotopique
8	24.01.2020 24	
9	29.01.2020 29	prélèvements supplémentaires pour analyse isotopique
10 11	06.02.2020 37	
12	13.02.2020 44	prélèvements supplémentaires pour analyse isotopique
13	19.02.2020 50	
14	05.03.2020 65	
15	31.03.2020 91	

Tableau supplémentaire 2 : Jour de l'année (JdA) prévu pour le débourrement. Le JdA du débourrement était reconstitué à partir du temps thermique de débourrement observé en chambre climatique et du

La température observée sur le site était la suivante : pour toutes les espèces, la campagne d'échantillonnage avant le débourrement était... utilisé pour la prédiction.

Site	Espèce	Date prévue de débourrement		
		Moyenne	Plus tôt	Plus tard
MuttENZ	Érable	112	105	115
Charme de MuttENZ		81	79	82
MuttENZ	Hêtre	104	103	107
MuttENZ	Chêne 103		100	111
MuttENZ	Citron vert 104		91	115
Érable d'Uetliberg	108		106	109
Charme d'Uetliberg	103		97	106
Uetliberg	Hêtre 110		106	114
Uetliberg	Chêne	103	100	108
Uetliberg	Citron vert	102	97	106

Matériel supplémentaire : Le marquage isotopique stable révèle les flux d'eau et de carbone dans les jeunes arbres des régions tempérées avant le débourrement.

## Calculs supplémentaires

Calcul de l'humidité relative de l'air

L'humidité relative de l'air a été mesurée à l'intérieur de la chambre climatique, mais pas à l'intérieur de la tente. Par conséquent, nous avons calculé la pression de vapeur saturante à l'intérieur de la tente ( $e_s$ ) à l'aide de la formule d'August-Roche-Magnus (équation 1), où  $T$  représente la température à l'intérieur de la chambre climatique en °C.

$$e_s = 6.11 \cdot \exp \left( \frac{17,625 \cdot T}{T + 243.04} \right) \quad (1)$$

La pression de vapeur ( $e$ ) a été calculée comme la pression partielle de la vapeur d'eau dans l'air ( $p_{H_2O}$ ) en utilisant l'équation 2, où  $x_{H_2O}$  est la fraction de  $H_2O$  dans l'atmosphère en ppm (mesurée par L2120-i, Picarro Inc., Santa Clara, CA, États-Unis), et  $p$  est la pression atmosphérique moyenne sur 5 avril 2022 mesurée à la station météorologique de l'institut ( $\approx 95,0$  kPa).

$$e = p_{H_2O} = x_{H_2O} \cdot p \quad (2)$$

Ensuite, l'humidité relative de l'air (HR) à l'intérieur de la tente a été calculée à partir de  $e$  et  $e_s$  en utilisant l'équation 3.

$$RH = \frac{e}{e_s} \cdot 100 \quad (3)$$

Calcul de la fraction de marqueur incorporée dans les tissus végétaux

Pour une meilleure compréhension de l'excès de marquage  $^2H_2O$ , la fraction moyenne du marqueur incorporé dans les tissus végétaux ( $\mu_{incorp}$ ) a été estimée pour l'expérience 1 à partir de la moyenne isotopique composition du sol ( $\mu_{^2Hsol}$ ), directement déterminée après l'étiquetage souterrain, le fond ( $\mu_{^2Hfond}$ ) et l'échantillon ( $\mu_{^2Héchantillon}$ ), Équation 4).

$$\mu_{incorp} (\%) = \mu_{^2Héchantillon} \cdot \frac{\mu_{^2Hsol} - \mu_{^2Hfond}}{\mu_{^2Hsol} - \mu_{^2Hfond}} = \frac{\mu_{^2H}}{\mu_{^2Hsol} - \mu_{^2Hfond}} \quad (4)$$

L'écart type de l'étiquette incorporée dans les tissus végétaux ( $\sigma_{incorp}$ ) a été calculé comme un propagation de l'incertitude de la moyenne et de l'écart type de la composition isotopique de sol, fond et échantillon (Équation 5).

$$\sigma_{incorp} (\%) = \sqrt{\frac{\sigma_{\mu_{^2Héchantillon}}^2}{(\mu_{^2Hsol} - \mu_{^2Hfond})^2} + \frac{\sigma_{\mu_{^2Hsol}}^2}{(\mu_{^2Hsol} - \mu_{^2Hfond})^2} + \frac{\sigma_{\mu_{^2Hfond}}^2}{(\mu_{^2Hsol} - \mu_{^2Hfond})^2}} \quad (5)$$

Le calcul des trois dérivées partielles a conduit à l'équation 6.

$$\text{incorp}(\%) = \frac{1}{\mu! 2\text{Hsol} \uparrow \mu! 2\text{Hfond}} \cdot \frac{2}{\mu! 2\text{H}} \cdot \frac{2}{\mu! 2\text{Hsol} \uparrow \mu! 2\text{Hfond2}} \cdot \frac{2}{! 2\text{Hbackground}} \cdot \frac{2}{\mu! 2\text{H}} \cdot \frac{2}{\mu! 2\text{Hsol} \uparrow \mu! 2\text{Hfond2}} \cdot \frac{2}{! 2\text{Hsol}} \quad (6)$$

Pour l'expérience 2, la fraction moyenne du marqueur incorporée dans le tissu végétal et l'écart type correspondant ont été calculés de la même manière que pour l'expérience 1.

### Tableaux supplémentaires

Tableau supplémentaire 3 : Caractérisation des jeunes arbres en pot. La hauteur  $\pm$  écart-type correspond à la hauteur et à l'écart-type de tous les jeunes arbres étudiés dans l'expérience. les espèces respectives.

	Hauteur $\pm$ écart-type	Âge	Origine des graines	Taille du pot	Anatomie du bois
<i>F. sylvatica</i>	50 $\pm$ 9 cm	5 ans	47°11' N, 7°32' E	4 l	Diffuse-poreux
<i>P. sylvestris</i>	87 $\pm$ 9 cm	5 ans	46°18' N, 7°37' E	3 l	Trachéïdes
<i>Q. petraea</i>	83 $\pm$ 16 cm	5 ans	47°26' N, 7°47' E	3 l	<i>S. torminalis</i>
	83 $\pm$ 14 cm	2 ans	47°44' N, 8°34' E	4 l	Poreux annulaire Diffus-poreux

Tableau supplémentaire 4 : Approximation de la fraction moyenne d'étiquette (%) incorporée dans le tissu végétal et écart-type correspondant ( $\mu \pm$ ) au début de la phase de forçage de l'expérience 1. La fraction d'étiquette a été calculée à partir de la moyenne et de l'écart-type correspondant écart de la composition isotopique (valeurs 2H dans) de l'excès de marqueur, du sol marqué et arrière-plan utilisant les équations 4 et 6.

Espèces	Tissu	Marque intégrée	Excès d'étiquettes	sol étiqueté	Arrière-plan
		( $\mu \pm$ ) fraction (%)	( $\mu \pm$ ) $\Delta 2\text{H}(\text{‰})$	( $\mu \pm$ ) $! 2\text{Hsol} (\text{‰}) - ! 2\text{Hbackground} (\text{‰})$	( $\mu \pm$ )
<i>S. torminalis</i>	Bourgeons	2,2 $\pm$ 1,1	10 $\pm$ 2	399 $\pm$ 212	138 $\pm$ 2
	brindilles	1,7 $\pm$ 0,8	7 $\pm$ 2	399 $\pm$ 212	138 $\pm$ 4
	Tige	14,2 $\pm$ 6,2 $\uparrow$	69 $\pm$ 12	399 $\pm$ 212	186 $\pm$ 2
<i>Q. petraea</i>	Bourgeons	0,1 $\pm$ 0,1 $\uparrow$	0 $\pm$ 4	273 $\pm$ 213	129 $\pm$ 5
	brindilles	1,4 $\pm$ 1,0 19,3	14 $\pm$ 4	273 $\pm$ 213	126 $\pm$ 5
	Tige	$\pm$ 11,4	70 $\pm$ 4	273 $\pm$ 213	188 $\pm$ 2
<i>F. sylvatica</i>	Bourgeons	2,6 $\pm$ 0,5	12 $\pm$ 2	423 $\pm$ 52	139 $\pm$ 4
	brindilles	2,7 $\pm$ 0,3	12 $\pm$ 5	423 $\pm$ 52	140 $\pm$ 6
	Tige	11,1 $\pm$ 1,2	55 $\pm$ 10	423 $\pm$ 52	171 $\pm$ 4
<i>P. sylvestris</i>	Bourgeons	1,6 $\pm$ 0,5	10 $\pm$ 6	554 $\pm$ 208	163 $\pm$ 2
	brindilles	2 $\pm$ 0,7	12 $\pm$ 12	554 $\pm$ 208	145 $\pm$ 6
	Tige	10,5 $\pm$ 3,4	67 $\pm$ 11	554 $\pm$ 208	183 $\pm$ 3

Tableau supplémentaire 5 : Approximation de la fraction moyenne d'étiquette (%) incorporée dans le tissu végétal et écart-type correspondant ( $\mu \pm \sigma$ ) au début de la phase de forçage de l'expérience 2. La fraction d'étiquette a été calculée à partir de la moyenne et de l'écart-type correspondant écart de la composition isotopique (valeurs  $^2\text{H}$  dans ) de l'excès de marqueur, du sol marqué et arrière-plan utilisant les équations 4 et 6.

Espèces	Tissu	Marque intégrée ( $\mu \pm \sigma$ )	Excès d'étiquettes ( $\mu \pm \sigma$ )	vapeur étiquetée ( $\mu \pm \sigma$ )	Arrière-plan ( $\mu \pm \sigma$ )
		fraction (%)	$!2\text{H}(\text{ )}$	$!2\text{Hvapor}(\text{ )}$	$!2\text{Hbackground}(\text{ )}$
Q. petraea	Bourgeons	12,4 ± 6	64 ± 32	491 ± 247	-22 ± 5
	brindilles	10,5 ± 5,1	53 ± 21	491 ± 247	-17 ± 5
	Tige	3,7 ± 1,6	21 ± 8	491 ± 247	-78 ± 2
F. sylvatica	Bourgeons	9,8 ± 5,0	51 ± 9	491 ± 247	-26 ± 4
	brindilles	7,2 ± 3,4	38 ± 7	491 ± 247	-31 ± 6
	Tige	7,2 ± 3,3	40 ± 45	491 ± 247	-56 ± 4
P. sylvestris	Bourgeons	3,7 ± 1,7	20 ± 5	491 ± 247	-50 ± 2
	brindilles	3,7 ± 1,7	20 ± 18	491 ± 247	-36 ± 6
	Tige	2,3 ± 1,0	13 ± 8	491 ± 247	-67 ± 3

## Figures supplémentaires

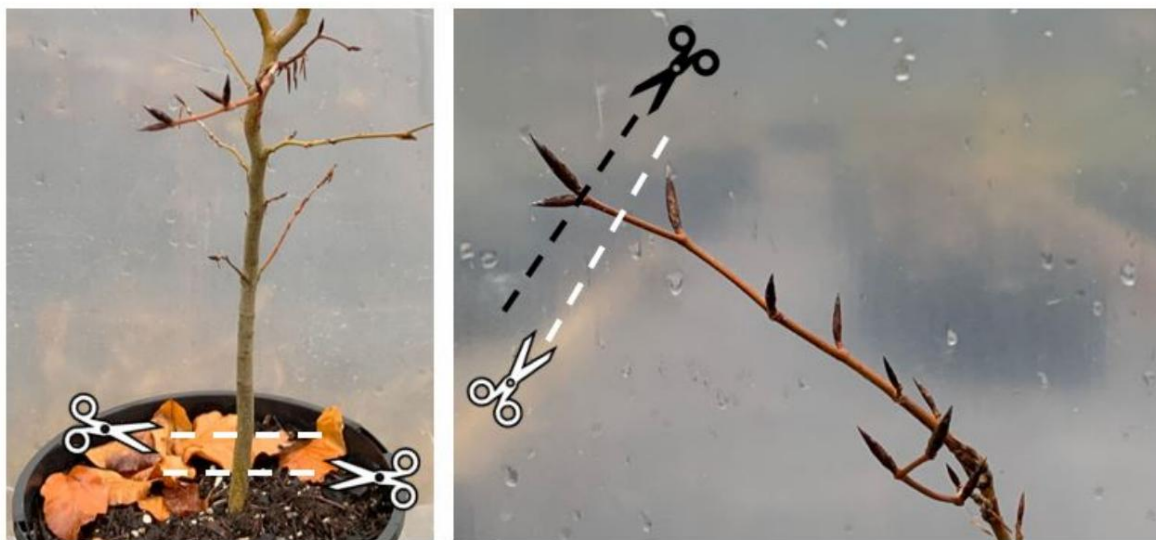


Figure supplémentaire 5 : Illustration de l'échantillonnage des tiges (à gauche) et de l'échantillonnage des rameaux et des bourgeons (à droite). Des échantillons de tige de 2 cm ont été prélevés à environ 3-5 cm au-dessus du sol, tandis qu'au moins 5 Des rameaux et des bourgeons ont été prélevés sur les parties les plus supérieures du jeune arbre. Les bourgeons ont été détachés. à environ 1-2 mm au-dessus de l'interface rameau-bourgeon (ciseaux noirs). Les rameaux ont été coupés à 1-2 cm. sous le bourgeon (ciseaux blancs).

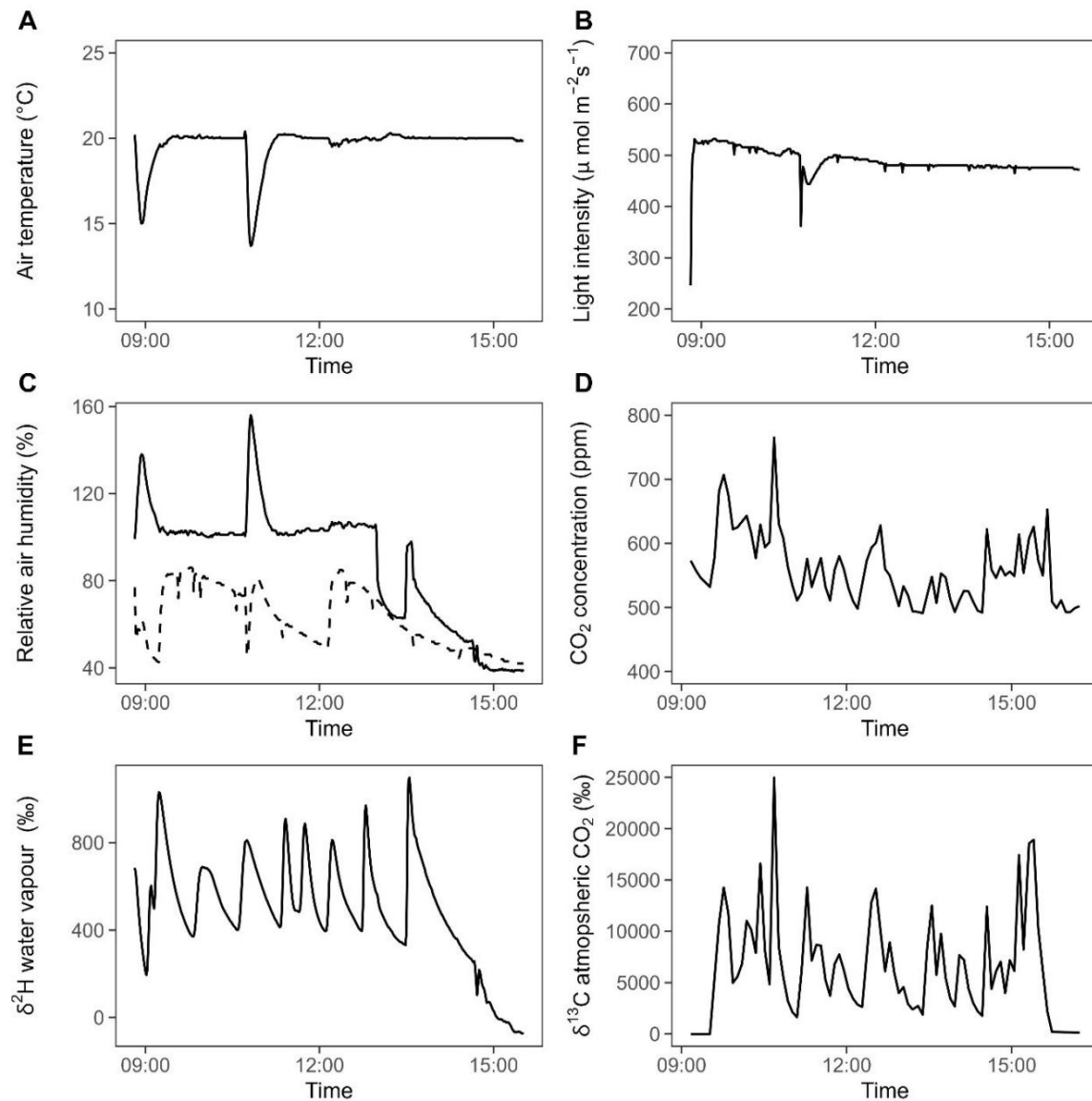


Figure supplémentaire 6 : Illustration des conditions expérimentales de l'expérience 2 lors du marquage atmosphérique. (A) La température de l'air et (B) l'intensité lumineuse ont été mesurées à l'intérieur de la chambre climatique. (C) L'humidité relative (HR) de l'air est représentée par une ligne pointillée pour la mesure à l'intérieur de la chambre, tandis que les lignes continues représentent l'HR estimée à l'intérieur de la tente placée dans la chambre climatique. (D) La concentration de  $\text{CO}_2$  et (E, F) les isotopes stables ont été mesurés à l'intérieur de la tente. L'HR dans la tente a été calculée à partir de la pression de vapeur saturante et de la pression de vapeur d'eau à la température de l'air de la chambre climatique.

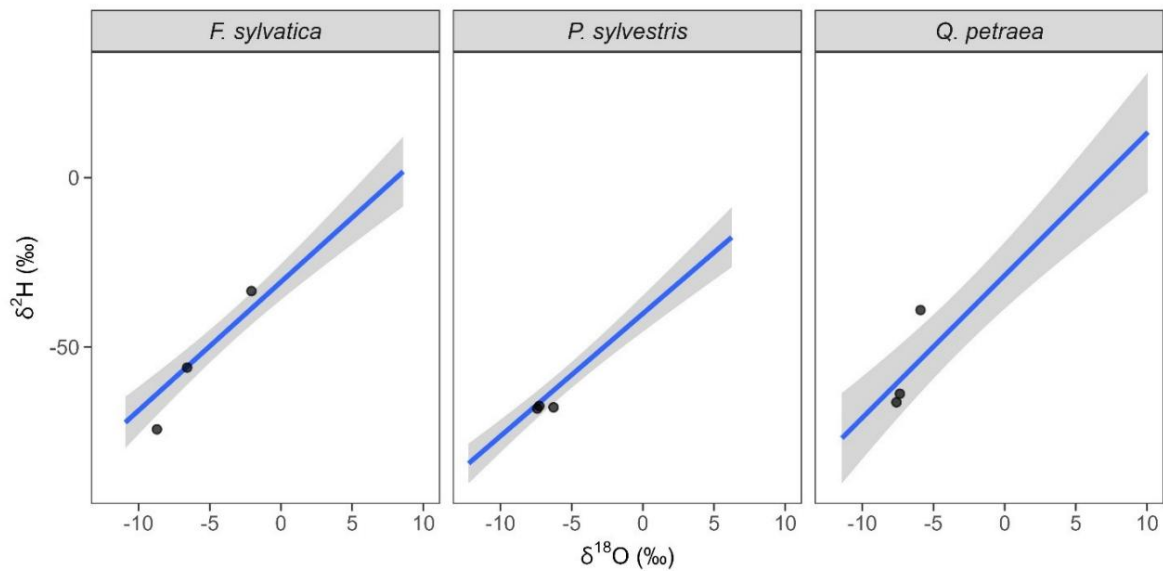


Figure supplémentaire 7 : Illustration de la composition isotopique de l'eau du sol dans l'expérience 2 après le marquage atmosphérique avec de la vapeur d'eau enrichie en  $2\text{H}_2\text{O}$  affichée sous forme de points noirs. Les lignes de régression avec intervalles de confiance correspondants de 0,95 représentent la relation linéaire entre  $\delta^2\text{H}$  et  $\delta^{18}\text{O}$  déterminée à partir de l'eau tissulaire de trois jeunes plants non marqués après sept jours de la phase de refroidissement et de trois jeunes plants à la dernière date d'échantillonnage de la phase de forçage.

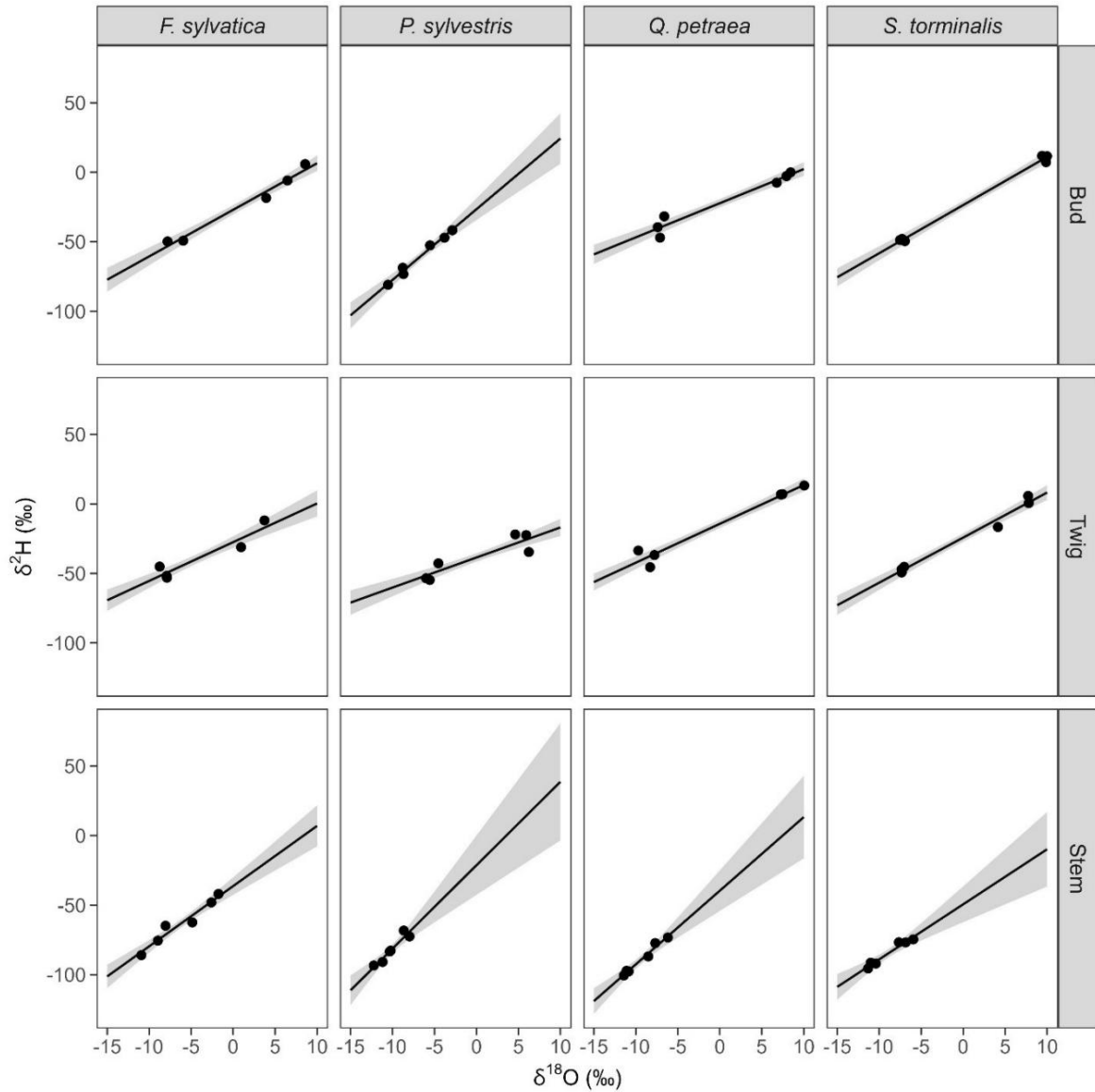


Figure supplémentaire 8 : Illustration de la relation linéaire spécifique à l'espèce et au tissu avec les intervalles de confiance correspondants de 0,95 entre  $\delta^2\text{H}$  et  $\delta^{18}\text{O}$ . La relation linéaire a été déterminée à partir de trois jeunes plants non marqués après sept jours de la phase de refroidissement et à partir de trois jeunes plants à la dernière date d'échantillonnage de la phase de forçage de l'expérience 1 (points noirs).

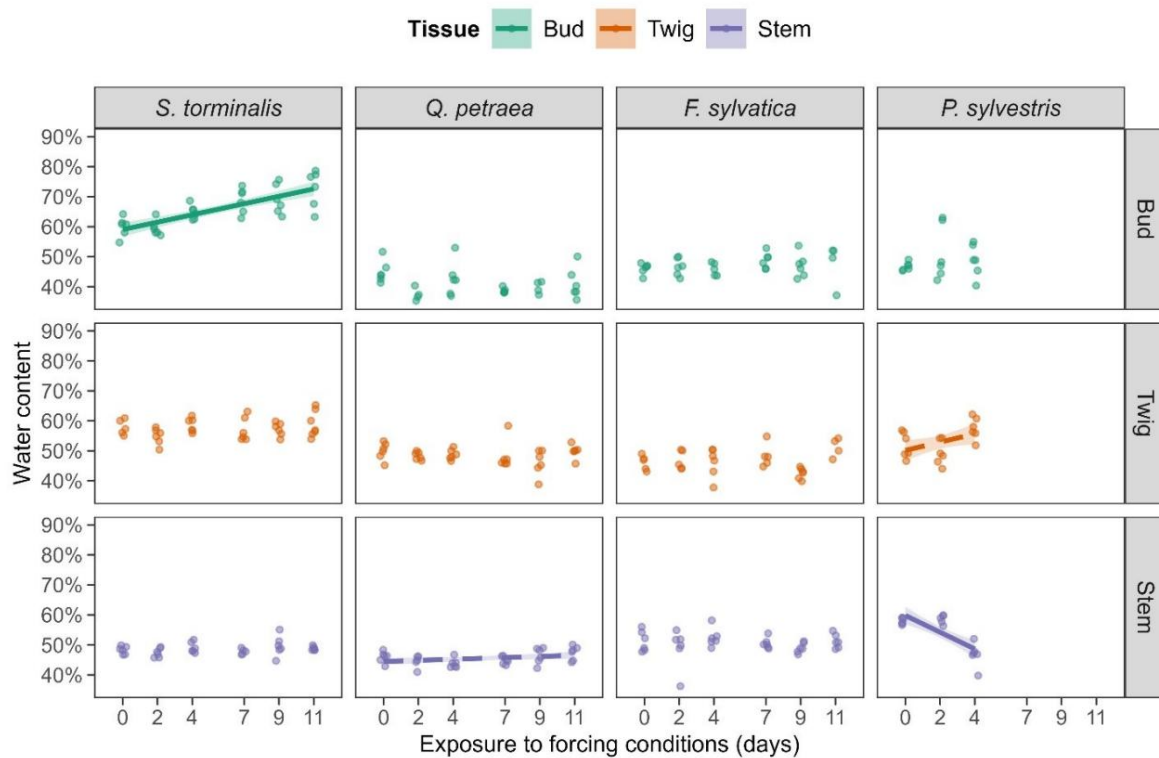


Figure supplémentaire 9 : Évolution de la teneur en eau en fonction de l'augmentation des conditions de forçage dans l'expérience 1 pour chaque espèce et tissu étudié. Les droites de régression, avec leurs intervalles de confiance à 95 %, indiquent le sens des corrélations. Les traits pleins représentent les corrélations significatives ( $P \geq 0,050$ ), tandis que les traits pointillés représentent les corrélations faibles, mais non significatives ( $0,050 < P < 0,100$ ).

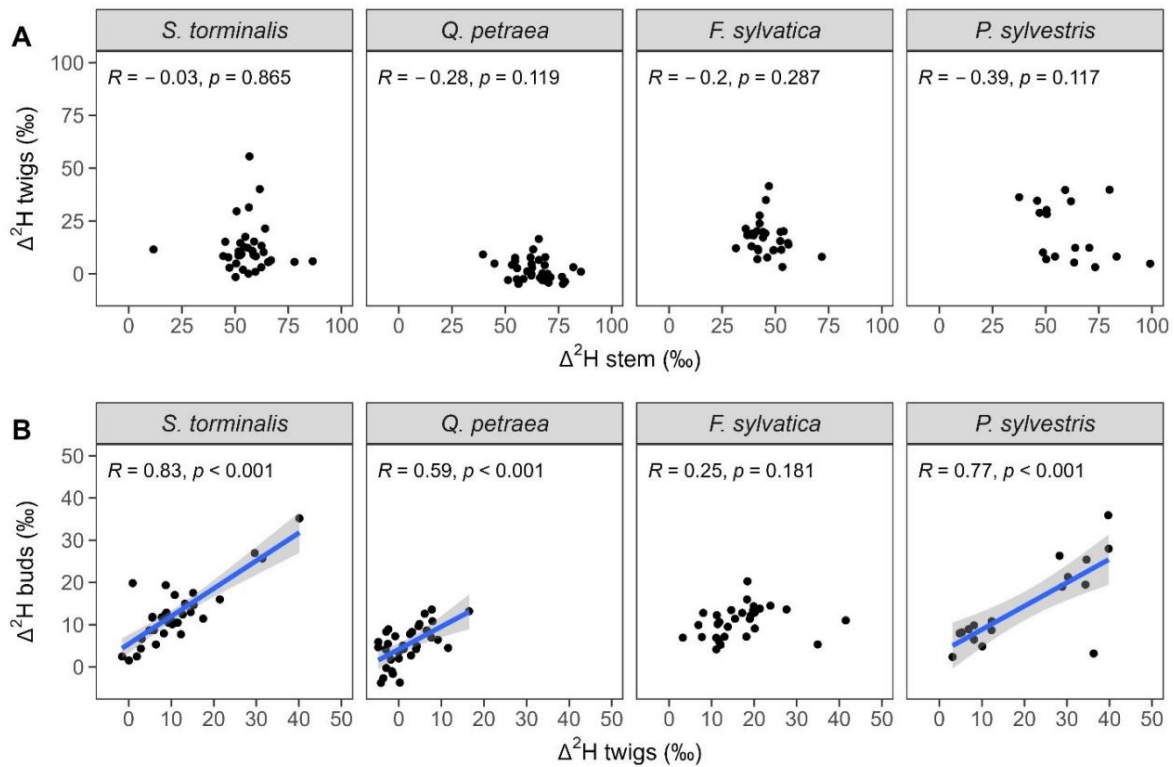


Figure suppl mentaire 10 : (A) Corr lation entre la hauteur de la tige et celle du rameau , et (B) corrr lation entre la hauteur du rameau et celle du bourgeon dans l'exp rience 1 pour chaque esp ce  tudi e. Les droites de r gression, avec leurs intervalles de confiance   0,95, repr sentent les corrr lations significatives ( $P \geq 0,050$ ).

## Matériel supplémentaire : Impacts de la réduction des précipitations et de la précocité du printemps sur la phénologie intra- et interspécifique compétition entre les jeunes hêtres, chênes et tilleuls

### Tableaux supplémentaires

Tableau supplémentaire 1 : Caractérisation des jeunes arbres plantés. Hauteur  $\pm$  écart-type et Le diamètre  $\pm$  écart-type correspond à la hauteur et au diamètre avec l'écart-type correspondant. de tous les jeunes plants évalués au printemps 2021, au début de l'expérience.

Espèces	Taper	Hauteur $\pm$ écart-type	Diamètre $\pm$ écart-type	Âge	Origine des graines
Hêtre européen	Quickpot	32,4 $\pm$ 7,3 cm	4,9 $\pm$ 0,8 mm	2 ans	47°11' N, 7°32' E
chêne sessile	Quickpot	36,0 $\pm$ 10,5 cm	5,3 $\pm$ 1,1 mm	2 ans	47°24' N, 8°11' E
Tilleul à petites feuilles	Quickpot	27,4 $\pm$ 6,7 cm	4,4 $\pm$ 1,1 mm	2 ans	Süddeutschland (823 07)
Tilleul à petites feuilles	Racine nue	45,7 $\pm$ 12,1 cm	7,8 $\pm$ 2,1 mm	2 ans	Süddeutschland (823 07)

Tableau supplémentaire 2 : Efficacité du traitement de réchauffement passif au cours du printemps 2022 et 2023. Toutes les températures correspondent aux températures mesurées en °C à l'aide de thermocouples. (Sonde thermocouple modèle HYP1, Omega Engineering Inc., Norwalk, CT, États-Unis) à l'intérieur les bouteilles en PET (réchauffement passif) ou dans des conditions ambiantes extérieures (témoin).

	Date	Réchauffement passif			Contrôle			Effet							
		moyenne	min	max	moyenne	min	max	moyenne	min	max					
2022	DOY 18-103	6,2	-0,9	17,9	5,4	-2,1	10,5	-1	15,4	0,8	-3,2	10,4	0,1	2,5	
	partir de 18)	3,4	févr.	5,1	3	-1,2	17,1	4,2	-1,1	0,4	-1,2	13,4	0,9	-0,9	
		7,8	7,9		21,6	6,9	1,3	18,5	6,9	19,3	0,9	1,2	15,9	1	
	mar													-0,2	2,3
	avril (jusqu'au 13)													0,1	2,6
2023	DOY 18-103	5	-0,7	15,9	4,3	-0,5	11,7	0,7	-0,2	4,2					
	janv. (à partir du 18)	1,9	-1,1	6,3	1,9	-0,9	5,2	0	-0,2	1,1					
	févr.	3,9	-2,2	15,4	3,2	-1,8	11,4	0,7	-0,4	4					
	mar	7,6	1,4	20,1	6,8	1,6	15,3	0,8	-0,2	4,8					
	avril (jusqu'au 13)	9	3	19,1	8,4	3,2	15,4	0,6	-0,2	3,7					

Tableau supplémentaire 3 : Résultats de la modélisation bayésienne par espèce du volume foliaire ! 13C.

Les performances du modèle sont indiquées par le coefficient de détermination  $R^2$  (Rhat) et la taille effective de l'échantillon (ESS), tandis que l'interprétation statistique du modèle a été réalisée à l'aide des facteurs de Bayes (BF) et des régions d'équivalence pratique (ROPE). ROPE indique l'espace des paramètres utilisé pour l'équivalence.

Le test d'équivalence, tandis que  $\log(\text{BF})$  indique la probabilité a posteriori de l'hypothèse alternative (H1) par rapport à l'hypothèse nulle (H0), avec  $\log(\text{BF}) > 1,1$  indiquant des preuves en faveur de l'hypothèse alternative de H1.

Espèces	Paramètre	Médian ( $\pm 0,89$ IC)	Équivalence	ROPE	$\log(\text{BF})$	Rhat	ESS	Avant ( $\mu, \sigma$ ) N
Hêtre	(Intercepter)	-30,5 (-30,64, -30,34)	(-0,09 ; 0,09)	-0,96	Rejeté	928,3	1,000	4457 (-30,54, 2,31)
	Échantillonnage août	(-1,11 ; -0,81) 0,29	(-0,09 ; 0,09)		Rejeté	19,5	1,000	4334 N (0, 4,61)
	Sécheresse oui	(0,14 ; 0,44) 0,02	(-0,09 ; 0,09)		Rejeté	0,75	1,000	4768 N (0, 4,61)
	Année 2023	(-0,18 ; 0,19) -0,18	(-0,09 ; 0,09)	Indécis		-3,67	1,000	3706 N (0, 4,61)
	Quercus de compétition	(-0,31, -0,06) 0,37	(-0,09 ; 0,09)	Indécis		-1,28	1,000	5605 N (0, 5,08)
	Concours Tilia	(0,25 ; 0,5)	(-0,09 ; 0,09)		Rejeté	4,7	1,000	5853 N (0, 5,04)
	Sécheresse oui : Année 2023	0,5 (0,29 ; 0,7)	(-0,09 ; 0,09)		Rejeté	3,42	1,000	4312 N (0, 5,29)
	Échantillonnage en août : Année 2023	0,47 (0,25 ; 0,67)	(-0,09 ; 0,09)		Rejeté	2,21	1,000	3878 N (0, 5,25)
Chêne	(Intercepter)	-29,05 (-29,22 ; -28,89)	(-0,08 ; 0,08)	-0,06	Rejeté	732,86	1,002	3449 N (-29,17, 2)
	Sécheresse oui	(-0,23 ; 0,11) -0,45	(-0,08 ; 0,08)	Indécis		-3,46	1,002	3023 N (0, 4)
	Fagus de compétition	(-0,64, -0,26) -0,04	(-0,08 ; 0,08)		Rejeté	3,22	1,001	3761 N (0, 4,38)
	Concours Tilia	(-0,22 ; 0,15) -0,05	(-0,08 ; 0,08)	Indécis		-3,52	1,002	3233 N (0, 4,38)
	Année 2023	(-0,21 ; 0,11) -0,41	(-0,08 ; 0,08)	Indécis		-3,58	1,000	3815 N (0, 4)
	Échantillonnage août	(-0,58, -0,26)	(-0,08 ; 0,08)		Rejeté	3,29	1,001	3812 N (0, 4)
	Sécheresse oui : Fagus de compétition	0,69 (0,42 ; 0,95)	(-0,08 ; 0,08)		Rejeté	3,76	1,001	3290 N (0, 5,62)
	Sécheresse oui : Concours Tilia	0,48 (0,23 ; 0,76)	(-0,08 ; 0,08)		Rejeté	0,35	1,002	3116 N (0, 5,65)
	Année 2023 : Échantillonnage août	0,46 (0,24 ; 0,67)	(-0,08 ; 0,08)		Rejeté	1,66	1,001	3393 N (0, 4,56)
Tilleul	(Intercepter)	-30,04 (-30,15 ; -29,93)	(-0,08 ; 0,08)	-0,43	Rejeté	1325,96	1,000	7711 N (-30,31, 1,94)
	Échantillonnage août	(-0,53, -0,33) -0,36	(-0,08 ; 0,08)		Rejeté	8,74	1,000	9867 N (0, 3,87)
	Fagus de compétition	(-0,48, -0,24) -0,29	(-0,08 ; 0,08)		Rejeté	3,69	1,000	6643 N (0, 4,23)
	Quercus de compétition	(-0,42, -0,16) 0,29	(-0,08 ; 0,08)		Rejeté	1,48	1,000	7255 N (0, 4,24)
	Sécheresse oui	(0,19 ; 0,4)	(-0,08 ; 0,08)		Rejeté	4,28	1,000	9314 N (0, 3,87)

Tableau supplémentaire 4 : Résultats de la modélisation bayésienne par espèce de la prématurité foliaire décoloration. Les performances du modèle sont indiquées par  $R^2$  (Rhat) et les tailles d'échantillon effectives (ESS), tandis que l'interprétation statistique du modèle a été réalisée à l'aide des métriques des facteurs de Bayes (BF) et des régions d'équivalence pratique (ROPE). ROPE indique l'espace des paramètres utilisé pour les tests d'équivalence (Équivalence), tandis que  $\log(\text{BF})$  indique la probabilité a posteriori de l'hypothèse alternative (H1) contre l'hypothèse nulle (H0) avec  $\log(\text{BF}) > 1,1$  indiquant preuves en faveur de H1.

Espèces	Paramètre	Médian ( $\pm 0,89$ IC) Équivalence ROPE $\log(\text{BF})$ Rhat ESS				Avant ( $\mu, \sigma$ )	
Hêtre	(Intercepter)	-1,05 (-1,22 ; -0,89) (-0,18 ; 0,18) 0,21	Rejeté	16,22	1.000	3300	(0, 2,5)
	Année 2023	0,06 (0,02 ; 0,42) (-0,18 ; 0,18) Indécis		-1,55	1,001	2933	(0, 2,5)
	Sécheresse oui	-0,02 (-0,14 ; 0,26) (-0,18 ; 0,18) Indécis		-2,85	1,000	3072	(0, 2,5)
	Quercus de compétition	-0,43 (-0,2 ; 0,16) (-0,18 ; 0,18) Indécis		-3,09	1,002	2814	(0, 2,5)
	Concours Tilia	-0,34 (-0,6 ; -0,25) (-0,18 ; 0,18) -0,34	Rejeté	2,94	1,001	3374	(0, 2,5)
	Réchauffement passif oui Année 2023 :	1,06 (-0,5 ; -0,19) (-0,18 ; 0,18) 1,06	Rejeté	3,51	1,001	3377	(0, 2,5)
	Sécheresse oui	-2,47 (0,78 ; 1,34) (-0,18 ; 0,18) -2,47	Rejeté	8,33	1,001	2572	(0, 2,5)
Chêne	(Intercepter)	1,2 (-2,64 ; -2,28) (-0,18 ; 0,18) 1,2	Rejeté	52,94	1,000	2763	(0, 2,5)
	Année 2023	1,39 (1, 1,39) (-0,18, 0,18)	Rejeté	22,73	1,000	2593	(0, 2,5)
	Sécheresse oui	-0,05 (-0,24 ; 0,14) (-0,18 ; 0,18) Indécis		-3	1,000	2788	(0, 2,5)
	Fagus de compétition	0,04 (-0,12 ; 0,21) (-0,18 ; 0,18) Indécis		-3,13	0,999	3027	(0, 2,5)
	Concours Tilia	-0,16 (-0,32, 0) (-0,18 ; 0,18) Indécis		-2,03	1,000	3397	(0, 2,5)
	Réchauffement passif oui Année 2023 :	-0,08 (-0,23 ; 0,06) (-0,18 ; 0,18) Indécis		-2,88	1,000	3309	(0, 2,5)
	Sécheresse oui	-0,04 (-0,29 ; 0,24) (-0,18 ; 0,18) Indécis		-2,7	1,000	2474	(0, 2,5)
Tilleul	(Intercepter)	0,86 (0,67 ; 1,03) (-0,18 ; 0,18) -0,43	Rejeté	12,68	1,000	5009	(0, 2,5)
	Année 2023	0,6 (-0,66, -0,21) (-0,18, 0,18) 0,6	Rejeté	1,9	1,000	4423	(0, 2,5)
	Sécheresse oui	-0,12 (0,38 ; 0,82) (-0,18 ; 0,18) -0,12	Rejeté	4,16	1,000	4111	(0, 2,5)
	Fagus de compétition	-0,35 (-0,31 ; 0,08) (-0,18 ; 0,18) Indécis		-2,53	1,000	6116	(0, 2,5)
	Quercus de compétition	0,09 (-0,53, -0,15) (-0,18, 0,18) Indécis		1,01	1,000	5846	(0, 2,5)
	Réchauffement passif oui Année 2023 :	0,01 (-0,07 ; 0,26) (-0,18 ; 0,18) Indécis		-2,79	1,001	6092	(0, 2,5)
	Sécheresse oui	-0,32 (-0,32 ; 0,3) (-0,18 ; 0,18) Indécis		-2,52	1,000	3844	(0, 2,5)

Tableau supplémentaire 5 : Résultats de la modélisation bayésienne par espèce de l'azote foliaire

Le contenu. Les performances du modèle sont indiquées par R<sup>2</sup>s (Rhat) et les tailles d'échantillon effectives (ESS), tandis que l'interprétation statistique du modèle a été réalisée à l'aide des métriques des facteurs de Bayes (BF) et régions d'équivalence pratique (ROPE). ROPE indique l'espace des paramètres utilisé pour les tests d'équivalence (Équivalence), tandis que log(BF) indique la probabilité a posteriori de l'hypothèse alternative (H1) contre l'hypothèse nulle (H0) avec log(BF) > 1,1 indiquant preuves en faveur de H1.

Espèces	Paramètre	Médian ( ± 0,89 IC)	Équivalence ROPE	log(BF)	Rhat	ESS	Avant (μ, σ)
Hêtre	(Intercepter)	1,12 (1,09 ; 1,15)	(-0,02 ; 0,02)	-0,03	Rejeté	173,55 1,000 4620	(1,13 ; 0,41)
	Échantillonnage août	(-0,07, 0)	(-0,02 ; 0,02)	Indécis		-2,49 1,000 4026	(0, 0,82)
	Quercus de compétition	0,02 (-0,01 ; 0,04)	(-0,02 ; 0,02)	Indécis		-3,58 1,001 6301	(0, 0,91)
	Concours Tilia	0,07 (0,05 ; 0,09)	(-0,02 ; 0,02)	0	Rejeté	3,61 1,000 6364	(0, 0,9)
	Année 2023	(-0,03 ; 0,03)	(-0,02 ; 0,02)	Indécis		-3,8 1,001 4643	(0, 0,82)
	Sécheresse oui	0,11 (0,08 ; 0,14)	(-0,02 ; 0,02)	-0,12	Rejeté	9,16 1,000 4707	(0, 0,82)
	Échantillonnage en août : Année 2023	(-0,16 ; -0,08)	(-0,02 ; 0,02)	-0,1	Rejeté	5,21 1,001 4540	(0, 0,94)
	Échantillonnage en août : Sécheresse oui	(-0,14 ; -0,06)	(-0,02 ; 0,02)	1,42	Rejeté	5,42 1,000 4287	(0, 0,94)
Chêne	(Intercepter)	(1,38 ; 1,46)	(-0,02 ; 0,02)	-0,09	Rejeté	221,24 1,001 3825	(1,38 ; 0,57)
	Échantillonnage août	(-0,13 ; -0,05)	(-0,02 ; 0,02)	-0,09	Rejeté	1,24 1,000 4126	(0, 1,14)
	Fagus de compétition	(-0,14 ; -0,04)	(-0,02 ; 0,02)	0,02	Rejeté	0,78 1,001 3906	(0, 1,25)
	Concours Tilia	(-0,02 ; 0,07)	(-0,02 ; 0,02)	Indécis		-3,4 1,002 3860	(0, 1,25)
	Année 2023	0,13 (0,09 ; 0,17)	(-0,02 ; 0,02)	-0,07	Rejeté	6,55 1,000 3894	(0, 1,14)
	Sécheresse oui	(-0,12 ; -0,03)	(-0,02 ; 0,02)	-0,2	Rejeté	-0,18 1,001 3178	(0, 1,14)
	Échantillonnage en août : Année 2023	(-0,25 ; -0,14)	(-0,02 ; 0,02)	0,13	Rejeté	8 1,000 3594	(0, 1,3)
	Concours Fagus : Sécheresse oui	(0,07 ; 0,21)	(-0,02 ; 0,02)	0,15	Rejeté	1,14 1,001 3363	(0, 1,6)
	Concours Tilia : Sécheresse oui	(0,08 ; 0,22)	(-0,02 ; 0,02)	1,55	Rejeté	1,9 1,001 3547	(0, 1,61)
Tilleul	(Intercepter)	(1,52 ; 1,58)	(-0,02 ; 0,02)	-0,23	Rejeté	272,57 1,000 6025	(1,4 ; 0,56)
	Échantillonnage août	(-0,26, -0,2)	(-0,02, 0,02)	-0,08	Rejeté	25,94 1,000 8258	(0, 1,12)
	Fagus de compétition	(-0,11 ; -0,04)	(-0,02 ; 0,02)	-0,04	Rejeté	3,03 1,000 6356	(0, 1,22)
	Quercus de compétition	(-0,08 ; -0,01)	(-0,02 ; 0,02)	Indécis		-1,96 1,000 5877	(0, 1,23)

Tableau supplémentaire 6 : Résultats de la modélisation bayésienne par espèce des feuilles d'automne sénescence. Les performances du modèle sont indiquées par  $R^2$ s (Rhat) et les tailles d'échantillon effectives (ESS), tandis que l'interprétation statistique du modèle a été réalisée à l'aide des métriques des facteurs de Bayes (BF) et régions d'équivalence pratique (ROPE). ROPE indique l'espace des paramètres utilisé pour les tests d'équivalence (Équivalence), tandis que  $\log(\text{BF})$  indique la probabilité a posteriori de l'hypothèse alternative (H1) contre l'hypothèse nulle (H0) avec  $\log(\text{BF}) > 1,1$  indiquant preuves en faveur de H1.

Espèces	Paramètre	Médian ( $\pm 0,89$ IC)	Équivalence ROPE	$\log(\text{BF})$	Rhat	ESS	Avant ( $\mu, \sigma$ )
Hêtre	(Intercepter)	269,69 (268,81 ; 270,48)	(-0,71 ; 0,71)	-0,78	Rejeté	1604,86	(271,4, 17,77)
	Quercus de compétition	2,65 (-2,08 ; 0,32)	(-0,71 ; 0,71)	Indécis		-3,49	(0, 41,28)
	Concours Tilia	2,54 (1,45 ; 3,79)	(-0,71 ; 0,71)		Rejeté	2,08	(0, 39,51)
	Année 2023	281,27 (1,48 ; 3,49)	(-0,71 ; 0,71)		Rejeté	2,71	(0, 35,64)
Chêne	(Intercepter)	280,34 (280,34 ; 282,2)	(-0,94 ; 0,94)	0,4	Rejeté	1244,85	(282,44, 23,49)
	Fagus de compétition	4,29 (-1,21 ; 1,98)	(-0,94 ; 0,94)	Indécis		-3,91	(0, 54,12)
	Concours Tilia	2,72 (2,72 ; 5,93)	(-0,94 ; 0,94)		Rejeté	3,81	(0, 54,12)

Tableau supplémentaire 7 : Résultats de la modélisation bayésienne par espèce de la population totale de plantes biomasse. Les performances du modèle sont indiquées par  $R^2$ s (Rhat) et les tailles d'échantillon effectives (ESS), tandis que l'interprétation statistique du modèle a été réalisée à l'aide des métriques des facteurs de Bayes (BF) et régions d'équivalence pratique (ROPE). ROPE indique l'espace des paramètres utilisé pour les tests d'équivalence (Équivalence), tandis que  $\log(\text{BF})$  indique la probabilité a posteriori de l'hypothèse alternative (H1) contre l'hypothèse nulle (H0) avec  $\log(\text{BF}) > 1,1$  indiquant une preuve en faveur de H1.

Espèces	Paramètre	Médian ( $\pm 0,89$ IC)	Équivalence ROPE	$\log(\text{BF})$	Rhat	ESS	Avant ( $\mu, \sigma$ )
Hêtre	(Intercepter)	47,01 (44,22 ; 49,95)	(-1,88 ; 1,88)	1,65	Rejeté	66,9	(45,63, 47,1)
	Quercus de compétition	11,83 (-2,47 ; 5,76)	(-1,88 ; 1,88)	Indécis		-3,55	(0, 108,98)
	Concours Tilia	11,83 (7,92 ; 16,03)	(-1,88 ; 1,88)	-9,54	Rejeté	5,13	(0, 108,47)
	Sécheresse oui	39,1 (-12,81 ; -6,29)	(-1,88 ; 1,88)	39,1	Rejeté	5,2	(0, 94,05)
Chêne	(Intercepter)	36,9 (36,9 ; 41,17)	(-1,67 ; 1,67)	2,74	Rejeté	64,55	(42,09, 41,7)
	Fagus de compétition	9,17 (-0,82 ; 6,69)	(-1,67 ; 1,67)	Indécis		-3,01	(0, 95,91)
	Concours Tilia	9,17 (5,39 ; 12,91)	(-1,67 ; 1,67)	3,39	Rejeté	3,62	(0, 95,91)
Tilleul	(Intercepter)	-0,21 (2,47 ; 4,34)	(-0,01 ; 0,01)		Rejeté	5,41	(3,29, 1,95)
	Sécheresse oui	-0,21 (-0,31 ; -0,11)	(-0,01 ; 0,01)		Rejeté	1,33	(0, 3,89)

Tableau supplémentaire 8 : Résultats de la modélisation bayésienne par espèce de la biomasse des pousses.

Les performances du modèle sont indiquées par le coefficient de détermination  $R^2$  (Rhat) et la taille effective de l'échantillon (ESS), tandis que l'interprétation statistique du modèle a été réalisée à l'aide des facteurs de Bayes (BF) et des régions d'équivalence pratique (ROPE). ROPE indique l'espace des paramètres utilisé pour l'équivalence.

Le test d'équivalence, tandis que  $\log(\text{BF})$  indique la probabilité a posteriori de l'hypothèse alternative (H1) par rapport à l'hypothèse nulle (H0), avec  $\log(\text{BF}) > 1,1$  indiquant des preuves en faveur de l'hypothèse alternative de H1.

Espèces	Paramètre	Médian ( $\pm 0,89$ IC) Équivalence ROPE $\log(\text{BF})$ Rhat ESS				Avant ( $\mu$ , )
Hêtre	(Intercepter)	16,23 (15,13 ; 17,43) (-0,73 ; 0,73) 0,38	Rejeté	48,17	1,000 8059	(16,6, 18,18)
	Quercus de compétition	4,04 (-1,25 ; 1,98) (-0,73 ; 0,73) Indécis		-3,67	1,000 6285	(0, 42,07)
	Concours Tilia	-2,98 (2,49 ; 5,7) (-0,73, 0,73)	Rejeté	3,09	1,000 6715	(0, 41,87)
	Sécheresse oui	(-4,31 ; -1,73) (-0,73 ; 0,73) 1,97	Rejeté	2,69	1 000 8325	(0, 36,31)
	Réchauffement passif oui	9,9 (0,64 ; 3,39) (-0,73 ; 0,73) Indécis		-0,95	1,000 7160	(0, 37,54)
Chêne	(Intercepter)	1,73 (9,24 ; 10,52) (-0,5, 0,5)	Rejeté	53,6	1,000 6186	(10,97, 12,56)
	Fagus de compétition	2,51 (0,63 ; 2,87) (-0,5, 0,5)	Indécis	-0,77	1,000 6224	(0, 28,9)
	Concours Tilia	2,37 (1,33 ; 3,61) (-0,5, 0,5)	Rejeté	2,61	1,000 6040	(0, 28,9)
Tilleul	(Intercepter)	(1,43, 3,3) (-0,01, 0,01)	Rejeté	3,24	1,001 1459	(2,37, 1,98)

Tableau supplémentaire 9 : Résultats de la modélisation bayésienne par espèce de la biomasse racinaire.

Les performances du modèle sont indiquées par le coefficient de détermination  $R^2$  (Rhat) et la taille effective de l'échantillon (ESS), tandis que l'interprétation statistique du modèle a été réalisée à l'aide des facteurs de Bayes (BF) et des régions d'équivalence pratique (ROPE). ROPE indique l'espace des paramètres utilisé pour l'équivalence.

Le test d'équivalence, tandis que  $\log(\text{BF})$  indique la probabilité a posteriori de l'hypothèse alternative (H1) par rapport à l'hypothèse nulle (H0), avec  $\log(\text{BF}) > 1,1$  indiquant des preuves en faveur de l'hypothèse alternative de H1.

Espèces	Paramètre	Médian ( $\pm 0,89$ IC) Équivalence ROPE $\log(\text{BF})$ Rhat ESS				Avant ( $\mu$ , )
Hêtre	(Intercepter)	30,14 (28,3 ; 32,08) (-1,21 ; 1,21) 0,84	Rejeté	77,65	1,000 8559	(28,99, 30,33)
	Quercus de compétition	7,41 (-1,88 ; 3,46) (-1,21 ; 1,21) Indécis		-3,58	1,000 7911	(0, 70,16)
	Concours Tilia	(4,79 ; 10,12) (-1,21 ; 1,21) -6,49	Rejeté	3,79	1 000 8038	(0, 69,83)
	Sécheresse oui	(-8,68 ; -4,39) (-1,21 ; 1,21) 29,19	Rejeté	5,56	0,999 9042	(0, 60,55)
Chêne	(Intercepter)	(27,48 ; 30,9) (-1,31 ; 1,31) 1,01	Rejeté	63,81	1,000 6805	(31,12, 32,78)
	Fagus de compétition	6,7 (-1,99 ; 3,97) (-1,31 ; 1,31) Indécis		-3,57	1,000 7457	(0, 75,38)
	Concours Tilia	(3,85 ; 9,75) (-1,31 ; 1,31) 2,89	Rejeté	1,67	1,000 6918	(0, 75,38)
Tilleul	(Intercepter)	(1,99 ; 3,87) (-0,01 ; 0,01) -0,26	Rejeté	4,58	1,000 2047	(2,77, 1,97)
	Sécheresse oui	(-0,37, -0,15) (-0,01, 0,01)	Rejeté	2,97	1,000 6168	(0, 3,94)

Tableau supplémentaire 10 : Résultats de la modélisation bayésienne par espèce du rapport racine/partie aérienne. Les performances du modèle sont indiquées par  $R^2$ s (Rhat) et les tailles d'échantillon effectives (ESS). L'interprétation statistique du modèle a été réalisée à l'aide des métriques des facteurs de Bayes (BF), et les régions d'équivalence pratique (ROPE). ROPE désigne l'espace des paramètres utilisé pour le test d'équivalence (Equivalence) est utilisé, tandis que  $\log(BF)$  indique la probabilité a posteriori de l'hypothèse alternative ( $H_1$ ) par rapport à l'hypothèse nulle ( $H_0$ ),  $\log(BF) > 1,1$  indiquant une preuve en faveur de  $H_1$ .

Espèces	Paramètre	Médian ( $\pm 0,89$ IC)	Équivalence ROPE	$\log(BF)$	Rhat	ESS	Avant ( $\mu, \sigma$ ) N
Hêtre	(Intercepter)	1,81 (1,77 ; 1,85)	(-0,04, 0,04)	Rejeté	154,67	1,000 4094	(1,81, 1,09) N
Chêne	(Intercepter)	3,22 (3,01 ; 3,43)	(-0,11 ; 0,11)	-0,7	Rejeté	52,83 1,001 4256	(3,07, 2,85) N
	Fagus de compétition	(-1,08 ; -0,32)	(-0,11 ; 0,11)	-0,02	Rejeté	0,99 1,000 3795	(0, 6,55) N
	Concours Tilia	(-0,39 ; 0,34)	(-0,11 ; 0,11)	Indécis	-3,35	1,000 3640	(0, 6,55) N
	Sécheresse oui	-0,12 (-0,4 ; 0,19)	(-0,11 ; 0,11)	Indécis	-3,16	1,001 3414	(0, 5,69) N
	Concours Fagus : Sécheresse oui	0,7 (0,16 ; 1,23)	(-0,11 ; 0,11)	Indécis	-0,9	1,000 3420	(0, 8,57) N
	Concours Tilia : Sécheresse oui	0,02 (-0,51 ; 0,55)	(-0,11 ; 0,11)	Indécis	-3,22	1,000 3416	(0, 8,57) N
	Tilleul	(Intercepter)	1,62 (1,38 ; 1,9)	(-0,04, 0,04)	Rejeté	18,87	1,000 1095
	Sécheresse oui	-0,18 (-0,24, -0,11)	(-0,04, 0,04)	Rejeté	2,96	1,000 4861	(0, 1,81) N

## Figures supplémentaires



Figure supplémentaire 1 : Illustration de l'expérience sur les plates-bandes surélevées au WSL, composée de 18 plates-bandes surélevées. Des bouteilles en PET ont été utilisées pour induire un réchauffement passif et des abris anti-pluie pour réduire les précipitations de 50 %.

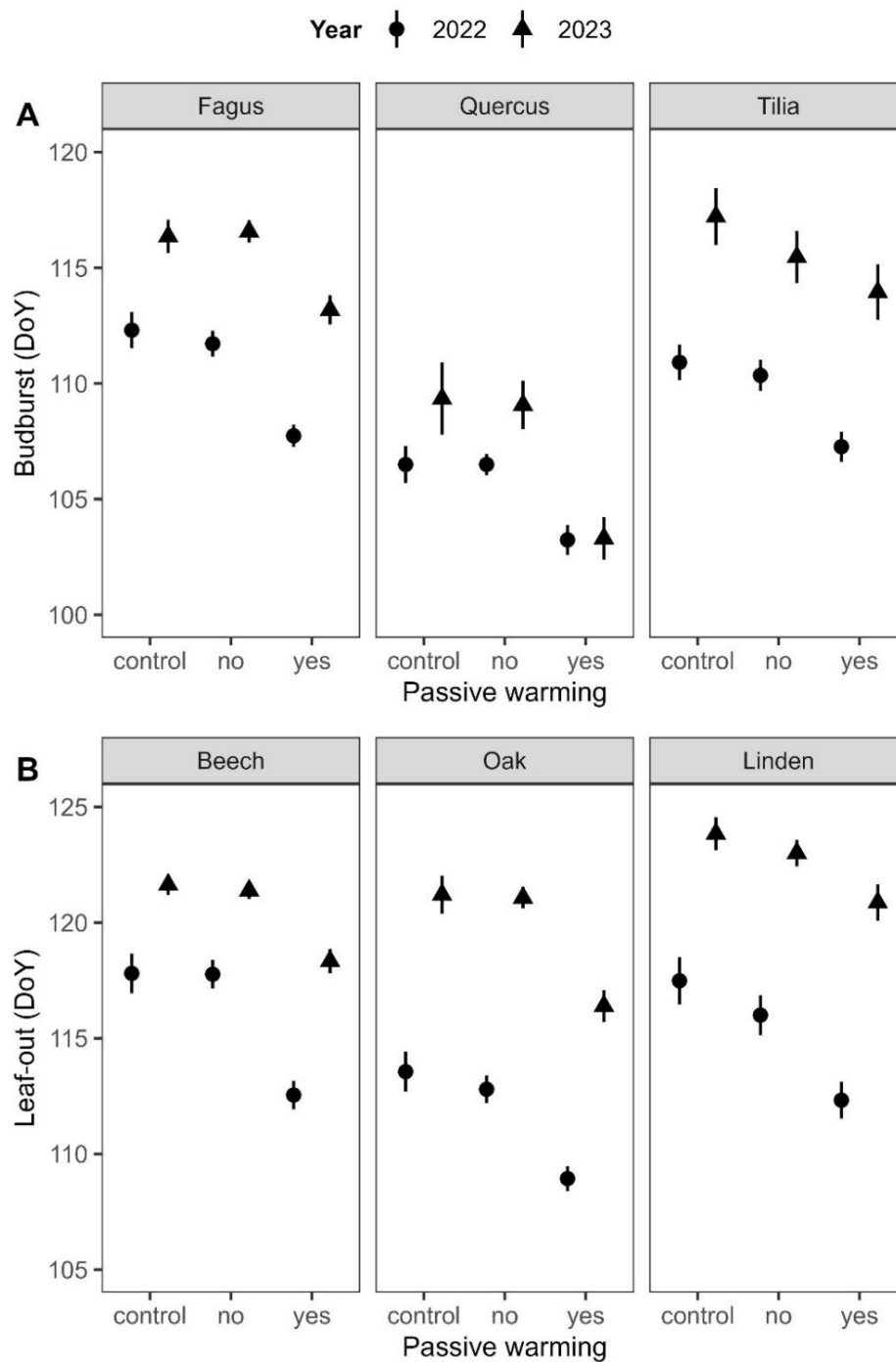


Figure supplémentaire 2 : Effet du réchauffement passif sur la phénologie printanière des jeunes hêtres, chênes et tilleuls en 2022 et 2023. Les points représentent les moyennes arithmétiques et les intervalles de confiance correspondants de 0,95.

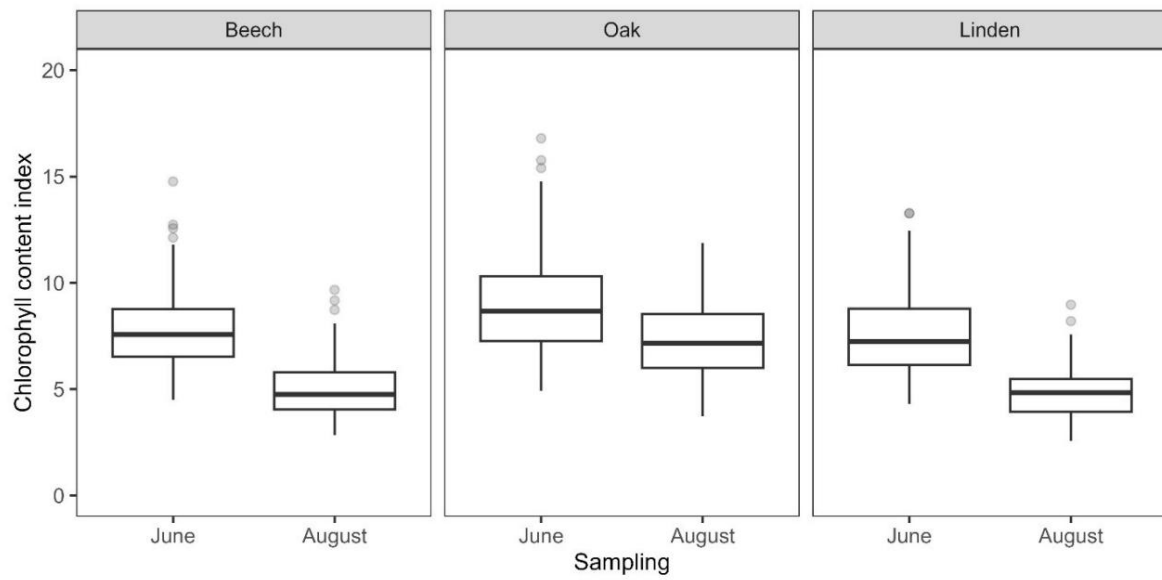


Figure supplémentaire 3 : Indice de teneur en chlorophylle évalué par un concentrateur de chlorophylle (MC-100, Apogee) au cours de l'été 2023. Les boîtes représentent le premier quartile, la médiane et le troisième quartile, tandis que les moustaches indiquent 1,5 fois l'écart interquartile dans les deux directions.

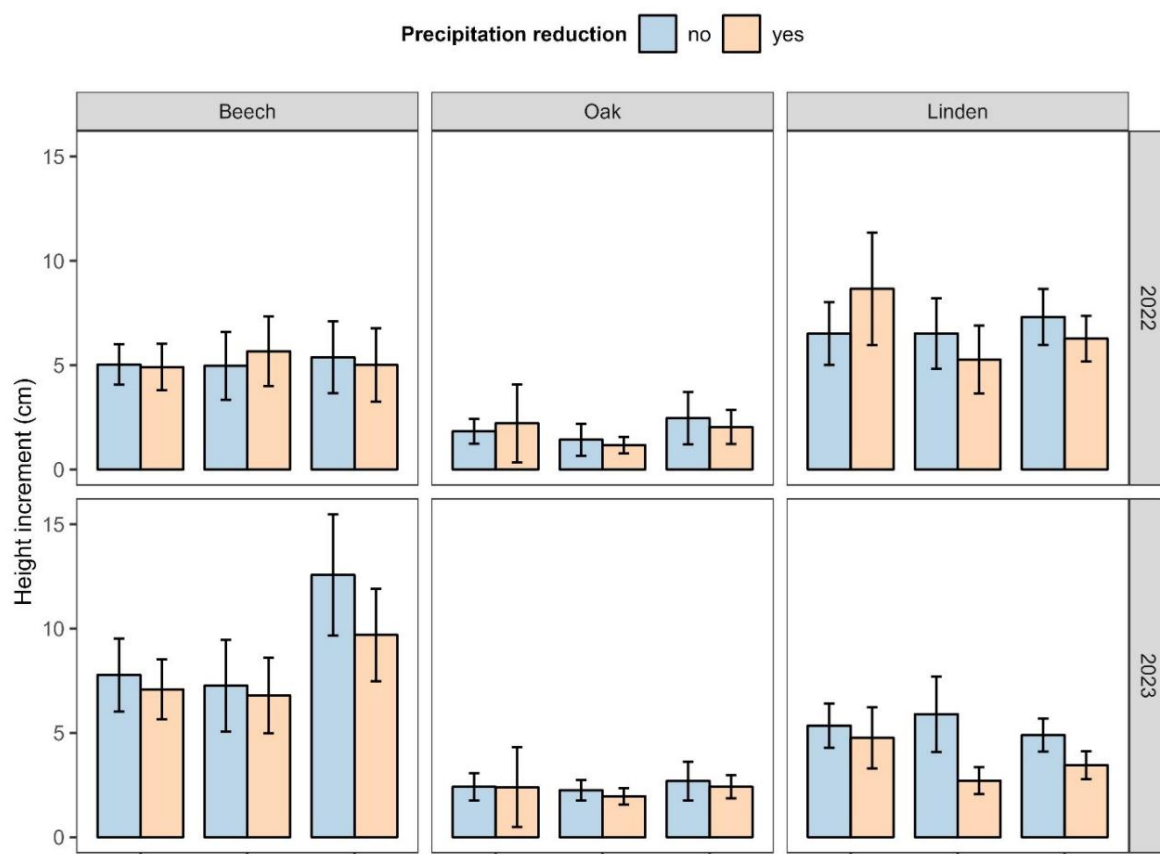


Figure supplémentaire 4 : Effet de la compétition intra- et interspécifique et de la sécheresse sur l'accroissement annuel en hauteur des jeunes plants de hêtre, de chêne et de tilleul en 2022 et 2023. Les barres représentent moyennes arithmétiques et intervalles de confiance correspondants à 0,95.

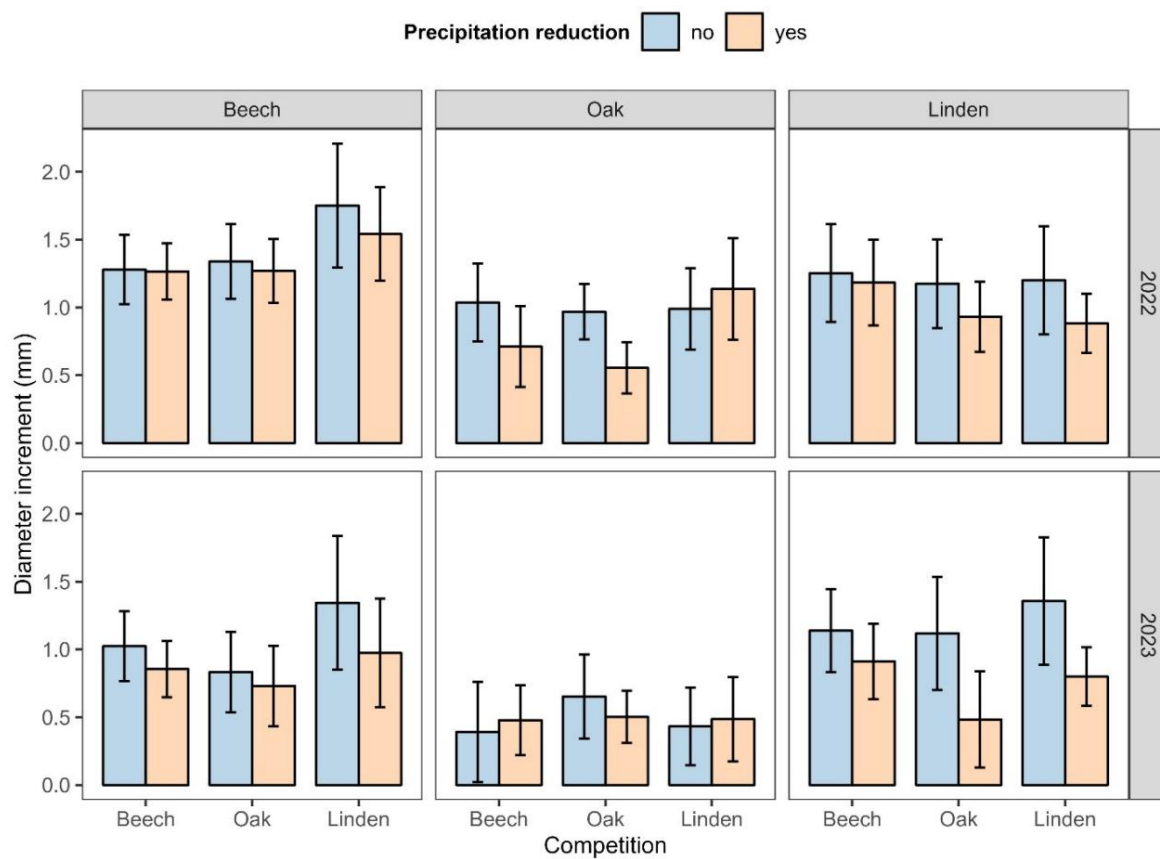


Figure supplémentaire 5 : Effet de la compétition intra- et interspécifique et de la sécheresse sur l'accroissement annuel du diamètre des jeunes plants de hêtre, de chêne et de tilleul en 2022 et 2023. Les barres représentent moyennes arithmétiques et intervalles de confiance correspondants à 0,95.

## Curriculum vitae

### Informations personnelles

Nom	Manuel Gabriel Walde
Adresse	Gartenstrasse 27, 4600 Olten
E-mail	manuel.wa@hotmail.com
Date de naissance	21.06.1993
Personnalité	motivé, fiable et proactif



### Éducation

2021 - 2024	Doctorat en sciences de l'environnement, ETH Zurich et Suisse fédérale Institut de recherche sur les forêts, la neige et les paysages (WSL), Unité de recherche sur la dynamique forestière
2021-2022	Certificat de botaniste de terrain, BirdLife Aargau
2018 - 2020	Master en sciences de l'environnement, ETH Zurich, Spécialisation en biogéochimie et dynamique des polluants
2014 - 2018	Licence en sciences de l'environnement, ETH Zurich, Spécialisation en biologie environnementale et sciences du sol
2009 - 2013	Lycée d'Aarau

### Qualification supplémentaire

Langue	Allemand (langue maternelle), anglais (courant), français (intermédiaire), Italien (intermédiaire), suédois (débutant) et polonais (débutant)
compétences informatiques	R, MATLAB et ArcGIS

### Expérience professionnelle

Janvier 2025-	Postdoctorant à l'Université de Greifswald, en Allemagne
Depuis octobre 2023	Chargé de cours à l'École technique suisse TEKO, Olten
2021-2024	Doctorat en sciences de l'environnement avec WSL, groupe d'écologie des écosystèmes, Unité de recherche sur la dynamique forestière
Automne 2020	Fonction publique, diheplus, Neuhausen SH
Avril 2020 - Juillet 2020	Assistante scientifique, Unité de recherche sur la dynamique forestière WSL
Octobre 2019 - avril 2020	Stage, Unité de recherche Dynamique forestière WSL
Juin 2018 - Avril 2020	Assistant scientifique, géologie climatique, ETH Zurich
2014 - 2017	Emploi de maître-nageur sauveteur, Bureau des sports de Zurich

### Projets de recherche approuvés

Mobilité postdoctorale du FNS (Projet : P500PB\_225533) pour un séjour de recherche de 24 mois à l'Université de Greifswald, en Allemagne (Financement : CHF 113 000).

Projet de recherche : « Forêts tempérées sous le contrôle de facteurs environnementaux et phylogénétiques – une approche basée sur les traits »

#### Activité scientifique

Publications en tant que premier auteur dans des revues à comité de lecture

Walde, M., Allan, E., Cappelli, S.L., Didion-Gency, M., Gessler, A., Lehmann, M.M., Pichon, N.A. et Grossiord, C. (2021). La diversité et la composition fonctionnelle influencent la productivité et l'efficacité d'utilisation de l'eau dans des prairies tempérées expérimentales. *Journal of Ecology*, 109(11), 3877-3891. doi:10.1111/1365-2745.13765

Walde, M.G., Lehmann, M.M., Gessler, A., Vitasse, Y., & Diao, H. (2024). Le marquage isotopique stable révèle les flux d'eau et de carbone dans les jeunes arbres tempérés avant le débournement. *Plante, cellule et environnement*. doi:10.1111/pce.15173

Walde, M.G., Wenden, B., Chuine, I., Gessler, A., Saurer, M. et Vitasse, Y. (2024). Écurie Les isotopes de l'eau révèlent le début de la dormance des bourgeons chez les arbres des régions tempérées, tandis que la teneur en eau est un meilleur indicateur de la levée de dormance. *Tree Physiology*, 44(4), 1-12. doi:10.1093/treephys/tpae028

Walde, M.G., Wu, Z., Fox, T., Baumgarten, F., Fu, Y.H., Wang, S. et Vitasse, Y. (2022). Sensibilité phénologique printanière plus élevée des espèces d'arbres asiatiques par rapport aux espèces européennes aux températures extrêmes, en conditions de froid printanier faible et élevé. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5, 1-13. doi:10.3389/ffgc.2022.1063127

Publications en tant que co-auteur dans des revues à comité de lecture

Vitasse, Y., Baumgarten, F., Zohner, C.M., Kaewthongrach, R., Fu, Y.H., Walde, M.G. et Moser, B. (2021). Impact des conditions microclimatiques et de la disponibilité des ressources sur la phénologie printanière et automnale des jeunes arbres des régions tempérées. *New Phytologist*, 232(2), 537-550. doi:10.1111/nph.17606

Vitasse, Y., Pohl, N., Walde, M.G., Nadel, H., Gossner, M.M. et Baumgarten, F. (2024). Se nourrir de l'ordinaire ou souffrir de la faim en quête d'exceptionnel face au réchauffement climatique : synchronie phénologique entre la lymantrie (*Lymantria dispar*) et le débournement de six espèces d'arbres européens. *Ecol Evol*, 14(2), e10928. doi:10.1002/ece3.10928

Contributions aux conférences scientifiques

Luo, N., Walde, M., Vitasse, Y. et Gessler, A. (2023). Impact d'un gel printanier destructeur suivi d'une sécheresse estivale affectant les jeunes plants de quatre espèces tempérées. <https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2023EGUGA..2516892L>

Vitasse, Y., Ren, S., Grossiord, C., Walde, M., et Zohner, C. (2024). Une croissance secondaire accrue induite par des températures plus chaudes au début de l'été avance la sénescence des feuilles d'automne chez les jeunes arbres des régions tempérées.

Walde, M.G., Moser, B., et Vitasse, Y. (2023). Phénologie et compétitivité de trois espèces d'arbres tempérés au stade juvénile sous des printemps plus chauds et des étés plus secs. Communication présentée lors de la conférence de l'Assemblée générale de l'EGU : Résumés.

Walde, M.G., Saurer, M. et Vitasse, Y. (2021). Eau marquée isotopiquement : un traceur précieux pour suivre l'initiation et la progression de la dormance des bourgeons chez les arbres des régions tempérées. <https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2021EGUGA..2315904W>

Walde, M.G. et Vitasse, Y. (2023). Un débournement plus précoce, un été plus sec et la compétition affectent les performances de trois espèces d'arbres tempérés juvéniles.

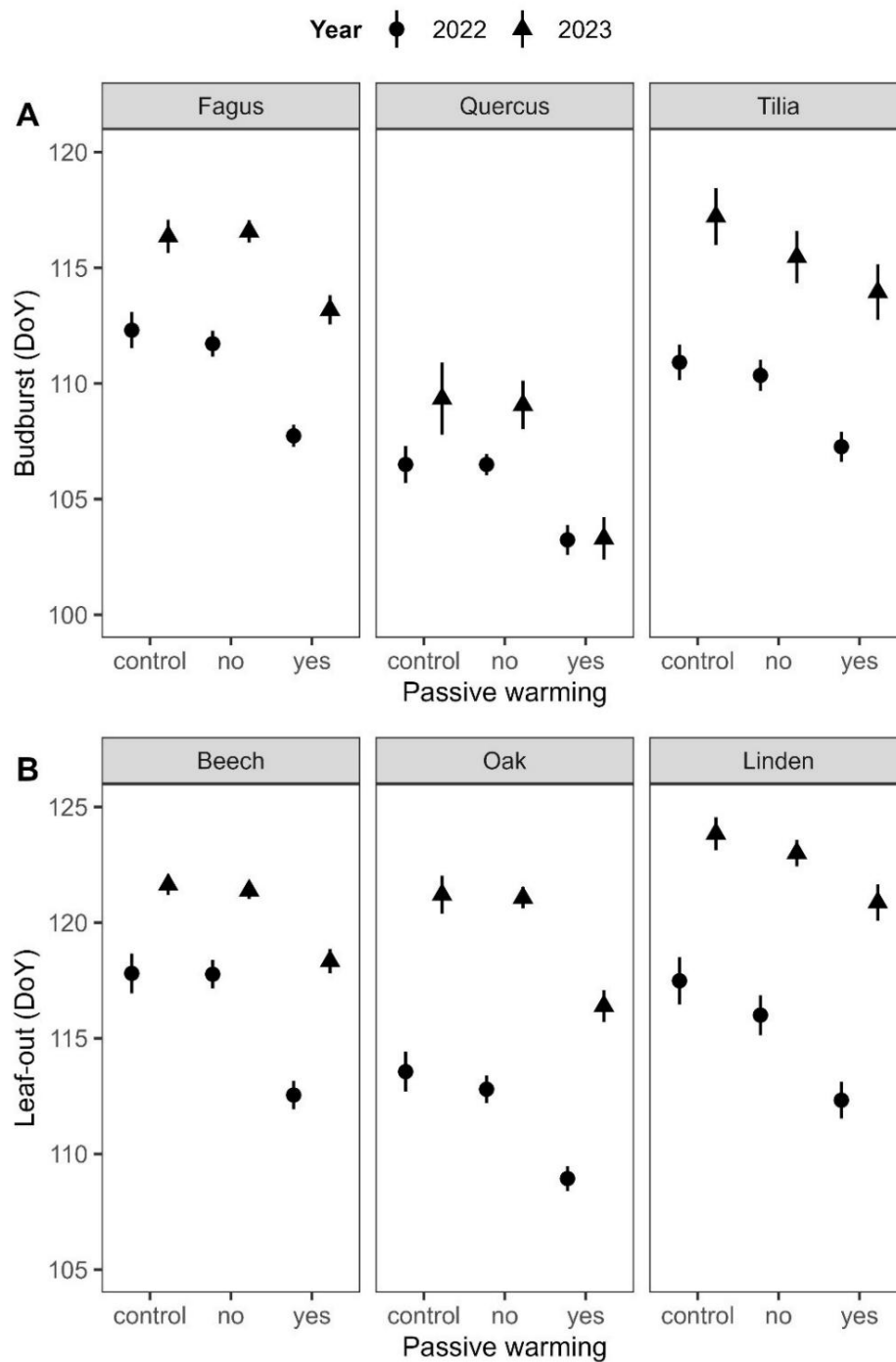


Figure supplémentaire 2 : Effet du réchauffement passif sur la phénologie printanière des jeunes hêtres, chênes et tilleuls en 2022 et 2023. Les points représentent les moyennes arithmétiques et les intervalles de confiance correspondants de 0,95.

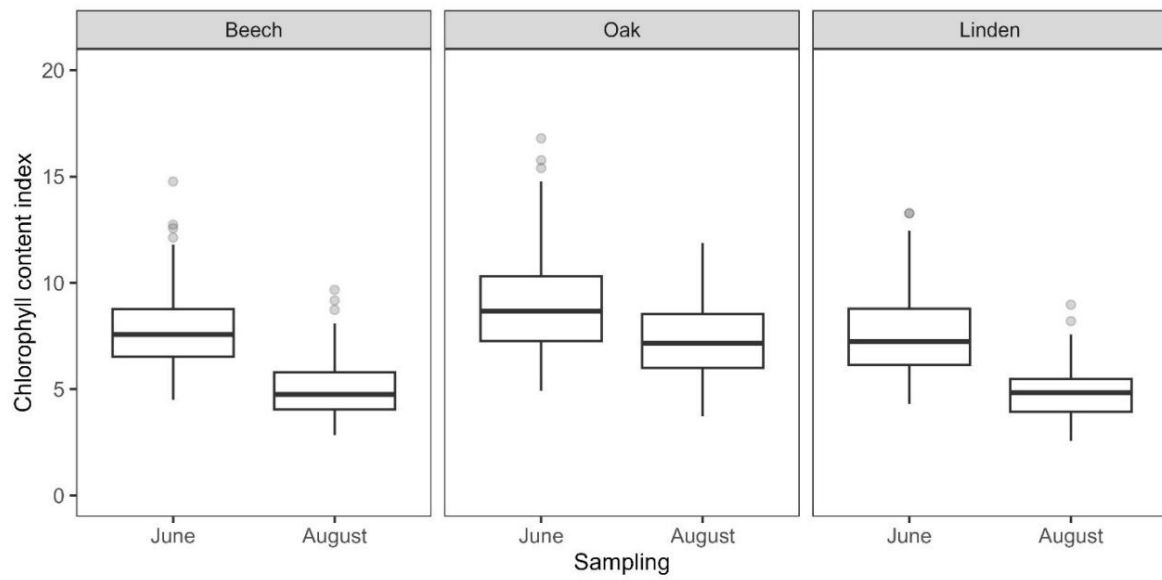


Figure supplémentaire 3 : Indice de teneur en chlorophylle évalué par un concentrateur de chlorophylle (MC-100, Apogee) au cours de l'été 2023. Les boîtes représentent le premier quartile, la médiane et le troisième quartile, tandis que les moustaches indiquent 1,5 fois l'écart interquartile dans les deux directions.

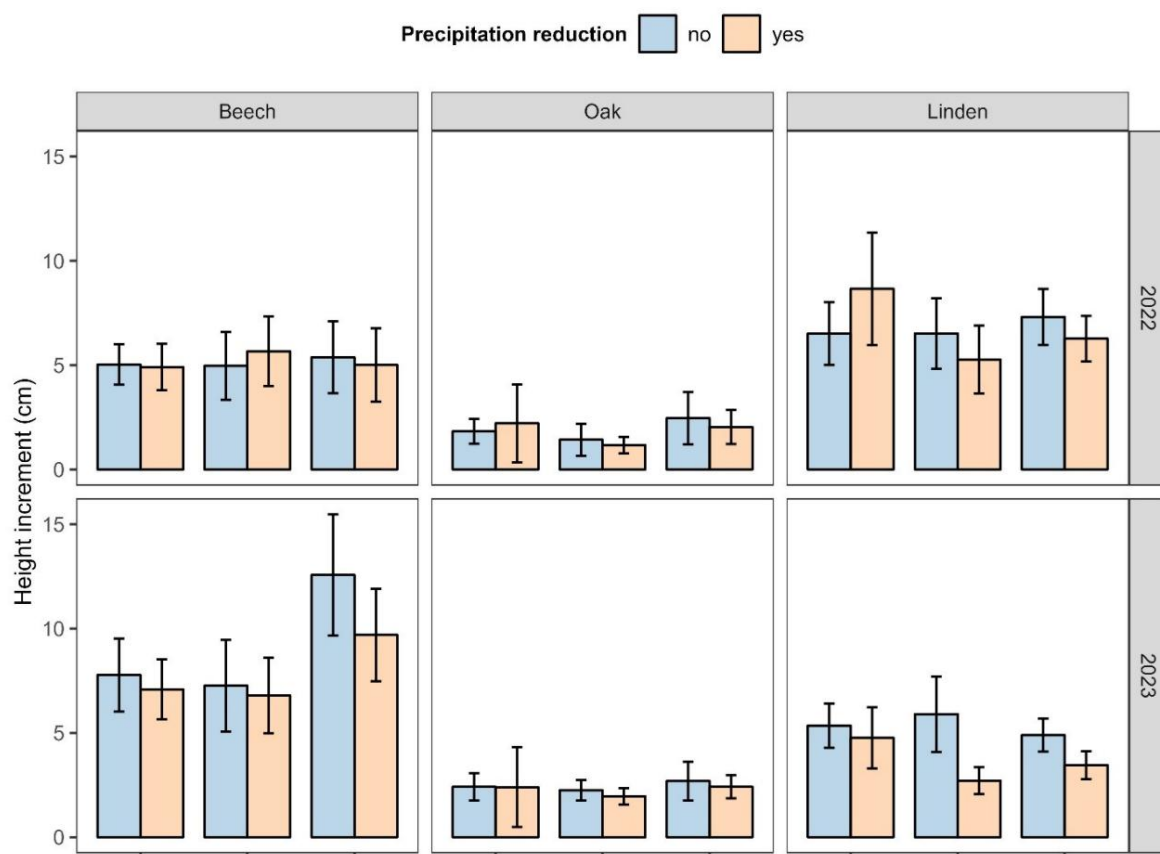


Figure supplémentaire 4 : Effet de la compétition intra- et interspécifique et de la sécheresse sur l'accroissement annuel en hauteur des jeunes plants de hêtre, de chêne et de tilleul en 2022 et 2023. Les barres représentent moyennes arithmétiques et intervalles de confiance correspondants à 0,95.

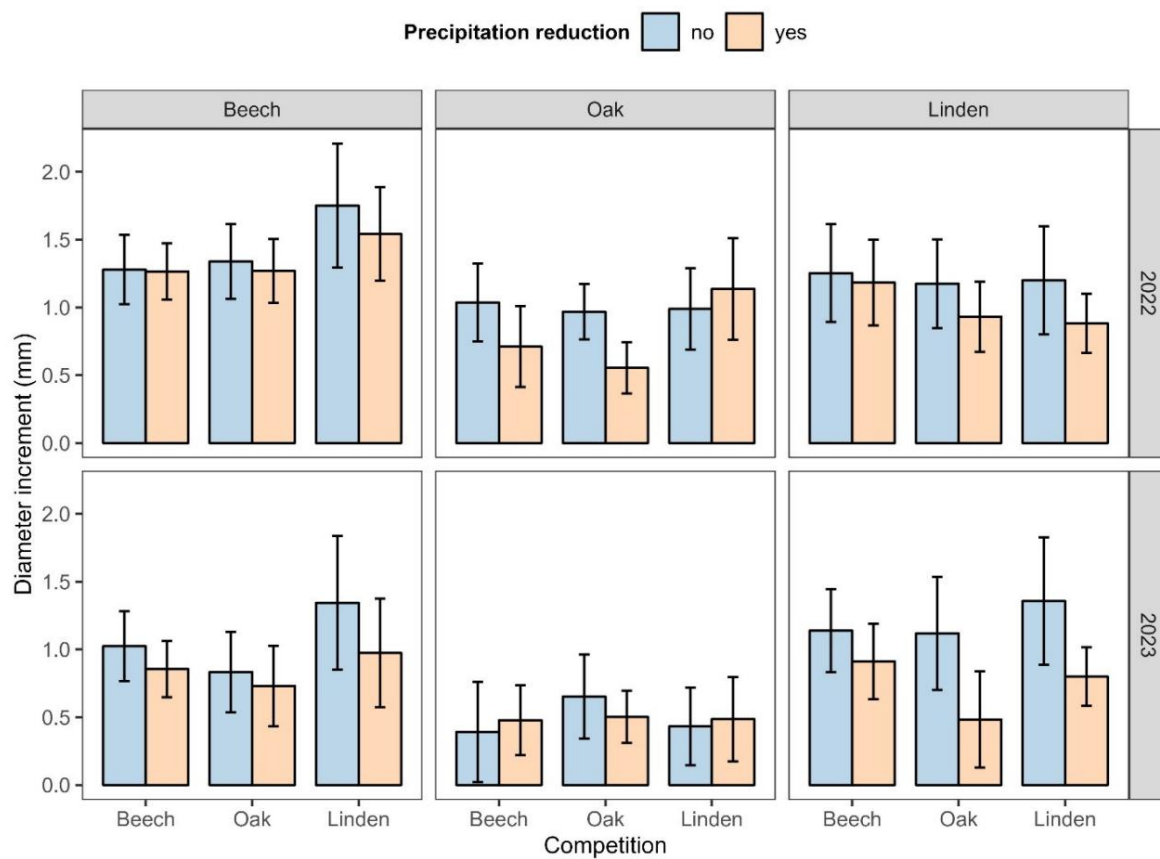


Figure supplémentaire 5 : Effet de la compétition intra- et interspécifique et de la sécheresse sur l'accroissement annuel du diamètre des jeunes plants de hêtre, de chêne et de tilleul en 2022 et 2023. Les barres représentent moyennes arithmétiques et intervalles de confiance correspondants à 0,95.

## Curriculum vitae

### Informations personnelles

Nom	Manuel Gabriel Walde
Adresse	Gartenstrasse 27, 4600 Olten
E-mail	manuel.wa@hotmail.com
Date de naissance	21.06.1993
Personnalité	motivé, fiable et proactif



### Éducation

2021 - 2024	Doctorat en sciences de l'environnement, ETH Zurich et Suisse fédérale Institut de recherche sur les forêts, la neige et les paysages (WSL), Unité de recherche sur la dynamique forestière
2021-2022	Certificat de botaniste de terrain, BirdLife Aargau
2018 - 2020	Master en sciences de l'environnement, ETH Zurich, Spécialisation en biogéochimie et dynamique des polluants
2014 - 2018	Licence en sciences de l'environnement, ETH Zurich, Spécialisation en biologie environnementale et sciences du sol
2009 - 2013	Lycée d'Aarau

### Qualification supplémentaire

Langue	Allemand (langue maternelle), anglais (courant), français (intermédiaire), Italien (intermédiaire), suédois (débutant) et polonais (débutant)
compétences informatiques	R, MATLAB et ArcGIS

### Expérience professionnelle

Janvier 2025-	Postdoctorant à l'Université de Greifswald, en Allemagne
Depuis octobre 2023	Chargé de cours à l'École technique suisse TEKO, Olten
2021-2024	Doctorat en sciences de l'environnement avec WSL, groupe d'écologie des écosystèmes, Unité de recherche sur la dynamique forestière
Automne 2020	Fonction publique, diheplus, Neuhausen SH
Avril 2020 - Juillet 2020	Assistante scientifique, Unité de recherche sur la dynamique forestière WSL
Octobre 2019 - avril 2020	Stage, Unité de recherche Dynamique forestière WSL
Juin 2018 - Avril 2020	Assistant scientifique, géologie climatique, ETH Zurich
2014 - 2017	Emploi de maître-nageur sauveteur, Bureau des sports de Zurich

### Projets de recherche approuvés

Mobilité postdoctorale du FNS (Projet : P500PB\_225533) pour un séjour de recherche de 24 mois à l'Université de Greifswald, en Allemagne (Financement : CHF 113 000).

Projet de recherche : « Forêts tempérées sous le contrôle de facteurs environnementaux et phylogénétiques – une approche basée sur les traits »

#### Activité scientifique

Publications en tant que premier auteur dans des revues à comité de lecture

Walde, M., Allan, E., Cappelli, S.L., Didion-Gency, M., Gessler, A., Lehmann, M.M., Pichon, N.A. et Grossiord, C. (2021). La diversité et la composition fonctionnelle influencent la productivité et l'efficacité d'utilisation de l'eau dans des prairies tempérées expérimentales. *Journal of Ecology*, 109(11), 3877-3891. doi:10.1111/1365-2745.13765

Walde, M.G., Lehmann, M.M., Gessler, A., Vitasse, Y., & Diao, H. (2024). Le marquage isotopique stable révèle les flux d'eau et de carbone dans les jeunes arbres tempérés avant le débournement. *Plante, cellule et environnement*. doi:10.1111/pce.15173

Walde, M.G., Wenden, B., Chuine, I., Gessler, A., Saurer, M. et Vitasse, Y. (2024). Écurie Les isotopes de l'eau révèlent le début de la dormance des bourgeons chez les arbres des régions tempérées, tandis que la teneur en eau est un meilleur indicateur de la levée de dormance. *Tree Physiology*, 44(4), 1-12. doi:10.1093/treephys/tpae028

Walde, M.G., Wu, Z., Fox, T., Baumgarten, F., Fu, Y.H., Wang, S. et Vitasse, Y. (2022). Sensibilité phénologique printanière plus élevée des espèces d'arbres asiatiques par rapport aux espèces européennes aux températures extrêmes, en conditions de froid printanier faible et élevé. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5, 1-13. doi:10.3389/ffgc.2022.1063127

Publications en tant que co-auteur dans des revues à comité de lecture

Vitasse, Y., Baumgarten, F., Zohner, C.M., Kaewthongrach, R., Fu, Y.H., Walde, M.G. et Moser, B. (2021). Impact des conditions microclimatiques et de la disponibilité des ressources sur la phénologie printanière et automnale des jeunes arbres des régions tempérées. *New Phytologist*, 232(2), 537-550. doi:10.1111/nph.17606

Vitasse, Y., Pohl, N., Walde, M.G., Nadel, H., Gossner, M.M. et Baumgarten, F. (2024). Se nourrir de l'ordinaire ou souffrir de la faim en quête d'exceptionnel face au réchauffement climatique : synchronie phénologique entre la lymantrie (*Lymantria dispar*) et le débournement de six espèces d'arbres européens. *Ecol Evol*, 14(2), e10928. doi:10.1002/ece3.10928

Contributions aux conférences scientifiques

Luo, N., Walde, M., Vitasse, Y. et Gessler, A. (2023). Impact d'un gel printanier destructeur suivi d'une sécheresse estivale affectant les jeunes plants de quatre espèces tempérées. <https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2023EGUGA..2516892L>

Vitasse, Y., Ren, S., Grossiord, C., Walde, M., et Zohner, C. (2024). Une croissance secondaire accrue induite par des températures plus chaudes au début de l'été avance la sénescence des feuilles d'automne chez les jeunes arbres des régions tempérées.

Walde, M.G., Moser, B., et Vitasse, Y. (2023). Phénologie et compétitivité de trois espèces d'arbres tempérés au stade juvénile sous des printemps plus chauds et des étés plus secs. Communication présentée lors de la conférence de l'Assemblée générale de l'EGU : Résumés.

Walde, M.G., Saurer, M. et Vitasse, Y. (2021). Eau marquée isotopiquement : un traceur précieux pour suivre l'initiation et la progression de la dormance des bourgeons chez les arbres des régions tempérées. <https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2021EGUGA..2315904W>

Walde, M.G. et Vitasse, Y. (2023). Un débournement plus précoce, un été plus sec et la compétition affectent les performances de trois espèces d'arbres tempérés juvéniles.