



MASTER II FORÊT, AGRONOMIE, GÉNIE DE L'ENVIRONNEMENT
OPTION AGRONOMIE, FORÊT, ÉCOSYSTÈMES, ENVIRONNEMENT

**DENDROÉCOLOGIE DU CHÊNE SESSILE (*QUERCUS
PETRAEA* (MATT.) LIEBL.) DANS LA MOITIÉ NORD
DE LA FRANCE**

PIERRE MÉRIAN

LABORATOIRE D'ÉTUDE DES RESSOURCES FORÊT-BOIS
UMR 1092 INRA-ENGREF

RESPONSABLE DE STAGE : FRANÇOIS LEBOURGEOIS

SOUTENU LE 30 JUIN 2008

Remerciements

Je tiens à remercier ceux qui m'ont permis, de quelque manière que ce soit, de réaliser ce travail, et tout particulièrement **François Lebourgeois** pour m'avoir donné l'opportunité d'effectuer ce stage, pour son aide, son suivi, sa disponibilité et pour la liberté d'organisation qu'il m'a laissé.

Je remercie également **Jean Daniel Bontemps** et **Laurent Bergès** pour la communication des données de croissance et phytoécologiques, et pour leurs conseils avisés.

Je remercie **Vincent Perez** et **Christian Piedallu** pour la réalisation des cartes sous Système d'Information Géographique.

Enfin, je tiens à remercier toute l'équipe du Laboratoire d'Étude des Ressources FOrêt-Bois pour leur accueil et leur bonne humeur.

Table de matières

I	Introduction.....	1
II	Matériels et méthodes.....	3
II.1	Les données.....	3
II.1.1	<i>Séries chronologiques de largeurs de cernes.....</i>	<i>3</i>
II.1.2	<i>Données pédologiques.....</i>	<i>6</i>
II.1.3	<i>Données « peuplement ».....</i>	<i>7</i>
II.1.4	<i>Données climatiques.....</i>	<i>7</i>
II.2	Méthodes d'analyse.....	8
II.2.1	<i>Interdatation et années caractéristiques.....</i>	<i>8</i>
II.2.2	<i>Croissance moyenne trentenaire.....</i>	<i>8</i>
II.2.3	<i>Variabilité inter-annuelle.....</i>	<i>9</i>
III	Résultats.....	11
III.1	Années caractéristiques.....	11
III.2	Déterminisme de la croissance moyenne.....	13
III.3	Déterminisme climatique de la variabilité inter-annuelle de la croissance.....	15
III.3.1	<i>Paramètres statistiques des séries d'indices standardisés.....</i>	<i>15</i>
III.3.2	<i>Fonctions de réponse.....</i>	<i>17</i>
IV	Discussion et conclusion.....	22
	Liste bibliographique.....	27
	Annexe 1 : Caractéristiques des stations de Météo-France.....	32
	Annexe 2 : Principe de la standardisation des chronologies de largeurs de cernes.....	33
	Annexe 3 : Biais méthodologiques.....	34
	Annexe 4 : Climat moyen des années caractéristiques.....	38

I Introduction

Dans les écosystèmes forestiers tempérés, l'arbre a un fonctionnement saisonnier qui se traduit par la mise en place d'unités de croissance en hauteur et en diamètre ; ces dernières sont aussi appelées « cernes ». Il s'en forme généralement un par an, dont les caractéristiques sont déterminées par les conditions du milieu dans lequel l'arbre s'est développé. Le bois apparaît alors comme un marqueur de l'état de l'environnement mais également de ses changements puisque la longévité des essences forestières tempérées, dépassant souvent le siècle, permet une analyse rétrospective de la dynamique de croissance (Cook et Kairiukstis, 1990 ; Fritts, 1971).

Cette dynamique dépend des conditions du milieu (contexte pédo-climatique, degré de compétition intra- et inter-spécifique), classiquement appréhendé à travers la notion de station forestière, jugée temporellement « stable » jusqu'à la mise en évidence récente des modifications environnementales liées aux activités humaines. La différence fondamentale avec les évolutions passées est la vitesse à laquelle ces changements se font et vont continuer à se faire dans un futur proche. Par exemple, les modèles prédisent une augmentation de +1,8 à +4 °C de la température moyenne du globe d'ici 2100 (Déqué *et al.*, 1998 ; Moisselin *et al.*, 2002 ; IPCC, 2007). Comme les changements environnementaux paraissent se traduire par des modifications d'accroissement d'intensité variable entre les espèces (Bontemps, 2006), une connaissance plus approfondie du comportement des essences est indispensable pour mieux appréhender la gestion future des écosystèmes dans cet environnement non-stationnaire et en évolution rapide.

En France, les trois essences feuillues qui dominent les forêts de production de plaine et de colline sont le chêne sessile (*Quercus petraea*), le chêne pédonculé (*Q. robur*) et le hêtre (*Fagus sylvatica*). De récentes études sur l'autécologie du hêtre ont permis de mieux appréhender sa sensibilité au climat et à ses changements (Dittmar *et al.*, 2003 ; Badeau *et al.*, 2004 ; Lebourgeois *et al.*, 2005 ; Bontemps, 2006 ; Seynave *et al.*, 2006). Des travaux menés en parallèle sur sa niche écologique ont permis d'en modéliser l'évolution potentielle au cours du XXI^{ème} siècle (**fig.1**). Selon cette simulation, l'aire future du hêtre va considérablement se réduire, pour se limiter aux régions d'altitude. En plaine, de nouvelles niches seraient ainsi libérées. Les analyses menées par les généticiens ont également montré que les chênes sessile et pédonculé sont dotés de mécanismes de dispersion efficaces leur permettant de coloniser des espaces nouveaux à la moindre opportunité. Le polymorphisme génétique très élevé des chênes pourrait également leur conférer un avantage certain dans le cadre de la réponse aux évolutions climatiques en cours (Giesecke *et al.*, 2007). Ainsi, ces niches libérées seraient colonisables par les chênes, et notamment par le chêne sessile qui apparaît plus adapté aux épisodes de sécheresse que le chêne pédonculé : de nombreuses études montrent une sensibilité moindre du chêne sessile aux épisodes de stress hydrique importants et prolongés, dont la fréquence va certainement augmenter dans le cadre du réchauffement climatique (Cochard *et al.*, 1992 ; Vivin *et al.*, 1993 ; Bréda *et al.*, 1993 ; Gieger et Thomas, 2005). Des

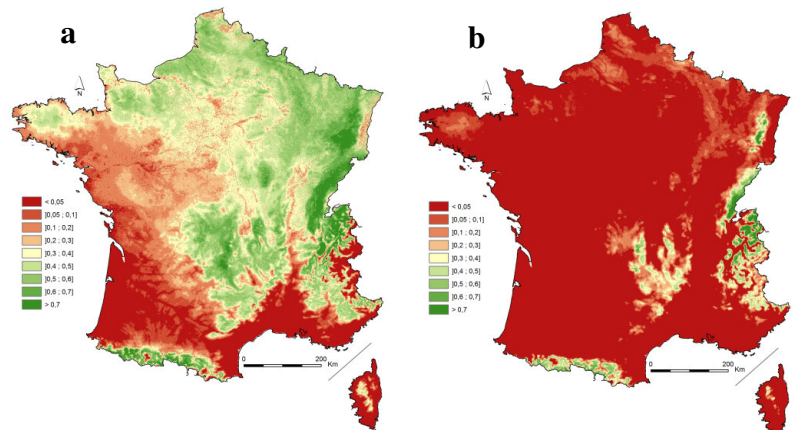


Figure 1 : Modélisation de la probabilité de présence potentielle du hêtre aujourd'hui (a) et en 2050 (b) sous le scénario de changement climatique HADCM3 B2 (Bastard-Bogain *et al.*, 2007).

travaux sur l'évolution temporelle des niches des espèces forestières (Lenoir J., thèse en cours) suggèrent d'ailleurs une augmentation de la fréquence du chêne sessile en plaine depuis une vingtaine d'années et une diminution de celle du hêtre.

Contrairement au hêtre, le déterminisme de la croissance du chêne sessile est mal connu. Les facteurs stationnels influant sur la croissance en hauteur ont été récemment mis en évidence dans le cadre de l'élaboration d'un modèle de prédiction de la fertilité (Seynave, 2007). En revanche, **la variabilité temporelle et spatiale de la croissance radiale à vaste échelle reste aujourd'hui méconnue, les travaux passés ne concernant que quelques régions ou massifs forestiers** : plaine du Nord-Est (Becker et al., 1994 ; Bréda et al., 1999), Centre-Ouest (Lévy et al., 1992 ; Lebourgeois et al., 2004) et contexte méditerranéen (Tessier et al., 1994). Les résultats de ces études varient beaucoup, aussi bien sur les paramètres que sur les périodes clefs qui régulent la croissance radiale. Il semblerait que, contrairement au hêtre pour lequel le bilan hydrique de début d'été explique la plus grande partie de la variabilité de la largeur de cerne (Dittmar et al., 2003 ; Lebourgeois et al., 2005), **les gradients trophiques et climatiques se traduisent par des niveaux et des déterminismes de croissance différents chez le chêne.**

Pour étudier cette variabilité, la moitié nord de la France apparaît comme une zone d'étude privilégiée puisque, d'une part, le chêne sessile y est présent, et d'autre part, elle couvre de nombreux gradients trophiques et climatiques (**fig.2**), notamment au travers de la continentalité. En effet, les régions proches de l'Océan Atlantique et de la Manche bénéficient d'un climat doux et sec, la pluviométrie et l'amplitude thermique augmentant à mesure que l'on s'éloigne des côtes.

Ainsi, on peut s'attendre à une sensibilité différentielle de la croissance radiale le long de ces gradients, et particulièrement des effets limitants (i) de l'alimentation en eau dans l'ouest et (ii) des températures dans l'est.

L'objectif de ce travail est donc de mieux appréhender, à grande échelle, le déterminisme de la croissance radiale du chêne sessile, au travers de l'étude (i) de la croissance moyenne sur la période 1961-1990 et (ii) de la variabilité inter-annuelle des largeurs de cerne. L'étude porte sur la moitié nord de la France (i) qui couvre une grande variabilité stationnelle, (ii) et où les aires potentielles du chêne et du hêtre se chevauchent.

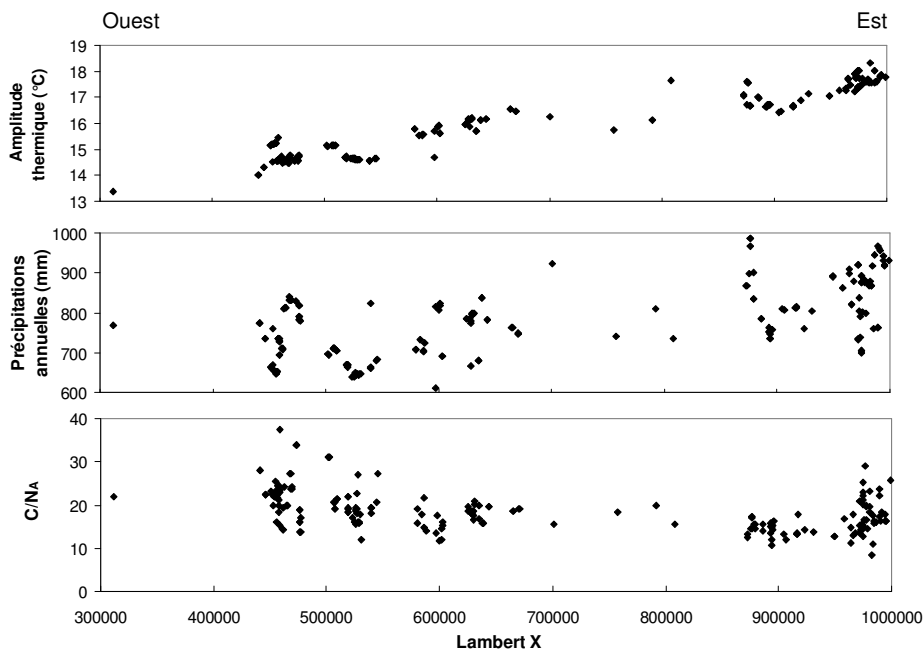


Figure 2 : Amplitude thermique, précipitations annuelles, et rapport carbone sur azote de l'horizon A en fonction de la coordonnée Lambert X pour les 199 placettes de l'échantillon. L'amplitude thermique et les précipitations annuelles proviennent du modèle spatialisé AURELHY (Bénichou et Le Breton, 1987).

II Matériels et méthodes

II.1 Les données

II.1.1 Séries chronologiques de largeurs de cernes

Afin de couvrir spatialement la moitié nord de la France et les principaux gradients écologiques, les données de trois réseaux de placettes ont été utilisées :

- le réseau « RENECOFOR » : le « Réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers » a été mis en place par l'Office National des Forêts au début des années 1990. Les travaux menés sur les chênaies ont permis de mettre en évidence des différences de croissance entre les peuplements (Lebourgeois, 1997 et 1999) mais sans apporter de réponses claires vis-à-vis de la variabilité spatiale de la sensibilité au climat. Ce réseau comporte 20 placettes pour un total de 584 arbres (23 à 30 arbres par site) carottés une fois à 1,30 m du sol. Les 52 455 cernes ont été mesurés microscopiquement sur banc optique à l'aide du programme SAISIE (Becker, non publié) avec une précision au 1/100^{ème} de millimètre (Lebourgeois, 1997).
- le réseau « Changement de productivité » : dans le cadre de la thèse de Jean Daniel Bontemps (2006), 233 arbres dominants répartis sur 80 placettes ont été abattus (2 à 3 arbres par placette). Les données de croissance sont issues de rondelles prélevées à 4,30 m. Deux protocoles de choix de l'orientation des rayons étudiés sur les rondelles ont été utilisés selon la date des relevés :
 - en 1994 (14 placettes) : le rayon maximal et son rayon diamétralement opposé (Duplat et Tran-ha, 1997).
 - en 2004 (66 placette) : 4 rayons disposés selon deux axes orthogonaux centrés sur la moelle (Bontemps, 2006).

Les largeurs totales des 25 212 cernes ont été mesurées suivant le même protocole que le réseau RENECOFOR.

- le réseau « Croissance et densité du bois » : dans le cadre de la thèse de Laurent Bergès (1998), 99 placettes ont été installées dans deux régions (Pays de Loire : 47 placettes, et Est : 52 placettes), avec trois arbres dominants carottés une fois à 1,30 m par placette. Les relevés ont été réalisés en 1994 et la largeur totale des 29 838 cernes a été déterminée par analyse densitométrique (Polge, 1966).

L'échantillon final se compose de 199 placettes (**fig.3**), couvrant une large gamme de conditions édaphiques (**tab.1**), pour un total de 1 121 arbres, 1 903 chronologies élémentaires et 107 505 cernes. Tous les peuplements correspondent à des situations de plaine (92 à 420 m d'altitude ; moyenne = 214 m), en pente faible à nulle (< 20%), dans des massifs domaniaux gérés en futaie régulière pure. Cela permet de garantir une homogénéité et une constance de la gestion passée.

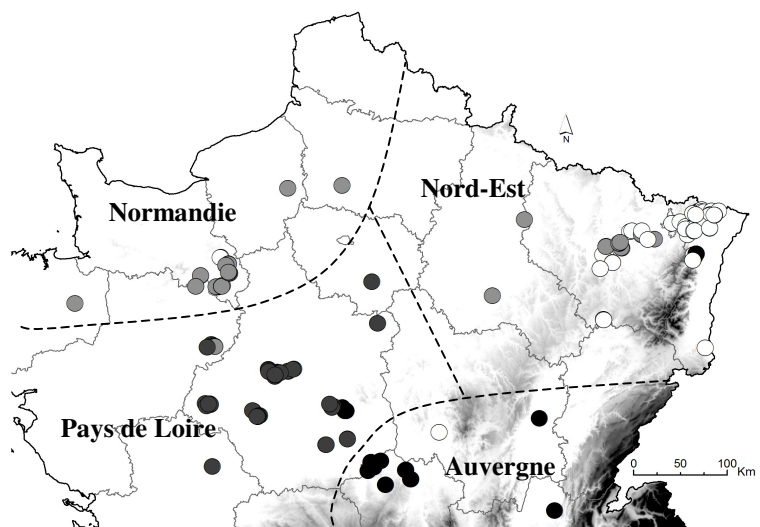


Figure 3 : Carte de localisation des placettes et des limites des régions, définies par classification ascendante hiérarchique. Chaque couleur correspond à un des 4 groupes de la classification ascendante hiérarchique.

Les différences de protocoles entre les réseaux ont nécessité une homogénéisation du jeu de données, aboutissant à la conservation d'une partie seulement des séries chronologiques et à la conversion de largeurs de cernes. Pour chacune de ces étapes, des tests ont été réalisés afin de quantifier leurs effets sur les résultats des analyses dendroécologiques. Ces tests sont détaillés en annexe 3. Trois différences ont été traitées :

- la quantité d'information collectée par placette : le nombre d'arbres par placette et le nombre de chronologies par arbre diffèrent. Afin de garder l'ensemble des placettes, seule la plus petite quantité d'information commune à toutes les placettes a été conservée, à savoir :
 - *3 arbres par placette* : pour le réseau RENECOFOR, comptant 23 à 30 arbres par placette, les 5^{ème}, 15^{ème} et 25^{ème} (ou 23^{ème}) plus gros arbres ont été retenus, afin de se rapprocher du protocole des deux autres réseaux qui permet d'avoir une estimation non biaisée de la population dominante d'un peuplement observé (1^{er}, 3^{ème} et 5^{ème} plus gros arbres sur une surface de 6 ares : Matérn, 1975 ; Duplat, 1982).
 - *1 chronologie élémentaire par arbre* : pour le réseau « Changement de productivité », un rayon a été tiré aléatoirement parmi les 2 ou 4 mesurés.

Ainsi, sur les 1 903 chronologies initiales, seules 590 ont été retenues. Ne conserver que 3 arbres par placette avec une chronologie par arbre n'a pas remis en cause le sens et la fiabilité des corrélations entre les variables stationnelles et la croissance (**annexe 3.1**).

- la hauteur de carottage ou de prélèvement de la rondelle : 1,30 m ou 4,30 m selon les réseaux. L'objectif a été de standardiser les données à une hauteur de carottage commune de 1,30 m, hauteur à laquelle 66 % des chronologies ont été initialement mesurées. La comparaison entre les chronologies à 1,30 m et 4,30 m a été possible car, pour 14 placettes du réseau « Changement de productivité », les largeurs ont été mesurées aux 2 hauteurs. Cela a permis d'établir l'équation de conversion suivante :

$$LC_{130} = (1-B) \times LC_{430} ,$$

où LC_{130} est la largeur de cerne mesurée à 1,30 m, LC_{430} la largeur de cerne mesurée à 4,30 m et B une variable fonction de l'âge cambial (AC), définie selon la fonction suivante (**fig.4**) :

$$B = -0,00002 \times AC^3 + 0,0052 \times AC^2 - 0,5679 \times AC + 11,9814.$$

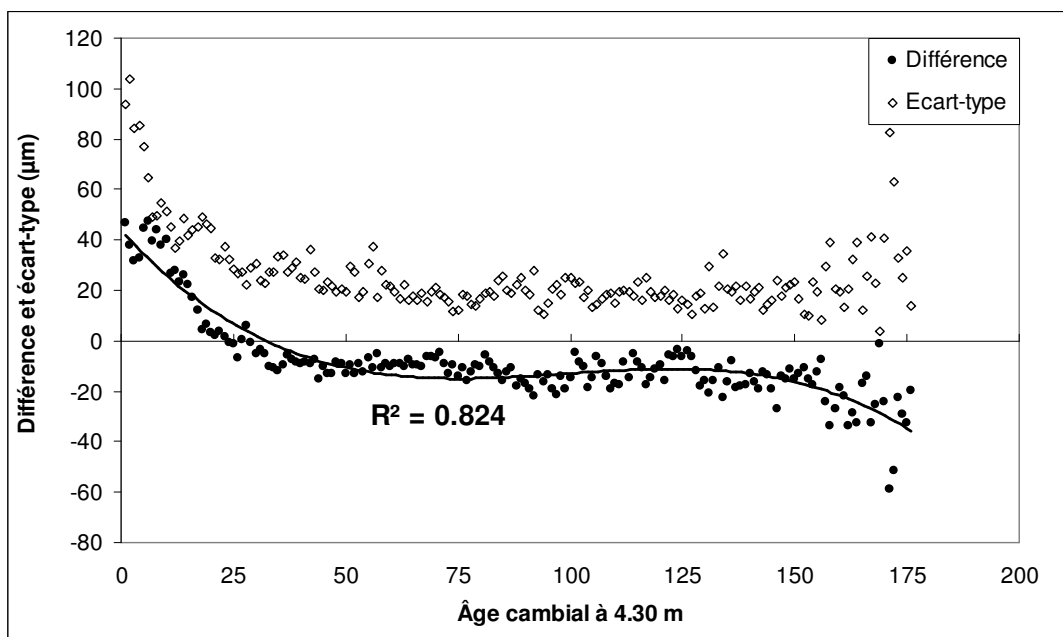


Figure 4 : Évolution de la différence « $LC_{430} - LC_{130}$ » et de son écart-type en fonction de l'âge cambial à 4,30 m.

Les différences observées entre 4,30 m et 1,30 m restent constantes et négatives pour des âges cambiaux compris entre 40 et 140 ans, témoignant d'une croissance radiale légèrement plus soutenue à 1,30 m. En revanche, ce comportement diffère pour les âges cambiaux extrêmes (Schweingruber, 1990) :

- *au stade juvénile* : la croissance à 4,30 m est supérieure. Cet effet est lié à la différence d'âge cambial pour un même cerne entre les deux hauteurs, correspondant au nombre d'années nécessaire pour croître entre 1,30 m et 4,30 m ;
- *pour de vieux âges cambiaux* : la différence de largeur de cerne s'accroît, témoignant d'un effet empatement.

Cette conversion a été apportée sur 66 placettes du réseau « Changement de productivité ». Des variations dans les corrélations entre les données brutes et converties vis-à-vis des paramètres du modèle général [1], exposé dans la partie III.2, tendent à montrer que le cerne a un comportement différent suivant la hauteur d'observation. Ce constat avait déjà été fait sur le hêtre par Bouriaud O. (2003). Ceci étant, même si les caractéristiques du modèle [1] varient sensiblement entre les données brutes et corrigées (**annexe 3.2**), l'ordre d'importance des variables du modèle et le signe de leurs paramètres restent inchangés. L'impact de la conversion sur les coefficients des fonctions de réponse est nul (**annexe 3.2**).

- la méthode de détermination de la largeur de cerne : les deux méthodes utilisées, lecture sur banc optique et analyse densitométriques, donnent des largeurs de cernes différentes, avec des valeurs plus faibles pour la seconde. L'objectif a été d'homogénéiser en largeurs de cernes « banc optique », méthode la plus fréquemment rencontrée en dendrochronologie. La comparaison a été possible car, pour 95 % (23 868 cernes) des carottes du réseau « Changement de productivité », les largeurs de cernes ont été mesurés selon les deux méthodes. L'équation suivante a été établie ($R^2 = 0,7622$; $p\text{-value} = 0$) :

$$LC_{opt} = 1,1649 \times LC_{dens} - 0,1491,$$

où LC_{opt} est la largeur de cerne obtenue par lecture sur banc optique et LC_{dens} par analyse densitométrique. La conversion a porté sur l'ensemble des chronologies du réseau « Croissance et densité du bois » et n'a en rien modifié le sens et la fiabilité des corrélations entre les variables stationnelles et la croissance (**annexe 3.3**).

Conclusion partielle

Le jeu de données final de croissance se compose de 590 chronologies dont les largeurs de cernes ont été homogénéisées à la hauteur de carottage de **1,30 m** et à la méthode de **lecture sur banc optique**. Elles sont réparties sur 199 placettes (7 placettes n'ont que 2 arbres), pour un total de 60 291 cernes. Les caractéristiques dendrométriques et pédologiques sont présentées dans le **tableau 1**.

Réseau	Données dendrométriques							Données pédologiques						
	Nb. plac.	Nb. arb.	Age ₉₃	Dia ₉₃	RDI	Long.	LC	Humus	pH _A	C/N _A	P _A	pH ₃₀	S/T ₃₀	RU ₁₀₀
RENECOFOR	20	60	93 (25)	33,7 (6,5)	0,78 (0,10)	94 (25)	1,91 (0,83)	2,80 (1,07)	4,48 (0,27)	17,8 (3,1)	0,084 (0,028)	4,57 (0,20)	0,22 (0,29)	138 (34)
Changement de productivité	80	233	107 (47)	34,2 (13,8)	0,68 (0,21)	112 (46)	1,74 (0,76)	2,88 (1,04)	4,37 (0,41)	19,8 (4,5)	0,084 (0,063)	4,52 (0,24)	0,19 (0,15)	148 (15)
Croissance et densité du bois	99	297	111 (26)	39,8 (9,4)	0,71 (0,14)	107 (28)	1,98 (0,88)	2,93 (1,50)	4,69 (0,66)	17,5 (4,6)	0,131 (0,114)	4,87 (0,60)	0,34 (0,31)	120 (39)

Tableau 1 : Caractéristiques dendrométriques et pédologiques moyennes par réseau. Les valeurs entre parenthèses correspondent aux écart-types. Nb. plac. : nombre de placettes ; Nb. arb. : nombre d'arbres ; Age₉₃ : âge en 1993 ; Dia₉₃ : diamètre à 1,30 m en 1993 (cm) ; RDI : indice de compétition (Dhôte et al., 2000) ; Long. : longueur moyenne des chronologies ; LC : largeur de cerne moyenne (mm). Les variables pédologiques sont définies dans la partie I.1.2.

II.1.2 Données pédologiques

Pour chacune des placettes, un relevé phytécologique a été réalisé. Les relevés floristiques n'ont pas été utilisés pour estimer des paramètres stationnels car les méthodes et les périodes d'inventaires variaient trop entre les trois réseaux (Ellenberg et *al.*, 1992 ; Gégout et *al.*, 2003). De même, seules les variables relevées sur les trois réseaux ont été conservées (leurs caractéristiques moyennes par réseau sont résumées dans le **tableau 1**), ont été disponibles :

- les types d'humus : codés de 1 (mor) à 5 (eumull) (Bergès, 1998).
- la réserve utile : la classe de texture de chaque horizon a été calculée à partir de la granulométrie 5 fractions des analyses de sol (Jamagne, 1967, reproduit dans Jabiol, 1996). À chaque texture est associée une réserve utile (Bruand et *al.*, 2002, 2003). Sauf en cas de contrainte forte d'enracinement, une réserve utile standardisée à 100 cm de profondeur a été calculée, tenant compte de la charge en éléments grossiers (RU₁₀₀). La formule générale est la suivante (Piedallu et *al.*, en préparation) :

$$RU_{100} = \sum_i \left((1 - (EG_i/100)^{3/2}) \times RU_i \times H_i \right),$$

avec i le nombre d'horizons contenu dans les 100 premiers centimètres du sol, RU la valeur de la réserve utile associée à une texture (mm/cm), EG la teneur en éléments grossiers et H l'épaisseur de l'horizon (cm).

- le pH : mesuré par dilution à l'eau, a été calculé pour l'horizon organo-minéral A (pH_A). Le pH moyen sur les 30 premiers centimètres du sol (pH₃₀) a été établi selon la formule suivante :

$$pH_{30} = \frac{\sum_i (pH_i \times H_i)}{\sum_i H_i},$$

avec $\sum_i H_i = 30$ cm, pH_i la valeur pour l'horizon i de la variable pH et H_i la hauteur de l'horizon i (cm).

- le rapport carbone sur azote : a été calculé pour l'horizon A (C/N_A). La teneur en carbone organique a été déterminée par la méthode sulfochromique (C_A), celle en azote par la méthode Kjeldhal (N_A).
- le taux de saturation : seuls les cations échangeables primordiaux ont été retenus : Ca²⁺, Mg²⁺ et K⁺ pour les bases échangeables, et Al³⁺ et H⁺ pour les cations d'acidité. Ces éléments ont tous été dosés au pH du sol par le chlorure de cobaltihexamine (Gégout et Jabiol, 2001). Le taux de saturation moyen sur les 30 premiers centimètres (S/T₃₀) a été calculé suivant la même formule que le pH₃₀.
- le phosphore assimilable : la méthode de mesure diffère entre les réseaux : méthode « Dyer » pour le RENECOFOR et méthode « Duchaufour » pour les deux autres. Le choix a été fait d'homogénéiser en valeurs « Duchaufour » car cette méthode a été spécialement mise au point pour estimer la nutrition des essences forestières (excepté sur sols calcaires). L'équation de conversion est la suivante (Bonneau et *al.*, 2003) :

$$\ln(P_2O_5_{Duch}) = 0,715 \times \ln(P_2O_5_{Dyer}) + 0,185,$$

avec P₂O₅_{Duch} la valeur obtenue par la méthode Duchaufour et P₂O₅_{Dyer} la valeur obtenue par la méthode Dyer.

II.1.3 Données « peuplement »

Pour chaque placette, un indice de densité (RDI), construit sur le principe de la loi d'auto-éclaircie (Reineke, 1933), a été estimé. Pour les peuplements purs et réguliers de chêne sessile, la formule est la suivante (Dhôte et *al.*, 2000) :

$$RDI = \frac{N \times D_g^A}{B}$$

avec A = 1,701, B = 171 582, N le nombre de tiges à l'hectare et D_g le diamètre quadratique moyen (en cm). Selon les réseaux, les variables N et D_g ont été relevées entre 1993 et 2004.

Enfin, 1993 a été retenue comme année de référence pour calculer l'âge des peuplements (Age₉₃).

II.1.4 Données climatiques

Les analyses de la croissance radiale moyenne et de la variabilité inter-annuelle de la largeur de cerne nécessitent deux jeux de données climatiques distincts :

- le climat moyen trentenaire : les caractéristiques mensuelles et annuelles moyennes de précipitations (P, mm), températures moyennes (T, °C), minimales (Tn) et maximales (Tx), radiations (rad, MJ/m²), évapotranspirations (ETP : formule de Turc, mm ; Lebourgeois et Piedallu, 2005), bilans hydriques (BH = P-ETP, mm) ont été extraites pour chaque placette à partir de ses coordonnées géographiques et du modèle spatialisé AURELHY (normales sur la période 1961-1990), dont la résolution est de 1 km (Bénichou et Le Breton, 1987). Ces données ont été utilisées pour l'étude de la croissance radiale moyenne.
- les séries climatiques historiques : pour chaque placette, il a été également nécessaire de disposer de séries climatiques longues pour les variables suivantes : températures moyennes (tm), minimales (tn) et maximales (tx), et précipitations (p). Les évapotranspirations (etp, formule de Turc) et les bilans hydriques (bh) ont été calculés. Au total, 20 stations du réseau Météo-France, dont les caractéristiques sont résumées en **annexe 1**, ont été retenues sur le critère de proximité avec les placettes, afin d'avoir le climat le plus représentatif pour chacune d'elles. Chaque placette est distante en moyenne de 16,5 km d'une station. Ces données ont été utilisées dans le cadre de l'analyse des relations cerne-climat, *i.e.* pour l'étude de la variabilité inter-annuelle.

Conclusion partielle

Pour chaque placette, les variables descriptives disponibles ou calculées sont :

- pour le peuplement : Age₉₃ et RDI ;
- pour le sol : humus, pH_A, N_A, C/N_A, P_A, pH₃₀, S/T₃₀, RU₁₀₀ ;
- pour le climat moyen trentenaire (1961-1990) : précipitations, températures moyennes, minimales et maximales, radiations, évapotranspirations et bilans hydriques ;
- pour les séries climatiques mensuelles historiques : précipitations, températures moyennes, minimales et maximales, évapotranspirations et bilans hydriques.

II.2 Méthodes d'analyse

II.2.1 Interdatation et années caractéristiques

Afin d'éviter tout biais dans les analyses, il a été indispensable de s'assurer du bon synchronisme des séries élémentaires. Le principe est d'établir une chronologie de référence correspondant à la moyenne de l'ensemble des chronologies à interdater. Celle-ci est considérée sans erreur car les éventuels décalages des chronologies individuelles sont supposés se compenser. Chacune des chronologies à interdater est alors comparée à la chronologie de référence régionale et notamment à ses années caractéristiques. Ces années, qui sont généralement particulières au niveau climatique (froid intense, forte sécheresse, ...), correspondent aux années pour lesquelles au moins 75 % des arbres présentent le même signe de changement : cerne de l'année n au moins 10 % plus large ou plus fin que celui de l'année $n-1$ (Becker, 1989 ; Lebourgeois et *al.*, 2004, 2005) :

$$ER_n = \frac{LC_n - LC_{n-1}}{LC_{n-1}} \times 100,$$

avec ER_n l'écart relatif entre la largeur de cerne de l'année n (LC_n) et celle de l'année $n-1$ (LC_{n-1}). Ces données permettent de vérifier que la date attribuée à chaque cerne correspond bien à la date réelle de son élaboration (Fritts, 1976).

L'interdatation se fondant sur la réaction particulière des arbres lors d'années climatiquement remarquables, une chronologie de référence n'a de sens que si elle s'obtient en moyennant des chronologies élémentaires d'arbres ayant poussés sous un même contexte climatique. Les gradients présents dans la moitié nord de la France ont conduit à définir de grandes régions au sein desquelles le mésoclimat est homogène. Une analyse des composantes principales (ACP) suivie d'une classification ascendante hiérarchique (CAH) a été réalisée sur les données climatiques trentenaires, disponibles pour chaque placette, pour détecter les sites dont les conditions climatiques étaient voisines. Les similitudes entre les sites ont été mesurées par le calcul de distances euclidiennes et la hiérarchie établie selon la méthode « Ward », qui se base sur une analyse de variance pour évaluer les distances entre des groupes et vise à minimiser la somme des carrés de tout groupe qui peut être formé à chaque étape de l'analyse.

La hiérarchie établie a permis de définir 4 grandes régions : Normandie, Pays de Loire, Auvergne et Nord-Est (**fig.3**), avec, respectivement, 24, 72, 23 et 80 placettes. Une chronologie de référence a ainsi été calculée pour chacune de ces régions, puis les séries de croissance interdatées grâce au logiciel Interdat.exe (Becker et Dupouey, non publié).

II.2.2 Croissance moyenne trentenaire

Trois principaux effets influencent la croissance radiale, comme l'expliquent Cook et Kairiukstis (1990) :

$$LC = \alpha A + \beta C + \chi S + E,$$

avec LC la largeur de cerne, A l'effet de l'âge biologique, C l'effet « peuplement » (densité, sylviculture), S l'effet de la station (fertilité, climat, changement climatique, sol, ...) et E un effet aléatoire.

L'étude du déterminisme de la croissance moyenne entre 1961-1990 a nécessité le calcul d'une largeur de cerne moyenne par placette sur cette période à partir des données brutes interdatées (LC_{moy}). Cette largeur traduit ainsi l'**effet moyen** des conditions du milieu et donne une mesure du potentiel de production de la station au même titre que l'indice de fertilité (Seynave et al., 2006 ; Pinto et al., 2007).

Les LC_{moy} ont été mises en relation avec les variables dendrométriques, climatiques trentenaires et pédologiques. Une méthode standard a été utilisée : la régression linéaire multiple pas à pas, qui fournit des fonctions de corrélations (Fritts, 1976 ; Cook, 1987). À chaque pas, l'algorithme sélectionne, parmi les variables initiales, celle qui apporte la plus grande réduction de variance résiduelle de la variable à expliquer. Le nombre de variables explicatives était 99 (89 pour le climat, 8 pour la pédologie, le RDI et l'âge).

Certaines hypothèses sur les données stationnelles trentenaires ont dû être formulées, pour :

- l'indice de compétition (RDI) : selon les placettes, il a été calculé à partir de données dendrométriques relevées en 1993, 1994, 2003 ou 2004. La valeur obtenue reflète ainsi le niveau de compétition de l'année du relevé. La reconstitution de l'évolution passée du RDI n'étant pas possible, le niveau moyen de compétition entre 1961 et 1990 ne peut pas être connu, d'où l'hypothèse suivante : les peuplements étant tous réguliers, purs et gérés *a priori* de façon homogène dans l'espace et dans le temps (cf. II.1.1), les valeurs de RDI instantanées ont été considérées comme représentatives du niveau moyen trentenaire de compétition (Dhôte et Hervé, 2000) ;
- les variables pédologiques : elles ont été considérées stables durant la période 1961-1990.

II.2.3 Variabilité inter-annuelle

Méthode de standardisation

La standardisation a pour objectif d'extraire des séries chronologiques le signal que l'on cherche à étudier du bruit constitué par toutes les autres sources de variation. La standardisation transforme des séries brutes en séries d'indices dégagés des signaux indésirables, de moyenne 1 et de variance plus ou moins constante (Fritts, 1976 ; Cook et al., 1990).

L'objectif a été d'étudier le signal **haute fréquence**, correspondant au signal climatique inter-annuel, en éliminant les signaux basse fréquence (effet âge) et moyenne fréquence (sylviculture, pathogènes, insectes). Pour chaque placette, les 3 chronologies de largeurs de cernes ont été standardisées par un double ajustement (**annexe 2**) grâce au logiciel ARSTAN (Cook, 1985), puis moyennées pour obtenir **une série d'indices annuels standardisés**. Leurs longueurs varient entre 36 et 208 ans (moyenne : 108 ans). Des paramètres statistiques ont également été calculés (Fritts, 1976 ; Cook et al., 1990) :

- *le coefficient de sensibilité moyenne* (mean sensitivity : MS) : exprime le pourcentage moyen de variation de la largeur de cerne d'une année sur l'autre, c'est-à-dire la variabilité inter-annuelle. Une sensibilité moyenne élevée traduit une réponse forte au climat.
- *le coefficient d'auto-corrélation de premier ordre* (AC) : exprime l'influence de la croissance de l'année précédente sur celle de l'année en cours.
- *l'« expressed population signal »* (EPS) : renseigne sur l'importance du signal commun entre les arbres de chaque site. Plus il est proche de 1, plus la population réagit de façon homogène aux variations climatiques, mais Wigley et al. (1984) suggèrent un seuil de 0,85, au delà duquel la réaction des arbres peut être considérée comme homogène.

Calcul des fonctions de réponse

Cette analyse permet de déterminer quelles variables climatiques influent significativement sur la croissance radiale. Les séries d'indices de croissance, utilisées comme variables dépendantes, sont mises en corrélation avec 24 régresseurs climatiques. Une analyse des composantes principales est effectuée sur ces 24 variables. Une régression linéaire multiple utilise ensuite ces composantes principales comme prédicteurs de la croissance pour éviter les problèmes de colinéarité (Fritts, 1976 ; Guiot, 1991).

Pour chaque site, deux fonctions de réponse de type « bootstrapped » (Guiot, 1991) ont été calculées en combinant les 12 bilans hydriques et 12 températures maximales ou minimales de l'année biologique, c'est-à-dire de septembre de l'année précédente à août de l'année en cours. La procédure « bootstrap » permet de remplacer le manque d'information sur les propriétés statistiques d'un jeu de données par un grand nombre d'estimations, chacune basée sur un échantillon (de taille constante) dont les éléments sont tirés aléatoirement avec remise (Tessier, 1989 ; Guiot, 1991). À chaque procédure, seules les années tirées sont utilisées pour estimer les coefficients de régression ; le modèle est ensuite vérifié sur les années qui n'ont pas été tirées au sort. Pour N répétitions, la procédure fournit N jeux de coefficients, à partir desquels un jeu moyen est calculé pour fournir la fonction de réponse finale. Ces calculs ont été réalisés avec le logiciel DendroClim2002 (Biondi et Waikul, 2004).

Ainsi, **les coefficients des fonctions de réponse expriment le poids respectif de chaque variable climatique**. Seuls les coefficients de corrélation significatifs au seuil de 5% ont été conservés. En cas de non-significativité, la valeur 0 a été attribuée par défaut. L'intervalle de temps sur lequel ont été calculées les fonctions de réponse a dépendu, pour chaque site, de la longueur des séries d'indices et des séries climatiques historiques. La séquence la plus longue couvrait 59 ans (1940-1998), la plus courte 41 ans (1953-1993). Les peuplements pour lesquels l'intervalle était inférieur à 40 ans ont été exclus de l'analyse, qui a finalement porté sur **193 placettes**.

La variabilité inter-placette de la réponse au climat a été étudiée au travers de 2 analyses des composantes principales normées (ACP), l'une sur les fonctions de réponse « températures minimales – bilans hydriques » (Tn-BH) et l'autre sur les fonctions « températures maximales – bilans hydriques » (Tx-BH).

III Résultats

III.1 Années caractéristiques

La comparaison des années caractéristiques entre les régions a été réalisée sur la plus longue période commune pour laquelle on disposait d'au moins 10 chronologies par région : 1844-2003. Les résultats sont résumés dans le **tableau 1**.

	Norm	P-L	A	N-E	ERM(+)	ERM(-)		Norm	P-L	A	N-E	ERM(+)	ERM(-)
1844		-				-20							
1846		-		-		-25							
1847		+			19								
1849			-			-16							
1852		+			20								
1854		-				-15							
1855		+			15								
1856		-	-			-18							
1857	+				23								
1858	-	-	-			-19							
1859	+	+		+	40								
1860		+			15								
1865			-	-		-19							
1867		+	+		31								
1868		-				-16							
1869		+	+	+	41								
1870	-	-	-	-		-43							
1871		+	+	+	51								
1873			-			-17							
1874		-		-		-20							
1875		+	+	+	45								
1876	-					-22							
1877		+			21								
1878		+			35								
1880		-				-19							
1883			+		47								
1885	-	-				-24							
1887		-				-21							
1888	+	+			38								
1891	-					-20							
1892		-	-			-19							
1894		+		+	39								
1895	+				34								
1897		+			38								
1903		+			24								
1905			-	-		-27							
1907		+	+		27								
1909		-				-16							
1910		+	+	+	39								
1911		-		-		-19							
1912		+	+		26								
1915				-		-22							
1916				+	45								
1918		-	-			-17							
1921	-	-	-	-		-27							
1922		+		+	30								
1923	+	+			29								
1924	+	+		+	27								
1927		+			28								
1928		-		-		-17							
1931	+	+	+		28								
1933	-	-	-	-		-23							
1934		-				-26							
1936	+	+			58								
1939		+				18							
1941		-				-15							
1943				+		45							
1944			+			38							
1946	+	+	+	+	43								
1947		-		-		-19							
1949		-				-18							
1950	+	+				26							
1951		+	+			28							
1952		-		-		-18							
1953		+	+			26							
1954	-	-				-22							
1955				+		38							
1956	-					-23							
1958		+	+	+		51							
1959		-				-21							
1960	+	+				29							
1962		-	-	-		-16							
1963		+				14							
1968		+		+		24							
1969				+		40							
1972		-				-17							
1975		+				17							
1976		-	-	-		-26							
1978		+				42							
1980		+				13							
1981		-				-14							
1982	+			+		55							
1983		+				16							
1987		+				13							
1989		-	-			-27							
1990		-				-13							
1992		-				-13							
1993		+				37							
1994		+	+			30							
1996	-	-	-	-		-19							
1997		+				25							
1998		-				-13							
1999				+		33							
2002		+				18							
n	22	76	29	32									
Fréq. (%)	14	48	18	20									
n(+)	12	42	15	17									
ERM(+)	41	27	36	44									
ET(+)	16.6	11.7	9.6	11.0									
n(-)	10	34	14	15									
ERM(-)	-24	-20	-22	-22									
ET(-)	3.7	8.8	9.6	5.5									

n = nombre d'années.

(+) : année caractéristique positive.

(-) : année caractéristique négative.

ERM (%) : écart relatif moyen.

ET : écart-type de l'écart relatif moyen.

Tableau 2 : Liste des années caractéristiques et des écarts relatifs de largeur de cerne par région sur la période 1844-2003. Norm : Normandie ; P-L : Pays de Loire ; A : Auvergne ; N-E : Nord-Est.

Un total de 159 années caractéristiques ont été définies, 73 négatives et 86 positives. L'écart relatif moyen (ERM) est plus important pour les années positives (34 %, écart-type (ET) = 13,8 %) que pour les années négatives (-21,4 %, ET = 8,0 %).

Néanmoins, les comportements de croissance des arbres varient entre les régions, avec notamment une spécificité en Pays de Loire, qui regroupe 48 % des années caractéristiques. À l'inverse, la Normandie n'en compte que 22, soit 14%. Les régions Auvergne et Nord-Est ont des caractéristiques moyennes proches.

Entre 1844 et 1989, le nombre moyen d'années caractéristiques par décennie variait de 1,4 et 2,1 selon les régions, sauf en Pays de Loire, où il atteignait 4,7 (**fig.5**). La période récente 1990-2003 a été caractérisé par une baisse de cette fréquence, notamment en Normandie, avec seulement 0,8 années caractéristiques par décennie. Une nouvelle fois, la région Pays de Loire se démarque, puisque la fréquence a nettement augmenté.

Période	Norm	P-L	C	N-E
1844-1989	1,4	4,7	1,9	2,1
1990-2003	0,8	6,2	1,5	1,5

Figure 5 : Nombre d'années caractéristiques par décennie et par région. Norm : Normandie ; P-L : Pays de Loire ; A : Auvergne ; N-E : Nord-Est.

Les années caractéristiques sont très rarement communes à plus de deux régions. 54 % des années positives et 44 % des négatives le sont pour une seule région, traduisant une variabilité spatiale importante des réactions aux variations climatiques. De même, seulement 4 années sont caractéristiques pour les 4 régions à la fois :

- années négatives : 1870¹, 1933 et 1996, avec des précipitations faibles (**fig.6**) et, pour 1996, un hiver froid, particulièrement en mars, avec une température minimale de -0,9 °C contre une moyenne de 0,9 °C sur la période 1986-2006. Lebourgeois et *al.* (2004) signalent également des défoliations importantes causées par des cochenilles en 1933 dans la Sarthe, pouvant être en partie responsable de la faible croissance cette année-là ; aucune autre observation n'a été rapportée.
- année positive : 1946, pluvieuse d'avril à juillet, avec des précipitations cumulées 34 % supérieures à la moyenne sur 1936-1956. De plus, les températures d'avril ont été particulièrement élevées avec des valeurs respectivement supérieures de 10, 14 et 12 % à la moyenne pour les minimales, les maximales et les moyennes.

Même si elles ne sont pas communes à toutes les régions, d'autres années caractéristiques largement observées à travers l'Europe au XX^{ème} siècle ressortent : 1910, 1924, 1958 pour les années positives ; 1905, 1962, 1976 pour les négatives (Kelly, 1989 ; Becker et *al.*, 1994 ; Bridge et *al.*, 1996 ; Lebourgeois et *al.*, 2004).

¹ Données de précipitations disponibles uniquement pour la station Météo-France d'Orléans.

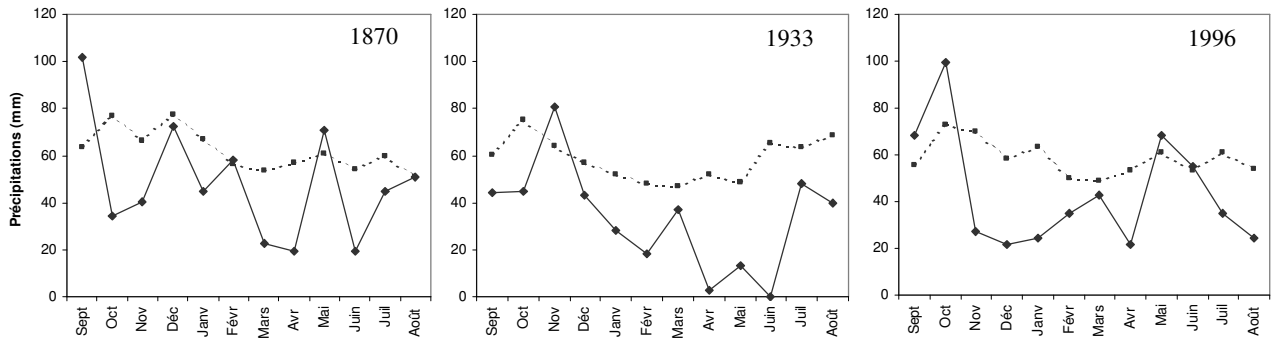


Figure 6 : Précipitations mensuelles (mm) de l'année caractéristique (traits pleins) et moyenne (pointillés) sur la période +/- 10 ans centrée sur l'année caractéristique.

Plus généralement et quelque soit la région, les années caractéristiques positives sont des années pluvieuses (**annexe 4**). À l'inverse, les années négatives sont plutôt sèches. Le rôle des températures est nettement moins homogène : en Pays de Loire et Auvergne, les années caractéristiques positives ou négatives ne montrent pas d'écarts importants avec les températures moyennes des années non-caractéristiques ; en revanche, le régime thermique hivernal (décembre à février) joue un rôle essentiel en :

- Normandie : des mois de décembre chauds et de février froids correspondent aux années négatives ; des températures moyennes élevées entre décembre et février aux années positives.
- Nord-Est : des mois de janvier chauds et de février froids correspondent aux années positives ; des températures moyennes faibles entre novembre et février aux années négatives.

Conclusion partielle

La région Pays de Loire se distingue par son nombre élevé d'années caractéristiques par décennie et par la hausse de cette fréquence après 1990. Quelque soit la région, l'écart relatif de croissance varie nettement plus pour les années positives que négatives.

Les années positives sont pluvieuses, alors que les négatives sont plutôt sèches, les précipitations semblant plus influencer sur les variations de croissance que les températures moyennes.

III.2 Déterminisme de la croissance moyenne

Le meilleur modèle fait intervenir 6 variables et explique 54,6 % de la variabilité de la largeur de cerne moyenne trentenaire ; ses caractéristiques sont résumées dans le **tableau 3** et la **figure 7**.

$$[1] \quad LC_{moy} = -0,0085 \times Age_{93} + 0,5929 \times RDI + 1,8676 \times pH_{30} - 0,161 \times pH_{30}^2 - 0,0225 \times C/N_A - 0,2175 \times Tn_5 - 3,8814.$$

Variable	Coefficient	R ² partiel	p-value
Age ₉₃	-0,0085	0,334	0
RDI	0,5929	0,029	0,0006
pH ₃₀	1,8676	0,051	<0,000001
pH ₃₀ ²	-0,161	0,063	<0,000001
C/N _A	-0,0225	0,037	0,0001
Tn ₅	0,2175	0,034	0,0002
Constante	-3,8814		0,0094
Modèle		0,546	0

Tableau 3 : Résultats de l'analyse de variance sur le modèle [1] de largeur de cerne pour la moitié nord de la France.

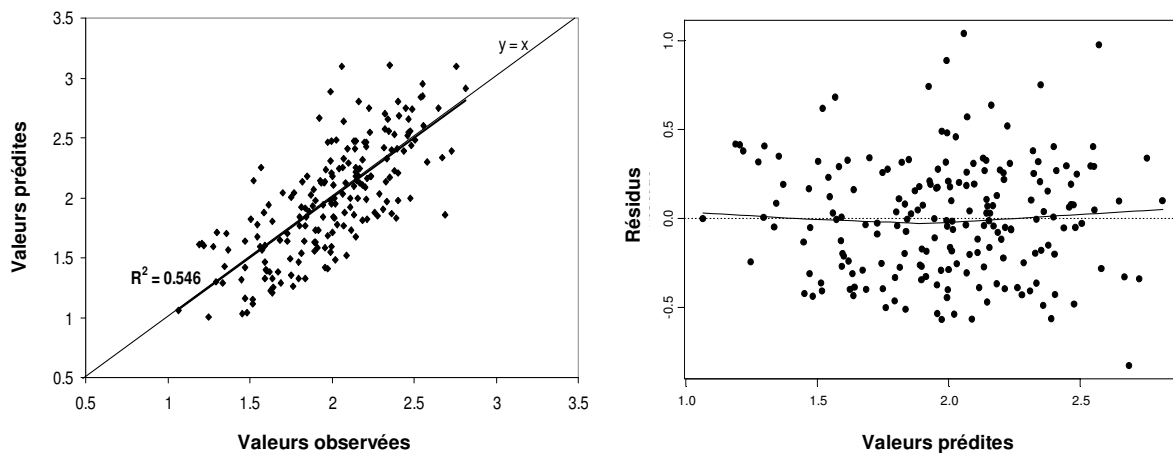


Figure 7 : Valeurs prédites en fonction des valeurs observées (a) et résidus en fonction des valeurs prédites (b) pour le modèle [1].

Plusieurs effets peuvent être distingués :

- un effet « âge » : qui intervient négativement sur la largeur moyenne de cerne et explique la majeure partie de sa variabilité ;
- un effet « compétition » : exprimé au travers du RDI. Cette variable explicative possède le plus faible R² partiel et intervient positivement.
- des effets « station » :
 - *facteurs de nutrition* : le pH et le rapport C/N_A permettent d'expliquer environ 15 % de la variabilité des largeurs de cernes moyennes. Alors que le C/N_A intervient négativement sur l'ensemble de la gamme de fertilité couverte par l'échantillon, le pH a un effet « en cloche », avec un optimum proche de 5,8. Pour des valeurs inférieures, l'effet est positif ; pour des valeurs supérieures, il est négatif.
 - *facteur climatique* : sur l'ensemble des variables climatiques disponibles, seule la température minimale de mai (Tn₅) permettait d'améliorer significativement le modèle. Son effet, plus faible que celui des facteurs édaphiques avec un R² partiel 0,034, est positif sur la croissance.

Afin d'étudier la variabilité spatiale du déterminisme de la croissance radiale moyenne du chêne sessile, le modèle [1] a été décliné dans les 4 régions définies lors de l'interdatation (cf. II.2.1). Pour chacun d'eux, les termes explicatifs et leur importance sont résumés dans le **tableau 4**.

Région	Age ₉₃	RDI	pH ₃₀	pH ₃₀ ²	C/N _A	BH ₅	BH ₇	BH ₈	Tn ₅	R ²	n
Normandie	↓↓				↓					0,645	24
Pays de Loire	↓↓	↑	↑	↓	↓	↓↓	↓			0,593	72
Auvergne			↑	↓	↓↓			↓↓		0,815	23
Nord-Est	↓↓		↑	↓	↓				↑↑	0,583	80

Tableau 4 : Synthèse des variables entrant significativement dans les modèles régionaux. Une flèche dirigée vers le haut indique un coefficient positif de la variable et vers le bas un coefficient négatif. Les doubles flèches indiquent les variables les plus significatives (au moins au seuil de 0,1 %). n = nombre de placettes.

Le rapport carbone sur azote de l'horizon A (C/N_A) est la seule variable du modèle [1] présente dans toutes les déclinaisons régionales. Elle explique entre 5,4 et 16,2 % de la variabilité de la largeur de cerne. L'âge du peuplement (Age₉₃) est la variable la plus explicative (entre 0,311 et 0,593) mais son effet n'est pas significatif en Auvergne. Le niveau de compétition (RDI) n'apparaît qu'en Pays de Loire, et reste très peu explicatif par rapport aux autres variables du modèle. Enfin, la température minimale de mai n'est présente que dans le Nord-Est, où elle explique 13 % de la variabilité.

De nouveaux facteurs, masqués à l'échelle de la moitié nord de la France, apparaissent, les variations climatiques entre les régions induisant des contraintes de croissance différentes. L'alimentation hydrique joue un rôle essentiel en début la saison de végétation en Pays de Loire et en fin en Auvergne. Dans ces régions, la part de variabilité expliquée par ces facteurs est respectivement de 8,9 et 53,7 %.

Le gradient de continentalité s'exprime donc par une variation de sensibilité au climat : les peuplements en Pays de Loire et Auvergne sont sensibles aux bilans hydriques, alors que ceux de la région Nord-Est répondent plutôt aux températures de mai. Notons enfin que la croissance radiale ne semble pas être limitée par le climat en Normandie.

Conclusion partielle

Quelque soit le modèle, le facteur « âge » explique la majeure partie de la variabilité de la largeur de cerne moyenne trentenaire.

À l'échelle de la moitié nord de la France, le climat joue un rôle mineur par rapport à la richesse édaphique, aucun facteur hydrique (réserve utile, évapotranspiration, précipitation) n'entrant en compte dans le modèle [1]. Mais cet effet s'estompe quand les modèles sont ajustés par région, où le mésoclimat est plus homogène.

III.3 Déterminisme climatique de la variabilité inter-annuelle de la croissance

III.3.1 Paramètres statistiques des séries d'indices standardisés

Ces paramètres ont été calculés sur la période 1953-1993 pour les 193 placettes retenues pour les fonctions de réponse.

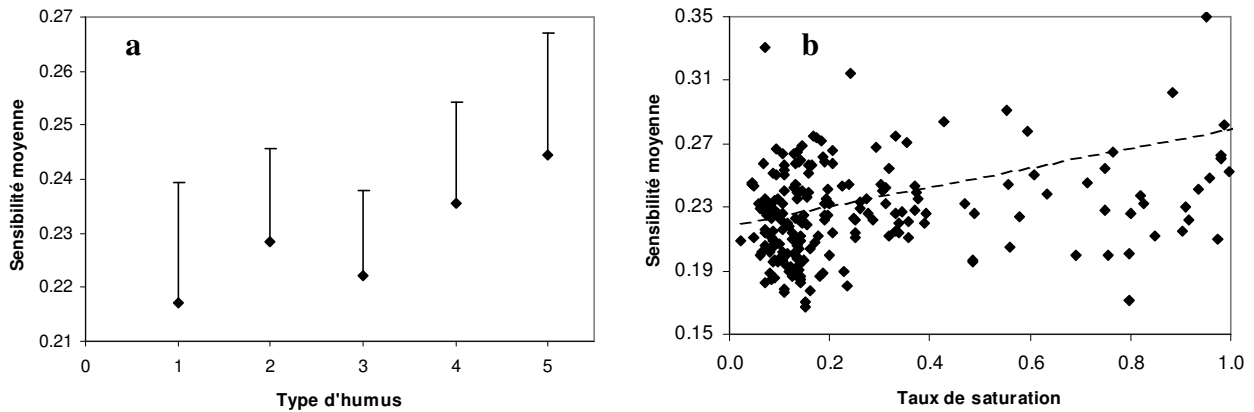


Figure 8 : Relations entre la sensibilité moyenne et (a) le type d'humus, et (b) le taux de saturation moyen des 30 premiers centimètres du sol. Code des humus (Bergès, 1998) : 1 : mor-dysmoder ; 2 : eumoder ; 3 : hémimoder-oligomull ; 4 : mésomull ; 5 : eumull.

La **sensibilité moyenne** (MS) varie entre 0,167 et 0,35 (moyenne : 0,227 ; écart-type : 0,029) et n'est pas corrélée significativement la latitude et la longitude. L'âge et le RDI n'ont pas non plus d'effet significatif ; en revanche, elle est positivement corrélée avec la fertilité du sol, au travers notamment du type d'humus ($0,081$; $p < 0,0001$; **fig.8a**) et du S/T_{30} ($R^2 = 0,066$; $p = 0,0005$; **fig.8b**). La MS est enfin corrélée négativement avec la RU_{100} ($R^2 = 0,037$; $p = 0,0068$). Ainsi, **les peuplements sur contextes riches et, dans une moindre mesure, secs réagissent plus fortement au climat.**

L'**auto-corrélation** (AC) varie entre 0,17 et 0,8 (moyenne = 0,587 ; écart-type = 0,101). Elle ne dépend pas avec les variables édaphiques, mais est corrélée négativement avec la sensibilité moyenne ($R^2 = 0,24$; $p < 0,00001$; **fig.9**). En d'autres termes, plus un peuplement réagit au climat, plus l'influence de la croissance de l'année précédente sur celle de l'année en cours est faible.

Les **valeurs d'EPS** sont comprises entre 0,52 et 0,94 (moyenne = 0,78 ; écart-type = 0,08), 74,8 % n'excédant pas le seuil de 0,85 (Wigley et al., 1984). Cela suggère que les arbres réagissent de façon hétérogène au sein de chaque placette. L'EPS varie positivement avec le pH_{30} ($R^2 = 0,092$) et le S/T_{30} ($R^2 = 0,093$), et négativement la RU_{100} ($R^2 = 0,122$).

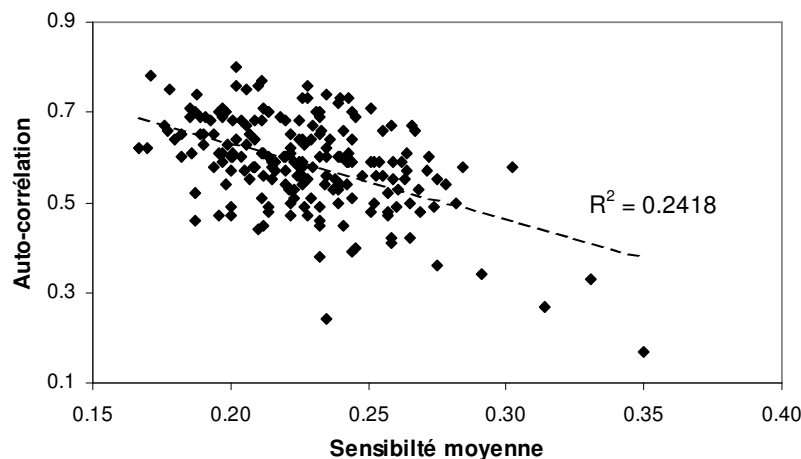


Figure 9 : Relation entre l'auto-corrélation et la sensibilité moyenne.

III.3.2 Fonctions de réponse

Variables climatiques et périodes clefs

Pour 193 placettes, deux fonctions de réponse ont été calculées, en combinant 12 bilans hydriques (BH) et 12 températures maximales (Tx) ou minimales (Tn).

Les corrélations significatives entre la croissance et les bilans hydriques sont toujours plus fréquentes que celles avec les températures, les maximales étant elles-mêmes plus souvent corrélées avec la croissance que les minimales (**fig.10**).

La mise en place du cerne pour une année donnée va dépendre des conditions climatiques :

- *de l'année précédente* : la croissance étant stimulée par des bilans hydriques peu négatifs en septembre et octobre, des températures maximales de septembre fraîches et des températures minimales de novembre élevées.
- *de l'année en cours* : durant l'hiver, des bilans hydriques de janvier positifs et des températures maximales de mars faibles stimulent la croissance. De mai à juillet, l'alimentation hydrique constitue le principal facteur limitant, les indices de croissance étant corrélés négativement avec les températures maximales et positivement avec les bilans hydriques (**fig.11**).

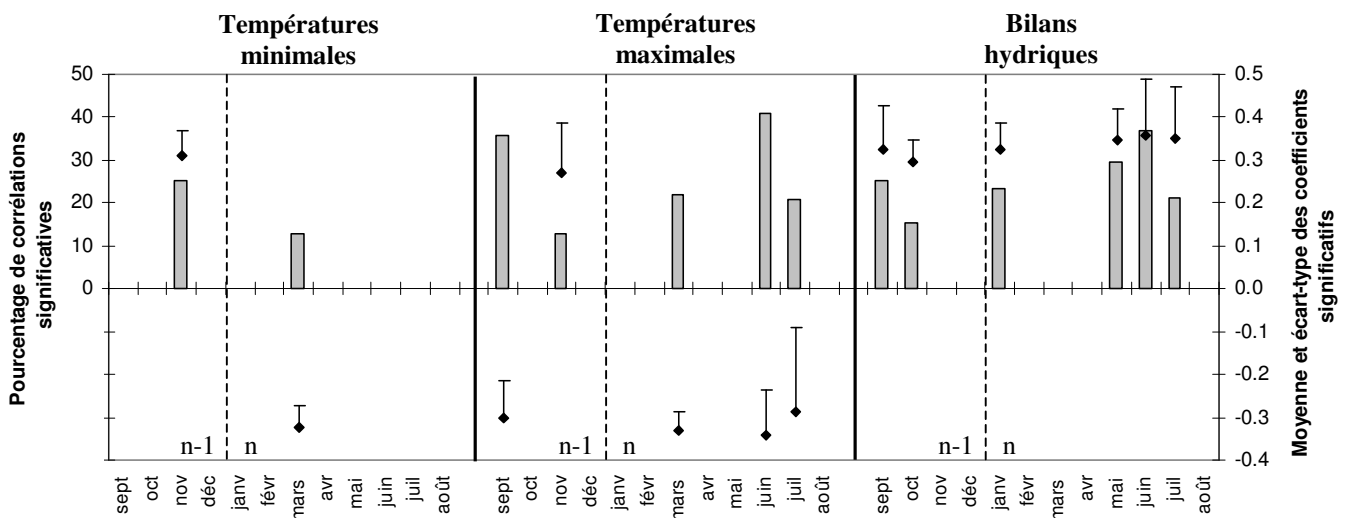


Figure 10 : Pourcentage de corrélations significatives (histogrammes), moyenne et écart-type des coefficients significatifs (points) pour les températures minimales, maximales et les bilans hydriques mensuels de septembre de l'année précédente (n-1) à août de l'année en cours (n), toutes régions confondues ($n = 193$). Seuls les mois pour lesquels au moins 10 % placettes ont réagi significativement ont été conservés.

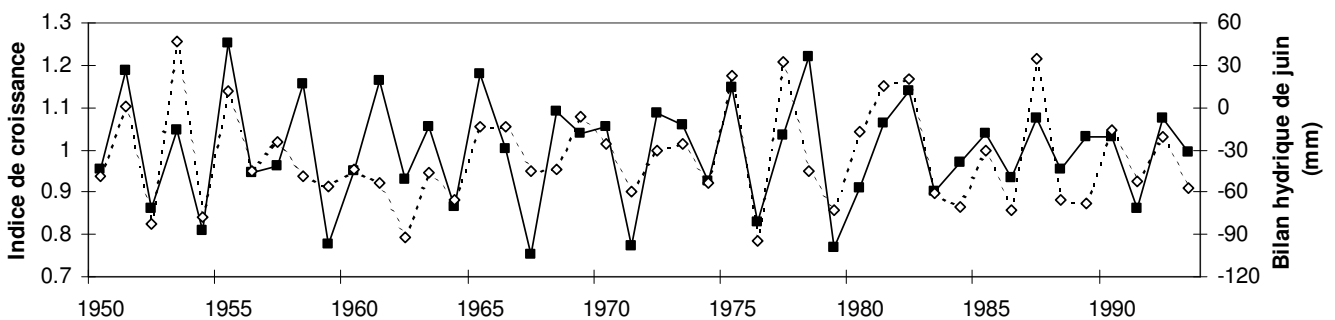


Figure 11 : Exemple de l'évolution des indices de croissance (trait plein) et des bilans hydriques de juin (pointillés) sur la période 1950-1993 pour la placette E48 (Bas-Rhin). $R^2 = 0,43$.

Malgré cela, **le pourcentage de réponses significatives est systématiquement inférieur à 50 %**, quel que soit le mois ou la variable climatique. En effet, au maximum, 41 % des placettes réagissent au même paramètre climatique (températures maximales de juin), traduisant **une réaction hétérogène du chêne sessile au climat**.

Facteurs de variabilité des fonctions de réponse

La variabilité a été étudiée grâce aux analyses des composantes principales sur les deux jeux de fonctions de réponse (Tx-BH et Tn-BH). Cependant, comme le montre la **figure 10**, la croissance du chêne est très peu sensible aux températures minimales ; de plus, les données sur les bilans hydriques, et donc leurs interprétations, sont communes aux deux ACP. Aussi, **seuls les résultats de l'ACP sur les fonctions de réponse Tx-BH seront présentés**, ceux sur les fonctions de réponse Tn-BH n'apportant pas d'information autre que la suivante : la réaction des placettes aux températures minimales de novembre n'a pas de cohérence spatiale ou édaphique.

Le cercle des corrélations permet de résumer la signification des axes factoriels définis par l'ACP. Les variables structurantes du premier axe sont principalement les variables climatiques des mois de **la saison de végétation** : mai à juillet (**fig.13** – cercles en gras). Celles du second axe traduisent plutôt l'effet du climat de l'automne, hiver et début de printemps **précédent la période de croissance** : le bilan hydrique et les températures de septembre, mars et avril, et les températures de janvier (**fig.13** – cercles en pointillés). Ces deux axes portent 24 % de l'inertie totale du nuage. De plus, le premier axe factoriel (F1) est négativement corrélé avec la réserve utile ($R^2 = 0,071$; $p = 0,0002$; **fig.12a**), et positivement avec le taux de saturation S/T_{30} ($R^2 = 0,083$; $p < 0,0001$; **fig.12b**). Cependant, la réserve utile est elle-même fonction du S/T_{30} ($R^2 = 0,099$). **F1 traduit la disponibilité en eau et en bases échangeables (fig.14)**. Le second axe (F2) est corrélé avec les variables édaphiques (sauf S/T_{30}), notamment avec le type d'humus ($R^2 = 0,10$; $p < 0,0001$), mais avec aussi le pH et le C/N_A . Ainsi, **F2 est un axe d'acidité (fig.14)**.

Comme il existe un gradient de fertilité croissant d'ouest en est dans la moitié nord de la France (**fig.2**), les axes F1 et F2, sont significativement corrélés avec la longitude, et à moindre mesure, avec la latitude. L'effet de ce gradient de continentalité sur la variabilité des fonctions de réponse vient se superposer au gradient de fertilité et de réserve utile. Afin de séparer partiellement ces deux effets qui se chevauchent, la zone d'étude a été divisée en deux :

- l'« Ouest » : qui regroupe les régions Normandie, Pays de Loire et Auvergne.
- l'« Est » : avec la région Nord-Est.

Les résultats sont présentés en **figure 15**.

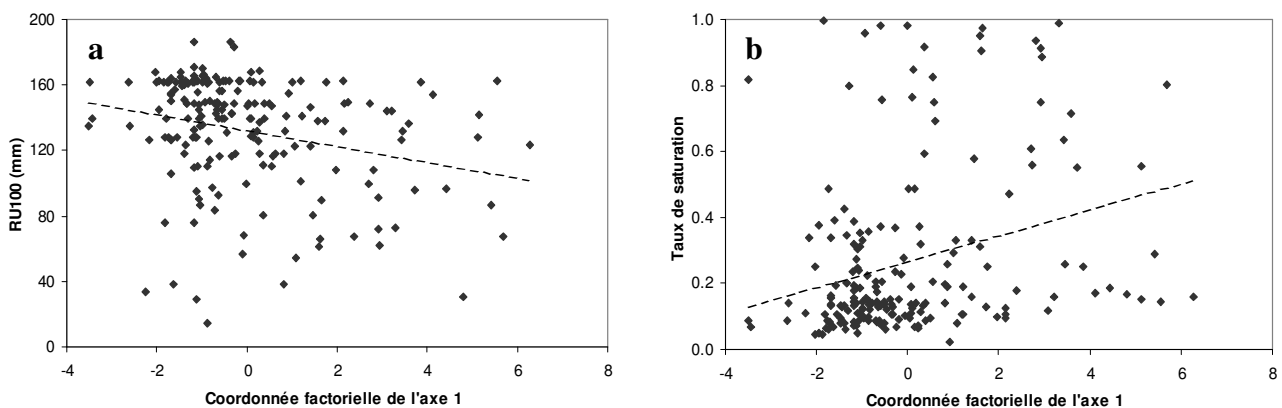


Figure 12 : Relations entre les coordonnées factorielles de l'axe 1 des placettes et (a) la réserve utile sur 1mètre (mm) et (b) le taux de saturation.

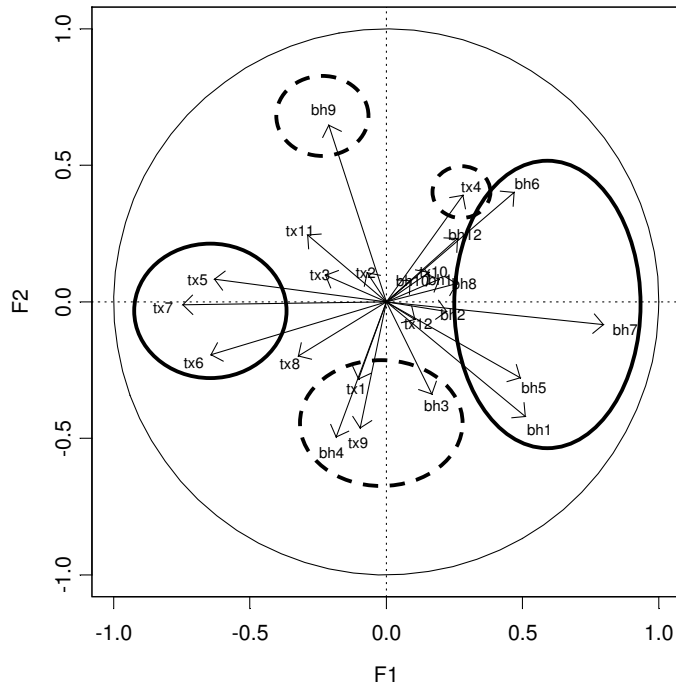


Figure 13 : Cercle des corrélations des variables climatiques du plan F1-F2. Les mois sont codés de 1 à 12 pour janvier à décembre.

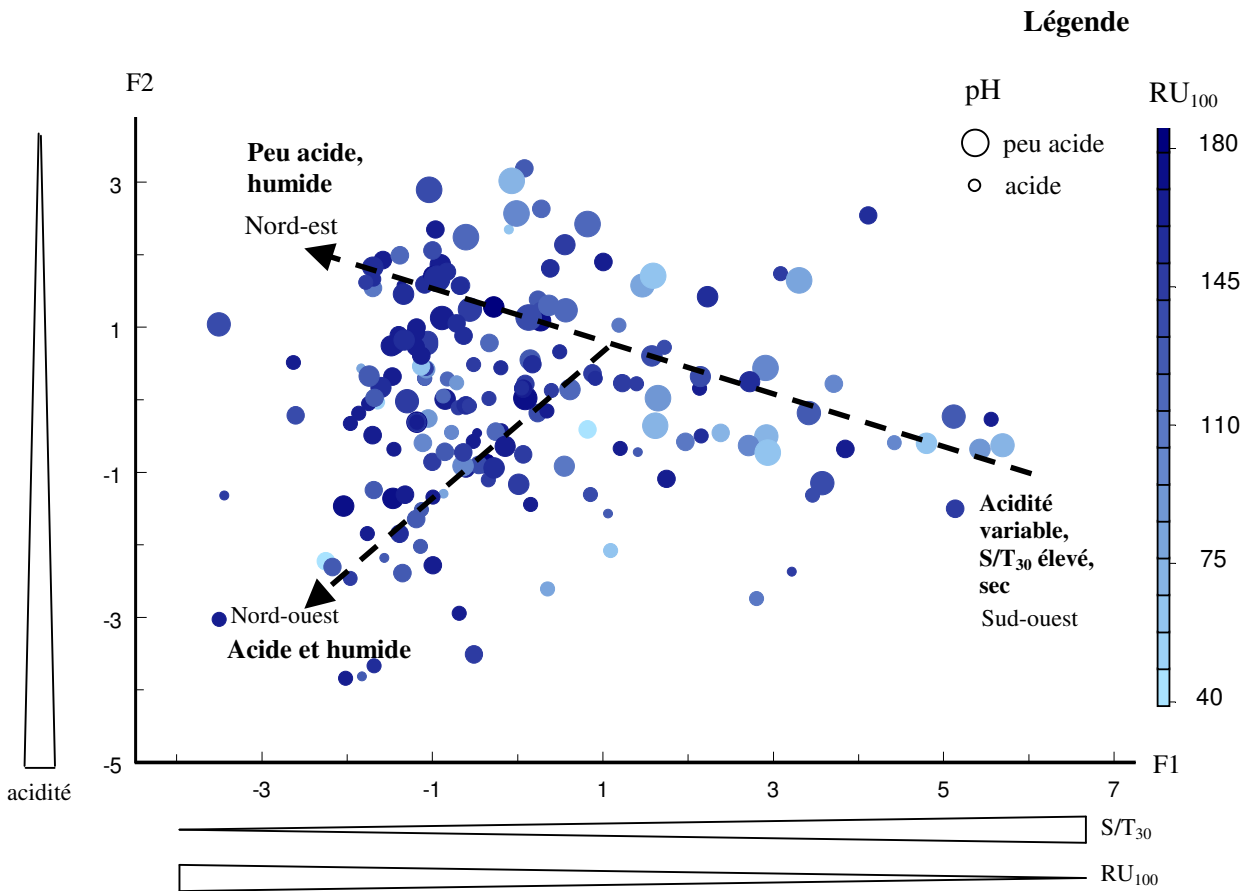


Figure 14 : Représentation des gradients de réserve utile (mm) et de pH sur le nuage de points de l'ACP « Tx-BH » projeté sur le plan F1-F2. La couleur des points est d'autant plus claire que la réserve utile est faible ; la taille est d'autant plus petite que le pH est acide.

L'analyse révèle deux principaux gradients :

- Une sensibilité aux conditions climatiques de mai à juillet d'autant plus forte que la réserve utile est faible et, dans un second temps puisqu'il est corrélé avec la RU_{100} , que le taux de saturation est élevé. La réserve utile influe significativement sur la réponse au climat uniquement dans l'Ouest (**fig.15a**) où l'on rencontre les RU et les précipitations les plus faibles (**fig.2**). Le stress hydrique de fin de printemps – début d'été y est ainsi plus marqué qu'à l'Est. Cette sensibilité plus élevée se traduit aussi bien sur les températures maximales que les bilans hydriques, avec des corrélations respectivement négatives et positives avec les indices de croissance.

L'acidité joue également un rôle dans la variation de la sensibilité aux conditions climatiques de mai à juillet (**fig.15b, c**). Son effet est plus complexe : un pH élevé tend à augmenter la sensibilité aux températures et à diminuer celle aux bilans hydriques.

Enfin, notons que, quelque soit le pH ou la réserve utile, les peuplements de l'Est montrent une réactivité plus faible aux paramètres climatiques de mai à juillet que ceux de l'Ouest. En effet, seul le mois de juin semble influencer sur la croissance radiale.

- Une sensibilité aux conditions climatiques précédant la saison de végétation :
 - *septembre – octobre* : le pourcentage des corrélations significatives varie relativement peu entre les niveaux de pH, de réserve utile, et entre les régions. La croissance est favorisée par des conditions fraîches et humides. Malgré tout, à l'Est, la sensibilité aux températures semble plus élevée sur pH acide et limitée au mois de septembre pour les bilans hydriques.
 - *janvier* : la croissance est stimulée par des bilans hydriques très positifs, mais uniquement dans l'Ouest. Le pH et la RU n'influent pas sur la sensibilité.
 - *mars – avril* : seules les températures jouent sur la croissance : des conditions froides stimulent sur la croissance. La sensibilité est plus élevée sur les stations à faibles RU à l'Ouest, et à pH acide à l'Est.

Conclusion partielle

La relation entre le climat et la variabilité inter-annuelle de la croissance radiale reste hétérogène, puisque aucune variable climatique n'influe significativement sur plus de 41 % des placettes.

Malgré cela, la croissance radiale du chêne sessile est principalement limitée par des conditions sèches et chaudes des mois de mai à juillet. Le climat de mois précédents la saison de végétation joue aussi un rôle important, notamment en fin d'été-début d'automne et au printemps.

La sensibilité de la croissance aux variations climatiques est modulée par les gradients d'acidité, de réserve utile et de continentalité. Les peuplements de l'Est ou à forte RU réagissent globalement moins au climat. L'effet pH est, quant à lui, plus complexe puisqu'il augmente la sensibilité aux températures et diminue celle aux bilans hydriques.

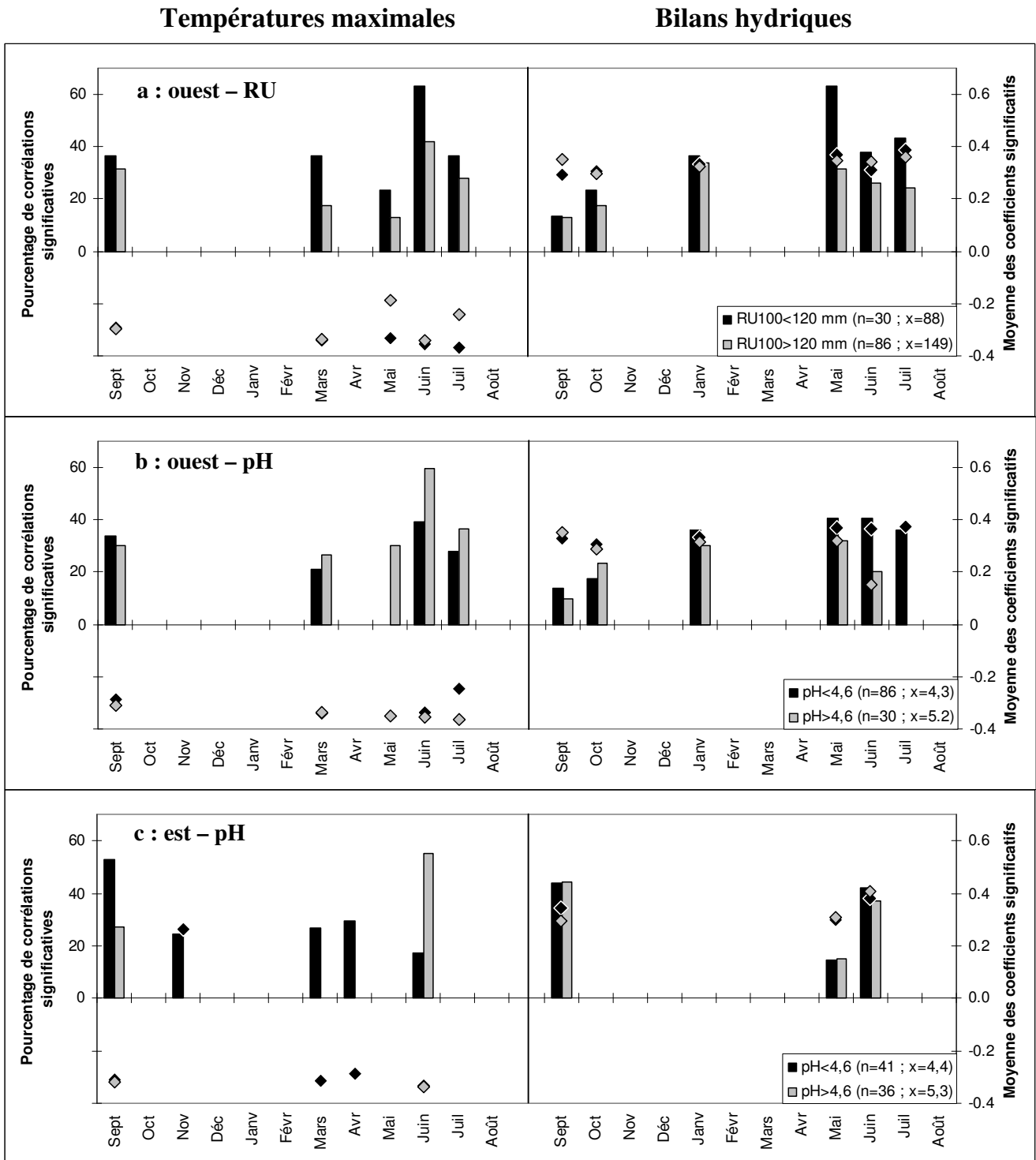


Figure 15 : Influence de la réserve utile à l'ouest (a) et du pH₃₀ (ouest : b ; est : c) sur la variabilité des fonctions de réponse « Tx-BH » dans les régions Ouest et Est. Le seuil de pH (4,60) correspond à la valeur moyenne de ces paramètres sur les 193 placettes. Le seuil de réserve utile (120 mm) correspond au niveau en dessous duquel la croissance du chêne sessile est fortement limitée par la disponibilité en eau (Lebourgeois, communication personnelle). Seuls les mois pour lesquels au moins 10 % des placettes ont réagi significativement sont représentés. n = nombre de placettes ; x = moyenne du paramètre sur les n placettes.

IV Discussion et conclusion

Les études dendroécologiques réalisées sur le chêne sessile dans la moitié nord de la France se limitaient à des régions ou des massifs forestiers, ne permettant pas d'avoir une vision générale des paramètres environnementaux influant sur la croissance radiale (Lévy et *al.*, 1992 ; Becker et *al.*, 1994 ; Bréda et *al.*, 1999 ; Lebourgeois et *al.*, 2004). L'intérêt de travailler à vaste échelle est de couvrir des gradients écologiques qui peuvent moduler le déterminisme de la croissance et la sensibilité aux aléas climatiques. Ainsi, ce travail a permis de mettre en évidence l'évolution des facteurs et les périodes-clefs responsables de la variabilité de la largeur de cerne le long de gradients tels que la continentalité, la réserve utile et la fertilité.

L'étude de la croissance moyenne sur la période 1961-1990 donne une estimation du potentiel de croissance en diamètre de la station. Le modèle [1] montre que la largeur de cerne est avant tout fonction des paramètres dendrométriques Age₉₃ et RDI, qui expliquent à eux deux 35 % de la variabilité. Le caractère âge-dépendant de la largeur de cerne est un phénomène déjà observé (Fritts, 1971 ; Cook et Kairiukstis, 1990 ; Schweingruber, 1990), avec une corrélation négative entre ces deux variables. En revanche, l'effet du RDI est inattendu : comme énoncé dans la partie II.1.3, le RDI est d'autant plus élevé que le nombre de tiges à l'hectare et le diamètre quadratique moyen le sont aussi. Un RDI proche de 1 traduit donc un degré de compétition élevé vis-à-vis des ressources du milieu (lumière, eau, nutrition minérale) et, potentiellement, une croissance radiale individuelle plus faible (Reineke, 1933). Or, dans le modèle [1], l'effet est positif. Ce résultat inattendu ne peut être attribué à une gamme restreinte de valeurs, qui sont comprises entre 0,2 et 1,2, centrées sur 0,7. En revanche, l'hypothèse selon laquelle le RDI instantané est représentatif du niveau moyen trentenaire de compétition est certainement fautive. Une seconde explication peut être avancée : les variations de croissance radiale dépendent moins du niveau de compétition pour les arbres dominants. Au final, le terme RDI du modèle [1] ne traduit pas un effet « compétition », mais certainement un effet « âge » résiduel, variable avec laquelle il est significativement corrélé² ($R^2 = 0,19$). Rappelons enfin que le terme RDI influe très peu puisqu'une hausse de 0,1 correspond à une variation de 0,16 mm sur la largeur de cerne.

Les facteurs du milieu expliquent, quant à eux, 19 % de la variabilité. Le pH joue un rôle essentiel sur la vitesse de croissance radiale avec une croissance forte sur station méso-acidiphiles à neutroclines (optimum à pH = 5,8, proche de la neutralité forestière), et plus faible sur les contextes acides et basiques. La croissance doit être limitée par la faible teneur en bases échangeables et la toxicité de l'aluminium sur contexte acide, et par la présence d'horizons carbonatés et la séquestration de la matière organique sur contexte basique. Dans un second temps, la largeur de cerne répond positivement à la disponibilité en azote. Contrairement au pH, cet effet est linéaire. L'importance du pH et de la richesse chimique sur la croissance radiale du chêne sessile a déjà été signalé (Lévy et *al.*, 1992 ; Bréda, 1998 ; Jacquemin, et *al.*, 2000 ; Bergès, 2005), alors que l'effet du C/N, plus rarement étudié, a été rapporté comme non significatif (Bergès, 2005, 2008). Enfin, la température minimale de mai (Tn₅) est positivement corrélée à la croissance. Ce mois apparaît doublement important pour le chêne sessile : (i) un suivi de la croissance radiale intra-annuel depuis 2003 dans le nord-est de la France montre qu'entre 30 et 40 % du cerne sont élaborés en mai (Lebourgeois, communication personnelle) ; (ii) la disponibilité en eau n'étant pas encore un facteur limitant en mai (Pilcher et Gray, 1982 ; Misson et *al.*, 2004), la température joue un rôle essentiel sur l'élongation des pousses, l'étalement des houppiers et donc le potentiel photosynthétique de l'arbre (Nizinski et Bernard, 1988 ; Chaar et Colin, 1999).

² L'interaction Age₉₃:RDI n'est pas significative dans le modèle [1] : p-value = 0,24.

Le modèle de largeur de cerne moyenne donne une estimation de la potentialité stationnelle pour la croissance radiale, au même titre que l'indice de fertilité (IF) pour la croissance en hauteur (Seynave et *al.*, 2006 ; Pinto et *al.*, 2007). Des travaux en cours (Seynave, 2007) sur l'IF du chêne sessile à l'échelle de la France à partir des données de l'Inventaire Forestier National montrent que le pH et le C/N ont des actions semblables sur la croissance en hauteur et en diamètre : réponse en « cloche » pour le pH et corrélation négative linéaire pour le C/N. Les conditions climatiques du mois de mai ressortent également dans le déterminisme de l'indice de fertilité, au travers du déficit hydrique. Ainsi, malgré des échelles de travail, un échantillon et des gammes écologiques couvertes différents, la croissance radiale et la croissance en hauteur répondent en partie aux mêmes variables environnementales. La bonne relation entre croissance en hauteur et en diamètre chez le chêne sessile avait été remarqué par Bréda (1998).

Cependant, le déterminisme de l'indice de fertilité du chêne est sensible à d'autres facteurs, et notamment la réserve utile (RU). Il est en effet étonnant qu'aucun terme relatif à l'alimentation hydrique (RU, déficit hydrique, précipitation) n'améliore significativement le modèle [1] alors que de nombreuses études ont montré l'importance des apports en eau dans la variabilité de la croissance radiale (Kelly et *al.*, 1989 ; Becker et *al.*, 1994 ; Bridge et *al.*, 1996 ; Romagnoli et Codipietro, 1996 ; Lebourgeois et *al.*, 2004). Cela pourrait s'expliquer par la gamme restreinte de RU élevées couverte par les 199 placettes (RU = 133,0 mm +/- 33,4 contre 90,6 mm +/- 49,0 pour les données IFN). En effet, si travailler sur des placettes établies en forêt domaniale garantit une homogénéité dans la sylviculture, cela ne permet pas de couvrir l'ensemble des conditions stationnelles sur lesquelles poussent les chênes, et plus particulièrement les contextes peu favorables à faible réserve utile. De plus, il a été montré que le chêne sessile était capable d'une prospection racinaire profonde en l'absence de fortes contraintes (Lebourgeois et Jabiol, 2002). Ainsi, on peut supposer que l'enracinement, surtout fin, est supérieur à 1 m, ce qui augmente la profondeur de calcul de la réserve utile et tend à minimiser encore les effets du climat, et notamment de la sécheresse (Bergès, 2005).

Le modèle d'indice de fertilité souligne également le rôle des températures minimales de janvier et maximales d'avril. Ces paramètres, pourtant influents sur la croissance radiale, n'amélioreraient pas significativement le modèle [1] une fois la T_{n5} introduite, la régression linéaire multiple étant sensible à la colinéarité entre les variables explicatives. Ainsi, la T_{n5} permet bien d'améliorer la capacité prédictive du modèle, mais elle masque les autres effets mensuels ou saisonniers du fait des corrélations entre variables. Or, ces corrélations ne sont certainement pas stables dans le temps, notamment dans le contexte des changements climatiques. La régression linéaire multiple fournirait alors des modèles de croissance dont la capacité prédictive risque d'être instable dans le temps. Ce problème pourrait être partiellement résolu en utilisant d'autres outils statistiques, tels que la régression PLS (Partial Least Squares – Wold, 1966) ou les arbres de Breiman (Breiman, 2001).

Quoi qu'il en soit, **à l'échelle de la moitié nord de la France, la richesse trophique prévaut sur le climat dans le déterminisme de la croissance radiale.** En revanche, l'importance du climat est nettement plus marquée quand la réponse est étudiée région par région, ce qui laisse sous-entendre que le gradient de continentalité, s'exprimant au travers des différences mésoclimatiques, joue un rôle essentiel dans la variation de la croissance radiale. Les bilans hydriques ont un effet plus fort à l'ouest (Pays de Loire et Auvergne), où les précipitations sont plus faibles (**fig.2**), alors que les températures n'entrent en compte que dans le Nord-Est. La Normandie, avec des étés frais et des hivers doux, est la seule région où le climat n'est pas limitant. Cette spécificité régionale incite à travailler plutôt à l'échelle du mésoclimat, notamment pour les estimations futures des potentialités de croissance radiale dans le cadre du réchauffement climatique. À ce titre, la croissance radiale en Pays de Loire, déjà limitée par l'alimentation hydrique en début de saison de végétation (mai), va certainement être soumise à des contraintes climatiques plus fortes dans l'avenir.

Si la croissance moyenne est un bon indicateur de la potentialité de la station, elle ne rend pas compte des facteurs influant sur la variation inter-annuelle de la largeur de cerne pour un site donné. Le calcul des fonctions de réponse a fourni, pour chaque placette, des corrélations entre les largeurs de cernes et les variables climatiques les plus fréquemment influentes sur une période d'au moins 41 ans. Mais, cette approche ne permet pas de rendre compte des événements extrêmes rares limitant la croissance. L'analyse des années caractéristiques, par son approche annuelle, complète ainsi les résultats obtenus avec les fonctions de réponse (Schweingruber et Nogler, 2003). Enfin, la variabilité spatiale de ces informations dendroclimatologiques a été confrontée aux variations des facteurs trophiques pour déterminer les causes de ces changements de sensibilité.

Les contraintes climatiques de croissance plus marquées dans le sud-ouest de la zone d'étude et visibles à travers les modèles régionaux, se retrouvent également dans de l'analyse des années caractéristiques (AC). En effet, leur fréquence des AC est 3 fois plus élevée en Pays de Loire. Cette sensibilité accrue est liée à une réserve utile moyenne significativement plus faible dans cette région (-8 %), associée à des précipitations annuelles peu abondantes et des températures plus élevées : respectivement -18 % par rapport au Nord-Est et +11 % par rapport à la Normandie, sur la période 1961-1990. Ces contextes plus « séchards » rendent la croissance radiale sensible aux variations inter-annuelles des précipitations. De plus, alors que le nombre d'AC a sensiblement diminué depuis 15 ans dans les autres régions, il est resté stable en Pays de Loire. On peut émettre l'hypothèse que les changements climatiques récents (depuis 1990) tendent à réduire la fréquence et/ou l'impact des événements climatiques extrêmes en Normandie, Nord-Est et Auvergne. Le résultats présentés en **annexe 4** mettent en évidence un gradient ouest-est de baisse de la sensibilité aux précipitations. La continentalité se traduit en partie par une augmentation de la pluviométrie à mesure que l'on s'éloigne de la façade atlantique. Ainsi, l'apport en eau est un facteur moins limitant pour la croissance des arbres à l'est qu'à l'ouest.

Plus généralement, les écarts relatifs de croissance (ERM) varient plus fortement pour les années positives que négatives. Ce résultat peut s'expliquer par le principe du facteur limitant, qui énonce que la croissance des arbres ne peut dépasser le niveau permis par le facteur le plus limitant. Ainsi, le climat des années caractéristiques négatives est contraignant pour l'ensemble des géotypes et induit une baisse homogène de la croissance. À l'inverse, pendant des années positives, l'absence de contraintes va s'exprimer différemment pour chaque arbre, l'amplitude de sa réponse dépendant de sa capacité propre à réagir à des conditions favorables.

Enfin, l'étude des années caractéristiques montre que l'alimentation hydrique apparaît comme le principal facteur responsable de la variabilité inter-annuelle de la croissance radiale, le rôle des températures moyennes se limitant à la période hivernale et aux régions Normandie et Nord-Est (**annexe 4**). Ce résultat est cohérent avec d'autres travaux en Europe (Kelly et *al.*, 1989 ; Becker et *al.*, 1994 ; Bridge et *al.*, 1996 ; Romagnoli et Codipietro, 1996 ; Lebourgeois et *al.*, 2004).

L'analyse des fonctions de réponse permet de définir les facteurs et les périodes-clefs influant sur la croissance, et ainsi de préciser que l'importance de l'alimentation hydrique, observée grâce aux années caractéristiques, se limite principalement aux mois de mai à juillet : des bilans hydriques négatifs et des températures maximales élevées agissent négativement la croissance annuelle (Pilcher et Gray, 1982 ; Briffa, 1984 ; Lévy et *al.*, 1992 ; Tessier et *al.*, 1994 ; Lebourgeois et *al.*, 2004 ; Misson et *al.*, 2004 ; Cedro, 2007 ; Cufar et *al.*, 2008). Cet effet est limité au mois de juin dans l'est, où les précipitations estivales sont plus abondantes. Au-delà de ce gradient de continentalité, la sensibilité est plus prononcée pour les sites à faible réserve utile, où les ressources en eau sont rapidement épuisées. L'effet complexe du pH n'a jamais été observé auparavant. La réactivité plus forte aux températures sur contexte peu acide peut s'expliquer par la corrélation positive entre la largeur de cerne et le pH (pour des valeurs inférieures à 5,8) qui limite les contraintes édaphiques et fait ressortir les contraintes climatiques. En revanche, la

sensibilité plus faible aux bilans hydriques est d'autant plus étonnante qu'il existe, dans l'Ouest uniquement, une corrélation négative entre le pH et la réserve utile ; ainsi, la disponibilité en eau globalement plus élevée sur contexte acide devrait se traduire par une sensibilité plus forte aux bilans hydriques.

Les conditions fraîches en fin de saison de végétation (septembre et octobre) favorisent la croissance radiale de l'année suivante puisque l'accroissement du chêne sessile est quasi-nul au-delà du 15 juillet (Barbaroux et Bréda, 2003 ; Lebourgeois et *al.*, 2008). Les températures, et à une moindre mesure les précipitations, de fin d'été influencent les phases phénologiques d'automne (Westergaard et Eriksen, 1997) : la sécheresse accélère le processus de sénescence en réduisant l'activité physiologique des arbres, la défeuillaison pouvant être avancée d'un mois (Galoux et *al.*, 1967 ; Comps et *al.*, 1987 ; Stefancik, 1997). Les chênes, essences à zone initiale poreuse, produisent la majeure partie de leur bois initial avant le débourrement, en utilisant les réserves d'hydrates de carbone synthétisés l'année précédente (Orcel et *al.*, 1992 ; Bréda et Granier, 1996 ; Lacoïnte, 2000 ; Barbaroux et Bréda, 2003) ; des études montrent d'ailleurs une forte corrélation entre la largeur du bois initial et la largeur de bois final de l'année précédente (Santini et *al.*, 1994 ; Nola, 1996 ; Lebourgeois et *al.*, 2004). Ainsi, des conditions humides et fraîches de début d'automne favorisent la production de sucres et d'amidon, mis en réserve, remobilisés en hiver pour maintenir la respiration (Ögren, 2000) et au printemps suivant pour supporter la croissance radiale et la mise en place des feuilles. Notons que l'influence du mois d'octobre se limite à l'ouest, la fin de la saison de végétation étant plus tardive d'environ 10 jours par rapport au nord et l'est (Bréda, 1994 ; Duchemin, 1998).

De même, l'effet positif du bilan hydrique de janvier ne s'observe qu'à l'ouest. Selon Riedacker (1976), la croissance racinaire pourrait se poursuivre en hiver si l'apport en eau est suffisant ; une structure racinaire plus importante au printemps favorisera une croissance radiale soutenue, au moins en début de saison de végétation (Santini et *al.*, 1994). Cet effet se limite logiquement à l'ouest où la pluviométrie est plus faible.

Enfin, des températures maximales faibles en mars et avril favorisent la croissance radiale. Ce résultat est surprenant car des travaux sur la phénologie des essences montrent que plus la température de l'air est élevée durant les mois précédents le débourrement, plus la date de débourrement est précoce et la saison de végétation longue (Nizinski et Bernard, 1988 ; Lebourgeois et *al.*, 2006). Cependant, Ducouso et *al.* (1996) montrent une corrélation positive entre la date de débourrement et les dommages causés par le froid (les gelées tardives). Ainsi, des températures maximales trop élevées en mars avanceraient la date de débourrement, rendant les arbres plus sensibles aux gelées de printemps. Notons que les peuplements poussant sur des stations contraignantes (faible réserve utile dans l'Ouest et pH acide dans l'Est) sont plus sensibles à ces facteurs climatiques.

Finalement, la croissance radiale du chêne sessile dépend plus fortement des facteurs édaphiques que climatiques : (i) le **pH** et le **C/N** s'imposent comme facteurs les plus explicatifs de la variabilité de la potentialité stationnelle, exprimée au travers de la largeur de cerne moyenne ; (ii) **l'acidité, la réserve utile** et, à moindre mesure, la continentalité modulent la sensibilité de la réponse aux variations climatiques inter-annuelles. La région Pays de Loire se démarque nettement des autres, avec la présence de contraintes hydriques fortes de mai et juillet, qui se traduisent par des dépérissements depuis plusieurs décennies (Becker, 1984 ; Lévy et *al.*, 1992 ; Timbal et Aussenac, 1996). Dans le contexte des changements climatiques, la fréquence et l'intensité de ces stress vont certainement augmenter et limiter le potentiel d'accroissement radiale et la vitalité du chêne sessile dans cette région.

Malgré ces résultats, force est de constater l'hétérogénéité de la réactivité du chêne sessile aux variations environnementales. Le déterminisme de la croissance du hêtre est nettement mieux

appréhender du fait de sa forte sensibilité au climat, notamment au déficit hydrique de début de saison de végétation (Dittmar *et al.*, 2003 ; Badeau *et al.*, 2004 ; Lebourgeois *et al.*, 2005). Les modèles permettent d'expliquer 59 % de la variabilité de l'indice de fertilité pour le hêtre (Seynave *et al.*, 2006), contre 38 % pour le chêne sessile (Seynave, 2007). De même, sur le réseau RENECOFOR, Lebourgeois *et al.* (2005) ont montré que le déficit hydrique de juin expliquait, à lui seul et en moyenne, 26 % de la variabilité inter-annuelle de largeur de cerne pour le hêtre, alors que les modèles climatiques complets n'en expliquent que 18 à 26 % pour le chêne (Lebourgeois *et al.*, 2004). Dans notre étude, les fonctions de réponse ont révélé que le facteur le plus influent (températures maximales de juin) ne s'exprimait que pour 41 % des placettes. Les hypothèses suivantes peuvent être avancées pour le chêne :

- les peuplements poussent dans des conditions trop peu défavorables pour distinguer clairement des facteurs limitants communs (climat tempéré humide, en plaine – Timbal et Aussenac, 1996 ; Thomas *et al.*, 2002).
- la variabilité de la largeur de cerne ne peut être appréhendée avec les facteurs climatiques et hydriques classiques (températures, précipitations, bilans hydriques). Celle-ci répondrait à d'autres paramètres ou combinaisons de paramètres plus complexes ; par exemple, le déficit de saturation de l'air.
- enfin, la variabilité génétique, pour l'instant très peu prise en compte, pourrait expliquer partiellement l'hétérogénéité de la réponse au climat. En effet, dans la moitié nord de la France, 5 haplotypes³ sont présents, dont les aires de répartition se chevauchent (Kremer *et al.*, 2002 ; Petit *et al.*, 2002). La variabilité de la sensibilité pourrait être liée à la diversité génétique intra-peuplement. Ceci est d'autant plus important que certains comportements, notamment phénologiques, sont sous contrôle génétique (Ducouso *et al.*, 1996 ; Jensen, 1993 ; Kleinschmit, 1993).

Aujourd'hui, il est donc possible de modéliser la niche écologique et les potentialités actuelles et futures de croissance du hêtre (Badeau *et al.*, 2004 ; Bontemps, 2006 ; Seynave *et al.*, 2006). Le couple chêne-hêtre déterminant l'équilibre de la majorité des peuplements européens en plaine, il apparaît essentiel d'améliorer nos connaissances sur le chêne sessile afin d'étudier l'évolution de cet équilibre dans le cadre des changements environnementaux. Ce travail a permis de mettre en évidence les principaux facteurs explicatifs de la variabilité de la sensibilité au climat moyen et aux extrêmes climatiques en peuplements **purs** et **réguliers**. Or, d'une façon plus générale, le mélange d'essences devrait constituer dans l'avenir une des solutions pour le gestionnaire d'assurer la « durabilité » des écosystèmes forestiers en associant des espèces aux comportements différents, notamment vis-à-vis de la résistance à la sécheresse édaphique. Mais, le comportement des essences en mélange est encore largement méconnu et demande des études appropriées.

³ ensemble d'individus au patrimoine génétique chloroplastique proche.

Liste bibliographique

- BADEAU V., DUPOUEY J.L., CLUZEAU C., DRAPIER J., LE BAS C. (2004). Modélisation et cartographie de l'aire climatique potentielle des grandes essences forestières françaises. Rapport final du projet CARBOFOR – Séquestration de carbone dans les grands écosystèmes forestiers en France. Tâche D1. Ecofor.
- BARBAROUX C., BRÉDA N. (2002). Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology*, **22** : 1201-1210.
- BASTARD-BOGAIN S., HELLBACH A., MARTY P., REZENDE MAZZELLA P., VIOLATO ESPADA A.L. (2007). Modélisation actuelle et future de la distribution des essences. Rapport d'étudiants, Formation des Ingénieurs Forestiers (ENGREF), Projet ASTEC, 96p.
- BECKER M. (1984). À propos du dépérissement du chêne : réflexion actuelle sur la place de cette espèce dans la forêt française. *Revue Géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest*, **55** : 173-180.
- BECKER M. (1989). The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of north-eastern France. *Canadian Journal of Forest Research*, **19** : 1110-1117.
- BECKER M., NIEMINEN T.M., GEREMIA F. (1994) Short-term variations and long-term changes in oak productivity in north-eastern France. The role of climate and atmospheric CO₂. *Annals of Forest Science*, **51** : 477-492.
- BÉNICHOU P., LE BRETON P. (1987). Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie*, **7** (19) : 23-34.
- BERGÈS L. (1998). Variabilités individuelle et collective de la croissance et de la densité du bois de *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. en relation avec les facteurs écologiques. Mémoire de thèse en Sciences Forestières, École Nationale du Génie Rural, des Eaux et Forêts, 390 p.
- BERGÈS L., DUPOUEY J. L., FRANC A. (2000). Long-term changes in wood density and radial growth of *Quercus petraea* Liebl. in northern France since the middle of the nineteenth century. *Trees*, **14** : 398-408.
- BERGÈS L., NEPVEU G., FRANC A. (2008). Effects of ecological factors on radial growth and wood density components of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in Northern France. *Forest Ecology and Management*, **255** : 567-579.
- BERGÈS L., CHEVALIER R., DUMAS Y., FRANC A., GILBERT J. M. (2005). Sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) site index variations in relation to climate, topography and soil even-aged high-forest stands in northern France. *Annals of Forest Science*, **62** : 391-402.
- BIONDI F., WAIKUL K. (2004). DENDROCLIM2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers and Geosciences*, **30** : 303-311.
- BONNEAU M., LÉVY G., MONTPIED P. (2003). Évaluation de la pertinence des deux méthodes d'analyse du phosphore dans les sols forestiers. *Revue Forestière Française*, **LV** (1) : 57-64.
- BONTEMPS J. D. (2006). Évolution de la productivité des peuplements réguliers et monospécifiques de Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et de Chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) dans la moitié Nord de la France au cours du xx^{ème} siècle. Mémoire de thèse en Sciences Forestières, École Nationale du Génie Rural, des Eaux et Forêts, 357p.
- BOURIAUD O. (2003). Analyse fonctionnelle de la productivité du hêtre : influences des conditions du milieu, de la structure du peuplement, et du couvert, effets de l'éclaircie. Mémoire de thèse en Sciences Forestières, École Nationale du Génie Rural, des Eaux et Forêts, 318 p.
- BRÉDA N. (1994). Analyse du fonctionnement hydrique des chênes sessile (*Quercus petraea*) et pédonculé (*Quercus robur*) en conditions naturelles ; effet des facteurs du milieu et de l'éclaircie. Thèse de l'Université Henry Poincaré – Nancy I, 59p.
- BRÉDA N., GRANIER A. (1996). Intra- and inter-annual variations of transpiration, leaf area index and radial growth of a sessile oak stand (*Quercus petraea*). *Annals of Forest Sciences*, **53** : 521-536.

- BRÉDA N., GRANIER A., DREYER E., COCHARD H. (1993). Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus Petraea* and *Quercus robur* under water stress. *Annals of Forest Sciences*, **50** : 571-582.
- BRÉDA N., PEIFFER M., DUPOUEY J.L., GÉRÉMIA F., SCHIPFER R., KIEFFER C. (1999) Le rôle clé des déficits hydriques dans le dépérissement de chênaies en forêt de la Harth (Alsace du Sud) établi par une analyse dendroécologique et écophysologique., Les cahiers du DSF, 1-1999 : 92-94.
- BRÉDA N. (1998). Analyse rétrospective de la croissance radiale des chênes de la Forêt Domaniale de la Harth (Haut Rhin). Rapport Scientifique, Convention ONF/INRA, INRA – Unité d'Écophysologie Forestière – Équipe Phyto-écologie, Nancy, 49p.
- BREIMAN L. (2001). Random forests. *Machine Learning*, **45** (1) : 5-32.
- BRIDGE M.C., GASSON P.E., CULTER D.F. (1996). Dendroclimatological observations on trees at Kew and Wakehurst place : event and pointer years. *Forestry*, **69** : 263-269.
- BRIFFA K.R. (1984). Tree-climate relationships and dendroclimatological reconstruction in the British Isles. Ph.D. thesis, University of East Anglia, United Kingdom.
- BRUAND A., PÉREZ FERNÁNDEZ P., DUVAL O., QUÉTIN P., NICOUILLAUD B., GAILLARD H., RAISON L., PESSAUD J.-F., PRUD'HOMME L. (2002). Estimation des propriétés de rétention en eau des sols : utilisation de classes de pédotransfert après stratifications texturale et texturo-structurale. *Étude et Gestion des Sols*, **9** (2) : 105-125.
- BRUAND A., PEREZ-FERNANDEZ P., DUVAL O. (2003). Use of class pedotransfer functions based on texture and bulk density of clods to generate water retention curves. *Soil Use and Management*, **19** : 232-242
- CEDRO A. (2007). Tree-ring chronologies of downy oak (*Quercus pubescens*), pedonculate oak (*Q. robur*) and sessile oak (*Q. petraea*) in the Bielinek Nature Reserve: comparison of the climatic determinants of tree-ring width. *Geochronometria*, **26** : 39-45.
- CHAAR H., COLIN F. (1999). Développement en hauteur des régénérations de chêne sessile. *Revue Forestière Française*, **LI** (2) : 341-354.
- COCHARD H., BRÉDA N., GRANIER A., AUSSENAC G. (1992). Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Q. pubescens* Willd., *Q. robur* L.). *Annals of Forest Science*, **49** : 225-233.
- COMPS B., LETOUZEY J., SAVOIE J.M. (1987). Phénologie du couvert arborescent d'une chênaie-hêtraie d'Aquitaine. *Annals of Forest Science*, **44** (2) : 153-170.
- COOK E.R. (1985). A time series approach to tree-ring standardisation. PhD dissertation, University of Arizona, Tucson, AZ, USA.
- COOK E.R. (1987). The decomposition of tree ring series for environmental studies. *Tree-Ring Bulletin*, **47** : 37-59.
- COOK E.R., KAIRIUKSTIS L.A.E. (1990). Methods of dendrochronology : Applications in the environmental sciences. Kluwer Academic Publishers, 394 p.
- CUFAR K., DE LUIS M., ECKSTEIN D., KAJFEZ-BOGATAJ L. (2008). Reconstructing dry and wet summers in SE Slovenia from oak tree-ring series. *International Journal of Biometeorology*, in press.
- DÉQUÉ M., MARQUET P., JONES R.G. (1998). Simulation of climate change over Europe using a global variable resolution general circulation model. *Climate Dynamics*, **14** : 173-189.
- DHÔTE J.F., HATSCH E., RITTIÉ D. (2000). Forme de la tige, tarifs de cubage et ventilation de la production en volume chez le Chêne sessile. *Annals of Forest Science*, **57** : 121-142.
- DHÔTE J.F., HERVÉ J.C. (2000). Changements de productivité dans quatre forêts de chênes sessiles depuis 1930 : une approche au niveau du peuplement. *Annals of Forest Science*, **57** : 651-680.
- DITTMAR C., ZECH W., ELLING W. (2003). Growth variations of common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe – a dendroecological study. *Forest Ecology and Management*, **173** : 63-78.

- DUCHEMIN B. (1998). Apport des capteurs satellitaires à large champ pour l'estimation de variables de fonctionnement des écosystèmes forestiers tempérés. Thèse de l'Université Paul Sabatier – Toulouse III.
- DUCOUSSO A., GUYON J.P., KREMER A. (1996). Latitudinal and altitudinal variation of bud burst in western populations of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Annals of Forest Science*, **53** : 775-782.
- DUPLAT P. (1982). Estimation de la hauteur dominante. Exploitation sans approximation du modèle de Matérn. Document interne, ONF – section techniques, 5p.
- DUPLAT P., TRAN-HA M. (1997). Modélisation de la croissance en hauteur dominante du chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) en France : variabilité inter-régionale et effet de la période récente (1959-1993). *Annals of Forest Science*, **54** (7) : 611-634.
- ELLENBERG H., WEBER H.E., DÜLL V., WERNER W., PAULISSEN D. (1992). Zeigerwerte von Pflanzen im Mittel-europa. *Scripta Geobotanica*, **18** : 1-248.
- FRITTS H. C. (1976). Tree rings and climate. Academic Press, London, New York, San Francisco, 567 p.
- FRITTS H.C. (1971). Dendroclimatology and Dendroecology. *Quaternary Research*, **1** : 419-449.
- GALOUX A., SCHNOCK G., GRULOIS J. (1967). La variabilité phénologique et les conditions climatiques. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique*, **100** : 309-314.
- GÉGOUT J. C., HERVÉ J. C., HOUILLER F., PIERRAT J. C. (2003). Prediction for forest soil nutrient status using vegetation. *Journal of Vegetation Sciences*, **14** : 55-62.
- GÉGOUT J.C., JABIOL B. (2001). Analyses de sol en forêt : les choix du phytoécologue dans le cadre des typologies de stations ou des études scientifiques. *Revue Forestière Française* **LIII** (5) : 568-580.
- GIEGER T., THOMAS F.M. (2005). Differential response of two Central-European oaks species to single and combined stress factors. *Trees*, **19** : 607-618.
- GIESECKE T., HICKLER T., KUNKEL T., SYKES M.T., BRADSHAW R.H.W. (2007), Towards an understanding of the Holocene distribution of *Fagus sylvatica*. *Journal of Biogeography*, **34** : 118-131.
- GUIOT J. (1991). The bootstrapped response function. *Tree-Ring Bulletin*, **51** : 39-41.
- IPCC (2007). Climate Change : Synthesis Report. Report of Intergovernmental Panel on Climate Change Working Group IV, 22p.
- JABIOL B. (1996). Le relevé des paramètres du sol en vue d'une estimation de ses contraintes et de ses aptitudes pour les arbres. Documentation de formation, FIF-ENGREF, Nancy (France), 16p. + annexes.
- JACQUEMIN B., LACROIX R., DÉMARCQ P., DUPLAT P. (2000). Relation entre station et fertilité du chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) en forêt de Tronçais. Bulletin Technique de l'ONF 39 : 33-44.
- JENSEN J.S. (1993). Ecotypic response to temperature and photoperiod in douglas-fir. *Forest Science*, **3** (1) : 79-83.
- KELLY P.M., MUNRO M.A.R., HUGHES M.K., GOODESS C.M. (1989). Climate and signature years in west European oaks. *Nature*, **340** : 57-59.
- KLEINSCHMIT J. (1993). Intraspecific variation of growth and adaptive traits in European oak species. *Annals of Forest Science*, **50** (suppl. 1) : 166-185.
- KREMER A., PETIT R.J., DUCOUSSO A. (2002). Biologie évolutive et diversité génétique des chênes sessile et pédonculé. *Revue Forestière Française*, **LIV** (2) : 111-130.
- LACOINTE A. (2000). Carbon allocation among tree organs: a review of basic processes and representation in functional-structural tree models. *Annals of Forest Science*, **57** : 521-533;
- LEBOURGEOIS F. (1997). RENECOFOR - Étude dendrochronologique des 102 peuplements du réseau. Office National des Forêts, Départements des Recherches Techniques, 307p.
- LEBOURGEOIS F. (1999). Les chênes sessile et pédonculé (*Quercus petraea* Liebl. et *Quercus robur* L.) dans le réseau RENECOFOR : rythme de croissance radiale, anatomie du bois, de l'aubier et de l'écorce, *Revue Forestière Française*, **LI** : 522-536.

- LEBOURGEOIS F. (2007). Le bois, bio-indicateur des variations climatiques. Document de formation, Master II, Université Henry Poincaré, Nancy (France), 40 p. + annexes.
- LEBOURGEOIS F., BRÉDA N., ULRICH A., GRANIER A. (2005). Climate-tree-growth relationships of beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees*, **19** : 385-401.
- LEBOURGEOIS F., COUSSEAU G., DUCOS Y. (2004). Climate-tree-growth relationships of *Quercus petraea* Mill. stand in the Forest of Bercé ("Futaie des Clos", Sarthe, France), *Annals of Forest Science*, **61** : 361-372.
- LEBOURGEOIS F., JABIOL B. (2002). Enracinement compare du Chêne sessile, du Chêne pédonculé et du Hêtre. Réflexions sur l'autécologie des essences. *Revue Forestière Française*, **LIV** (1) : 17-42.
- LEBOURGEOIS F., PIEDALLU C. (2005). Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière. Notions d'indices bioclimatiques. *Revue Forestière Française*, **57** (3) : 331-356.
- LEBOURGEOIS F., PIERRAT J.C., GODFROY P., ULRICH E., CECCHINI S., LANIER M. (2006). Phénologie des peuplements du réseau RENECOFOR : variabilité entre espèces et dans l'espace, et déterminisme climatique. *RDV Techniques*, **13** : 23-26.
- LEBOURGEOIS F., PIERRAT J.C., PEREZ V., PIEDALLU C., CECCHINI S., ULRICH E. (2008). Déterminisme de la phénologie des forêts tempérées françaises : exemple du réseau RENECOFOR. *Revue Forestière Française*, **LX**, sous presse.
- LÉVY G., BECKER M., DUHAMEL D. (1992). A comparison of the ecology of pedunculate and sessile oaks : radial growth in the centre and the northwest of France. *Forest Ecology and Management*, **55** : 51-63.
- MATÉRN B. (1975). On estimating the dominant height. Royal College of Forestry, Dept. of Forestry Biometry, Stockholm, 4p.
- MISSON L., RATHGEBER C., GUIOT J. (2004). Dendroecological analysis of climatic effects on *Quercus petraea* and *Pinus halepensis* radial growth using the process-based MAIDEN model. *Canadian Journal of Forest Research*, **34** : 888-898.
- MOISSELIN J.M., SCHNEIDER M., CANELLAS C., MESTRE O. (2002). Changements climatiques en France au XX^{ème} siècle. Étude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. *La Météorologie*, **38** : 45-56.
- NIZINSKI J.J., BERNARD S. (1988). A model of leaf building and development for a mature *Quercus* forest. *Journal of Applied Ecology*, **25** : 643-652.
- NOLA P. (1996). Climatic signal in earlywood and latewood of deciduous oaks from northern Italy. In: J.S. DEAN, D.M. MEKO and T.W. SWETMAN, Editors, *Tree Rings, Environment, and Humanity. Radiocarbon 1996, Department of Geosciences, The University of Arizona, Tucson*, 249-258.
- ÖGREN E. (2000). Maintenance respiration correlates with sugar but not nitrogen concentration in dormant plants. *Physiologia Plantarum*, **108** : 295-299.
- ORCEL A., ORCEL C., FAVRE A., MOHNHAUPT M., HURNI J.P. (1992). Dendroclimatic model constructed with oakwoods of Swiss Piémont Jurassien, in : BARTHOLIN T.S., BERGLUND E., ECKSTEIN D., SCHWEINGRUBER F.H., EGGERTSSON O. (Eds.), *Tree Rings and Environment, Proceedings of the International Symposium, Ystad, South Sweden, 3-9 September 1990, Lund University, Department of Quaternary Geology, Lund*, p.247-253.
- PETIT R.J., LATOUCHE-HALLÉ C., PEMONGE M.H., KREMER A. (2002). Chloroplast DNA variation of oaks in France and the influence of forest fragmentation genetic diversity. *Forest Ecology and Management*, **156** : 115-129.
- PIEDALLU C., GÉGOUT J. C., SEYNAVE I., CLUZEAU C. (en préparation). Digital mapping of soil water holding capacity for vegetation modelling.
- PILCHER J.R., GRAY B. (1982). The relationships between oak tree growth and climate in Britain. *Journal of Ecology*, **70** : 297-304.
- PINTO P.E., GÉGOUT J.C., HERVÉ J.C., DHÔTE J.F. (2007). Changes in environmental controls on the growth of *Abies alba* MILL. in the Vosges Mountains, north-eastern France, during the 20th century. *Global Ecology and Biogeography*, **16** : 472-484.

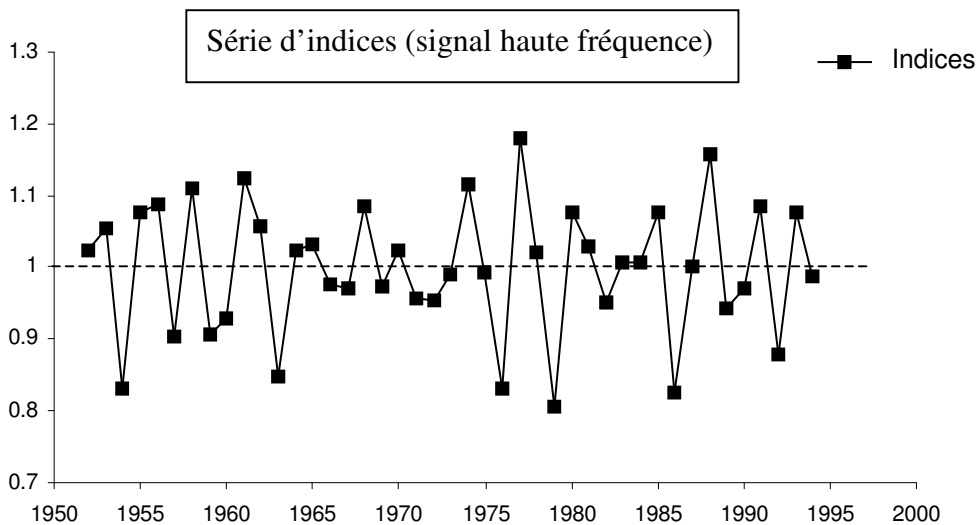
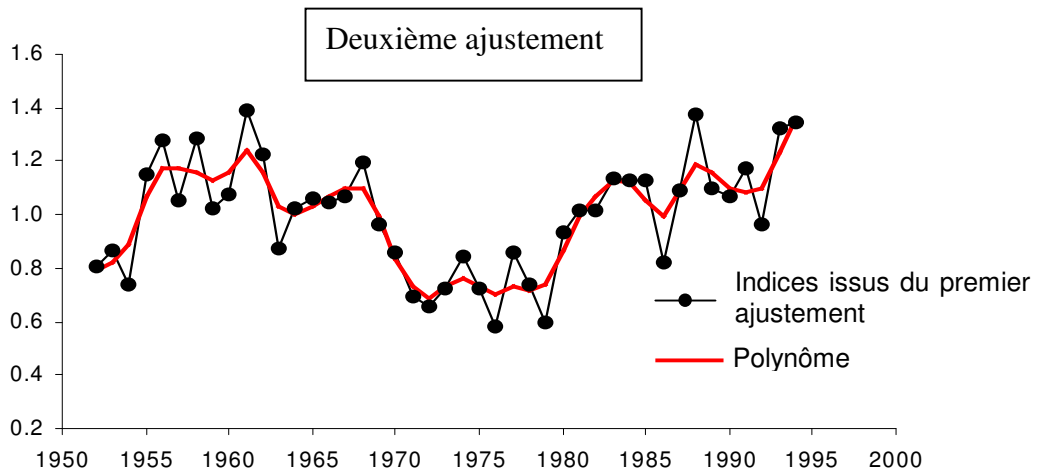
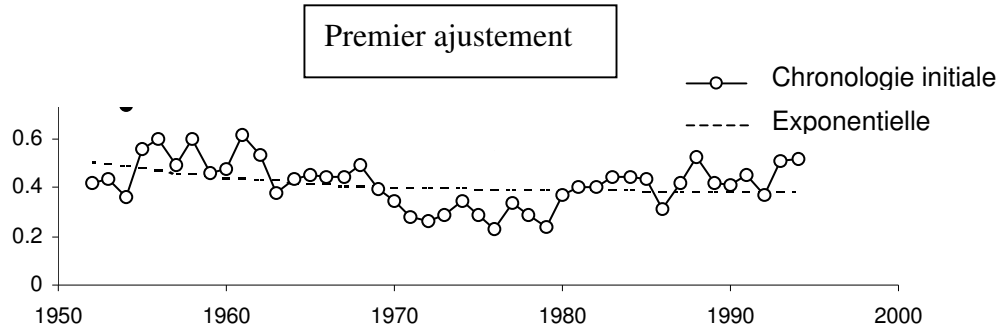
- POLGE H. (1966). Établissement des courbes de variations de la densité du bois par exploration microdensitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur les arbres vivants. Application dans les domaines technologique et physiologique. *Annals of Forest Science*, **23** (1) : 1-183.
- REINEKE L. H. (1933). Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *Journal of Agricultural Research*, **46** (7) : 627-638.
- RIEDACKER A. (1976). Rythmes de croissance et de régénération des racines des végétaux ligneux. *Annals of Forest Science*, **33** (3) : 109-138.
- ROMAGNOLI M., CODIPIETRO G. (1996). Pointer years and growth in Turkey oak (*Quercus cerris* L) in Latium (central Italy). A dendroclimatic approach. *Annals of Forest Science*, **53** : 671-684.
- SANTINI A., BOTTACI A., GELLINI R. (1994). Preliminary dendroecological survey on pedunculate oak (*Quercus robur* L.) stands in Tuscany (Italy). *Annals of Forest Science*, **51** : 1-10.
- SCHWEINGRUBER F.H. (1990). Growth factors. In : Tree Rings and Environment Dendroecology. Paul Haupt Publishers, Berne – Stuttgart – Vienna, 609 p.
- SCHWEINGRUBER F.H., NOGLER P. (2003). Synopsis and climatological interpretation of Central-European tree-ring sequences. *Botanica Helvetica*, **113** (2) : 125-143.
- SEYNAVE I. (2007). Modélisation de l'indice de fertilité du chêne sessile. Colloque Croissance, Amélioration et Qualité du Bois (CAQ10), Bordeaux, France, 26 et 27 mars 2007.
- SEYNAVE I., GEGOUT, J.C., HERVE, J.C., DHÔTE, J.F. (2006). Facteurs écologiques et production du hêtre en France. *Forêt – entreprise*, **167** : 41 – 45.
- STEFANCIK I. (1997). Phenology of beech (*Fagus sylvatica*) in two different localities in Central Slavakia. *Biologia*, **52** (1) : 33-40.
- TESSIER L. (1989). Spatio-temporal analysis of climate-tree ring relationships. *New Phytologist*, **111** : 517-529.
- TESSIER L., NOLA P., SERRE-BACHET F. (1994). Deciduous *Quercus* in the Mediterranean region: tree-ring/climate relationships. *New Phytologist*, **126** : 355-367.
- THOMAS F.M., BLANK R., HARTMANN G. (2002). Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oaks decline in Central Europe. *Forest Pathology*, **32** : 277-307.
- TIMBAL J., AUSSENAC G. (1996). An overview of ecology and silviculture of indigenous oaks in France. *Annals of Forest Science*, **53** : 649-661.
- VIVIN P., AUSSENAC G., LÉVY G. (1993). Differences in drought resistance among 3 deciduous oak species grown in a large boxes. *Annals of Forest Science*, **50** : 221-233.
- WESTERGAARD L., ERIKSEN E.R. (1997). Autumn temperature affects the induction of dormancy in first-year seedlings of *Acer platanoides* L. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **12** : 11-16.
- WIGLEY T.M., BRIFFA K.R., JONES P.D. (1984). On the average value of correlated time series, with application in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Climate and Applied Meteorology*, **23** : 201-213.
- WOLD H. (1966). Estimation of principal component and related models by iterative least squares, *Multivariate Analysis*. Ed. P.R. Krishnaiah, New York : Academic Press, 391-420.

Annexe 1 : Caractéristiques des stations de Météo-France

Station Météo France	Position géographique			Chronologie		
	Altitude	Latitude	Longitude	Début	Fin	Remarque
ALENCON	143	48°26'42" N	00°06'36" E	1956	2006	
CHATEAU-GAILLARD (AMBERIEU)	250	45°58'30" N	05°19'42" E	1941	2005	
TILLE (BEAUVAIS-TILLE)	89	49°26'42" N	02°07'36" E	1945	2005	
BLOIS (BLOIS - DDE)	110	47°35'36" N	01°19'30" E	1951	2005	
BOURGES	161	47°03'30" N	02°21'42" E	1946	2005	
DEOLS (CHATEAUROUX)	155	46°51'36" N	01°43'18" E	1893	2007	
DANNE-ET-QUATRE-VENTS (PHALSBourg)	377	48°46'00" N	07°18'18" E	1950	2006	
OUGES (DIJON-LONGVIC)	219	47°16'00" N	05°05'18" E	1921	2005	
LE MANS	48	47°56'42" N	00°11'36" E	1921	2006	tx et tn entre 1949 et 2006
MONTEREAU-SUR-LE-JARD (MELUN)	91	48°36'36" N	02°40'48" E	1953	2005	
MULHOUSE	245	47°45'00" N	07°17'24" E	1880	2005	tx et tn entre 1955 et 2005
TOMBLAINE (NANCY-ESSEY)	212	48°41'12" N	06°13'18" E	1881	2006	tx et tn entre 1946 et 2006
MARZY (NEVERS-MARZY)	175	46°59'54" N	03°06'42" E	1952	2006	
BRICY (ORLEANS)	125	47°59'00" N	01°46'36" E	1947	2006	
BIARD (POITIERS-BIARD)	117	46°35'00" N	00°18'00" E	1949	2005	
BOOS (ROUEN-BOOS)	151	49°23'00" N	01°10'54" E	1945	2006	
ENTZHEIM (STRASBOURG-ENTZHEIM)	150	48°32'54" N	07°38'24" E	1880	2005	tx et tn entre 1950 et 2005
PARCAY-MESLAY (TOURS)	108	47°26'42" N	00°43'42" E	1921	2006	
CHARMEIL (VICHY-CHARMEIL)	249	46°10'00" N	03°23'54" E	1950	2005	
HAGUENAU (HAGUENAU-MF)	150	48°50'00" N	07°48'00" E	1951	2004	

tn : températures minimales ; tx : températures maximales.

Annexe 2 : Principe de la standardisation des chronologies de largeurs de cernes



(Lebourgeois, 2007)

Annexe 3 : Biais méthodologiques

1) Nombre d'arbres par placette

Question : le nombre d'arbres sur lequel sont calculées les chronologies moyennes standardisées a-t-il un effet sur les coefficients des fonctions de réponse ?

➤ Méthode :

L'analyse a été menée sur 17 placettes du réseau RENECOFOR pour lesquelles 30 arbres ont été échantillonnés. Pour chaque placette, une chronologie moyenne standardisée et les fonctions de réponse ont été calculées avec 3, 10, 20 et 30 arbres.

➤ Résultats :

Signe des coefficients de corrélation :

Pour un mois et une placette donnés, le signe du coefficient ne change **jamais** entre les modalités du nombre d'arbres. Le **sens** des variables climatiques est ainsi conservé.

Constance des coefficients de corrélation significatifs :

Le nombre de coefficients significatifs augmentent avec le nombre d'arbres par placette, de 67 pour 3 arbres à 77 pour 30 arbres (**fig.A1**). Leur répartition entre les trois groupes de variables climatiques reste quasiment constante.

De plus, la distribution par placette et par variable climatique des coefficients significatifs varie très peu. Par exemple, 92.5 % des coefficients significatifs pour 3 arbres le restent pour 10 arbres. Cette valeur dépasse les 97 % pour les comparaisons entre 10, 20 et 30 arbres. Cela témoigne d'une **constance** de la nature des variables climatiques influentes avec la hausse du nombre d'arbres.

Enfin, les moyennes et écart-types des coefficients significatifs ne sont pas significativement différents entre les 4 modalités (**fig.A2**). Ainsi, la **fiabilité** des corrélations ne varient pas.

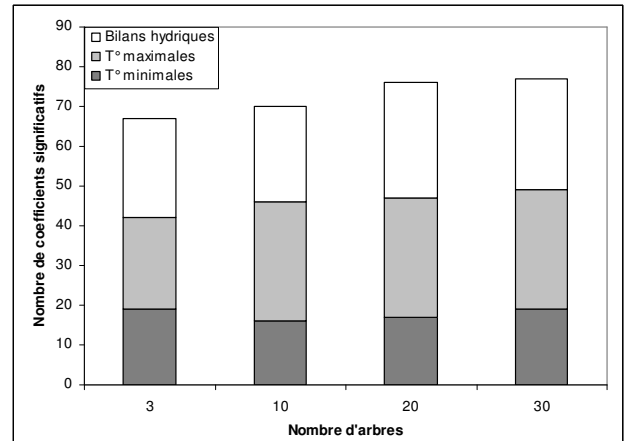


Figure A1 : Évolution du nombre des coefficients significatifs et de leur distribution en fonction du nombre d'arbres.

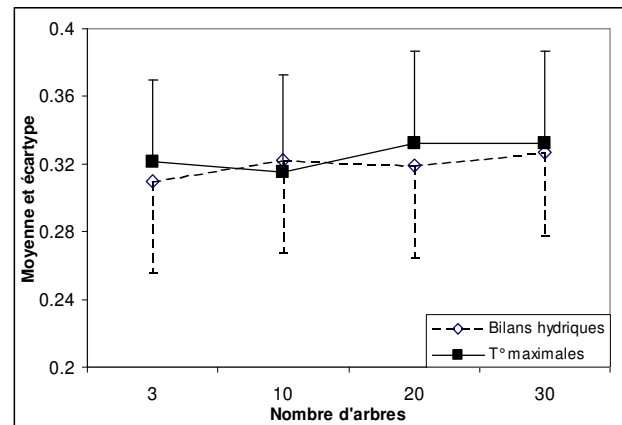


Figure A2 : Évolution de la moyenne et de l'écart type des valeurs absolues des coefficients significatifs en fonction du nombre d'arbres.

Enfin, la nature des variables, le sens et la fiabilité des corrélations sont très proches pour les 4 modalités. La hausse du nombre d'arbres s'accompagne cependant d'une légère augmentation de nombre corrélations significatives.

2) Hauteur de carottage

Question : les largeurs de cernes brutes issues de carottage à 4,30 m contiennent-elles le même signal que les largeurs de cernes corrigées à une hauteur de 1,30 m ?

a) Modèle de largeur de cerne

➤ Méthode :

Pour 53 placettes du réseau « Changement de productivité », une largeur moyenne de cerne (LC_{moy}) a été calculée sur les données avec et sans correction, sur la période 1961-1990. Le modèle de largeur de cerne exposé dans la partie III.2. a été ensuite ajusté sur les 2 jeux de données.

➤ Résultats :

Variables	Coefficients		Probabilités critiques		R ² partiels	
	Brutes	Corrigées	Brutes	Corrigées	Brutes	Corrigées
Age ₉₃	-0.0068	-0.0063	0.0000	0.0000	0.4075	0.3411
RDI	0.2012	0.1598	0.5706	0.5468	0.0039	0.0046
pH ₃₀	2.117	1.787	0.5820	0.6415	0.0739	0.0923
pH ₃₀ ²	-0.1634	-0.1734	0.6307	0.7022	0.0047	0.0042
C/N _A	-0.0172	-0.0186	0.1201	0.0931	0.0186	0.0264
Tn ₅	0.2111	0.2033	0.0499	0.0584	0.0398	0.0433
Constante	-4.302	-3.623	0.6282	0.6828		
Modèle			0.000001	0.000031	0.5484	0.5118

Tableau A1 : Paramètres et probabilités critiques des variables explicatives du modèle de largeur de cerne moyenne ajusté sur les données brutes et corrigées.

Les coefficients varient entre les deux modèles : les écarts relatifs⁴ sont compris entre -8 % et 22 %. Malgré cela, les coefficients ne changent jamais de signe. De même, les écarts relatifs probabilités critiques sont compris entre -17 % et 22 %.

Globalement, le modèle ajusté avec les valeurs corrigées fournit des probabilités critiques plus élevées, d'où un R² global plus faible (0,512 contre 0,584 pour le modèle ajusté sur les données brutes) et une p-value plus élevée ($3,08 \cdot 10^{-5}$ contre $1,09 \cdot 10^{-6}$). Ces différences sont essentiellement liées à l'effet « âge », qui est nettement plus explicatif pour les données brutes. Cela peut s'expliquer par la variation complexe des écarts de largeurs de cernes entre les deux hauteurs de carottage selon l'âge cambial (**fig.4**). En effet, le calcul du paramètre B ne permet pas de tenir compte de l'ensemble la variabilité des différences de largeurs de cernes, notamment pour des âges cambiaux inférieurs à 45 ans et supérieurs à 140 ans.

La correction conduit donc à une baisse de la fiabilité totale du modèle, mais cette baisse ne modifie pas l'importance relative des variables puisque l'ordre coefficients de corrélations partiels est conservé.

b) Fonctions de réponse

➤ Méthode :

Pour 10 placettes du réseau « Changement de productivité », la chronologique moyenne standardisée et les fonctions de réponse ont été calculées à partir des données avec et sans correction.

⁴ ER (%) = $(X_{brute} - X_{corrigé}) / X_{brute} * 100$.

➤ Résultats :

Sur les 480 coefficients obtenus, aucun changement de significativité n'a été observé. La différence entre les deux valeurs de coefficient de corrélation est très faible et non significative (moyenne = 0,0015).

Finalement, la correction apportée sur la hauteur de carottage modifie la fiabilité du modèle de largeur de cerne (essentiellement sur l'effet « âge »), mais n'affecte nullement les caractéristiques des fonctions de réponse.

3) Méthode de lecture des largeurs de cernes

Question : les largeurs de cernes brutes déterminée par analyse densitométrique contiennent-elles le même signal que les largeurs de cernes homogénéisées à la méthode de lecture sur banc optique ?

a) Modèle de largeur de cerne

➤ Méthode :

Pour les 99 placettes du réseau « Croissance et densité du bois », une largeur moyenne de cerne (LC_{moy}) a été calculée sur les données avec et sans correction, sur la période 1961-1990. Le modèle de largeur de cerne exposé dans la partie III.2. a été ensuite ajusté sur les 2 jeux de données.

➤ Résultats :

Variables	Coefficients		Probabilités critiques	
	Brutes	Corrigées	Brutes	Corrigées
Age ₉₃	-0.0092	-0.0107	0	0
RDI	0.6613	0.7704	0.0053	0.0053
pH ₃₀	1.2109	1.4106	0.0522	0.0522
pH ₃₀ ²	-0.1055	-0.1229	0.059	0.059
C/N _A	-0.0201	-0.0234	0.0067	0.0067
Tn ₅	0.2329	0.2713	0.009	0.009
Constante	-2.3597	-2.7504	0.184	0.184

Tableau A2 : Paramètres et probabilités critiques des variables explicatives du modèle [1] de largeur de cerne moyenne ajusté sur les données brutes et corrigées.

Les coefficients de corrélation (R^2) et les probabilités critiques sont identiques au moins jusqu'à la cinquième décimale entre les deux modèles. Les paramètres varient systématiquement de 16,49 % entre les données brutes et corrigées, car la correction est linéaire et de pente 1,1649 :

$$LC_{opt} = 1,1649 \times LC_{dens} - 0,1491.$$

b) Fonctions de réponse

➤ Méthode :

Pour 10 placettes du réseau « Croissance et densité du bois », la chronologique moyenne standardisée et les fonctions de réponse ont été calculées à partir des données avec et sans correction.

➤ Résultats :

Sur les 480 coefficients obtenus, 3 changement de significativité ont été observés. Pour les 49 corrélations significatives dans les deux cas, la différence entre les 2 coefficient est très faible et non significative (moyenne = 0,0013).

Enfin, la correction apportée sur la méthode de lecture de la largeur de cerne n'affecte ni le modèle de largeur de cerne moyenne, ni les caractéristiques des fonctions de réponse.

Annexe 4 : Climat moyen des années caractéristiques

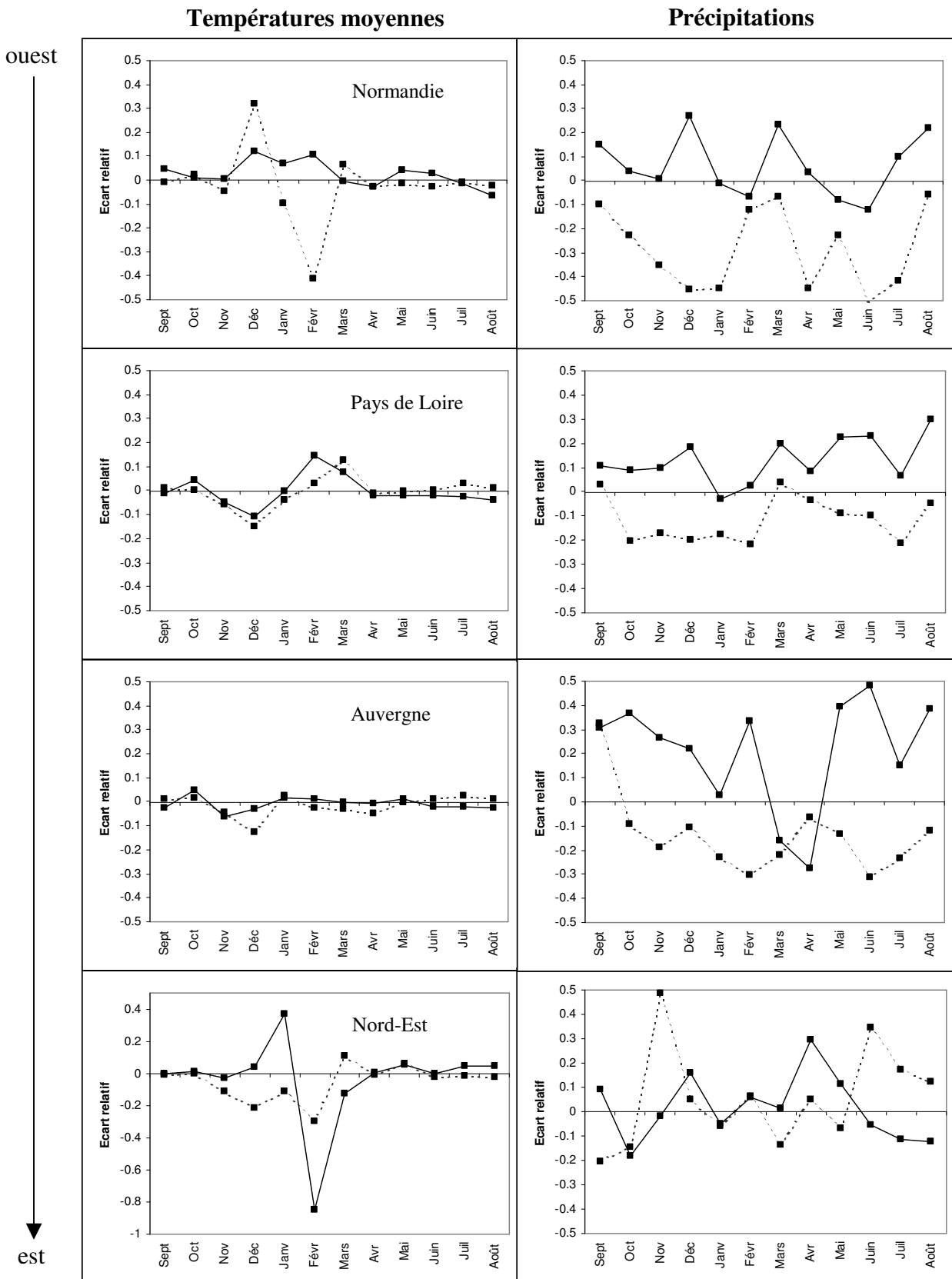


Figure A3 : Écarts relatifs moyens entre les conditions climatiques des années caractéristiques positives (traits pleins) et négatives (pointillés) et celles des années non-caractéristiques. La ligne du 0 correspond donc aux conditions climatiques des années non-caractéristiques. Ces moyennes ont été calculées sur les périodes suivantes : Normandie : 1873-2003 ; Pays de Loire : 1893-2003 ; Auvergne : 1893-2003 ; Nord-Est : 1879-2003.

Résumé

Dans le contexte des changements climatiques et du recul du hêtre en plaine, il devient nécessaire d'étudier l'évolution de l'équilibre chêne-hêtre. L'objectif de ce travail a été d'identifier les facteurs du milieu responsables de la variation de la largeur de cerne du chêne sessile dans la moitié nord de la France. Ces relations ont été étudiées dans 199 peuplements de futaie régulière adulte. Le modèle de croissance radiale moyenne sur la période 1961-1990 a été élaborée grâce à des régressions multiples pas à pas basées sur le climat, le sol et les caractéristiques dendrométriques des peuplements. Il explique 54,6 % de la variance de la largeur de cerne. Les variations inter-annuelles ont été étudiées grâce au calcul des fonctions de réponse et des années caractéristiques. Les principaux résultats sont les suivants : (i) le déterminisme de la croissance radiale moyenne est fortement lié au pH et au C/N, le climat jouant un rôle secondaire ; (ii) malgré une réponse hétérogène, l'étude des variations inter-annuelles montre que les chênaies sont sensibles aux sécheresses durant la saison de végétation (mai à juillet) ainsi qu'aux conditions automnales (septembre et octobre de l'année n-1) et printanières (mars et avril). Les peuplements ne semblent pas souffrir des changements globaux, sauf en région Pays de Loire, où les contraintes hydriques sont fortes. Ces différences observées entre les régions conduisent à privilégier l'échelle mésoclimatique pour l'étude de la croissance radiale du chêne sessile. Les résultats sont comparés avec ceux obtenus sur la croissance en hauteur.

Mots clefs : *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. / croissance radiale / dendroécologie / France / fonctions de réponse.