

RÉPONSE AU CLIMAT ET À SES VARIATIONS AU COURS DU XX^e SIÈCLE DU SAPIN PECTINÉ, DU HÊTRE, DES PINS NOIR, SYLVESTRE ET À CROCHETS EN CONTEXTE MÉDITERRANÉEN MONTAGNARD

FRANÇOIS LEBOURGEOIS – PIERRE MÉRIAN – FLORENCE COURDIER
JEAN LADIER – PHILIPPE DREYFUS

Dans le contexte du changement climatique, l'étude de la réponse des écosystèmes terrestres aux modifications environnementales ainsi que de leur capacité à répondre à ces changements est devenue un enjeu majeur pour le forestier (Allen *et al.*, 2010 ; Lindner *et al.*, 2010). De nombreuses études ont déjà montré que la végétation a commencé à « s'ajuster » à ces nouvelles conditions. Les indicateurs de réponse sont multiples et concernent la niche des espèces (Lenoir *et al.*, 2009), la phénologie (Lebourgeois *et al.*, 2010a), la croissance en hauteur ou radiale (Bontemps *et al.*, 2010 ; Charru *et al.*, 2010). Dans une synthèse publiée en 2011 dans la *Revue forestière française* (Lebourgeois et Mérian, 2011), nous avons montré que la modification du déterminisme climatique de la croissance radiale touchait un grand nombre de contextes et d'espèces arborées forestières avec, cependant, des résultats contradictoires. Ceci provient du fait que les études ont été menées dans des conditions écologiques locales souvent très différentes (altitude, exposition, profondeur du sol...), ce qui modifie fortement la réponse des espèces et rend difficile les comparaisons.

Afin de mieux évaluer l'impact des conditions locales et de dégager d'éventuels effets de seuil des facteurs climatiques dans la réponse des espèces, il apparaît important d'établir des stratégies d'échantillonnage qui permettent d'analyser ces interactions. Ces questions sont particulièrement importantes dans les contextes montagnard et méditerranéen dans lesquels les conditions écologiques sont très variables sur des petites échelles spatiales (Ladier, 2004) et dans lesquels les modèles climatiques prédisent une forte augmentation des contraintes thermiques et une diminution de la disponibilité en eau dans les prochaines décennies (Goubanova et Li, 2007). Jusqu'à présent, les études analysant la stabilité temporelle des relations entre les cernes et le climat dans ces contextes ont concerné un nombre restreint d'espèces sans prendre en compte spécifiquement les conditions locales ni les effets de seuil. Dans ce travail, nous avons analysé les réponses au climat sur le XX^e siècle (1910-2004, 95 ans) de cinq espèces majeures des contextes supra-méditerranéen et méditerranéen montagnard : le Hêtre (*Fagus sylvatica* L.), le Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.), le Pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* ssp. *nigra*), le Pin sylvestre (*Pinus sylvestris* Mill.) et le Pin à crochets (*Pinus uncinata* L.). Le Sapin et le Hêtre sont deux espèces tolérantes à l'ombre mais le Sapin pectiné présente une sensibilité plus forte aux gelées et à la sécheresse que le Hêtre. Les Pins sont des espèces héliophiles pionnières considérées comme plus résistantes au froid et à la sécheresse. Dans le bassin méditerranéen, les Pins noir

et sylvestre sont souvent présents aux étages supra-méditerranéen et montagnard inférieur alors que le Pin à crochets occupe les altitudes plus élevées. L'intérêt d'une étude multi-espèces menée dans un même contexte écologique est de pouvoir tester en quoi les « traits fonctionnels physiologiques » des espèces se traduisent par des réponses au climat différentes. Ainsi, d'après ces connaissances écophysologiques, on s'attend à ce que la réponse du Sapin et du Hêtre à la sécheresse soit plus forte que celle des Pins. On s'attend également à ce que la sensibilité aux précipitations soit d'autant plus forte que les conditions locales de croissance sont « sèches ». Enfin, comme la température limite fortement la croissance des arbres pour les altitudes les plus élevées, on s'attend à ce qu'un réchauffement éventuel touche davantage les peuplements d'altitude et ceci particulièrement pour le Sapin. Afin de pouvoir tester l'ensemble de ces hypothèses, nous avons étudié la croissance radiale des cinq espèces le long d'un double gradient d'altitude et de disponibilité potentielle en eau.

293 ARBRES ET 64 SITES ÉTUDIÉS EN RÉGION PROVENCE-ALPES-CÔTE-D'AZUR

Les données d'accroissement proviennent de 64 peuplements échantillonnés dans dix massifs forestiers (*Fagus sylvatica* : 52 arbres et 12 peuplements, *Abies alba* : 40 et 9, *Pinus nigra* : 104 et 22, *Pinus sylvestris* : 59 et 13 et *Pinus uncinata* : 38 et 8) (figure 1, p. 112). À partir de ces 64 peuplements, 17 modalités différentes (une modalité = une combinaison espèce x altitude x disponibilité potentielle en eau) ont été observées (tableau I, pp. 110-111). L'altitude a varié de 430 à 1 690 m (1 188 m en moyenne). Le Hêtre, le Sapin et le Pin à crochets correspondent essentiellement à des peuplements d'altitude (au-dessus de 1 300-1 400 m) alors que les Pins noir et sylvestre ont été échantillonnés à des altitudes plus basses (inférieures à 1 250 m).

En ce qui concerne les conditions de disponibilité locale en eau, que nous désignons dans la suite par le terme xéricité locale, trois types de conditions ont été échantillonnées : sites sec, mésophile et humide. Notons bien qu'il s'agit en fait d'une indication de la capacité du sol à contenir de l'eau, potentiellement, sans préjuger de la présence effective d'une ressource en eau, qui dépend des précipitations ; les termes « disponibilité en eau » ou « xéricité » sont donc utilisés dans la suite par commodité, sans perdre de vue qu'il s'agit d'un potentiel (un sol dit ici « humide » ne contiendra pas d'eau s'il ne pleut pas). Cette classification a été obtenue à partir de la vaste étude stationnelle menée en région PACA par Ladier (2004) sur la base de 375 placettes d'observation. Cet auteur a défini une note de disponibilité locale en eau pour chaque situation rencontrée en combinant la profondeur de l'horizon C (0, ≤ 20 cm,]20 à 50 cm], > 50 cm), la charge en éléments grossiers (< 25 %, [25 à 66 %], > 66 %), la topographie locale (convexe, neutre, concave) et la pente (< 15°, [15 à 30°[, ≥ 30°). Cette note varie de 0 pour les situations très sèches à 5 pour les situations les plus humides. Afin de valider cette note et d'obtenir une variable continue représentant un indice de disponibilité locale en eau (IDLE) dépendant des caractéristiques édaphiques et topographiques, une régression a été calculée sur un jeu de données indépendant de 138 peuplements (Dreyfus *et al.*, 2007). L'équation résultante est présentée ci-dessous :

$$[1] \text{ IDLE} = [1,058 + 0,355 \times \text{RUM}^{0,514}] \times [1 + 0,279 \times (\text{topo} - 1)] \times [1 - 0,00242 \times (\text{pente} - 20)]$$

Avec :

- *RUM* : réserve utile maximale en eau du sol (en mm) estimée à partir de l'épaisseur des horizons, de leur texture et de leur charge en éléments grossiers ;
- *topo* : indice de topographie locale avec D = départ de l'eau et A = arrivée. La valeur est 0,5 quand D > A ; 1 quand D = A et 1,5 quand D < A ;
- *pente* locale exprimée en degrés.

Cet indice s'est révélé très pertinent pour expliquer la croissance en hauteur et la dynamique forestière en contexte méditerranéen montagnard (Dreyfus *et al.*, 2007). Ainsi, pour un IDLE variant de 1,5 à 4,5, les indices de fertilité (définis comme les hauteurs dominantes à un âge de 80 ans) varient de 15,7 à 19,9 m pour le Sapin, 12,2 à 16 m pour le Hêtre, 13,1 à 19,3 m pour le Pin sylvestre et 15,9 à 17,2 m pour le Pin noir. L'analyse menée dans ce travail confirme que cet indice est aussi un bon indicateur pour expliquer les différences d'accroissement radial. Ainsi, l'IDLE explique avec l'âge près de 60 % de la variabilité de la croissance moyenne. Selon le modèle présenté ci-dessous, une diminution de 1 point de l'IDLE se traduit par une croissance réduite de 12 % (pour un âge fixé à 100 ans) :

$$LC (mm) = 1,7802 + (0,1889 \times IDLE) - (0,0079 \times \hat{age})$$

$$r^2 = 0,57 \quad F = 9,215 \quad p = 0,003 \quad n = 17$$

Dans notre étude, les sites sec, mésophile et humide correspondent aux valeurs moyennes de l'IDLE de 2,1, 3,0 et 4,1 (tableau I, pp. 110-111). Enfin, il est à noter que seul le Pin noir présente un double gradient complet avec deux tranches altitudinales et trois niveaux de xéricité locale.

CALCUL DES SÉRIES CHRONOLOGIQUES DE RÉFÉRENCE

Dans chaque peuplement, 4 à 5 arbres dominants adultes ont été carottés à cœur (une carotte par arbre à 1,30 m du sol) à l'aide d'une tarière de Pressler en 2004 et 2005 (sauf pour 4 peuplements avec 1 et 3 arbres). *In fine*, les chronologies de référence ont donc été construites sur un total d'arbre variant de 9 à 33 arbres selon les modalités (moyenne : 17 ; tableau I, pp. 110-111). Cet échantillonnage permet d'obtenir des relations cerne-climat très proches de celles obtenues si l'on pouvait carotter l'ensemble des arbres. En effet, des travaux récents ont montré que pour assurer une bonne estimation de la réponse au climat d'une population, il fallait échantillonner dans plusieurs peuplements et avoir au total au moins 10 à 15 arbres pour le Hêtre et le Sapin et 5 à 10 pour les Pins (Mérian et Lebourgeois, 2011). Les 28 543 cernes ont été mesurés avec une précision de 1/100 mm à l'aide d'un système vidéo informatisé spécifique. Pour l'interdatation, les années de croissances extrêmes (ou années caractéristiques) correspondent aux années pour lesquelles au moins 70 % des arbres du peuplement présentent le même signe de changement : cerne de l'année n au moins 10 % plus large ou plus fin que celui de l'année $n - 1$. Les années caractéristiques ont été calculées pour chacune des 17 modalités. La sensibilité moyenne (*mean sensitivity*, MS) et l'autocorrélation d'ordre 1 (AC) ont également été calculées pour chaque arbre et moyennées par modalité. La sensibilité moyenne donne une indication sur le niveau de la réponse des arbres à la variabilité interannuelle : plus la valeur de MS est élevée, plus les arbres sont sensibles à cette variabilité. L'autocorrélation informe sur la dépendance de la croissance de l'année par rapport à celle de l'année précédente (plus la valeur est élevée, plus la dépendance est grande) (tableau I, pp. 110-111). Par la suite, les chronologies individuelles ont été standardisées à l'aide du programme ARSTAN v6.05P selon le processus classique de la double standardisation afin d'éliminer les signaux non liés au climat (Lebourgeois *et al.*, 2010b). Dans une dernière étape, les chronologies standardisées ont été moyennées pour chacune des 17 modalités. Les *standard chronology STD* issues du programme ARSTAN ont été utilisées pour analyser les relations cerne-climat (période commune 1910-2004 pour 14 modalités, 1916-2004 pour deux modalités et 1922-2004 pour un cas, tableau I, pp. 110-111).

CONSTRUCTION DES SÉRIES CLIMATIQUES

En dendroclimatologie, une des difficultés réside dans l'obtention de longues séries climatiques mensuelles représentatives des conditions de croissance des peuplements étudiés.

TABLEAU I **Caractéristiques des sites et des arbres échantillonnés [moyenne (moy.) et écart type (ec)]**

| Espèces | Altitude moy. [gamme] | Xéricité locale | Nb d'arbres/ Nb peuplts. | Âge moy. (ec) | Dia moy. (ec) | Hauteur moy. (ec) | G (m /ha) moy. (ec) | Expo. (grade) | |
|--|--|-----------------|-----------------------------|-----------------|---------------|-------------------|---------------------|---------------|--|
| Hêtre <i>Fagus sylvatica</i> | 1232 [1160-1 300] | Sec | | | | | | | |
| | | Mésophile | 24/6 | 127 (29) | 36 (5) | 17,4 (4,7) | 40 (11) | 22 | |
| | | Humide | | | | | | | |
| | 1444 [1395-1 490] 1540 [1480-1 600] | Sec | | | | | | | |
| | | Mésophile | 18/4 | 128 (62) | 31 (12) | 12,3 (3,4) | 30 (20) | 151 | |
| | | Humide | 10/2 | 167 (97) | 40 (2) | 21,5 (3) | 42 (7) | 190 | |
| Pin à crochets <i>Pinus uncinata</i> | 1486 [1312-1 600] | Sec | 14/3 | 77 (13) | 28 (5) | 12,2 (4,2) | 38 (7) | 260 | |
| | 1408 [1160-1 690] | Mésophile | 24/5 | 81 (10) | 34 (4) | 14,2 (2,5) | 39 (8) | 275 | |
| | | Humide | | | | | | | |
| Pin noir d'Autriche <i>Pinus nigra</i> | 738 [735-740] | Sec | 10/2 | 66 (32) | 35 (1) | 20,1 (2,4) | 55 (9) | 106 | |
| | 635 [430-830] | Mésophile | 17/4 | 96 (2) | 35 (9) | 19,9 (8,2) | 42 (9) | 103 | |
| | 700 [600-800] | Humide | 9/2 | 67 (42) | 36 (1) | 20 (0,8) | 50 (23) | 185 | |
| | 1236 [1121-1320] | Sec | 25/5 | 89 (11) | 38 (6) | 15,4 (3,2) | 34 (8) | 239 | |
| | 1233 [1050-1448] | Mésophile | 33/7 | 109 (9) | 38 (7) | 18,5 (3,2) | 52 (15) | 179 | |
| | 1170 [1152-1187] | Humide | 10/2 | 81 (1) | 43 (1) | 22,9 (0,6) | 33 (4) | 174 | |
| Pin sylvestre <i>Pinus sylvestris</i> | 800 [720-880] | Sec | 9/2 | 99 (4) | 30 (6) | 13,5 (2,2) | 37 (3) | 145 | |
| | 979 [730-1150] | Mésophile | 21/5 | 87 (7) | 31 (4) | 16,4 (2,1) | 36 (16) | 132 | |
| | | Humide | | | | | | | |
| | 1245 [1200-1350] | Sec | | | | | | | |
| | | Mésophile | 29/6 | 86 (15) | 33 (5) | 15,7 (1,8) | 37 (19) | 233 | |
| | | Humide | | | | | | | |
| Sapin pectiné <i>Abies alba</i> | 1261 [1201-1321] | Sec | 13/3 | 150 (49) | 48 (11) | 21,4 (1,8) | 51 (11) | 261 | |
| | 1315 [1196-1468] | Mésophile | 13/3 | 102 (22) | 39 (2) | 19,7 (1,6) | 47 (9) | 138 | |
| | 1352 [1121-1585] | Humide | 14/3 | 102 (29) | 48 (9) | 25,8 (1,1) | 55 (9) | 13 | |
| | 1188 [430-1690] | | 293/64 | 100 (34) | 36 (7) | 18 (5) | 42 (14) | 166 | |

Âge, Dia, Ht : âge, diamètre et hauteur en 2004 ; G = surface terrière en m²/ha ; RUM = réserve utile maximale en eau du sol (en mm) ; (en mm) ; IC = corrélation inter-arbres ; AC = autocorrélation d'ordre 1 ; MS = sensibilité moyenne. La période commune pour les calculs Données standard = données standardisées (voir texte). Les valeurs en gras correspondent aux moyennes, écarts types ou totaux des

| | Pente (°) | Profondeur sol (cm) | RUM (mm) | IDLE | Nb de cerne | Données brutes | | | | Données standard |
|--|-----------|---------------------|-----------|------|---------------|----------------|-------|-------|-------|------------------|
| | | | | | | LC (mm) | IC | AC | MS | MS |
| | | | | | | | | | | |
| | 15 | 62 | 42 | 3,1 | 2 242 | 1,24 (0,52) | 0,19 | 0,629 | 0,256 | 0,067 |
| | | | | | | | | | | |
| | 18 | 58 | 30 | 3 | 1 551 | 1,10 (0,53) | 0,144 | 0,56 | 0,309 | 0,095 |
| | 16 | 70 | 58 | 3,8 | 936 | 1,32 (0,61) | 0,08 | 0,549 | 0,302 | 0,089 |
| | 16 | 68 | 16 | 2,2 | 1 056 | 1,70 (0,92) | 0,352 | 0,737 | 0,242 | 0,103 |
| | 7 | 51 | 45 | 3,4 | 1 908 | 1,78 (0,94) | 0,415 | 0,757 | 0,239 | 0,099 |
| | | | | | | | | | | |
| | 16 | 53 | 17 | 2,5 | 627 | 2,09 (1,0) | 0,488 | 0,736 | 0,252 | 0,142 |
| | 11 | 57 | 31 | 3 | 1 586 | 1,41 (0,64) | 0,339 | 0,78 | 0,225 | 0,094 |
| | 10 | 57 | 44 | 4 | 564 | 2,13 (0,85) | 0,308 | 0,72 | 0,238 | 0,136 |
| | 12 | 41 | 15 | 2,1 | 2 122 | 1,69 (1,01) | 0,577 | 0,745 | 0,307 | 0,177 |
| | 13 | 55 | 30 | 3 | 3 066 | 1,38 (0,82) | 0,569 | 0,81 | 0,252 | 0,131 |
| | 6 | 54 | 37 | 4,5 | 797 | 2,15 (1,36) | 0,534 | 0,812 | 0,288 | 0,159 |
| | 18 | 49 | 10 | 2 | 820 | 1,10 (0,98) | 0,261 | 0,855 | 0,258 | 0,110 |
| | 12 | 63 | 29 | 3 | 1 797 | 1,41 (1,19) | 0,339 | 0,868 | 0,244 | 0,098 |
| | | | | | | | | | | |
| | 9 | 41 | 29 | 3,2 | 2 451 | 1,42 (1,1) | 0,43 | 0,837 | 0,249 | 0,116 |
| | | | | | | | | | | |
| | 16 | 40 | 10 | 1,7 | 1 233 | 1,31 (0,53) | 0,596 | 0,641 | 0,253 | 0,158 |
| | 16 | 49 | 35 | 3 | 1 116 | 1,76 (0,72) | 0,632 | 0,753 | 0,228 | 0,140 |
| | 15 | 58 | 49 | 4 | 1 210 | 2,03 (0,79) | 0,559 | 0,792 | 0,201 | 0,103 |
| | 13 | 54 | 31 | | 25 082 | | | | | |

IDLE = indice de disponibilité (potentielle) locale en eau (voir texte pour les explications) ; LC = largeur des cerne et écart type est 1910-2004 sauf pour le Pin noir "1170-humide" (1922-2004) et "738-sec" (1916-2004) et le Pin à crochets "1486-sec" (1916-2004). données disponibles.

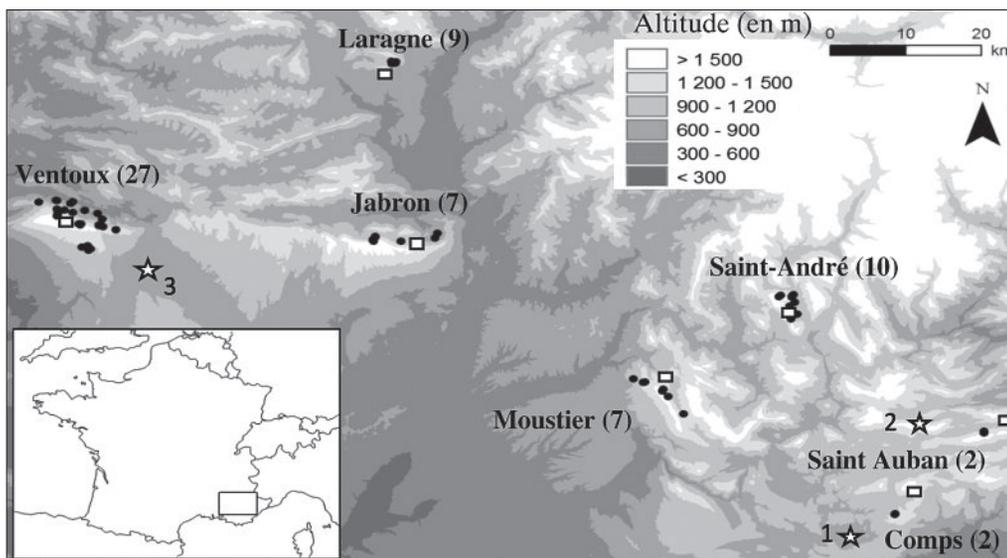
Outre les réseaux d'observation de données ponctuelles (réseau Météo-France), il existe maintenant des bases internationales de données mensuelles modélisées qui fournissent des données spatialisées sur des vastes territoires et sur le long terme (depuis le début du XX^e siècle). Pour cette étude, nous avons extrait de la base du centre européen de recherches Tyndall les données spatialisées mensuelles [températures minimale (Tmin), maximale (Tmax) et précipitations] disponibles dans notre zone d'étude (<http://www.cru.uea.ac.uk/cru/data/hrg/> ; CRUTS 1.2 dataset) (Mitchell *et al.*, 2004) (figure 1, ci-dessous). Les 7 séries climatiques disponibles étant très similaires au niveau des valeurs absolues et au niveau des variations interannuelles, elles ont été moyennées afin de définir une série régionale de référence sur la période 1910-2000. Les données Tyndall étant des données spatialisées à large résolution (maille de la grille : 15 x 15 km), les effets plus locaux d'altitude, de pente et d'exposition ne peuvent pas être bien représentés. Ainsi, il est important de s'assurer du mieux possible de leur pertinence et de leur représentativité avant leur utilisation sur un territoire plus restreint. Pour cela, nous avons extrait de la base Météo-France les trois plus longues séries complètes disponibles proches des sites échantillonnés (figure 1, ci-dessous). La station de Comps-sur-Artuby (884 m) représente la série la plus ancienne avec des données de précipitations sur la période 1937-2004 et de température (Tmin et Tmax) sur la période 1952-2004. Les données de Saint-Auban (1 048 m) couvrent la période 1930-2004 pour les précipitations et 1983-2004 pour les températures. Enfin, la série de Sault-Village (792 m) couvre la période 1969-2004 pour les précipitations et les températures. Ces données

FIGURE 1 LOCALISATION GÉOGRAPHIQUE DES 64 PEUPEMENTS (ronds noirs) ÉCHANTILLONNÉS DANS LES 10 FORÊTS MONTAGNARDES MÉDITERRANÉENNES EN RÉGION PROVENCE-ALPES-CÔTE-D'AZUR
(44°11'N-05°14'E à 43°42'N-06°37'E)

Ventoux : 27 peuplements (*Pinus sylvestris* (PS) : 13 ; *Pinus nigra* (PN) : 1 ; *Pinus uncinata* (PU) : 8 ; *Fagus sylvatica* (FS) : 5). Laragne : 9 (PN). Saint-Auban : 2 (*Abies alba* (AA)). Comps : 2 (AA). Jabron : 7 (PN : 3 ; FS : 4). Moustier : 7 (PN : 4 ; FS : 3). Saint-André : 10 (AA : 5 ; PN : 5).

Les carrés blancs correspondent à la localisation des 7 séries climatiques mensuelles spatialisées Tyndall utilisables dans la région étudiée.

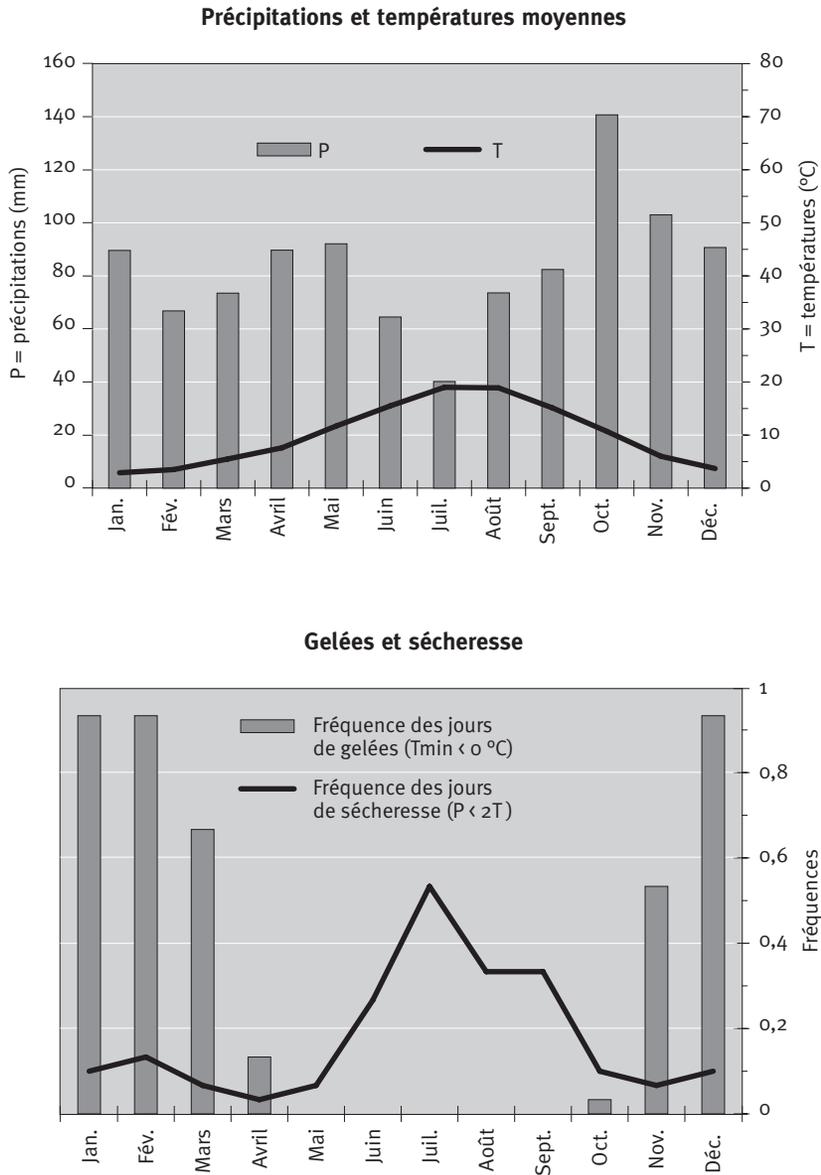
Les étoiles correspondent aux stations météorologiques du réseau Météo-France : [1] Comps-sur-Artuby, 43°42'N-06°30'E, 884 m ; [2] Saint-Auban, 43°50'N-06°43'E, 1 048 m ; [3] Sault-Village, 44°05'N-05°25'E, 792 m.



caractérisent un climat méditerranéen montagnard humide avec des précipitations annuelles élevées ($> 1\ 000$ mm/an), deux pics au printemps et en automne (> 100 mm par mois) et un creux relatif en été (< 50 mm). Les hivers sont froids avec une fréquence élevée de gelées et les étés sont chauds avec des sécheresses fréquentes (figure 2, ci-dessous).

FIGURE 2

**CARACTÉRISTIQUES CLIMATIQUES MOYENNES
ET FRÉQUENCE DES GELÉES ET DES SÉCHERESSES
POUR LA STATION DE COMPS-SUR-ARTUBY (43°42'N-06°30'E, 884 m)
(période 1971-2000)**



Ces trois stations de mesure ne couvrent évidemment pas toutes les conditions climatiques de la zone étudiée mais elles permettent néanmoins d'analyser la pertinence des données modélisées, c'est-à-dire de juger du bon synchronisme des variations interannuelles entre les différentes sources. La dendroclimatologie ayant pour objectif de modéliser la réponse de la croissance à la variabilité temporelle interannuelle du signal climatique, il est essentiel que les sources météorologiques utilisées présentent un signal haute fréquence synchrone. Dans les Alpes, Rolland (2002) a ainsi montré que la distance à partir de laquelle les stations météorologiques ne présentaient plus un bon synchronisme était d'environ 200 km pour les précipitations et plus de 400 km pour les températures. Cette forte connexion spatiale a été confirmée en plaine dans toute la moitié Nord de la France (Mérian *et al.*, 2011) ou encore dans les Vosges. Ces travaux ont également montré que l'origine des données météorologiques ne modifiait pas la cohérence des coefficients de corrélation entre les largeurs des cernes et les variables climatiques. En d'autres termes, la prise en compte de données climatiques proches du peuplement étudié (par exemple à des altitudes comparables) ou l'utilisation de données plus éloignées ou à des altitudes différentes mais avec une même variabilité interannuelle ne change pas la force et la significativité des relations entre le cerne et le climat. En revanche, si on s'intéresse à des effets de seuil qui peuvent modifier le fonctionnement du végétal, il est essentiel d'avoir non seulement des données pertinentes mais également représentatives, c'est-à-dire dont les valeurs correspondent bien aux conditions écologiques de croissance des peuplements.

En ce qui concerne la pertinence des différentes sources climatiques, la comparaison entre les données spatialisées modélisées et les données locales Météo-France montre un très bon synchronisme entre les séries quel que soit le mois ou le paramètre considéré (figure 3, p. 115). Concernant la représentativité (valeurs absolues), les données spatiales modélisées Tyndall de précipitations sont également très proches des données Météo-France. Les données Tyndall sous-estiment légèrement les valeurs dans 65 % des cas (différence moyenne de 15 mm sur la période 1937-2000). Pour les températures, les données Tyndall surestiment en revanche très fortement les températures minimales (Tmin) et sous-estiment les températures maximales (Tmax). Selon la station de Comps-sur-Artuby, la différence mensuelle est en moyenne de + 5,02 °C pour les Tmin (4,4 °C en mai à 5,4 °C en janvier) et - 2,4 °C pour les Tmax (- 1,1 °C en décembre à - 2,4 °C en juillet et août) (figure 3, p. 115). Au vu de ces résultats, les données de température Tyndall ont donc été corrigées selon ces différences mensuelles de façon à être les plus représentatives possibles des conditions locales de croissance des peuplements. Finalement, l'assemblage des données Météo-France et des données Tyndall (corrigées pour les températures) a permis d'obtenir 12 séries mensuelles de températures minimales (Tmin de janvier à décembre), 12 séries de températures maximales (Tmax) et 12 séries de précipitations (P) sur la période continue 1910-2004. Ce sont ces données qui ont été utilisées pour analyser les relations cerne-climat et les dérives climatiques.

ANALYSE DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES SUR LA PÉRIODE 1910-2004

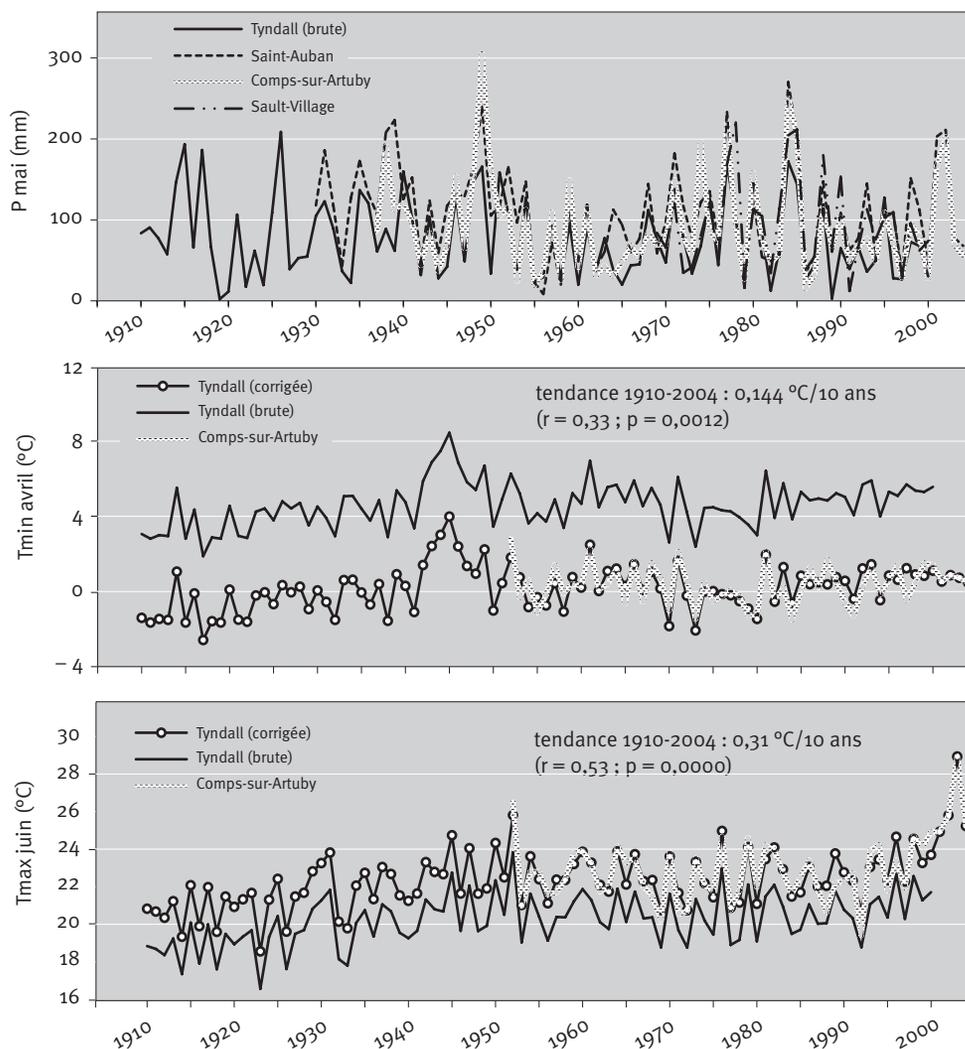
L'analyse des changements climatiques peut se faire à travers l'étude des régressions linéaires simples ajustées sur les courbes temporelles (voir par exemple les équations de la figure 3, p. 115). Si cette méthode permet d'estimer l'intensité annuelle des changements, elle ne permet pas de rendre compte des évolutions de la variabilité climatique interannuelle. Ainsi, il est possible qu'un réchauffement s'accompagne d'une diminution ou d'une augmentation de la variabilité interannuelle, ce qui peut avoir des effets très différents sur la réponse des arbres (Mérian *et al.*, 2011). Pour analyser les changements climatiques, nous avons donc défini 46 périodes de

FIGURE 3

**COMPARAISON DES DONNÉES MENSUELLES
EXTRAITES DE LA BASE CLIMATIQUE EUROPÉENNE TYNDALL
(données spatialisées sur une grille de 15 x 15 km)
ET DES DONNÉES LOCALES DE MÉTÉO-FRANCE**

P = précipitations ; Tmin ou Tmax = température minimale ou maximale.

La série Tyndall (brute) correspond à la moyenne des 7 séries initiales disponibles sur la zone étudiée (voir figure 1 et texte pour les explications).

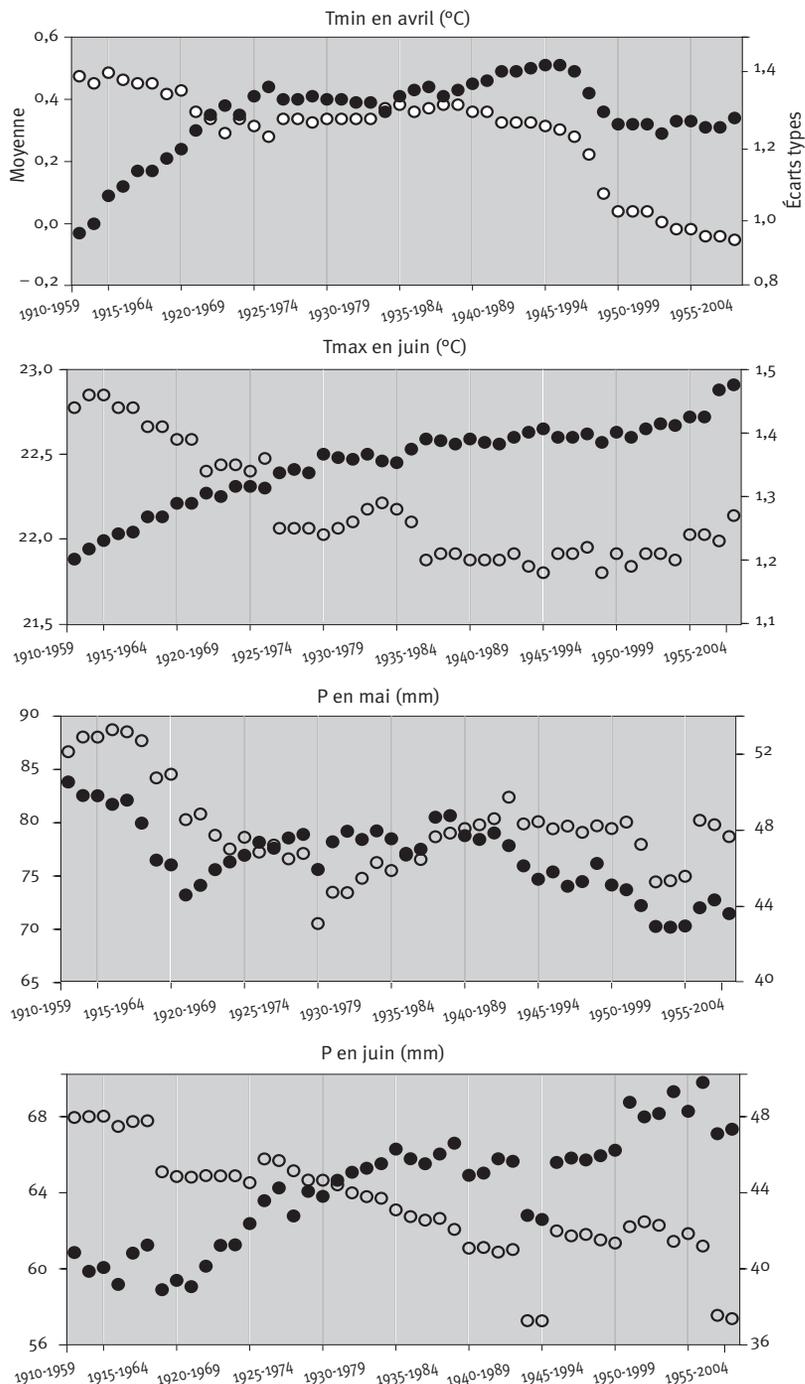


50 ans (la première s'étalant de 1910 à 1959 et la dernière de 1955 à 2004) et calculé, pour chaque facteur, leurs valeurs moyennes et leurs écarts types (figure 4, p. 116). Les tendances ont été testées avec le coefficient de corrélation des rangs de Spearman. Cette longueur de 50 ans et cette méthode permettent :

- de pondérer l'effet d'une ou deux années exceptionnelles qui peuvent « tirer » le nuage de points et faire apparaître une tendance linéaire statistiquement significative, mais sans signification pratique ;
- de mieux estimer l'évolution sur le long terme d'un niveau moyen.

FIGURE 4 EXEMPLES DES TENDANCES CLIMATIQUES DANS LES VALEURS MOYENNES (ronds noirs) ET LES ÉCARTS TYPES (ronds blancs) OBSERVÉES AU TRAVERS DES 46 PÉRIODES DE 50 ANS DÉFINIES ENTRE 1910 ET 2004

Toutes les tendances présentées sont significatives au seuil de 5 % (test de corrélation des rangs de Spearman). P = précipitations ; Tmin et Tmax = températures minimale et maximale.



L'analyse montre que les valeurs moyennes des précipitations en fin d'hiver et au printemps (mars à mai) et en début d'hiver (novembre et décembre) ont significativement diminué (figure 4, p. 116). En revanche, l'hiver (janvier et février), l'été et l'automne (de juin à octobre sauf septembre) sont davantage pluvieux. Aucune tendance n'a été observée en avril. La variabilité interannuelle a globalement diminué sauf pour février, septembre et octobre. Les températures minimales et maximales ont significativement augmenté (sauf pour Tmax en avril) et leur variabilité interannuelle diminué dans la majorité des cas (sauf en février, août et octobre avec aucune tendance). On peut donc conclure que, sur la période 1910 à 2004 prise globalement, le climat est devenu plus chaud et plus sec au printemps, davantage pluvieux en été et en automne et globalement moins variable.

ANALYSE DES RELATIONS CERNE-CLIMAT

Pour chaque modalité, les corrélations entre les cerne et les données climatiques ont été calculées à l'aide du logiciel DENDROCLIM2002 (Biondi et Waikul, 2004). Les analyses ont été menées en utilisant 12 variables de précipitations et 12 variables de températures maximales ou minimales (24 régresseurs au total). Les paramètres climatiques mensuels ont été considérés de septembre de l'année $n - 1$ à août de l'année n . Cette période permet de prendre en compte les principaux arrière-effets de l'automne, les conditions hivernales hors saison de végétation et les conditions printanières et estivales et donc l'année biologique de fonctionnement cambial.

Des analyses en composantes principales suivies de classifications ascendantes hiérarchiques ont été réalisées sur les coefficients de corrélation « *bootstrapped* » (Guiot, 1991) en utilisant le logiciel SPlus 2000 de façon à mettre en évidence les similitudes de réponse au climat entre espèces et conditions écologiques. L'analyse de la variation temporelle des relations cerne-climat a été effectuée à l'aide de la fonction *moving correlation intervals*, également disponible dans DENDROCLIM2002 sur les mêmes 46 périodes de 50 ans définies pour l'analyse des dérives climatiques. Comme pour l'analyse climatique, cette longueur de période permet de minimiser l'effet d'années particulières et d'analyser des phénomènes d'ajustement de la réponse sur le long terme.

RÉSULTATS

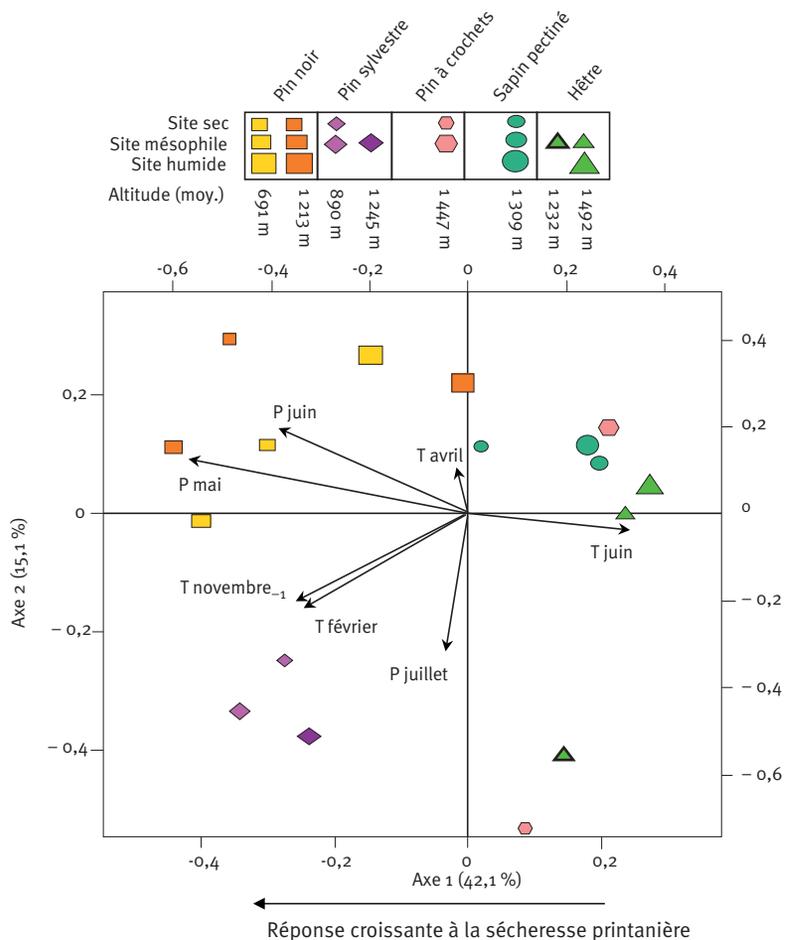
Rôle majeur des pluies de printemps sur la croissance

Un ensemble de 5 facteurs climatiques apparaît déterminant pour expliquer la croissance radiale. Il s'agit des précipitations de mai et de juin (corrélations positives significatives respectivement dans 10 et 13 cas sur 17), des températures minimales de novembre de l'année précédente (corrélations positives dans 11 cas sur 17) et de février de l'année en cours (corrélations positives, dans 9 cas sur 17) et de la température maximale de juin (corrélations négatives, dans 8 cas sur 17) (figure 5, p. 118 et figure 6, p. 119).

La sensibilité aux pluies printanières discrimine nettement les espèces : réponse forte des Pins noir et sylvestre (coordonnées les plus négatives le long du premier axe de l'analyse en composantes principales) suivis par le Sapin pectiné puis le Pin à crochets ; le Hêtre ne présente quant à lui aucune réponse à ce facteur climatique (figure 5, p. 118). Les Pins noir et sylvestre se distinguent également des autres espèces par une réponse aux conditions automnales de l'année précédente (une réponse positive aux températures minimales élevées de novembre sur tous les sites). Il apparaît également une réponse positive aux températures de février (sauf sur les sites

FIGURE 5 RÉPARTITION DES 17 CHRONOLOGIES DANS LE PLAN FACTORIEL 1 x 2 DE L'ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES EFFECTUÉE SUR LES COEFFICIENTS DE CORRÉLATIONS *BOOTSTRAPPED* (voir texte pour les explications)

L'axe 1, qui explique 42,1 % de la variabilité, traduit essentiellement la différence de réponse des peuplements à la sécheresse printanière (P et T mai et juin). L'axe 2 porte 15,1 % de l'inertie et traduit les différences de réponse aux températures minimales automnale (novembre de l'année précédente), hivernale (février) et printanière (avril) et à la sécheresse d'été (juillet). Pour des raisons de lisibilité, seuls les facteurs climatiques les plus discriminants sont présentés dans le plan factoriel.



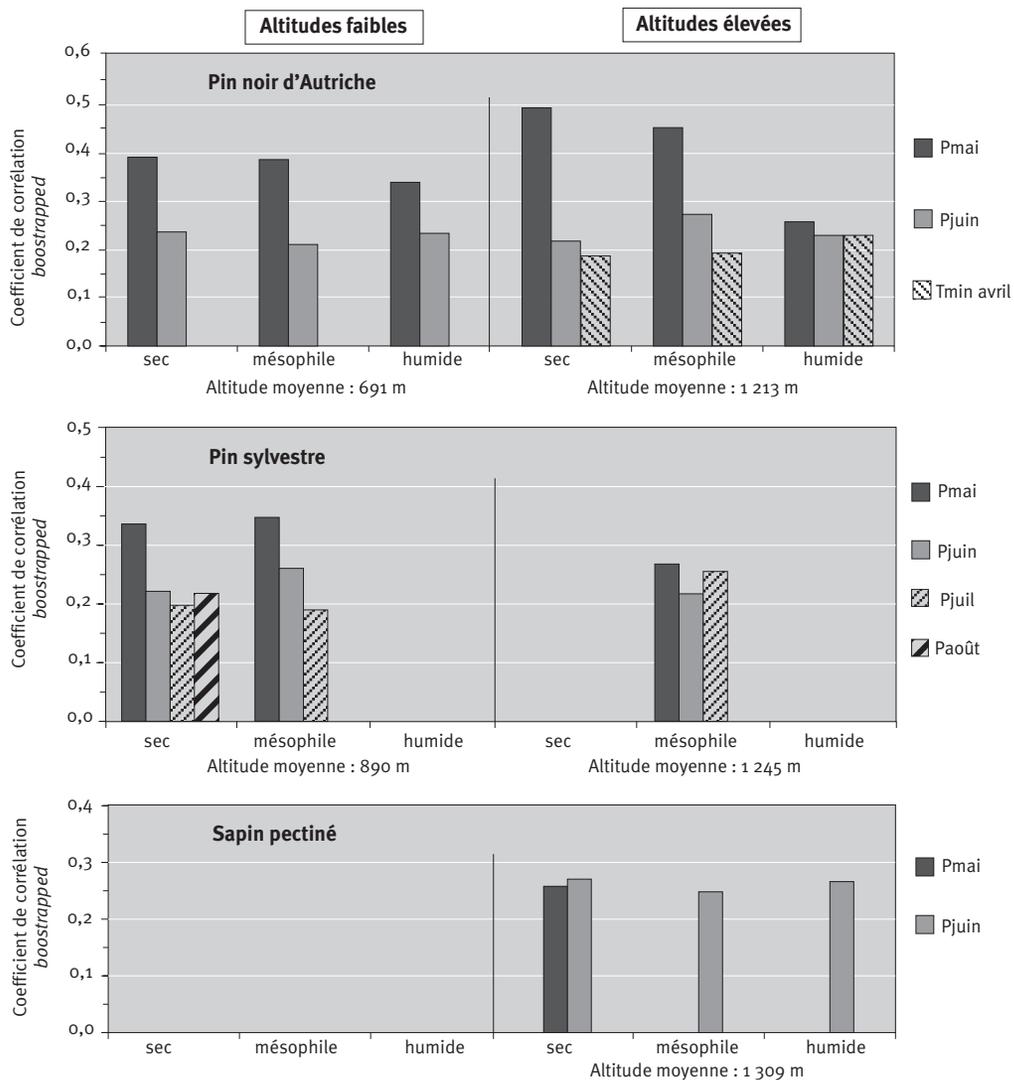
humides). L'explication du rôle de ces facteurs fait appel à la modification du stockage de carbone (Fischer et Holl, 1991), à la stimulation de la photosynthèse hivernale (Guehl, 1985) ou encore à la diminution de l'embolie (maintien de l'intégrité du réseau conducteur) (Cruziat *et al.*, 2002) en cas d'automne et d'hiver cléments.

Concernant les comportements interspécifiques, ce sont les pluies du mois de mai qui jouent un rôle central pour le Pin noir comme le montre l'importance des corrélations sur chaque site (figure 5 ci-dessus et figure 6, p. 119). La corrélation tend à diminuer des sites secs aux sites humides particulièrement pour les peuplements d'altitude les plus élevées. Pour les sites d'altitude, le Pin noir se distingue aussi par une réponse positive à la température minimale d'avril

(activation du débourrement et de la mise en place du cerne après la phase hivernale). Pour le Pin sylvestre, le mois de mai apparaît également comme une période clé avec les corrélations les plus fortes. Cette espèce se distingue cependant du Pin noir par une sensibilité aux pluies sur une plus longue période. Ainsi, les pluies de mai à juillet gouvernent la croissance dans tous les sites ; pour le site le plus sec, s'ajoute également une très forte réponse aux pluies du mois d'août. Le Pin sylvestre est donc l'espèce la plus sensible au régime pluviométrique pendant toute la saison de végétation. Cette forte sensibilité des Pins contredit donc notre hypothèse

FIGURE 6 SYNTHÈSE DES PRINCIPAUX FACTEURS CLIMATIQUES INFLUENÇANT LA CROISSANCE DU PIN NOIR D'AUTRICHE, DU PIN SYLVESTRE ET DU SÂPIN PECTINÉ POUR CHAQUE MODALITÉ ÉCHANTILLONNÉE

Plus la barre de l'histogramme est importante et plus le facteur joue un rôle important. P = précipitations ; Tmin = température minimale. Seuls les facteurs les plus discriminants entre modalité sont représentés (voir texte et figure 5).



initiale et questionne donc sur la place de ces espèces dans un contexte d'augmentation de la xéricité. Contrairement aux Pins noir et sylvestre, c'est le mois de juin qui apparaît important pour la mise en place du cerne pour le Sapin pectiné ; le rôle du mois de mai n'apparaissant que sur le site le plus sec (figure 5, p. 118 et figure 6, p. 119). Les deux chronologies de Pin à crochets sont peu sensibles au climat avec toutefois une réponse positive significative aux températures de février ou d'avril et aux pluies de juin (site mésophile) ou juillet (site sec). Enfin, le Hêtre apparaît très peu réactif et aucun facteur commun n'apparaît entre les sites. Pour ce dernier, l'absence de sensibilité aux pluies printanières va à l'encontre de notre hypothèse de départ et des résultats précédents obtenus dans des contextes très variés (Lebourgeois, 2005). Cependant l'étude récente de Cailleret et Davi (2011) menée dans le même contexte que celui de cette étude a également montré l'absence de réactivité de cette essence à l'étage montagnard (de 970 à 1 530 m). Ceci pourrait être l'expression de conditions de croissance non limitantes : site humide à plus de 1 400 m d'altitude. Les différents paramètres statistiques montrent également que les hêtraies échantillonnées présentent une variabilité inter-arbre beaucoup plus forte que pour les autres espèces (IC = 0,138 contre 0,261 à 0,632, tableau I, pp. 110-111) et une sensibilité au climat plus faible (MS de 0,09 contre 0,13), ce qui rend difficile l'extraction d'un signal climatique commun et fort. L'âge globalement plus élevé des hêtres pourrait également être évoqué pour expliquer cette faible réactivité. Cependant, un certain nombre de travaux menés notamment en contexte méditerranéen (Vieira *et al.*, 2009) suggèrent une sensibilité aux pluies qui augmente avec l'âge, ce qui tend à infirmer notre hypothèse. Enfin, on ne peut cependant pas exclure une histoire sylvicole des hêtraies différente de celle des autres peuplements, ce qui peut aussi modifier la réponse des arbres.

En conclusions, nos résultats montrent :

- l'importance **des conditions printanières (surtout le mois de mai)** pour la croissance des espèces forestières en contexte méditerranéen. Ceci est cohérent avec les études précédentes menées dans des contextes encore plus secs (Carrer *et al.*, 2010 ; Gutiérrez, 1989 ; Macias *et al.*, 2006 ; Martin-Benito *et al.*, 2010 ; Richter *et al.*, 1991) ;
- la **plus forte sensibilité dans les situations les plus sèches**. Ce résultat, déjà observé par ailleurs (Leal *et al.*, 2007 ; Martin-Benito *et al.*, 2010 ; Martinez-Vilalta *et al.*, 2008), confirme cependant l'intérêt de l'utilisation de l'IDLE pour estimer les conditions de xéricité ;
- la **plus forte réponse aux précipitations des Pins et particulièrement du Pin sylvestre**.

Une réponse de plus en plus forte à la température printanière au cours du XX^e siècle

En ce qui concerne les évolutions de la réponse des arbres aux facteurs climatiques au cours du XX^e siècle, aucun changement n'a été observé pour le Pin à crochets et le Hêtre qui ont toujours été les deux espèces les moins réactives. Il est à noter que ces deux espèces occupent les altitudes les plus élevées (au-dessus de 1 300 m). En revanche, pour les trois espèces échantillonnées aux altitudes plus faibles (< 1 300 m), des changements ont été observés. Pour les Pins, la réponse aux pluies printanières (mai et juin) est observée pour toutes les périodes avec cependant une augmentation du rôle des pluies de juin pour le Pin sylvestre depuis les années 1940 (figure 7, p. 121). La tendance est nettement différente pour le Sapin avec une diminution progressive du rôle des pluies de printemps entre 1910 et 2004.

Les relations entre les dérives climatiques observées (figure 4, p. 116) et ces comportements ne sont pas évidentes. Le mois de mai restant une période clé pour la croissance, on peut penser que même si l'aridité augmente (figure 4, p. 116), les arbres continuent à réagir aux conditions pendant cette période. Par la suite, on peut expliquer la réponse positive du Pin sylvestre aux

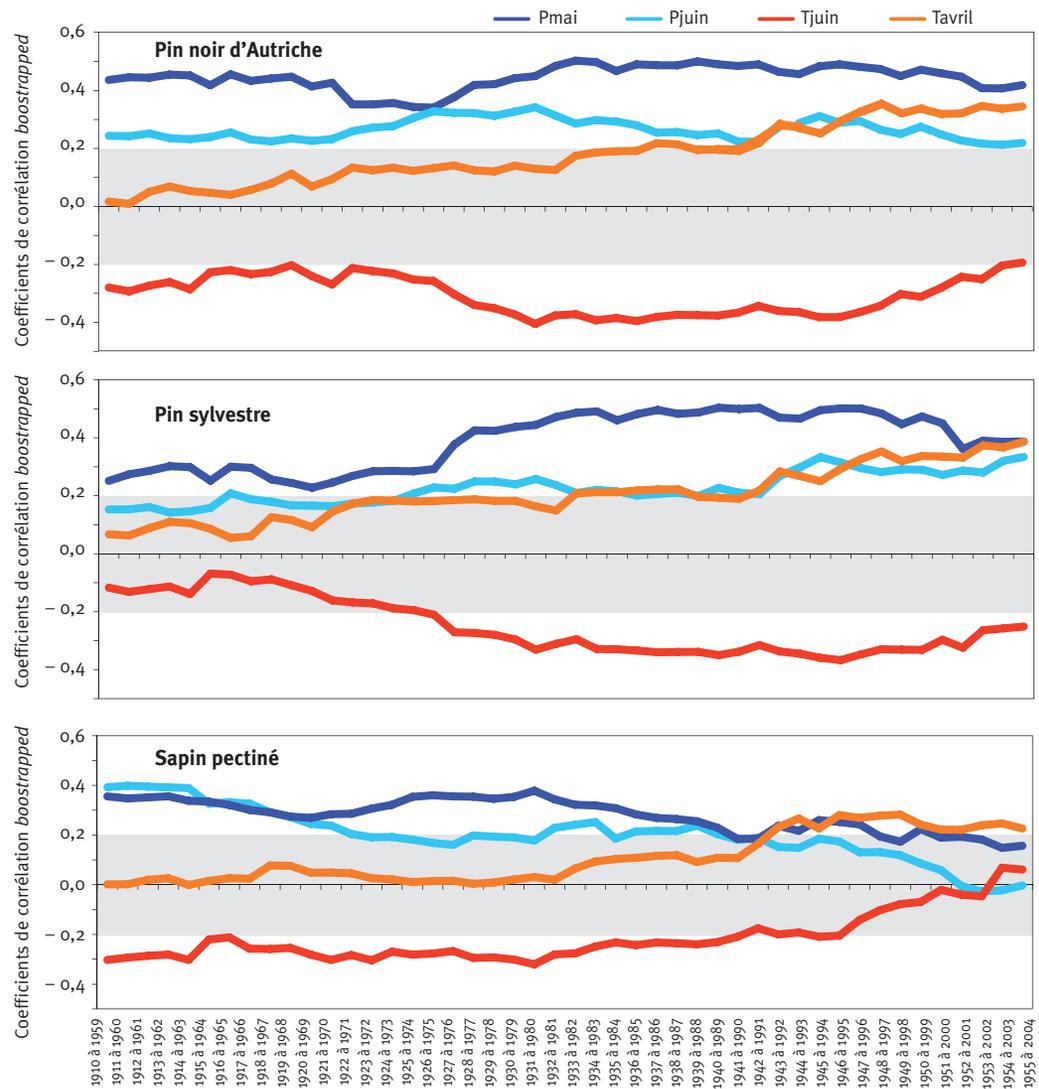
plus fortes précipitations de juin par ses exigences en eau plus importantes. Pour le Pin noir et le Sapin, on peut émettre l'hypothèse que le niveau des pluies en juin est devenu en moyenne suffisant pour assurer une bonne croissance, ceci se traduisant par une perte de sensibilité à ce

FIGURE 7 ÉVOLUTION TEMPORELLE DE LA CORRÉLATION (coefficients *bootstrapped*) ENTRE LA CROISSANCE ET LES 4 FACTEURS CLIMATIQUES PRINCIPAUX (première période 1910-1959 et dernière période 1955-2004)

Pour chaque espèce, c'est la moyenne des coefficients de corrélation pour toutes les modalités qui est présentée. Par exemple, pour le Pin noir, la corrélation avec Pmai est significative sur l'ensemble de la période (1910 à 2004) et la corrélation avec la température minimale d'avril apparaît au début des années 1940.

La partie grisée correspond à la zone d'absence de significativité (au seuil de 5 %).

P : précipitation ; T juin = température maximale de juin ; T avril = température minimale d'avril.



facteur pendant cette période. Concernant les températures, la corrélation négative avec la température maximale de juin reste élevée pour les Pins avec cependant une tendance à la diminution depuis les dernières années. Pour le Sapin, en revanche, ce facteur ne semble plus agir depuis le milieu du XX^e siècle. Là non plus, l'explication n'est pas évidente mais pourrait être liée aux seuils physiologiques de l'activité photosynthétique. En effet, le taux optimal de la photosynthèse se situe souvent autour de 20-30 °C (Medlyn *et al.*, 2002). Dans notre contexte, la température de juin a augmenté de plus de 1 °C entre 1910 et 2004 (figure 4, p. 116). En fait, moins de 20 % des années étaient « chaudes » au début du siècle (T_{max} en juin > 23 °C). Cette fréquence a augmenté de 20 % à 38 % jusqu'au début des années 1990 et atteint plus de 45 % dans les dernières années. La perte de corrélation pourrait exprimer une levée de la contrainte dans le sens d'une progression vers les niveaux thermiques « optimaux » pour les activités physiologiques. La température étant plus élevée, les arbres poussent dans un environnement plus favorable en moyenne, ceci expliquant la perte de liaison entre leur comportement et ce facteur climatique.

In fine, la tendance la plus marquée pour toutes les essences correspond à un renforcement du rôle de la température du mois d'avril particulièrement notable depuis les années 1940. L'apparition d'une corrélation positive entre la croissance et la température suggère une levée de la contrainte thermique à cette période. L'analyse des changements montre en effet que le mois d'avril est devenu de plus en plus chaud entre 1910 et 2004 (figure 4, p. 116). Ainsi, la fréquence des années froides (T_{min} d'avril < - 1 °C) était de 30 % pour la première période 1910-1959 (54 % des années avec T_{min} d'avril < 0 °C). Depuis la période 1941-1990, 45 % ont même des T_{min} supérieures à 0,5 °C. Des températures « chaudes » étant essentielles pour la réactivation cambiale et la mise en place des feuilles, on peut émettre l'hypothèse que ce réchauffement modifie ces processus et donc la croissance des arbres.

À QUOI PEUT-ON S'ATTENDRE DANS L'AVENIR ?

Notre étude suggère que les peuplements poussant à des altitudes inférieures à 1 300 m commencent à modifier leur comportement en réponse aux variations des régimes hydrique et thermique et ceci quelles que soient les conditions de xéricité locale. Comme déjà observé dans d'autres contextes, les changements climatiques semblent donc se traduire par une homogénéisation de la réponse en « tamponnant » les effets locaux et espèces. Pour l'instant, la limite de réponse aux variations environnementales se situe autour des 1 300 m d'altitude. Dans l'avenir, la question essentielle est de savoir si ces modifications environnementales vont également toucher les sites d'altitude plus élevée (avec du Hêtre et du Pin à crochets) et se traduire par le dépassement des seuils physiologiques de réponse des espèces, ces dépassements pouvant se traduire par des pertes de vitalité des arbres et des dépérissements sur le long terme. Suite à 2003, de tels phénomènes ont par ailleurs été observés en contexte méditerranéen montagnard notamment sur le Pin sylvestre (Dobbertin *et al.*, 2005) et le Sapin. Pour le Sapin, Cailleret (2011) montre, dans le même contexte que notre étude, que le taux de mortalité des sapinières diminue avec l'altitude (c'est-à-dire avec l'amélioration du régime hydrique). Cet auteur confirme que la capacité de rétention en eau est essentielle à considérer pour expliquer le comportement de cette essence et notamment la mosaïque de mortalité observée. Dans notre étude, nous avons utilisé l'indice de disponibilité locale en eau (IDLE) qui s'est avéré pertinent pour discriminer la réponse des espèces. Cependant, Cailleret (2011) montre également que, dans des systèmes complexes de sols comme ceux observés en région PACA, les réservoirs profonds (jusqu'à 5 mètres) devraient être davantage considérés pour une analyse fine de la vulnérabilité des peuplements. Notre étude montre également que les deux Pins noir et sylvestre sont particulièrement réactifs aux conditions

hydriques. Le cas du Pin sylvestre pourrait être préoccupant dans l'avenir car des travaux récents en écophysiologie montrent que des sécheresses intenses entraînent des dysfonctionnements plus importants de cette espèce par rapport à d'autres Pins, ce qui va à l'encontre de la réputation d'espèce résistante aux sécheresses (Martinez-Vilalta et Pinol, 2002).

François LEBOURGEOIS – Pierre MÉRIAN

UMR1092
Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt Bois (LERFoB)
AgroParisTech
14 rue Girardet CS 14216
F-54042 NANCY Cedex

et

UMR1092
Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt Bois (LERFoB)
Centre INRA de Nancy
F-54280 CHAMPENOUX
(francois.lebourgeois@agroparistech.fr)

Florence COURDIER – Philippe DREYFUS

UR629 URFM
Écologie des Forêts méditerranéennes
INRA
Site Agroparc, Domaine Saint-Paul
F-84914 AVIGNON Cedex 9
(florence.courdier@avignon.inra.fr)
(philippe.dreyfus@avignon.inra.fr)

Jean LADIER

Département Recherche et Développement
OFFICE NATIONAL DES FORÊTS
1175 chemin du Lavarin
F-84000 AVIGNON
(jean.ladier@onf.fr)

Remerciements

Les auteurs remercient toutes les personnes qui ont contribué au projet et particulièrement l'équipe technique de l'INRA URFM (Avignon) menée par Nicolas Mariotte. Les auteurs remercient également Romain Vepierre pour l'aide technique durant la phase de mesure des cerneaux et Vincent Perez (AgroParisTech-LERFoB) pour l'extraction des données climatiques. Nous remercions également l'équipe Recherches et Développement ainsi que les services locaux de l'Office national des forêts pour l'aide quant au choix des sites et les autorisations de carottage. Cette étude a été soutenue financièrement par le groupement d'intérêt public sur les écosystèmes forestiers (GIP ECOFOR).

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (C.D.), MACALADY (A.K.), CHENCHOUNI (H.), BACHELET (D.), MCDOWELL (N.), VENNETIER (M.), KITZBERGER (T.), RIGLING (A.), BRESHEARS (D.D.), HOGG (E.H.), GONZALEZ (P.), FENSHAM (R.), ZHANG (Z.), CASTRO (J.), DEMIDOVA (N.), LIM (J.H.), ALLARD (G.), RUNNING (S.W.), SEMERCI (A.), COBB (N.). — A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. — *Forest Ecology and Management*, vol. 259, n° 4, 2010, pp. 660-684.
- BIONDI (F.), WAIKUL (K.). — Dendroclim2002: a c++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. — *Computers and Geosciences*, vol. 30, n° 3, 2004, pp. 303-311.
- BONTEMPS (J.-D.), HERVÉ (J.-C.), LEBAN (J.-M.), DHÔTE (J.-F.). — Nitrogen footprint in a long-term observation of forest growth over the twentieth century. — *Trees-Structure and Function*, vol. 25, 2010, pp. 237-251.
- CAILLERET (M.). — Causes fonctionnelles du dépérissement et de mortalité du Sapin pectiné en Provence. — Université Paul-Cézanne Aix-Marseille III, 2011. — 160 p. (Thèse).
- CAILLERET (M.), DAVI (H.). — Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. — *Trees-Structure and Function*, vol. 25, n° 2, 2011, pp. 265-276.
- CARRER (M.), NOLA (P.), MOTTA (R.), URBINATI (C.). — Contrasting tree-ring growth to climate responses of *Abies alba* toward the southern limit of its distribution area. — *Oikos*, vol. 119, n° 9, 2010, pp. 1515-1525.
- CHARRU (M.), SEYNAVE (I.), MORNEAU (F.), BONTEMPS (J.-D.). — Recent changes in forest productivity: An analysis of national forest inventory data for common beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France. — *Forest Ecology and Management*, vol. 260, n° 5, 2010, pp. 864-874.
- CRUIZIAT (P.), COCHARD (H.), AMÉGLIO (T.). — Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. — *Annals of Forest Science*, vol. 59, 2002, pp. 723-752.
- DOBBERTIN (M.), MAYER (P.), WOHLGEMUTH (T.), FELDMEYER-CHRISTE (E.), GRAF (U.), ZIMMERMANN (N.E.), RIGLING (A.). — The decline of *Pinus sylvestris* L. forests in the swiss Rhone Valley - a result of drought stress? — *Phyton-Annales Rei Botanicae*, vol. 45, n° 4, 2005, pp. 153-156.
- DREYFUS (P.), COURDIER (F.), BRUNO (E.), LADIER (J.). — Estimation du potentiel stationnel en peuplements mélangés, irréguliers : Effets combinés du milieu, de la compétition et de la sylviculture. — GIP ECOFOR, Programme de recherche « Typologie des stations forestières ». Rapport final. — 2007. — 74 p.
- FISCHER (C.), HOLL (W.). — Food reserves of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). 1. Seasonal changes in the carbohydrate and fat reserves of pine needles. — *Trees-Structure and Function*, vol. 5, n° 4, 1991, pp. 187-195.
- GOUBANOVA (K.), LI (L.). — Extremes in temperature and precipitation around the Mediterranean basin in an ensemble of future climate scenario simulations. — *Global and Planetary Change*, vol. 57, n° 1-2, 2007, pp. 27-42.
- GUEHL (J.-M.). — Étude comparée des potentialités hivernales d'assimilation carbonée de trois conifères de la zone tempérée (*Pseudotsuga menziesii* Mirb., *Abies alba* Mill. et *Picea excelsa* Link.). — *Annales des Sciences forestières*, vol. 42, n° 1, 1985, pp. 23-38.
- GUIOT (J.). — The bootstrapped response function. — *Tree-Ring Bulletin*, vol. 51, 1991, pp. 39-41.
- GUTIÉRREZ (E.). — Dendroclimatological study of *Pinus sylvestris* L. in southern Catalonia (Spain). — *Tree-Ring Bulletin*, vol. 49, n° 1, 1989, pp. 1-9.
- JAMAGNE (M.), BETREMIEUX (R.), BEGON (J.-C.), MORI (A.). — Quelques données sur la variabilité dans le milieu naturel de la réserve en eau des sols. — *Agro-INRA*, vol. 127, 1977, pp. 627-641.
- LADIER (J.). — Les stations forestières des Pré-Alpes Sèches. Définition, répartition, dynamique et fertilité. Rapport Scientifique. — ONF Direction Territoriale Méditerranée, 2004. — 124 p.
- LEAL (S.), MELVIN (T.M.), GRABNER (M.), WIMMER (R.), BRIFFA (K.R.). — Tree-ring growth variability in the Austrian Alps: the influence of site, altitude, tree species and climate. — *Boreas*, vol. 36, n° 4, 2007, pp. 426-440.
- LEBOURGEOIS (F.). — Approche dendroécologique de la sensibilité du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) au climat en France et en Europe. — *Revue forestière française*, vol. LVII, n° 1, 2005, pp. 33-50.
- LEBOURGEOIS (F.), MÉRIAN (P.). — La Sensibilité au climat des arbres forestiers a-t-elle changé au cours du XX^e siècle ? — *Revue forestière française*, vol. LXIII, n° 1, 2011, pp. 17-32.
- LEBOURGEOIS (F.), RATHGEBER (C.), ULRICH (E.). — Effet de la variabilité climatique et des événements extrêmes sur la croissance d'*Abies alba*, *Picea abies* et *Pinus sylvestris* en climat tempéré français. — *Revue forestière française*, vol. LXII, n° 1, 2010a, pp. 7-23.

- LEBOURGEOIS (F.), PIERRAT (J.-C.), PEREZ (V.), PIEDALLU (C.), CECCHINI (S.), ULRICH (E.). — Simulating phenological shifts in French temperate forests under two climatic change scenarios and four driving GCMs. — *International Journal of Biometeorology*, vol. 54, n° 5, 2010b, pp. 563-581.
- LE GOFF (N.), LÉVY (G.). — Productivité du Frêne (*Fraxinus excelsior* L.) en région Nord-Picardie. B - Étude des relations entre la productivité et les conditions du milieu. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 41, n° 2, 1984, pp. 135-170.
- LENOIR (J.), GÉGOUT (J.-C.), PIERRAT (J.-C.), BONTEMPS (J.-D.), DHÔTE (J.-F.). — Differences between tree species seedling and adult altitudinal distribution in mountain forests during the recent warm period (1986-2006). — *Ecography*, vol. 32, n° 5, 2009, pp. 765-777.
- LINDNER (M.), MAROSCHEK (M.), NETHERER (S.), KREMER (A.), BARBATI (A.), GARCIA-GONZALO (J.), SEIDL (R.), DELZON (S.), CORONA (P.), KOLSTROM (M.), LEXER (M.J.), MARCHETTI (M.). — Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. — *Forest Ecology and Management*, vol. 259, n° 4, 2010, pp. 698-709.
- MACIAS (M.), ANDREU (L.), BOSCH (O.), CAMARERO (J.J.), GUTIERREZ (E.). — Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* Mill.) water stress in its south-western distribution limit. — *Climatic Change*, vol. 79, n° 3-4, 2006, pp. 289-313.
- MARTIN-BENITO (D.), DEL RIO (M.), CANELLAS (I.). — Black pine (*Pinus nigra* Arn.) growth divergence along a latitudinal gradient in Western Mediterranean mountains. — *Annals of Forest Science*, vol. 67, n° 4, 2010, DOI: 10.1051/forest/2009121.
- MARTINEZ-VILALTA (J.), LOPEZ (B.C.), ADELL (N.), BADIELLA (L.), NINYEROLA (M.). — Twentieth century increase of Scots pine radial growth in NE Spain shows strong climate interactions. — *Global Change Biology*, vol. 14, 2008, pp. 2868-2881.
- MARTINEZ-VILALTA (J.), PINOL (J.). — Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. — *Forest Ecology and Management*, vol. 161, n° 1-3, 2002, pp. 247-256.
- MARTINEZ-VILALTA (J.), SALA (A.), PINOL (J.). — The hydraulic architecture of Pinaceae - a review. — *Plant Ecology*, vol. 171, n° 1-2, 2004, pp. 3-13.
- MEDLYN (B.E.), DREYER (E.), ELLSWORTH (D.), FORSTREUTER (M.), HARLEY (P.C.), KIRSCHBAUM (M.U.F.), LE ROUX (X.), MONTPIED (P.), STRASSEMAYER (J.), WALCROFT (A.), WANG (K.), LOUSTAU (D.). — Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. — *Plant Cell and Environment*, vol. 25, n° 9, 2002, pp. 1167-1179.
- MÉRIAN (P.), BONTEMPS (J.D.), BERGÈS (L.), LEBOURGEOIS (F.). — Spatial variation and temporal instability in climate-growth relationships of sessile oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) under temperate conditions. — *Plant Ecology*, vol. 212, n° 11, 2011, pp. 1855-1871.
- MÉRIAN (P.), LEBOURGEOIS (F.). — Consequences of decreasing the number of cored trees per plot on chronology statistics and climate-growth relationships: a multispecies analysis in a temperate climate. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 41, n° 12, 2011, pp. 2413-2422.
- MITCHELL (T.D.), CARTER (T.R.), JONES (P.D.), HULME (M.), NEW (M.). — A comprehensive set of high-resolution grids of monthly climate for Europe and the globe: the observed record (1901-2000) and 13 scenarios (2001-2100). — *Tyndall Centre Working Paper 55*, 2004, pp. 1-25.
- RICHTER (K.), ECKSTEIN (D.), HOLMES (R.L.). — The dendrochronological signal of pine trees (*Pinus* spp.) in Spain. — *Tree-Ring bulletin*, vol. 51, n° 1, 1991, pp. 1-13.
- ROLLAND (C.). — Decreasing teleconnections with inter-site distance in monthly climatic data and tree-ring width networks in a mountainous alpine area. — *Theor. Appl. Climatol.*, vol. 71, 2002, pp. 63-75.
- VIEIRA (J.), CAMPELO (F.), NABAIS (C.). — Age-dependent responses of tree-ring growth and intra-annual density fluctuations of *Pinus pinaster* to Mediterranean climate. — *Trees, Structure and Function*, vol. 23, n° 2, pp. 257-265.

RÉPONSE AU CLIMAT ET À SES VARIATIONS AU COURS DU XX^E SIÈCLE DU SAPIN PECTINÉ, DU HÊTRE, DES PINS NOIR, SYLVESTRE ET À CROCHETS EN CONTEXTE MÉDITERRANÉEN MONTAGNARD [Résumé]

L'instabilité temporelle des relations entre les cernes et le climat a été étudiée sur cinq espèces (*Pinus nigra*, *Pinus sylvestris*, *Pinus uncinata*, *Abies alba*, *Fagus sylvatica*) en contexte méditerranéen montagnard sur la période 1910-2004. Les réponses au climat ont été étudiées à partir de 17 chronologies de référence construites sur 293 arbres échantillonnés dans un réseau de 64 peuplements dans la région Provence-Alpes-Côte-d'Azur. Pour chaque espèce, un gradient d'altitude et de disponibilité potentielle en eau (site sec, mésophile et humide) a été considéré. Un faible niveau de précipitations printanières (mai et juin) est apparu comme le facteur majeur d'explication des variations interannuelles de croissance. Pour le Pin sylvestre, les précipitations d'été jouent également un rôle central. Le Hêtre est l'espèce la moins réactive et sans aucun facteur commun entre les peuplements. Pour toutes les espèces, la liaison avec les précipitations tend à augmenter des sites humides aux sites secs. La croissance du Pin noir dépend également fortement des conditions automnales de l'année précédente (rôle de la température minimale de novembre) et, pour les sites d'altitude, de la température minimale d'avril. Sur le long terme, le Pin à crochets et le Hêtre sont apparus comme les deux espèces les moins réactives, sans changement de comportement au cours du temps. Pour les trois autres espèces poussant aux altitudes plus basses (inférieures à 1 300 m), le changement le plus notable a été une augmentation de la réponse à la température minimale d'avril en liaison avec le réchauffement important observé pour ce mois.

THE RESPONSE TO CLIMATE AND ITS VARIATIONS OF SILVER FIR, BEECH, BLACK, SCOTS AND MOUNTAIN PINE IN THE MEDITERRANEAN MOUNTAINS DURING THE 20th CENTURY [Abstract]

Temporal instability of climate signal in tree-ring width of the five dominant species (*Pinus nigra* ssp. *nigra*, *P. sylvestris*, *P. uncinata*, *Abies alba*, *Fagus sylvatica*) growing under Mediterranean mountainous climate was studied over the last century (1910-2004). To disentangle the tree-climate-site complex, the effects of both soil water availability (dry, mesic and humid sites) and altitude (from 430 to 1690 m) were investigated on the response patterns. Responses to climate were analysed using bootstrapped correlation coefficients from 17 ring-width chronologies built from 293 trees sampled in 64 stands in South-Eastern France. Temporal analyses were performed considering fourthy-six 50-years intervals (from 1910-1959 to 1955-2004). May-June drought was the primary limiting factor. For *Pinus sylvestris*, summer precipitation played also a key role. *Fagus sylvatica* was the less responding species with no clear common pattern. Low soil water availability led to an increasing correlation with precipitation in May for *Pinus nigra* and *Abies alba*. Precipitation from May to August prevailed on the driest conditions for *Pinus sylvestris*. Correlation analyses suggested that warm autumn or winter enhanced growth, except for *Fagus sylvatica*. For *Pinus nigra*, the importance of April temperature increased with increasing altitude. Temporal analyses revealed a stability of sensitivity for the highest contexts (*Pinus uncinata* and *Fagus sylvatica*). At lower altitudes, the correlation with minimum temperature in April increased while temperature more often exceeded the threshold of 0°C over the last decades. For precipitation, a decrease in the strength of correlation was observed without close relationships with local xericity.
