

LE STATUT SOCIAL D'UN ARBRE INFLUENCE-T-IL SA RÉPONSE AU CLIMAT ? ÉTUDE DENDROÉCOLOGIQUE SUR LE SAPIN, L'ÉPICÉA, LE PIN SYLVESTRE, LE HÊTRE ET LE CHÊNE SESSILE

PIERRE MÉRIAN – FRANÇOIS LEBOURGEOIS

La réponse des arbres aux variations climatiques est très souvent estimée au travers de la largeur de cerne des arbres dominants (Lebourgeois et Mérian, 2011). Les dominants ont été historiquement privilégiés dans les stratégies d'échantillonnage car leur croissance est moins affectée par la compétition interindividuelle que les arbres codominants et dominés. Cependant, si la sensibilité au climat varie selon le statut social des arbres, une telle stratégie d'échantillonnage ne permet pas d'estimer correctement la réponse au climat de l'ensemble du peuplement. Ainsi, tester la modulation de la réponse au climat par le statut social pourrait fournir des informations sur la capacité différentielle des arbres à faire face aux changements climatiques. D'un point de vue pratique, ces résultats pourraient aussi apporter des éléments pour améliorer la stratégie d'échantillonnage au sein d'un peuplement en vue d'analyses dendroécologiques. Les études sur la modulation de la sensibilité au climat par le statut social sur les feuillus sont rares et contradictoires (Orwing et Abrams, 1997 ; Piutti et Cescatti, 1997) (figure 1, p. 8). Sur les résineux, les résultats sont plus cohérents, notamment pour le stress hydrique estival, avec une réponse plus marquée des arbres dominés (De Luis *et al.*, 2009 ; Zang *et al.*, 2012). Sous climat froid, les conifères semblent répondre de façon homogène au climat quel que soit le statut social (Chhin *et al.*, 2008). Ces résultats tendent à prouver que l'effet de la dominance de l'arbre sur la sensibilité au climat est complexe et certainement dépendant de l'autécologie de chaque essence et des conditions environnementales locales.

La présente étude a pour objectifs de savoir si les arbres dominants peuvent être considérés comme représentatifs de l'ensemble du peuplement pour l'analyse de la réponse au climat, et si cet effet « statut social » peut être dépendant de l'essence et du contexte environnemental. Pour cela, nous avons analysé la réponse au climat sur la période 1948-1994 (47 ans) pour cinq essences de forêt tempérée largement répandues en Europe et à autécologie contrastée : le Chêne sessile [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.], le Hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.), le Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.), l'Épicéa commun [*Picea abies* (L.) Karst.] et le Pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.). Le Sapin et le Hêtre sont deux essences tolérantes à l'ombrage, présentant de forts besoins en précipitation ou humidité atmosphérique, et plutôt sensibles au stress hydrique estival (Becker, 1970 ; Lebourgeois *et al.*, 2010a). À l'inverse, le Chêne sessile et le Pin sylvestre sont intolérants à l'ombrage mais aussi plus résistants à la sécheresse. Enfin, l'Épicéa présente un comportement intermédiaire (Lebourgeois *et al.*, 2010b).

FIGURE 1

**SYNTHÈSE DES PRINCIPAUX RÉSULTATS
SUR L'EFFET DU STATUT SOCIAL SUR LA RÉPONSE DES ARBRES
AU CLIMAT EN EUROPE DE L'OUEST**

Rouge : les arbres dominants sont plus sensibles ; vert : les arbres codominants sont plus sensibles ; gris : pas de différences entre statuts sociaux ; noir : pas de données disponibles ; « + » : effet positif des températures ou des précipitations élevées sur la croissance ; « - » : effet négatif des températures ou des précipitations élevées sur la croissance.

Essence	Pays	Référence	Facteurs thermiques				Facteurs hydriques			
			Automne	Hiver	Prin-temps	Été	Automne	Hiver	Prin-temps	Été
Chêne pédonculé	Allemagne	Zang <i>et al.</i> , 2012								
Hêtre	Italie	Piutti et Cescati, 1997	+	+	-	-		-		
Épicéa	Allemagne	Zang <i>et al.</i> , 2012			-	-				+
Épicéa	Autriche	Pilcher et Oberhuber, 2007							+	
Épicéa	Suisse	Meyer et Braker, 2001								
Pin d'Alep	Espagne	De Luis <i>et al.</i> , 2009							+	+
Pin noir	Espagne	Martin-Benito <i>et al.</i> , 2008	-	+		-	+	+	+	
Pin parasol	Espagne	De Luis <i>et al.</i> , 2009	-				+			
Pin sylvestre	Allemagne	Zang <i>et al.</i> , 2012							+	+
Pin sylvestre	Autriche	Pilcher et Oberhuber, 2007			-					+

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Conditions écologiques et caractéristiques des peuplements

En tout, 61 peuplements purs et réguliers ont été échantillonnés dans le réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers (RENECOFOR) (figure 2, p. 9). Ils couvrent une large gamme de conditions bioclimatiques rencontrées en France : climat océanique vers la façade atlantique, climat semi-continentale dans le Nord-Est, climat méditerranéen tempéré dans le Sud et enfin climats montagnard et subalpin dans les massifs (Alpes, Jura, Massif central, Pyrénées et Vosges). Ils correspondent à 19 peuplements de Chêne sessile, 17 de Hêtre, 10 de Sapin, 6 d'Épicéa et 9 de Pin sylvestre (figure 2, p. 9). En 1994, la densité de tiges à l'hectare variait de 203 à 892, la hauteur moyenne de 19,4 à 34,8 m et les âges moyens de 47 à 181 ans (tableau I, p. 9). Pour chaque peuplement, le type de station a été identifié à partir de descriptions pédologiques sur deux fosses (Brêthes et Ulrich, 1997). La réserve utile maximale en eau du sol (RUM) a été calculée grâce aux propriétés texturales (Bruand *et al.*, 2002), à l'épaisseur et au pourcentage en éléments grossiers de chaque horizon. Sur les 61 peuplements, la RUM varie entre 25 à 200 mm (moyenne : 102 mm) et le pH de l'horizon organo-minéral A de 3,7 à 6,7 (moyenne : 4,7). Les peuplements de Chêne sessile ont des RUM en moyenne plus élevées, avec 130 mm contre 73 à 98 mm pour les autres essences (tableau I, p. 9).

Analyses dendroécologiques

Dans chaque placette, 23 à 30 arbres dominants ou codominants ont été carottés à cœur à 1,30 m en 1995 à l'aide d'une tarière de Pressler (une carotte par arbre ; 1 220 arbres carottés). Pour analyser l'effet du statut social sur la sensibilité au climat, les arbres carottés ont été classés selon leur diamètre à 1,30 m, ce dernier étant considéré comme le meilleur estimateur disponible du niveau de dominance d'un arbre. Parmi les arbres carottés, les arbres dominants

FIGURE 2 LOCALISATION GÉOGRAPHIQUE DES 61 PEUPEMENTS DU RÉSEAU RENECOFOR ET DES 61 STATIONS MÉTÉOROLOGIQUES DU RÉSEAU MÉTÉO-FRANCE

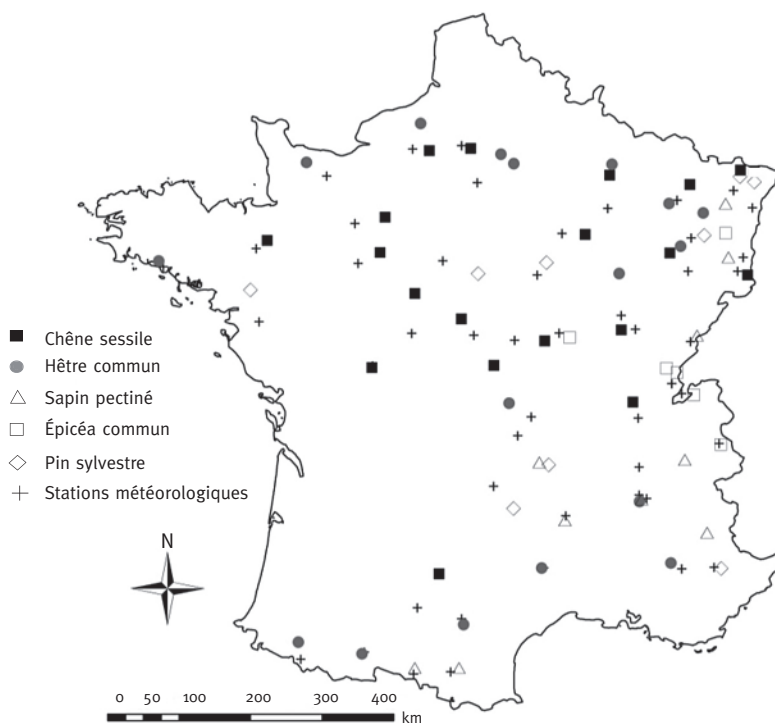


TABLEAU I Caractéristiques stationnelles et de peuplement par essence [moyenne (écart-type)]

Essence		Chêne sessile (n = 19)	Hêtre (n = 17)	Sapin pectiné (n = 10)	Épicéa (n = 6)	Pin sylvestre (n = 9)
Altitude		210 (82)	528 (441)	1 008 (284)	1 057 (408)	521 (537)
pH		4,4 (0,2)	5,0 (0,8)	4,8 (0,7)	4,8 (0,5)	4,3 (0,4)
Réserve utile maximale (mm)		130 (45)	98 (40)	85 (24)	73 (35)	86 (43)
Hauteur (m)		26,2 (2,4)	27,0 (3,0)	26,9 (2,0)	27,9 (4,7)	23,7 (2,4)
Densité (n/ha)		551 (169)	405 (185)	384 (76)	482 (137)	487 (160)
Diamètre à 1,30 m (cm)	Dominants	46,0 (7,1)	45,9 (5,7)	56,5 (6,5)	52,3 (6,3)	42,4 (4,1)
	Codominants	36,0 (5,0)	35,2 (4,9)	43,9 (5,7)	42,3 (5,0)	33,4 (2,2)
Âge	Dominants	94 (29)	96 (32)	100 (29)	94 (50)	65 (12)
	Codominants	89 (24)	94 (31)	93 (30)	89 (47)	63 (10)
Température moyenne trentenaire (°C)	Annuelle	10,1 (0,7)	9,3 (1,8)	7,8 (1,4)	7,3 (1,4)	9,4 (1,3)
	Janvier	2,2 (1,3)	2,0 (2,3)	0,2 (1,8)	- 1,0 (1,3)	1,5 (1,8)
	Juillet	18,4 (0,8)	17,2 (1,4)	16,3 (1,2)	15,8 (1,5)	17,8 (1,0)
Bilan hydrique trentenaire (mm)	Annuel	123 (111)	423 (355)	673 (194)	866 (384)	211 (188)
	JJA*	- 163 (33)	- 123 (40)	- 54 (65)	4 (89)	- 143 (64)

* JJA : juin-juillet-août. Les moyennes trentennaires ont été calculées sur la période 1961-1990.

ont été définis comme les 10 plus gros diamètres, et les arbres codominants comme les 10 plus petits diamètres. Le diamètre des arbres dominants est 18 à 49 % plus élevé que celui des arbres codominants. De plus, les peuplements étant réguliers, la différence d'âge entre les statuts sociaux n'est jamais significative (*t*-test de Student au seuil de 5 %). Cela permet de ne pas confondre les effets « âge » et « statut social » et ainsi d'analyser clairement la variation de la sensibilité au climat entre les deux statuts sociaux.

Par la suite, les procédures classiques de dendroclimatologie ont été appliquées (Bunn *et al.*, 2012 ; Zang, 2012). Ces procédures sont détaillées dans un article qui paraît dans ce même numéro de la *Revue forestière française* (Mérian, 2013) et sont ainsi brièvement décrites ci-après. Le lecteur désireux de connaître la procédure complète est invité à lire cette dernière référence.

Après mesures, les séries de largeurs de cerne ont été interdatées à l'aide d'années caractéristiques de façon à vérifier le bon calage temporel des données de croissance (Becker, 1994 ; Lebourgeois *et al.*, 2010a ; Mérian et Lebourgeois, 2011). La fréquence de ces années et les variations de croissance observées sont de bons indicateurs de la sensibilité des arbres aux conditions climatiques extrêmes (Schweingruber et Nogler, 2003) (tableau II, ci-dessous). Afin de retirer les signaux non liés au climat, une double standardisation a été appliquée aux 1 220 séries individuelles (Lebourgeois *et al.*, 2010a ; Mérian, 2013). Cette étape permet de transformer les séries de largeurs de cerne en séries d'indices de croissance contenant essentiellement l'effet du climat. Par la suite, ces séries d'indices ont été moyennées par double pondération afin d'obtenir une chronologie moyenne par peuplement et statut social, soit un total de 122 chronologies

TABLEAU II **Caractéristiques des séries de croissance par essence**

Essence			Chêne sessile (n = 19)	Hêtre (n = 17)	Sapin pectiné (n = 10)	Épicéa (n = 6)	Pin sylvestre (n = 9)
Statistiques	LC (mm)	Dominants	2,26 (0,51)	2,45 (0,77)	3,00 (1,00)	2,62 (1,13)	2,47 (0,55)
		Codominants	1,86 (0,39)	2,00 (0,59)	2,42 (0,84)	2,30 (0,95)	2,00 (0,39)
	SM	Dominants	0,22 (0,02)	0,26 (0,05)	0,19 (0,02)	0,21 (0,04)	0,22 (0,04)
		Codominants	0,24 (0,03)	0,26 (0,05)	0,21 (0,03)	0,21 (0,03)	0,24 (0,04)
	AC1	Dominants	0,47 (0,10)	0,50 (0,12)	0,70 (0,03)	0,67 (0,09)	0,63 (0,09)
		Codominants	0,47 (0,11)	0,51 (0,12)	0,69 (0,04)	0,67 (0,08)	0,64 (0,10)
Années caractéristiques positives	Nb	Dominants	6,8 (1,8)	8,0 (2,6)	5,2 (2,7)	6,0 (2,6)	4,6 (3,7)
		Codominants	8,3 (2,2)	7,8 (3,4)	5,6 (1,0)	5,7 (2,4)	6,1 (3,6)
	ERM (%)	Dominants	48 (18,3)	59 (31,0)	41 (14,6)	42 (14,2)	48 (14,4)
		Codominants	49 (18,2)	63 (34,5)	41 (13,3)	44 (14,7)	50 (22,1)
Années caractéristiques négatives	Nb	Dominants	7,1 (2,2)	7,1 (2,1)	6,7 (1,9)	6,0 (4,6)	5,7 (2,7)
		Codominants	7,3 (2,1)	6,8 (2,9)	6,7 (1,9)	6,2 (1,4)	6,2 (2,5)
	ERM (%)	Dominants	- 30 (6,2)	- 34 (9,3)	- 28 (7,1)	- 28 (4,5)	- 32 (6,8)
		Codominants	- 30 (6,3)	- 36 (9,6)	- 28 (7,1)	- 30 (6,3)	- 31 (7,9)

LC : largeur de cerne (mm). SM : sensibilité moyenne (sans unité). Autocorrélation d'ordre 1 (sans unité).

ERM : écart relatif moyen. Nb : nombre.

(61 placettes x 2 statuts sociaux). La sensibilité moyenne (SM) et l'autocorrélation d'ordre 1 (AC₁) ont également été calculées pour chaque série d'indices et moyennées par placette et statut social (tableau II, p. 10). SM informe sur le degré de variation de largeur entre deux cerne consécutifs et varie de 0, pour deux cerne successifs égaux, à 2 lorsque l'épaisseur de l'un d'entre eux est nulle. En Europe de l'Ouest, SM fluctue le plus souvent entre 0,1 et 0,4. Ainsi, une valeur de SM élevée indique une variation forte de la croissance entre deux années, cette variation pouvant être interprétée comme une réactivité des arbres aux variations inter-annuelles des conditions climatiques. AC₁ estime la corrélation entre la largeur de deux cerne consécutifs. Il s'agit donc d'un estimateur de la persistance du signal climatique d'une année à la suivante dans l'élaboration du cerne. Plus AC₁ est élevée, plus la croissance de l'année en cours dépend de celle de l'année précédente.

Pour chaque placette et statut social, les corrélations entre la chronologie moyenne de croissance et les données climatiques ont été calculées par la technique des corrélations *bootstrapped* sur la période entière 1948-1994 pour obtenir des coefficients de corrélations *bootstrapped* (Mérian, 2013). Les variables climatiques mensuelles ont été considérées selon l'année biologique c'est-à-dire de septembre de l'année $n - 1$ à août de l'année n . Pour chacun de ces 12 mois, la chronologie moyenne a été corrélée à la série de température moyenne puis à la série de bilan hydrique, soit un total de 24 variables. Pour chaque placette, les données climatiques ont été obtenues à partir de la plus proche station météorologique du réseau Météo-France pour être les plus représentatives possible des conditions du peuplement (figure 2, p. 9). Le bilan hydrique « climatique » a été défini comme la différence entre le cumul mensuel des précipitations et l'évapotranspiration potentielle calculée avec la formule de Turc (Turc, 1961 ; Lebourgeois et Piedallu, 2005). Une valeur négative de bilan hydrique mensuel indique que la demande potentielle en eau des arbres est supérieure aux apports (c'est-à-dire aux précipitations) ; dans un tel cas, le peuplement est soumis à un stress hydrique. Au sein des 61 placettes, le bilan hydrique annuel est majoritairement positif, avec des valeurs s'étageant de - 37 à 1 520 mm (moyenne : 383). En revanche, de juin à août, 93 % des peuplements subissent un stress hydrique (tableau I, p. 9).

RÉSULTATS

Les Chênes sessiles et les Pins sylvestres codominants sont plus sensibles et plus affectés par les aléas climatiques extrêmes

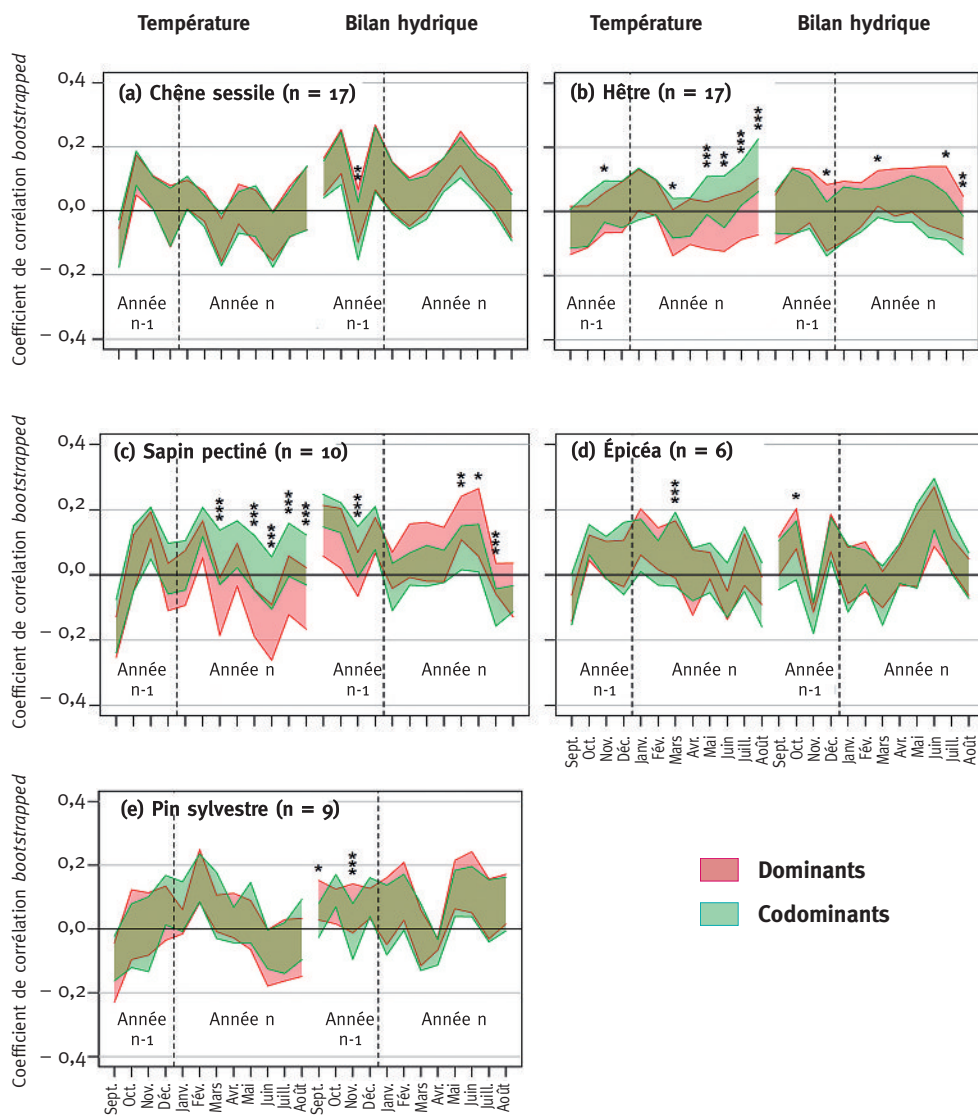
Le nombre d'années caractéristiques positives est significativement plus élevé chez les arbres codominants pour les essences héliophiles (Chêne sessile et Pin sylvestre). En revanche, pour les autres essences (Hêtre, Sapin et Épicéa), aucune différence significative n'est observée que ce soit pour la fréquence des années caractéristiques positives et négatives, ou pour les écarts relatifs moyens. De même, concernant les statistiques des séries d'indices de croissance, seuls les Chênes sessiles et les Pins sylvestres révèlent une différence significative pour SM, les arbres codominants étant plus sensibles que les arbres dominants.

Les Sapins et les Hêtres codominants répondent davantage positivement à la température pendant la saison de végétation que les dominants et sont moins sensibles à la sécheresse estivale

Les réponses des arbres dominants et codominants sont très proches pour le Chêne sessile, l'Épicéa et le Pin sylvestre (figure 3a, d, e, p. 12). La seule différence notable s'observe pour le bilan hydrique de l'automne précédent (septembre, octobre ou novembre) avec une réponse

FIGURE 3 SENSIBILITÉ AU CLIMAT PAR ESSENCE ET PAR STATUT SOCIAL

Pour augmenter la lisibilité de la figure, les coefficients de corrélation *bootstrapped* n'ont pas été présentés pour chaque placette ; les zones colorées indiquent la variabilité de la sensibilité au climat autour de la moyenne de ces coefficients ($\pm 0,5$ écart type). Plus la zone est large, plus la variabilité des coefficients est forte. Plus les zones rouges (dominants) et vertes (codominants) se chevauchent, plus la réponse des arbres des deux statuts sociaux est proche. Les astérisques mettent en évidence les variables climatiques pour lesquelles la différence de sensibilité au climat entre les arbres dominants et codominants est significative (*t*-test de Student apparié) ; * : *p*-value < 0,1 ; ** : *p*-value < 0,05 ; *** : *p*-value < 0,01.



arbres dominants et répondent très positivement aux conditions thermiques pendant la période de croissance active. Pour le Sapin, la variation de sensibilité aux températures en fonction du statut social semble indépendante des conditions climatiques, avec une réponse plus forte pour les arbres codominants (figure 4c, d, p. 13). En revanche, des différences s'observent pour les bilans hydriques : la baisse de sensibilité au stress hydrique pour les arbres codominants est plus prononcée durant la saison de végétation en contexte « chaud et sec » ($T_{an} > 8 \text{ °C}$ et $BH_{an} < 700 \text{ mm}$), et durant l'automne précédent en contexte « frais et humide » ($T_{an} < 8 \text{ °C}$ et $BH_{an} > 700 \text{ mm}$).

DISCUSSION

Une sensibilité au climat dépendante du statut social de l'arbre : les essences sciaphiles opposées aux essences héliophiles

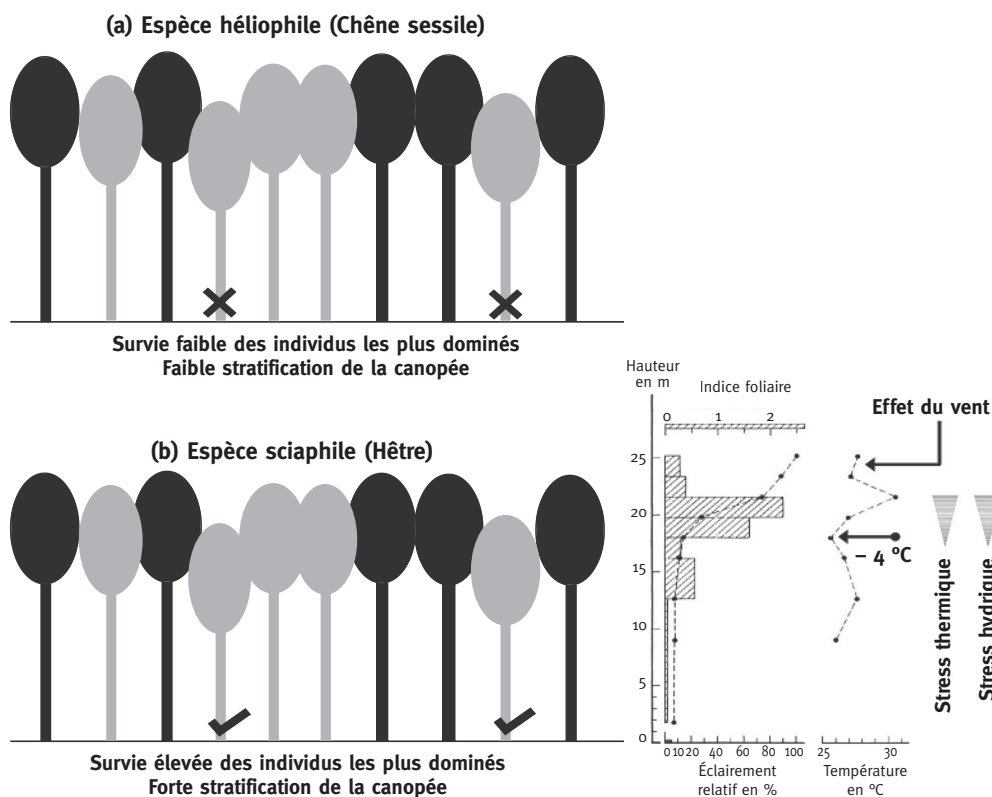
Notre analyse met clairement en évidence deux comportements concernant la variation de la sensibilité au climat en fonction du statut social de l'arbre. Aucune différence n'est trouvée chez les essences héliophiles ou à tendance héliophile (Chêne sessile, Épicéa et Pin sylvestre). À l'inverse, les relations croissance-climat des essences tolérantes à l'ombrage (Hêtre et Sapin) varient entre les statuts sociaux : les arbres dominants sont plus sensibles à la sécheresse durant la saison de végétation. L'hypothèse émise pour expliquer cette opposition héliophile-sciaphile est une stratification plus prononcée de la canopée pour les essences sciaphiles (Niinemets, 2010). En effet, ces dernières étant adaptées à une gamme plus large d'intensité d'ombrage, il est raisonnable de concevoir que les individus codominants puissent maintenir une croissance radiale soutenue et ne pas dépérir (Wright *et al.*, 1998). Ainsi, pour une même gamme de diamètres couverte, les hauteurs des arbres seraient plus variables pour les essences sciaphiles que pour les essences héliophiles (figure 5, p. 15). Ces différences de stratification des houppiers induisent de fortes variations microclimatiques au sein même du peuplement (Aussenac, 2000), les arbres codominants bénéficiant d'une ambiance plus forestière et donc de « l'effet tampon » des contraintes climatiques, notamment durant la période estivale. Par exemple, Aussenac et Ducrey (1977) ont mis en évidence dans un peuplement adulte de Hêtre une baisse de température de l'air dans la canopée de 4 °C entre les hauteurs de 22 et 18 m. Ces résultats impliquent que les individus sensiblement dominés bénéficient de températures estivales plus fraîches et donc potentiellement d'un stress hydrique moins fort, en accord avec nos résultats.

De telles variations de sensibilité aux températures selon le niveau de dominance ont déjà été observées sur des essences feuillues (Piutti et Cescatti, 1997) et sur le Pin noir en contexte méditerranéen (Martin-Benito *et al.*, 2008) (figure 1, p. 8). En revanche, les résultats sur la variation de la sensibilité au bilan hydrique sont plus contradictoires ; certains travaux montrent une sensibilité plus forte pour les arbres dominants (Piutti et Cescatti, 1997 ; Chhin *et al.*, 2008 ; Martin-Benito *et al.*, 2008), d'autres pour les arbres dominés (Orwig et Abrams, 1997 ; De Luis *et al.*, 2009), ou enfin pas de différence (Meyer et Braker, 2001). La plus forte sensibilité des arbres dominants au stress hydrique pourrait s'expliquer par des besoins en eau plus forts ; en période de sécheresse, ils sont ainsi plus rapidement contraints que les arbres codominants. En revanche, ce résultat vient contredire les résultats sur le développement des systèmes racinaires : avec un système racinaire explorant potentiellement plus de volume (notamment en profondeur), les arbres de gros diamètres devraient avoir accès à un volume d'eau contenu dans le sol plus important (Drexhage et Colin, 2001 ; Bolte *et al.*, 2004) et ainsi présenter une sensibilité plus faible au stress hydrique. Une première hypothèse pour expliquer nos résultats

FIGURE 5

ILLUSTRATION DE L'HYPOTHÈSE DE DIFFÉRENCES DE STRATIFICATION DE LA CANOÏPÉE ENTRE UN PEUPEMENT DE CHÊNE SESSILE (ESSENCE HÉLIOPHILE) ET UN PEUPEMENT DE HÊTRE (ESSENCE SCIAPHILE)

La faible capacité des essences héliophiles à se développer et survivre en conditions ombragées conduit à la suppression des individus les plus dominés et à une stratification faible de la canopée. Dans (b), les évolutions d'indice foliaire, d'éclairement relatif et de température en fonction de la hauteur dans la canopée sont extraites d'Aussenac et Ducrey (1977). Elles mettent en évidence la microvariation des conditions climatiques au sein de la canopée d'un peuplement adulte de Hêtre dans le Nord-Est de la France, avec notamment une baisse de la température de 4 °C entre les hauteurs de 22 et 18 m.



serait que la différence entre les deux statuts sociaux n'est pas suffisante pour révéler des différences de réponse au stress hydrique en lien avec des variations de biomasse et de prospection racinaire (Le Goff et Ottorini, 2001) ou de processus écophysologiques tels que la résistance hydraulique et la capacité photosynthétique (Mencuccini *et al.*, 2005). Notre hypothèse de plus forte stratification de la canopée peut également expliquer la plus faible sensibilité des arbres dominés au stress hydrique estival.

Les différences de sensibilité au climat selon le statut social de l'arbre varient selon les conditions locales de xéricité

Les études précédemment citées sur l'effet du statut social sur la réponse au climat ont été conduites sur des échelles spatiales réduites, ne permettant pas de tester la stabilité de cet effet sur des gradients écologiques. Les rares résultats montrent cependant un faible rôle des conditions

écologiques sur la modulation de l'effet « statut social » (Chhin *et al.*, 2008 ; Orwig et Abrams, 1997). Néanmoins, notre étude met clairement en évidence des interactions entre les conditions écologiques locales et la variation de la sensibilité au climat selon la dominance (figure 4, p. 13). Les arbres dominants sont d'autant plus sensibles au stress hydrique par rapport aux arbres dominés que la RUM est forte pour le Hêtre, et que la xéricité climatique est prononcée pour le Sapin.

Les résultats sur le Sapin sont cohérents avec les connaissances écophysiologiques sur les essences forestières. La demande en eau des arbres dominants, directement exposés aux radiations et aux températures chaudes, s'accroît sous climat chaud et sec (Bréda *et al.*, 2006), alors que celle des arbres codominants reste stable en lien avec l'effet tampon de la canopée sur des conditions climatiques. Les résultats pour le Hêtre sont nettement plus surprenants. Durant la saison de végétation, il aurait été logique de trouver des tendances proches de celles observées sur le Sapin, à savoir un effet « statut social » plus marqué en contexte plus limitant, c'est-à-dire sur faible RUM. Or, le phénomène inverse est mis en évidence. L'explication pourrait venir des caractéristiques écologiques des placettes de Hêtre. En effet, les placettes présentant les RUM les plus élevées sont aussi celles qui sont situées sous les climats les plus xériques (températures élevées et précipitations faibles). Ainsi, la différence plus forte de réponse entre les statuts sociaux sur forte RUM pourrait être interprétée comme un effet dissimulé du niveau de xéricité climatique.

Implications pour la stratégie d'échantillonnage des arbres et pour la gestion des peuplements

Concernant les stratégies d'échantillonnage en vue de l'estimation de la réponse d'une essence au climat, il apparaît que le carottage des arbres dominants est suffisant pour les essences héliophiles ou à tendance héliophile (Chêne sessile, Épicéa et Pin sylvestre) pour avoir une bonne évaluation des relations croissance-climat à l'échelle du peuplement. En revanche, n'échantillonner que les arbres les plus dominants pour les essences sciaphiles (Hêtre et Sapin) conduit à une surestimation de la sensibilité de l'essence au stress hydrique durant la saison de végétation.

Dans le contexte d'une hausse probable de l'intensité et de la fréquence des sécheresses en contextes tempéré et méditerranéen, des différences de réponse au climat selon le statut social des arbres suggèrent des sensibilités différentielles au dépérissement et à la mortalité au sein d'un même peuplement pour les essences sciaphiles. Bien que des travaux complémentaires au nôtre soient nécessaires pour analyser la sensibilité au climat des arbres dominés, les plus petits arbres profiteront probablement de l'effet tampon de la canopée et subiront moins fortement les épisodes de sécheresse et de chaleur, notamment en contexte xérique. D'un point de vue de la gestion forestière, l'irrégularisation de la canopée pourrait être un moyen efficace pour atténuer, ou du moins diluer dans le temps, les impacts des changements climatiques sur la croissance et la vitalité des arbres.

Pierre MÉRIAN – François LEBOURGEOIS
 AgroParisTech
 UMR1092
 Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB)
 14 rue Girardet
 F-54042 NANCY Cedex
 (merianpierre@gmail.com)
 (francois.lebourggeois@agroparistech.fr)
 et
 INRA
 UMR1092
 Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB)
 Centre INRA de Nancy Lorraine
 F-54280 CHAMPENOUX

Remerciements

Les auteurs remercient l'ensemble des correspondants locaux des réseaux RENECOFOR et Météo-France pour leur travail efficace dans la récolte des données.

BIBLIOGRAPHIE

- AUSSENAC (G.). — Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. — *Annals of Forest Science*, vol. 57, n° 3, 2000, pp. 287-301.
- AUSSENAC (G.), DUCREY (M.). — Bioclimatological studies in a broadleaf height stand (*Fagus sylvatica* L. and *Quercus sessiliflora* Salisb.). 1. Analysis of micro-climatical profiles and morphological leaf characteristics. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 34, n° 4, 1977, pp. 265-284.
- BECKER (M.). — Transpiration and drought behaviour of some forest seedlings (*Abies alba* Mill., *Picea abies* (L.) Karsten., *Pinus nigra* Arn. ssp. *laricio* Poir., *Pinus strobus* L.). — *Annales des Sciences forestières*, vol. 27, n° 4, 1970, pp. 401-420.
- BECKER (M.), NIEMINEN (T.M.), GEREMIA (F.). — Short-term variations and long-term changes in oak productivity in Northeastern France - the role of climate and atmospheric CO₂. — *Annals of Forest Science*, vol. 51, 1994, pp. 477-492.
- BOLTE (A.), RAHMANN (T.), KUHR (M.), POGODA (P.), MURACH (D.), VON GADOW (K.). — Relationships between tree dimension and coarse root biomass in mixed stands of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.). — *Plant and Soil*, vol. 264, n° 1-2, 2004, pp. 1-11.
- BRÉDA (N.), HUC (R.), GRANIER (A.), DREYER (E.). — Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. — *Annals of Forest Science*, vol. 63, n° 6, 2006, pp. 625-644.
- BRÊTHES (A.), ULRICH (E.). — RENECOFOR : caractéristiques pédologiques des 102 peuplements du réseau. — Fontainebleau : Office national des forêts – Département des recherches techniques, 1997. — 573 p.
- BRUAND (A.), PÉREZ FERNÁNDEZ (P.), DUVAL (O.), QUÉTIN (P.), NICOUILLAUD (B.), GAILLARD (H.), RAISON (L.), PESSAUD (J.-F.), PRUD'HOMME (L.). — 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*, vol. 9, n° 2, 2002, pp. 105-125.
- BUNN (A.G.), KORPELA (M.), BIONDI (F.), CAMPELO (F.), MÉRIAN (P.), QEADAN (F.), ZANG (C.). — dplR: Dendrochronology Program Library in R. R package version 1.5.6. 2012. [En ligne] : <http://CRAN.R-project.org/package=dplR>
- CHHIN (S.), HOGG (E.H.T.), LIEFFERS (V.J.), HUANG (S.). — Potential effects of climate change on the growth of lodgepole pine across diameter size classes and ecological regions. — *Forest Ecology and Management*, vol. 256, n° 10, 2008, pp. 1692-1703.
- DE LUIS (M.), NOVAK (K.), CUFAR (K.), RAVENTOS (J.). — Size mediated climate-growth relationships in *Pinus halepensis* and *Pinus pinea*. — *Trees-Structure and Function*, vol. 23, n° 5, 2009, pp. 1065-1073.
- DREXHAGE (M.), COLIN (F.). — Estimating root system biomass from breast-height diameters. — *Forestry*, vol. 74, n° 5, 2001, pp. 491-497.
- GUIOT (J.). — The bootstrapped response function. — *Tree-Ring Research*, vol. 51, 1991, pp. 39-41.
- KLOPCIC (M.), BONCINA (A.). — Patterns of tree growth in a single tree selection silver fir-European beech forest. — *Journal of Forest Research*, vol. 15, n° 1, 2010, pp. 21-30.
- LE GOFF (N.), OTTORINI (J.M.). — Root biomass and biomass increment in a beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in North-East France. — *Annals of Forest Science*, vol. 58, n° 1, 2001, pp. 1-13.
- 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.), PIEDALLU (C.). — Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière à partir d'indices bioclimatiques. — *Revue forestière française*, vol. LVII, n° 4, 2005, pp. 331-356.

- LEBOURGEOIS (F.), RATHGEBER (C.), ULRICH (E.). — Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). — *Journal of Vegetation Science*, vol. 21, n° 2, 2010a, pp. 364-376.
- 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. LII, n° 1, 2010b, pp. 7-23.
- MARTIN-BENITO (D.), CHERUBINI (P.), DEL RIO (M.), CANELLAS (I.). — Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes. — *Trees-Structure and Function*, vol. 22, n° 3, 2008, pp. 363-373.
- MENCUCINI (M.), MARTINEZ-VILALTA (J.), HAMID (H.A.), KORAKAKI (E.), VANDERKLEIN (D.). — Evidence for age- and size-mediated controls of tree growth from grafting studies. — *Tree Physiology*, vol. 27, n° 3, 2005, pp. 463-473.
- MÉRIAN (P.). — Conseils pour l'échantillonnage des arbres en peuplements purs et réguliers en vue de l'estimation de leur sensibilité au climat par analyse dendroécologique. — *Revue forestière française*, vol. LXV, n° 1, 2013, pp. 21-36.
- MÉRIAN (P.), LEBOURGEOIS (F.). — Size-mediated climate-growth relationships in temperate forests: a multi-species analysis. — *Forest Ecology and Management*, vol. 261, n° 8, 2011, pp. 1382-1391.
- MEYER (F.D.), BRAKER (O.U.). — Climate response in dominant and suppressed spruce trees, *Picea abies* (L.) Karst., on a subalpine and lower montane site in Switzerland. — *Ecoscience*, vol. 8, 2011, pp. 105-114.
- NIINEMETS (U.). — A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. — *Ecological Research*, vol. 25, n° 4, 2010, pp. 693-714.
- ORWIG (D.A.), ABRAMS (M.D.). — Variation in radial growth responses to drought among species, site, and canopy strata. — *Trees-Structure and Function*, vol. 11, n° 8, 1997, pp. 474-484.
- PICHLER (P.), OBERHUBER (W.). — Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003. — *Forest Ecology and Management*, vol. 242, n° 2-3, 2007, pp. 688-699.
- PIUTTI (E.), CESCATTI (A.). — A quantitative analysis of the interactions between climatic response and intraspecific competition in European beech. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, n° 3, 1997, pp. 277-284.
- SCHWEINGRUBER (F.H.), NOGLER (P.). — Synopsis and climatological interpretation of Central European tree-ring sequences. — *Botanica Helvetica*, vol. 113, n° 2, 2003, pp. 125-143.
- TURC (L.). — Évaluation des besoins en eau d'irrigation. Évapotranspiration potentielle. — *Annales Agronomiques*, vol. 12, n° 1, 1961, pp. 13-49.
- WRIGHT (E.F.), COATES (K.D.), CANHAM (C.D.), BARTEMUCCI (P.). — Species variability in growth response to light across climatic regions in northwestern British Columbia. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 28, n° 6, 1998, pp. 871-886.
- ZANG (C.). — bootRes: Bootstrapped Response and Correlation Functions. R package version 1.2. 2012, <http://CRAN.R-project.org/package=bootRes>
- ZANG (C.), PRETZSCH (H.), ROTHE (A.). — Size-dependent responses to summer drought in Scots pine, Norway spruce and common oak. — *Trees-Structure and Function*, vol. 26, n° 2, 2012, pp. 557-569.

LE STATUT SOCIAL D'UN ARBRE INFLUENCE-T-IL SA RÉPONSE AU CLIMAT ? ÉTUDE DENDROÉCOLOGIQUE SUR LE SAPIN, L'ÉPICÉA, LE PIN SYLVESTRE, LE HÊTRE ET LE CHÊNE SESSILE (Résumé)

La grande majorité des études sur la sensibilité des arbres au climat est menée sur les individus dominants. Cependant, la réponse à l'environnement peut être modulée par le statut social des arbres. La variation des relations croissance-climat en fonction du statut social de l'arbre a été étudiée en peuplements purs et réguliers pour cinq essences européennes majeures présentant une autécologie contrastée (Chêne sessile, Hêtre commun, Sapin pectiné, Épicéa commun et Pin sylvestre). En tout, 61 placettes du réseau RENECOFOR réparties sur l'ensemble de la France ont été sélectionnées. Dans chacune d'elles, la sensibilité au climat a été analysée sur dix arbres dominants et dix arbres codominants. Aucune différence n'a été mise en évidence entre les réponses au climat des arbres dominants et codominants pour les essences à tendance héliophile (Chêne sessile, Épicéa commun et Pin sylvestre). En revanche, pour les essences tolérantes à l'ombrage (Hêtre commun et Sapin pectiné), les arbres dominants présentaient une sensibilité plus forte au stress hydrique estival que les arbres codominants, cet écart augmentant avec la xéricité locale (réserve utile maximale plus faible, ou climat plus chaud et sec). La plus faible sensibilité des arbres codominants a été mise en lien avec la stratification des houppiers dans la canopée, ces arbres bénéficiant d'une ambiance plus forestière et donc d'un tamponnage des contraintes climatiques, notamment durant la période estivale. Ces résultats suggèrent, pour les essences tolérantes à l'ombrage, que les arbres dominants pourraient être plus sensibles aux changements climatiques, notamment au stress hydrique estival en contexte xérique, et que les futures études sur la sensibilité au climat devraient se baser sur un échantillonnage stratifié en fonction du statut social pour fournir une estimation non biaisée de la réponse du peuplement.

DOES A TREE'S SOCIAL STATUS INFLUENCE ITS RESPONSE TO CLIMATE? A DENDROECOLOGICAL STUDY OF FIR, SPRUCE, SCOTS PINE, BEECH AND SESSILE OAK (Abstract)

The vast majority of research conducted on the sensitivity of trees to climate examine dominant individuals. However, environmental response may be modulated by the social status of trees. The variations in the growth-climate relationship on the basis of tree social status was studied in monospecific, even-aged stands for five major European species with contrasting autecology (sessile oak, European beech, silver fir, European spruce and Scots pine). A total of 61 plots in the RENECOFOR network, distributed all over France, were selected. For each of these, the sensitivity to climate was assessed on ten dominant and ten co-dominant trees. No difference was found in response to climate as between dominant and co-dominant trees for the species that tend to be heliophilic (sessile oak, European spruce and Scots pine). In contrast, for shadow-tolerant species (European beech and silver fir), the dominant trees were more sensitive to summer water stress than the co-dominant trees, with the discrepancy increasing with the degree of local xericity (lower maximum available water capacity or hotter, drier climate). A connection was established between the lower sensitivity of co-dominant trees and the stratification of crowns in the canopy, as these trees avail themselves of a more forest-like environment which buffer the climate stresses, particularly in the summer. These result suggest, for shadow-tolerant species, that dominant trees may be more sensitive to climate change, in particular summer water stress in a xeric context, and that future studies on sensitivity to climate should make use of a stratified sample based on social status so as to provide a non-biassed assessment of the stand's response.

RELIURES

POUR LA REVUE FORESTIÈRE FRANÇAISE

Si vous souhaitez conserver en bon état votre collection de la *Revue forestière française*, nous vous proposons une reliure avec tringles amovibles.

Cette reliure de très belle présentation* – couleur verte, avec impression or sur le dos sans millésime – contient tous les numéros d'une année.

Prix pour une reliure : 13,72 € TTC franco de port.

Tarif dégressif pour achat groupé : 12,20 € l'unité à partir de 3 exemplaires
10,67 € l'unité à partir de 10 exemplaires

Les commandes, accompagnées du règlement au nom du Régisseur AgroParisTech Nancy, sont à adresser à :

Revue forestière française
AgroParisTech
14 rue Girardet – CS 14216
F-54042 NANCY Cedex

Téléphone 03.83.39.68.23

Télécopie 03.83.39.68.25

Mél. laurence.genevois@agroparistech.fr

* Suite à un changement de fournisseur, la reliure comporte maintenant des rivets cloutés dorés sur le dos.