ParisTech
INSTITUT DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES
PARIS INSTITUTE OF TECHNOLOGY

AgroParisTech
INSTITUT DES SCIENCES ET INDUSTRIES DU VIVANT ET DE L'ENVIRONNEMENT
PARIS INSTITUTE OF TECHNOLOGY FOR LIFE, FOOD AND ENVIRONMENTAL SCIENCES

ECOLE DOCTORALE RP2E

Doctorat ParisTech

T H È S E

pour obtenir le grade de docteur délivré par

L'Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement (AgroParisTech)

Spécialité : Sciences Forestières et du Bois

présentée et soutenue publiquement par

Pierre MERIAN

le vendredi 02 mars 2012

Variations spatio-temporelles de la réponse au climat des essences forestières tempérées : quantification du phénomène par approche dendroécologique et influence de la stratégie d'échantillonnage

Directeur de thèse : **Jean-Claude GEGOUT**
Encadrement de la thèse : **François LEBOURGEOIS**

Jury

M. Joël GUIOT, Directeur De Recherches, CEREGE	Rapporteur
M. Christopher CARCAILLET, Directeur d'Etudes, EPHE	Rapporteur
M. Patrick FONTI, Chargé de recherche, Landscape Dynamics, WSL (CH)	Examinateur
M. Hendrik DAVI, Chargé de recherche, UR 629 URFM, INRA	Examinateur
M. François LEBOURGEOIS, Maître de Conf., UMR 1092 LERFoB, AgroParisTech -INRA	Encadrant de thèse
M. Jean-Claude GEGOUT, Professeur, UMR 1092 LERFoB, AgroParisTech-INRA	Directeur de thèse

AgroParisTech
Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois
14 rue Girardet – CS 14216 – 54042 NANCY Cedex – France

VARIATIONS SPATIO-TEMPORELLES DE LA REPONSE AU CLIMAT DES ESSENCES FORESTIERES TEMPEREES : QUANTIFICATION DU PHENOMENE PAR APPROCHE DENDROECOLOGIQUE ET INFLUENCE DE LA STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

SPATIO-TEMPORAL VARIATIONS IN TEMPERATE FOREST TREE SPECIES RESPONSE TO CLIMATE: QUANTIFICATION OF INSTABILITIES USING DENDRO-ECOLOGICAL PROCEDURES AND INFLUENCE OF SAMPLING STRATEGY

Remerciements

Au terme de ce travail réalisé au sein de l'Equipe Ecologie Forestière du Laboratoire d'Etude des Ressources FOrêt-Bois (LERFOB) du Centre AgroParisTech-ENGREF de Nancy, mes remerciements les plus forts vont à François Lebourgeois, Maître de Conférences en bioclimatologie et autécologie des essences forestières. Son encadrement attentif, nos échanges toujours constructifs et enthousiasmés, et la liberté intellectuelle qu'il a su me laisser m'ont fait aimer ce travail de thèse au quotidien. Je remercie François pour m'avoir encouragé à présenter mes travaux à des colloques nationaux et internationaux, durant lesquels j'ai eu le privilège d'échanger avec des chercheurs et des doctorants de disciplines et de pays variés. Je le remercie également d'avoir été soucieux de mon avenir professionnel en m'ayant fait collaborer à plusieurs projets de recherche et contributions scientifiques, ainsi qu'en m'ayant donné la possibilité de dispenser des enseignements en écoles d'ingénieur et à la faculté. Pour tout cela et pour beaucoup d'autres raisons plus personnelles, je lui dédie ce travail de thèse.

Je suis également reconnaissant à Jean-Claude Gégout, Meriem Fournier et Jean-François Dhôte de m'avoir donné l'opportunité de réaliser ce travail de thèse et de m'avoir accueilli chaleureusement dans leur équipe de recherche. Je remercie Jean-Daniel Bontemps pour sa participation active aux réflexions scientifiques et pour ses relectures attentives d'une partie de mes articles scientifiques. De même, je tiens à remercier Jean-Claude Pierrat pour nos discussions (parfois animées mais toujours constructives !) sur les statistiques. Un grand merci à Nicolas Gomez que j'ai eu le plaisir de co-encadrer pour son stage de Master 2. Nicolas, en plus d'avoir nourri de nombreuses conversations scientifiques et fait grandement avancé mon travail de thèse, a fait preuve d'une grande force de travail et d'une bonne humeur permanente, même quand il a fallu recommencer des analyses lourdes à deux semaines de la fin de son stage.

Un grand merci à tous ceux qui m'ont fourni les données à partir desquelles j'ai pu mener à bien ce travail : François Lebourgeois, Didier Bert, Paulina Pinto, Jean-Daniel Bontemps, Laurent Bergès, Tony Franceschini, Jean-Michel Leban et Ingrid Seynave. Au même titre, je remercie le REseau National de suivi à long terme des ECOsystèmes FORestiers (RENECOFOR).

Je remercie les membres de mon jury de thèse : Joël Guiot, Christopher Carcaillet, Patrick Fonti, Hendrik Davi, Jean-Claude Gégout et François Lebourgeois pour avoir accepté d'évaluer mon travail. Je remercie également les personnes qui ont eu l'amabilité de participer à mon comité de thèse, à des discussions ou à la rédaction d'articles scientifiques : Jean-Claude Gégout, François Lebourgeois, Laurent Bergès, Paulina Pinto, Cyrille Rathgeber et Philippe Dreyfus.

Je remercie tout particulièrement les personnes qui m'ont grandement aidé durant la préparation et la réalisation de la phase terrain de cette thèse, ainsi que pour la construction minutieuse du jeu de données ; tout d'abord Sébastien Daviller pour avoir eu la patience de me former à la récolte et au traitement de données phytoécologiques et dendrochronologiques, et pour son professionnalisme et son acharnement à la tâche ; puis Fabien Spicher et Raphael Aussenac pour leur contribution essentielle à la phase terrain pour le premier et à la lecture des

largeurs de cerne et l'encodage des données pour le second ; René Canta pour m'avoir appris à planer ; et à tous les quatre pour leur bonne humeur (mais j'y reviendrai !).

Ces trois années ponctuées d'embuches n'auraient pas été si faciles à vivre sans la fine équipe ! Alors commençons par le département « thésards » : mon Frère Lagaule, Romain Bertrand, pour nos nombreuses discussions professionnelles certes, mais surtout pour son soutien, la prise d'otage du parapluie canard, les cris dans le Roller Coaster, la montagne, les matchs de la coupe du monde Rugby, le Rallye de France, et tant d'autres choses ; Marie Charru pour n'avoir quitté que très rarement son sourire, pour son oreille attentive, nos sorties vélos, le concert de Youn Sun Nah et cette écoute du Best Of d'Elvis Presley ; Gabriella Riofrio-Dillon pour sa bonne humeur, sa présence dans les moments difficiles, son succulent guacamole, les chatouilles et les discussions sur le champoing et les glouglous ; Tony Franceschini (et Mathilde !), pour les innombrables soirées « noix de cajou – pizzas – discussions loufoques et profondes », son humour, son pesto, pour ne pas couper les spaghettis avant de les manger et pour cette sieste au cinéma devant *Transformers 3* ; et Noémie Goutal (et Jean-Seb !) pour tous ces cols à vélo et tous ces kilomètres à ski de fond dans les Vosges, pour son rire, pour durer plus longtemps de les piles *Duracel* et pour sa petite Lucile. Poursuivons par le département « technique » : Sébastien Daviller pour son entrain, ses blagounettes, son habileté à descendre les pistes de ski de La Bresse en *Laguna Break* et ces Picon-bières bien méritées après des journées de 12 heures à crapahuter sur les pentes vosgiennes ; Fabien Spicher pour les fou-rires de la phase terrain, sa passion pour la nature, pour le style « cheveux longs », pour cette nuit de panique au Hohwald, et pour le carottage de chênes à 800 m d'altitude sous une pluie battante ; Raphael Aussenac pour tous les bons moments dans cette froide halle-dendro, pour son impressionnante culture générale, sa qualité de musicien, pour m'avoir fait découvrir les Pupini Sisters, le Reggae et le Trad ; René Canta pour tous les bons moments à l'INRA Champenoux et sa passion pour la nature ; et Vincent Perez pour ses conseils en SIG, mais surtout pour sa gentillesse, son humour, la trash attitude, le Sonisphère et les quelques sorties d'escalade. Je remercie aussi tous ceux de l'équipe et du centre AgroParisTech de Nancy que je n'ai pas encore cités pour leur bonne humeur et leur aide ponctuelle : Christian Piedallu, Bruno Ferry, Bernard Jabiol, Ingrid Seynave, Ervin Thirion, Sophie Barthélémy, Isabelle Anselme, Evelyne Bourra, Sylvie Geller et David Gasparotto.

Une pensée spéciale pour les personnes extérieures à ce travail de thèse qui m'ont soutenu et encouragé : Fabien Paragot pour sa présence, son amitié et tous ces moments partagés qui m'ont permis d'oublier et de relativiser le travail de thèse ; les montagnards et autres sportifs qui m'ont « forcé » à maintenir un entraînement sérieux : Eloïse, Géraud, Pauline, Julie, Valentin, Jacky et Leslie. Un grand merci à mes parents et à ma petite sœur pour m'avoir soutenu durant toutes ces années étudiantes et avoir été présents à mes côtés. Enfin, puisqu'il est de mise de citer ceux qui ont fait que ces trois années ont été plus faciles à vivre, je tiens à remercier tous les animateurs et réalisateurs d'émissions radiophoniques nocturnes pour avoir accompagnés mes nombreuses insomnies.

Avant Propos

Ce document présente le travail de thèse que j'ai effectué au sein de l'équipe Ecologie Forestière du Laboratoire d'Etude des Ressources FOrêt-Bois (LERFOB) du Centre AgroParisTech-ENGREF de Nancy, entre le 1er octobre 2008 et le 1er octobre 2011. Ce travail a bénéficié du soutien financier du Ministère de l'Education Nationale et de l'Enseignement Supérieur sous la forme d'un contrat d'Allocation Recherche de trois ans.

Ce document constitue une « thèse sur articles », c'est-à-dire que la majeure partie est rédigée en anglais, sous forme d'articles scientifiques dont six ont déjà été publiés (quatre dans des revues internationales à comité de lecture, un dans une revue de vulgarisation, et un dans des actes de colloque), un soumis et un dernier dont la soumission interviendra sous peu. Outre les parties « classiques » d'un mémoire de thèse (« Introduction » et « Conclusions et perspectives »), ce travail se compose de trois grandes parties. La **première**, rédigée en français, est une présentation détaillée des données et des méthodes utilisées pour évaluer les relations cerne-climat. La **seconde**, en français et anglais, regroupe cinq contributions scientifiques (4 articles publiés et une étude supplémentaire) qui présentent les résultats de l'analyse multispécifique à vastes échelles spatiale et temporelle de l'instabilité des relations cerne-climat. Cette partie montre l'importance d'une approche sur de telles échelles pour une meilleure compréhension du rôle respectif des facteurs environnementaux sur la croissance radiale des essences. Enfin, la **troisième** partie, principalement en anglais, contient quatre articles scientifiques qui analysent l'effet de la taille et des caractéristiques de l'échantillon d'arbres carottés au sein d'une population sur la qualité de l'estimation de la réponse au climat de cette population ; ces articles fournissent également des pistes pour améliorer l'échantillonnage et la méthode d'évaluation des relations cerne-climat dans le but de réduire et/ou de quantifier l'erreur d'estimation des coefficients de corrélations *Bootstrap*.

Les références bibliographiques citées au cours de ce travail de thèse sont listées à la fin du document, à l'exception de celles des articles scientifiques (articles [1] à [4] dans le chapitre 3.3 et articles [5] à [8] dans le chapitre 4.3) qui sont notées à la fin de chacun d'eux.

Résumé

En contexte tempéré, les études sur l'instabilité spatio-temporelle de la sensibilité des essences forestières au climat sont rares et souvent conduites à des échelles locales et régionales. De telles approches ne permettent pas d'obtenir une vision globale de la réponse à l'environnement et à ses variations. La fusion de jeux de données dendrochronologiques (plus de 4500 arbres carottés) a permis d'analyser le comportement de croissance de sept essences européennes tempérées majeures (*Quercus petraea*, *Fagus sylvatica*, *Abies alba*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Pinus nigra*, *Pinus uncinata*) dans des contextes climatiques variés (océanique à subalpin) et sur l'ensemble du 20ème siècle. Ce travail a également permis de préciser dans quelles mesures les conditions écologiques locales modulaient cette sensibilité au climat. Les relations cerne-climat ont été évaluées par le calcul de fonctions de corrélation.

Quels que soient l'essence et le contexte écologique, la sécheresse estivale est le principal facteur limitant la croissance radiale (mais non l'unique), suivie par la sécheresse de l'automne précédent et enfin le froid hivernal. La variabilité spatiale de la réponse dépend plus fortement de la pluviométrie que des températures, une pluviométrie faible conduisant à une sensibilité plus forte au froid hivernal et aux sécheresses estivale et automnale. Ce comportement général est modulé par les conditions écologiques locales, avec une sensibilité à la sécheresse moindre sur sol profond. Les différences interspécifiques s'expriment principalement hors saison de végétation (novembre à mars), même si les corrélations sont rarement significatives. La croissance des résineux est généralement stimulée par des fins d'hiver chauds (février à avril), alors que celle des feuillus est corrélée négativement aux températures et positivement aux précipitations en décembre et janvier. Ces différences entre essences s'avèrent plutôt stables le long des gradients climatiques. Enfin, l'analyse temporelle révèle de fortes instabilités des relations cerne-climat au cours du siècle dernier. Le sens et l'ampleur de ces variations sont homogènes le long des gradients climatiques, mais en revanche peu synchrones avec les instabilités climatiques (automne, hiver, printemps) ou écophysiologiquement peu logiques (été). Cette faible cohérence entre tendances climatiques et instabilité de la sensibilité au climat pourrait s'expliquer par l'absence d'une contrainte climatique de croissance unique en contexte tempéré, où la largeur de cerne est sous le double contrôle du froid hivernal et du stress hydrique estival (et automnal). Elle pourrait également provenir de phénomènes non climatiques, tels que l'effet biologique lié au vieillissement ou l'évolution progressive des pratiques de gestion forestière.

Les analyses des variations spatio-temporelles de la sensibilité au climat questionnent également sur la précision des relations cerne-climat, estimée le plus souvent au travers du calcul des fonctions de corrélation. En effet, les comparaisons inter-région, inter-site et inter-période des réponses révèlent souvent des variations de corrélations dont les grandeurs pourraient être de l'ordre de la précision liée à l'échantillon considéré. Nous proposons ici de quantifier l'effet de la taille (nombre d'arbres carottés) et des caractéristiques de l'échantillon (nombre de placettes, nombre d'arbres par placette, statuts sociaux couverts) sur la qualité de l'estimation du signal environnemental contenu dans la chronologie moyenne de croissance et des fonctions de

corrélation. Cette analyse a permis également de préciser dans quelles mesures les différences (1) de traits fonctionnels entre espèces et (2) de contextes climatiques (plus ou moins limitants) modulaient cet effet « échantillon ».

La taille et les caractéristiques de l'échantillon affectent le signal contenu dans la chronologie moyenne et l'estimation des relations cerne-climat. Une diminution du nombre d'arbres carottés entraîne une estimation plus bruitée du signal environnemental commun à tous les arbres conduisant à une augmentation de l'erreur d'estimation des coefficients de corrélation *Bootstrap* (BCC). Cette erreur se compose d'un biais équivalent à la racine carrée de l'*expressed population signal* qui conduit à une sous-estimation de la force des corrélations, et d'une dispersion élevée des estimations des BCC. Une conséquence de cette erreur croissante est l'augmentation du risque d'estimer des corrélations non-significatives alors que celles-ci le sont à l'échelle de la population. La diminution du nombre de placettes affecte plus fortement la qualité des analyses dendroécologiques que la diminution du nombre d'arbres par placette. Enfin, de fortes différences sont trouvées entre espèces et contextes écologiques. L'estimation des relations cerne-climat des essences tolérantes à l'ombrage (dites sciaphiles - *Fagus sylvatica*, *Abies alba*, *Picea abies*) est plus sensible aux caractéristiques de l'échantillon que celle des essences héliophiles (*Quercus petraea*, *Pinus sylvestris*, *Pinus nigra*). Ainsi, pour une erreur donnée, le nombre d'arbres carottés doit être 40 à 60 % plus élevé pour les essences sciaphiles par rapport aux essences héliophiles. Cette différence interspécifique est attribuable à une plus forte variabilité inter-arbre des comportements de croissance pour les essences sciaphiles, notamment entre statuts sociaux, avec une sensibilité au climat d'autant plus forte que l'arbre est dominant. De même, la taille d'échantillon nécessaire pour atteindre une erreur acceptable diminue en contexte limitant (*i.e.* sous climat chaud et sec, à haute altitude et sur sol peu profond). Nous proposons enfin une amélioration de la méthode d'évaluation des relations cerne-climat, basée sur le calcul de fonctions de corrélation multiples à partir de sous-échantillons issus d'une procédure de tirage aléatoire des arbres avec remise. Cette méthode permet corriger le biais relatif à la taille de l'échantillon, d'estimer la dispersion des estimations et de réduire le risque de conclure à des corrélations non-significatives alors que celles-ci le sont à l'échelle de la population.

Mots-clés : Multi-espèces ; Larges gradients écologiques ; Relations cerne-climat ; Instabilité temporelle ; Fonctions de corrélation ; Stratégie d'échantillonnage ; Biais d'échantillonnage.

Abstract

In temperate conditions, studies dealing with spatio-temporal instabilities in climate sensitivity of forest tree species are scarce and often led at local and regional scales, which prevents from drawing global responses to the environment and its variations. The dendrochronological dataset merging (more than 4500 cored trees) allowed analyzing the growth pattern of seven major European species (*Quercus petraea*, *Fagus sylvatica*, *Abies alba*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Pinus nigra*, *Pinus uncinata*) in various climatic contexts (oceanic to subalpine) and over the 20th century. This thesis also investigated the modulation of climate sensitivity by local ecological conditions. Climate-growth relationships were studied through the calculation of correlation functions.

Regardless of the species and the ecological context, summer drought is the main growth limiting factor (but not the unique one), followed by previous autumn drought and winter frost. Spatial variability in response to climate depends more heavily on pluviometry than temperature, decreasing the amount of precipitation leading to increasing sensitivities to summer and previous autumn droughts and also winter frost. This general pattern is modulated the local ecological conditions, with especially a lower sensitivity to drought on deep soils. Species-specific responses to climate are mainly evidenced out of the growing season (November to March), even if correlations are rarely significant. The growth of conifers is generally enhanced by warm late winters (February to April), while that of broadleaves is negatively correlated to temperature and positively to precipitation in December and January. These between-species differences turn out to be stable along the climatic gradients. Lastly, the temporal analysis evidences strong climate-growth relationships instabilities over the last century. The way and the magnitude of these variations are rather homogenous along the climatic gradients, but display low synchronicity with climatic instabilities (autumn, winter and spring) and are ecophysiologically difficult to explain (summer). Such incoherencies between climatic trends and climate sensitivity trends could be related to the absence of a single growth limiting factor under temperate context, since tree-ring is under the control of both winter frost and summer (and autumn) drought. They could also result from non-climatic phenomenons, such as the biological the age-related biological effect or progressive changes in forest management.

The analyses of spatio-temporal variations in sensitivity climate question on the precision of the climate-growth relationships, most of the time estimated with correlation functions. Indeed, inter-plot, inter-region and inter-period comparisons of responses often highlight differences in correlations which could be of the same magnitude than that of the precision related to the investigated sample. We thus propose to quantify the effect of the sample size (number of cored trees) and characteristics (number of plots, number of trees per plot, sampled social statuses) on the accuracy of the estimation of both the environmental signal estimation contained in the growth chronology and the correlation functions. This analysis also investigated the modulation of such effects by the species-specific functional traits and the strength of the environmental growth limitation.

Sample size and characteristics affect the chronology signal and thus the climate-growth relationships estimation. Decreasing the number of cored trees implies an increasing noise when assessing the environmental signal common to all trees, leading to an increasing error of the bootstrapped coefficients of correlation (BCC) estimation. This error is composed of a bias equivalent to the square-root of the expressed population signal which leads to an under-estimation of the correlations strength, and a low precision of the BCC estimations. An increase of this error induces greater risks of estimating non-significant correlations which are significant at the population scale. Increasing the number of plots was found to be of a greater interest than increasing the number of trees per plot. Lastly, strong differences were evidenced among species and ecological contexts. Climate-growth relationships estimation of shade-tolerant species (*Fagus sylvatica*, *Abies alba*, *Picea abies*) is more sensitive to sample characteristics than that of heliophilous species (*Quercus petraea*, *Pinus sylvestris*, *Pinus nigra*). Thus, for a given error, the number of cored trees has to be 40 to 60% higher for the shade-tolerant species compared to the heliophilous species. These interspecies differences are attributable to a greater inter-tree variability in growth pattern for shade-tolerant species, especially between social statuses, an increasing dominancy leading to an increasing sensitivity to climate. In the same way, the sample size required to reach an acceptable level of error decreases with increasing environmental limitation (*i.e.* under warm and dry conditions, at high elevation and on superficial soils). We finally propose a new method to improve the climate-growth relationships estimation, based on the calculation of multiple correlation functions on subsamples resulting from random extractions with replacement of trees. This method allows correcting the sample-size-related bias, estimating the precision of the estimations and reducing the risk of estimating non-significant correlations which are significant at the population scale.

Keywords: Multi-species; Wide ecological gradients; Climate-growth relationships; Temporal instability; Correlation functions; Sampling strategy; Sampling bias.

Publications et communications

Publications dans des revues internationales à comité de lecture

Mérian, P., et Lebourgeois, F. (2011). Size-mediated climate-growth relationships in temperate forests: a multi-species analysis. Forest Ecology and Management 261(8), 1382-1391.

Mérian, P., Bontemps, J.D., Bergès, L., et Lebourgeois, F. (2011). Spatial variation and temporal instability in climate-growth relationships of sessile oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) under temperate conditions. Plant Ecology 212(11), 1855-1871.

Lebourgeois, F., **Mérian, P.**, Courdier, F., Ladier, J., et Dreyfus, P. (2011). Instability of climate signal in tree-ring width in Mediterranean mountains: a multi-species analysis. Trees-Structure and Function. DOI: 10.1007/s00468-011-0638-7.

Mérian, P., et Lebourgeois, F. (2011). 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 41, 2413-2422.

Mérian, P., Pierrat, J.C., et Lebourgeois, F. (soumis le 10 octobre 2011). Effect of sampling effort on the regional chronology statistics and climate-growth relationships estimation. Dendrochronologia.

Mérian, P., Bert, D., et Lebourgeois, F. (en préparation). A mathematical formulation of the sample-size-related bias in the climate-growth relationships estimation. Revue non fixée.

Publications dans des revues de vulgarisation

Lebourgeois, F., et **Mérian, P.** (2011). La sensibilité au climat des arbres forestiers a-t-elle changé au cours du 20ème siècle ? Revue Forestière Française 63(1), 17-32.

Publications dans des actes de colloque

Lebourgeois, F., Rathgeber, C.K.B., **Mérian, P.**, et Ulrich, E. (2010). Sensitivity of French temperate forests to climate variability and extreme events: example of the French Network RENECOFOR. *Dans* Panorama de la dendrochronologie en France. *Edité par* Edytem, Digne-les-Bains. pp. 19-26.

Mérian, P., Bontemps, J.D., Bergès, L., et Lebourgeois, F. (2010). Extreme tree-ring in sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) in northern France: a dendroclimatic approach. *Dans* Panorama de la dendrochronologie en France. *Edité par* Edytem, Digne-les-Bains. pp. 37-44.

Colloques publics, communications orales

Mérian, P., Lebourgeois, F., Bontemps, J.D., et Bergès, L. (2009). Evolution spatiale et temporelle de la sensibilité du Chêne sessile aux évènements climatiques extrêmes en France. *Comm*. Panorama de la dendrochronologie en France, Digne-les-Bains, France.

Mérian, P., et Lebourgeois, F. (2011). Effet de la taille de l'arbre sur sa sensibilité au climat. *Comm*. Séminaire annuel de l'école doctorale RP2E, Nancy, France.

Mérian, P., Bontemps, J.D., Bergès, L., et Lebourgeois, F. (2011). Temporal instability in climate sensitivity of sessile oak (*Quercus petraea*) under temperate conditions. *Comm*. Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology, Orléans, France.

Mérian, P., Gomez, N., Bontemps, J.D., Bergès, L., Franceschini, T., Seynave, I., Pinto, P., Gégout, J.C., Leban, J.M., Lebourgeois, F. (2011). Effect of stand composition on sensitivity to climate – A multi-species analysis. *Comm*. EuroDendro 2011, Engelberg, Schweizerland.

Liste des principales abréviations

La publication d'articles scientifiques et de vulgarisation en français et anglais implique qu'une même variable ou statistique puisse correspondre à plusieurs abréviations. Pour faciliter la lecture de ce mémoire, ces abréviations sont listées ci-dessous, avec leur signification en français et anglais. Les définitions anglaises sont présentées en *italique*.

1 - 12 (13) : chiffre accolé aux statistiques dendrochronologiques et régresseurs / variables climatiques indiquant le mois considéré (*e.g.* 1 = janvier, 2 = février, 13 = annuel) ; *number merged with dendrochronological statistics and climatic variables / regressors indicating the considered month (*e.g. *1 = January, 2 = February, 13 = annual)*.

Aa ou **AA** : *Abies alba*.

AC : (1) années caractéristiques ; *pointer years (PY)*. (2) auto-corrélation ; *auto-correlation*.

ACP : analyse en composantes principales ; *principal component analysis (PCA)*.

BCC : *bootstrapped correlation coefficient* ; coefficient de corrélation *Bootstrap*.

BCC_C : *bootstrapped correlation coefficient of calibration* ; coefficient de corrélation *Bootstrap* de calibration.

BCC_{COR} : *bootstrapped correlation coefficient corrected from the sample-size-related bias* ; coefficient de corrélation *Bootstrap* corrigé du biais relatif à la taille de l'échantillon.

BCC_V : *bootstrapped correlation coefficient of verification* ; coefficient de corrélation *Bootstrap* de vérification.

BD : *big diameter* ; gros diamètre.

BH : bilan hydrique climatique ; *climatic hybric balance (Hb)*.

C/N : ratio carbone sur azote ; *carbon to nitrogen ratio*.

CHR : *growth chronology obtained by averaging individual growth indexes series of a representative sample of the target population* ; chronologie moyenne de croissance obtenue en moyennant les séries individuelles d'indices de croissance d'un échantillon d'arbres représentatif de la population objective (CRN).

CLM : *climate serie* ; série climatique.

COV : *covariance* ; covariance.

CRN : chronologie moyenne de croissance obtenue en moyennant les séries individuelles d'indices de croissance d'un échantillon d'arbres représentatif de la population objective ; *growth*

chronology obtained by averaging individual growth indexes series of a representative sample of the target population (CHR).

CV : *coefficient of variation* ; coefficient de variation.

EPS : *expressed population signal* ; (pas de traduction française).

ER : écart relatif ; *growth variation (GV)*.

ERM : écart relatif moyen ; *radial growth variation (RGV)*.

ET : écart-type ; *standard deviation* (sd).

ETP : évapotranspiration potentielle ; *potential evapotranspiration (PET)*.

F : composante principale ; *principal component (PC)*.

Fs ou **FS** : *Fagus sylvatica*.

GV : *growth variation* ; écart relatif (ER).

H ou **HA** : *high elevation* ; haute altitude.

Hb : *climatic hybric balance* ; bilan hydrique climatique (BH).

IC : indice de croissance ; *ring width indice*.

L ou **LA**: *low elevation* ; basse altitude.

LC : largeur de cerne ; *ring width (RW ou W)*.

M : *medium elevation* ; altitude intermédiaire.

MAT : *mean annual temperature* ; température moyenne annuelle (T_{an}).

mBCC : *moving bootstrapped correlation coefficient* ; coefficient de corrélation *Bootstrap* mobile.

MS : *mean sensitivity* ; sensibilité moyenne.

MV : *mean value of a climatic parameter for a considered time interval* ; valeur moyenne d'un paramètre climatique sur une période considérée.

N : *sample size* ; taille d'échantillon.

NPY : *negative pointer years* ; années caractéristiques négatives.

p : *number of sampled plots* ; nombre de placettes échantillonnées.

P : (1) *monthly sum of precipitation* ; cumul mensuel des précipitations. (2) *sampled plot* ; placette échantillonnée.

Pa : *Picea abies*.

PC : *principal component* ; composante principale (F).

PCA : *principal component analysis* ; analyse en composantes principales (ACP).

PET : *potential evapotranspiration* ; évapotranspiration potentielle (ETP).

pHA : pH de l'horizon organo-minéral A ; *pH of the organo-mineral horizon A*.

PN : *Pinus nigra*.

PPY : *positive pointer years* ; années caractéristiques positives.

PS : *Pinus sylvestris*.

PU : *Pinus uncinata*.

PY : *pointer years* ; années caractéristiques (AC).

Qp : *Quercus petraea*.

r ou **R** : coefficient de corrélation ; *correlation coefficient*.

r^2 ou R^2 : coefficient de détermination ; *coefficient of determination*.

r_{bp} : *mean between-plot correlation* ; corrélation moyenne inter-placette.

r_{bt} ou **r_{tot}** : *mean inter-tree correlation* ; corrélation moyenne inter-arbre.

r_c : coefficient de corrélation de calibration ; *calibration correlation coefficient*.

r_{eff} : *mean effective correlation* ; corrélation effective moyenne.

RGV : *radial growth variation* ; écart relatif moyen (ERM).

r_{tot} ou **r_{bt}** : *mean inter-tree correlation* ; corrélation moyenne inter-arbre.

RUM : réserve utile maximale en eau du sol ; *soil water capacity (SWC)*.

r_v : coefficient de corrélation de vérification ; *verification correlation coefficient*.

RW ou **W** : *ring width* ; largeur de cerne (LC).

r_{wp} : *mean within-plot correlation* ; corrélation moyenne intra-placette.

S : *sample-size-related bias* ; biais relatif à la taille de l'échantillon.

sd : *standard deviation* ; écart-type (ET).

SD : (1) small diameter ; petit diamètre. (2) : *standard deviation of a climatic parameter for a considered time interval* ; écart-type d'un paramètre climatique sur une période considérée.

SIG : *proportion of significant BCC over several estimates (100 to 500)* ; proportion de BCC significatifs sur de nombreuses estimations (100 à 500).

SWA : *soil water availability* ; disponibilité en eau du sol.

SWC : *soil water capacity*; réserve utile maximale en eau du sol (RUM).

T : (1) *monthly temperature* ; température mensuelle. (2) *sampled tree* ; arbre échantillonné.

t : *number of sampled trees per plot* ; nombre de d'arbres échantillonnés par placette.

$\mathbf{T_{an}}$: température moyenne annuelle : *mean annual temperature (MAT)*.

Tm : *mean monthly temperature* ; température mensuelle moyenne.

Tn ou $\mathbf{T_{min}}$: *minimum monthly temperature* ; température mensuelle minimale.

Tx ou $\mathbf{T_{max}}$: *maximum monthly temperature* ; température mensuelle maximale.

Ty : *monthly climatic data extracted from the high-resolution European grids (Tyndall)* ; données climatiques extraites à partir du modèle européen à haute résolution (Tyndall).

W ou **RW** : *ring width* ; largeur de cerne (LC).

Table des matières générale

1 Introduction 33

1.1 Instabilité environnementale et croissance des essences forestières tempérées 37

1.2 Cadre méthodologique : la dendroécologie 42

1.3 Variations climatiques et dendroécologie 46

1.4 Vers une nouvelle stratégie d'analyse ? 49

1.5 Objectifs et plan général de la thèse 51

2 Présentation des jeux de données et précision méthodologique 55

2.1 Sources des données 59

2.2 Variations des protocoles de récolte et de mesure des données *croissance* 64

2.3 Méthodologie d'évaluation des relations cerne-climat 71

3 Analyse multispécifique des relations cerne-climat à larges échelles écologiques et temporelles 93

3.1 Instabilité climatique et instabilité des relations cerne-climat 97

3.2 Synthèse des résultats 101

3.3 Contributions scientifiques 129

4 Amélioration de l'estimation des relations cerne-climat 247

4.1 Les sources d'erreur de l'estimation d'un coefficient de corrélation *Bootstrap* 251

4.2 Synthèse des résultats 255

4.3 Contributions scientifiques 269

5 Conclusions et perspectives 353

5.1 Rappel des objectifs 357

5.2 Principaux résultats et conclusions 358

5.3 Perspectives suggérées 361

6 Références 367

7 Annexes 391

7.1 Données supplémentaires des articles [Supplementary files] 395

7.2 Autres annexes 437

1 INTRODUCTION

Table des matières du chapitre 1

1.1 Instabilité environnementale et croissance des essences forestières tempérées.....37
1.1.1 Changements environnementaux et dérive climatique 37
1.1.1.1 Observations passées.....37
1.1.1.2 Prédictions futures en Europe.....38
1.1.1.3 Spécificités de la dérive climatique.....38
1.1.2 Développement et survie des arbres forestiers sous un climat instable.....39
1.1.2.1 Concept de niche écologique 39
1.1.2.2 Spécificités des essences longévives ligneuses 39
1.1.2.3 Evidence d'un impact des changements climatiques sur le développement et survie des arbres forestiers tempérés 41

1.2 Cadre méthodologique : la dendroécologie 42
1.2.1 Propriétés de la largeur de cerne 42
1.2.2 Modèle conceptuel de Cook (1985) 43
1.2.3 Les signaux objectifs en dendroécologie 44
1.2.4 Une approche à l'échelle de la population.....45

1.3 Variations climatiques et dendroécologie.....46
1.3.1 Les principes fondamentaux de la dendroécologie.....46
1.3.2 Variations climatiques et variations de la réponse au climat.....48

1.4 Vers une nouvelle stratégie d'analyse ?.....49

1.5 Objectifs et plan général de la thèse 51

1.1 INSTABILITE ENVIRONNEMENTALE ET CROISSANCE DES ESSENCES FORESTIERES TEMPEREES

1.1.1 CHANGEMENTS ENVIRONNEMENTAUX ET DERIVE CLIMATIQUE

1.1.1.1 OBSERVATIONS PASSEES

Depuis le début de l'ère industrielle, située vers le milieu du 19ème siècle, le développement des activités humaines a été et est toujours à l'origine de modifications du milieu (Vitousek et al., 1997 ; Weart, 2010). L'action humaine sur l'environnement peut se diviser en deux points : (1) une action **directe** liée à l'utilisation propre du milieu, *i.e.* la rationalisation de la production, l'expansion des infrastructures, l'exploitation de nouvelles ressources et de nouveaux sites ; (2) une action **indirecte** liée aux rejets d'exploitation, tels que les émissions dans l'atmosphère de particules réactives (azote, soufre, etc.) et de gaz à effets de serre (dioxyde de carbone et méthane principalement). Vitousek et al. (1997) estiment qu'un tiers à la moitié de la surface terrestre a été transformée par les actions humaines, qu'elles soient directes ou indirectes. La majeure partie des **particules** émises dans l'atmosphère se dépose à la surface de la terre, notamment lors d'épisodes pluvieux, à proximité des sources mais également dans des zones éloignées (Galloway et al., 2004). A l'échelle mondiale, les dépôts atmosphériques ont quadruplé entre 1860 et 2000, avec des régions où ils ont été multipliés par huit à dix (Amérique du Nord, Europe, Asie Orientale, Inde) (Galloway et al., 2004). A ces dépôts viennent s'ajouter les intrants relatifs à l'intensification de l'agriculture (Boyer et al., 2004 ; Green et al., 2004). L'ensemble de ces apports artificiels altère les cycles biogéochimiques naturels (Canfield et al., 2010). Les **gaz à effets de serre**, et notamment le dioxyde de carbone (CO_2), modifient le bilan radiatif de la Terre et perturbent le climat (Arrhenius, 1896 ; Berger et Tricot, 1992 ; Rodhe et al., 1997 ; Weart, 2010). Depuis 1958, l'observatoire de Mauna Loa mesure directement le taux atmosphérique de CO_2 (http://www.esrl.noaa. gov/gmd/ccgg/trends/) et révèle une hausse exponentielle (Keeling et al., 1976 ; Patra et al., 2005 ; Thoning et al., 1989). En effet, la concentration est passée de 280 à 315 ppm (+35 ppm) entre 1850 et 1960, contre une hausse de 75 ppm entre 1960 et 2011, le taux actuel étant légèrement supérieur à 390 ppm (Arora et Boer, 2010 ; Vermeulen et al., 2011). D'autres études ont confirmé l'augmentation exponentielle de la concentration atmosphérique de ces gaz et précisé leur rôle dans les modifications récentes et brutales du climat : une augmentation du taux de CO_2 atmosphérique entraîne une élévation de la température qui devrait conduire, à son tour, à une modification globale du régime des précipitations (Cubasch et Meehl, 2001 ; Giorgi et al., 2004a ; Giorgi et al., 2004b ; International Panel on Climate Change, 2007).

La température à la surface du globe a augmenté en moyenne de 0,75 °C au cours du siècle dernier (International Panel on Climate Change, 2007). Ce réchauffement n'a pas été continu dans le temps, trois phases pouvant être distinguées : (1) 1905-1940 avec une hausse de 0,30 °C ; (2) 1940-1980 avec une baisse légère de 0,15 °C ; et (3) 1980-2005 avec une hausse de l'ordre de

0,67 °C, soit 0,27 °C par décennie. Ce réchauffement récent, plus marqué dans l'hémisphère nord que dans l'hémisphère sud (0,33 °C par décennie contre 0,13 °C), se distingue des précédentes fluctuations du climat par sa rapidité et son intensité, qui en font un évènement brutal (Büntgen et al., 2011). Les évolutions des précipitations sont quant à elles plus complexes. Par exemple, en Europe et sur la période 1961-1990, Giorgi et al. (2004a) ont mis en évidence des différences marquées entre les saisons et dans l'espace. Globalement, les instabilités des pluies ont été plus fortes en automne et hiver, avec des baisses dans le sud de l'Europe (Péninsule Ibérique, Italie, Turquie, Péninsule des Balkans : -0.05 à -0.35 mm/jour/décennie), des hausses légères sur la façade atlantique (Iles Britanniques et France : +0.04 à 0.25 mm/jour/décennie) et une relative stabilité ailleurs (Europe Centrale et de l'Est, Alpes).

1.1.1.2 PREDICTIONS FUTURES EN EUROPE

Cette instabilité environnementale observée durant le siècle dernier va certainement se prolonger au cours du siècle à venir, mais dans des proportions variables selon le facteur considéré. Ainsi, d'ici à la 2100, le taux de CO_2 atmosphérique est supposé augmenter de 400 à 700 ppm et ce de façon relativement **homogène** à l'échelle mondiale (International Panel on Climate Change, 2007). Concernant les températures, les scénarii prévoient une hausse de 2 à 5 °C, mais avec de **fortes hétérogénéités** spatiales et saisonnières. En Europe, les simulations prédisent une hausse de température moyenne annuelle de 2,7 à 4,5 °C (Giorgi et al., 2004b). Les températures sembleraient augmenter plus fortement en été (+3,5 à 6,5 °C contre +2,0 à 4,5 °C pour les autres saisons), et sur le pourtour méditerranéen et en Europe de l'Est (réchauffement plus intense de 0,8 à 2,5 °C par rapport aux autres zones géographiques). L'évolution des précipitations est à nouveau plus complexe, avec cependant une baisse généralisée en été (-30 à -45 %), une relative stabilité en automne (0 à -10 %) et au printemps (-15 à +15 %), et une légère hausse en hiver (+15 %). Le pourtour méditerranéen et la façade atlantique présenteraient une baisse estivale plus marquée (-40 à -45 % contre -10 à -30 % ailleurs). Ces modifications des caractéristiques climatiques moyennes seraient également accompagnées une augmentation de la fréquence d'évènements extrêmes tels que les chaleurs et les sécheresses estivales.

Si les scénarii semblent s'accorder sur une poursuite voire une intensification des tendances climatiques du 20ème dans le futur, il n'en est rien pour les dépôts atmosphériques. En effet, la politique mise en place à la fin des années 1980 et visant à réduire les émissions industrielles et ainsi les dépôts a porté ses fruits, avec une diminution forte depuis 15 ans. Les prévisions sont également optimistes, avec un niveau qui devrait rester **stable en Europe** (Galloway et al., 2004). Notons ici qu'une stabilisation des dépôts atmosphériques n'implique pas pour autant un « retour à la normale » des cycles biogéochimiques, puisque ceux-ci sont sensibles au cycle de l'eau, lui-même fortement lié aux instabilités climatiques (Kreuzwieser et Gessler, 2010)

1.1.1.3 SPECIFICITES DE LA DERIVE CLIMATIQUE

Parmi les facteurs environnementaux précédemment évoqués, l'instabilité climatique se démarque pour deux raisons majeures :

- contrairement aux dépôts atmosphériques, les modèles prévoient une poursuite de l'instabilité du climat ;
- contrairement à l'augmentation du taux de CO_2 atmosphérique, les changements climatiques présentent une forte hétérogénéité spatiale.

Ainsi, s'il apparaît nécessaire d'analyser l'impact des changements environnementaux sur le fonctionnement de la biosphère, il semble crucial de porter une attention particulière aux conséquences de la dérive climatique. En effet, sa variabilité spatio-temporelle forte laisse présager un large panel de réponses selon la localisation géographique et l'espèce considérées.

1.1.2 DEVELOPPEMENT ET SURVIE DES ARBRES FORESTIERS SOUS UN CLIMAT INSTABLE

1.1.2.1 CONCEPT DE NICHE ECOLOGIQUE

Toute modification du milieu a un impact sur le développement des espèces végétales. Chaque espèce peut croître et se reproduire indéfiniment dans une certaine gamme de conditions écologiques, que l'on définit classiquement comme sa « niche écologique » (Hutchinson, 1957 ; Lenoir, 2008). Ces conditions peuvent être divisées en deux catégories : (1) les facteurs abiotiques qui regroupent les caractéristiques physiques du milieu et permettent de définir la niche théorique (ou fondamentale) de l'espèce ; (2) les facteurs biotiques qui rassemblent les interactions avec les autres organismes vivants et permettent de définir la niche réalisée (ou effective). Celle-ci est généralement plus restreinte que la niche théorique, en lien avec les phénomènes de compétition interspécifiques observés au sein des communautés végétales (Goldberg, 1985 ; Goldberg et Barton, 1992 ; Weiher et al., 1998). A cette compétition viennent s'ajouter les pressions animales (piétinements, abroutissements) qui peuvent également limiter le développement de l'espèce. Enfin, la variabilité spatiale du milieu et le développement de l'Homme (villes, agriculture, plantations forestières) peuvent constituer des barrières physiques à la dissémination de l'espèce et à nouveau réduire la niche réalisée par une incapacité de colonisation.

Les changements climatiques en cours et leur forte hétérogénéité spatiale questionnement la communauté scientifique sur la capacité différentielle des espèces à faire face à ces nouvelles conditions de croissance (Bréda et al., 2006 ; Lindner et al., 2010). Ces modifications environnementales peuvent être directes, avec des levées ou des renforcements de contraintes physiques de croissance (chaleurs, apports en eau), ou bien indirectes, avec une variation de la compétitivité de chaque espèce au sein de la communauté végétale (Bontemps et al., 2011a ; Hughes, 2000).

1.1.2.2 SPECIFICITES DES ESSENCES LONGEVIVES LIGNEUSES

Face aux changements rapides des conditions environnementales et notamment climatiques, deux réactions des espèces végétales peuvent être envisagées :

- **la conservation de la niche écologique** : cette hypothèse stipule que les besoins écologiques des végétaux sont stables dans le temps (Martinez-Meyer et Peterson, 2006 ;

Martinez-Meyer et al., 2004 ; Peterson et al., 1999). Une modification de l'environnement conduit ainsi à une modification de la croissance et/ou de la distribution géographique des espèces.

- **la conservation de la distribution** : cette hypothèse stipule que les besoins écologiques des espèces peuvent varier dans le temps, leur permettant ainsi de persister et de maintenir leur rythme de croissance en un point donné malgré les instabilités environnementales. Trois mécanismes majeurs peuvent être distingués : (i) la variabilité génotypique qui induit des différences morphologiques et physiologiques entre les individus d'une même population, permettant à certains d'entre eux de faire face aux variations rapides de l'environnement (Christophel et Gordon, 2004 ; Jump et Penuelas, 2005 ; Meier et Leuschner, 2008 ; Walbot, 1996) ; (ii) la plasticité phénotypique qui permet à chaque individu de faire varier ses caractéristiques morphologiques et physiologiques dans le temps pour s'acclimater à de nouvelles conditions écologiques ; (iii) l'adaptation génétique, qui admet que les individus sont d'autant plus capables de se reproduire qu'ils sont adaptés à leur environnement, tendant ainsi vers une sélection des individus les plus résistants *via* les cycles de reproduction. Du fait de l'importance croissante et de la rapidité des changements climatiques de ces dernières décennies, il est peu probable que les espèces végétales longévives disposent de suffisamment de temps pour s'adapter génétiquement (Etterson et Shaw, 2001), étant donné l'échelle à laquelle de telles modifications s'opèrent dans le patrimoine génétique des individus (Davis et al., 2005). Sous l'hypothèse d'une conservation de la distribution, il est donc envisageable que les mécanismes sous-jacents majeurs soient la variabilité génotypique entre individus et la plasticité phénotypique (ou acclimatation) (Jump et Penuelas, 2005).

Il est raisonnable de penser qu'à l'échelle de la décennie, les espèces végétales conservent leur niche écologique (Martinez-Meyer et Peterson, 2006 ; Martinez-Meyer et al., 2004 ; Peterson et al., 1999), et que l'impact des changements climatiques sur leur développement et leur survie puisse être apprécié par des modifications de la distribution, du rythme de croissance et de la phénologie. Cependant, au sein d'une population, des différences de sensibilité à l'environnement peuvent être observées en lien avec la variabilité génotypique, *i.e.* la capacité propre à chaque individu à tolérer une variation des conditions environnementales.

Les arbres se démarquent des autres espèces végétales par leur durée de vie élevée et leur faible capacité de dispersion (Aitken et al., 2008). **Ce caractère « statique » laisse supposer que l'impact des changements climatiques sur le développement et la survie des espèces ligneuses longévives se traduisent d'abord par une modification de la croissance et de la phénologie avant une modification de la distribution** (Fritts, 1976), cette dernière impliquant des phénomènes massifs de colonisation et de mortalité aux marges des aires de répartition. De plus, grâce à leur taille et leur durée de vie, les arbres peuvent stocker puis remobiliser de grandes quantités d'eau, de nutriments (Cooke et al., 2003 ; Cooke et Weih, 2005 ; Millard et Grelet, 2010) et d'hydrates de carbone (Barbaroux et Bréda, 2002 ; Galiano et al., 2011) pour assurer le bon fonctionnement des divers organes lors d'épisodes de stress environnemental, limitant ainsi l'impact négatif de ces derniers sur leur vitalité.

Hors marges d'aire de répartition, les essences sont ainsi soumises aux changements climatiques sans que ceux-ci soient suffisamment extrêmes pour leur être fatal. A défaut de pouvoir migrer rapidement, les arbres ajustent leur cycle annuel de croissance et de phénologie aux variations interannuelles du climat mais aussi aux modifications à moyen et long termes du milieu relatives à la dérive climatique. **Cette dérive modifie donc peu à peu la hiérarchie des facteurs contrôlant la croissance**. Par exemple, le réchauffement observé au cours des dernières décennies se traduit le plus souvent par une levée de contrainte thermique dans les contextes les plus froids (haute altitude ou latitude) (Cooper, 1986 ; D'Arrigo et al., 2008 ; Kharuk et al., 2010a ; Zhang et Wilmking, 2010) et à un renforcement de la contrainte hydrique dans les conditions chaudes et/ou xériques (cas du climat méditerranéen) (Jump et al., 2006 ; Macias et al., 2006 ; Piovesan et al., 2008). La dérive climatique, en plus d'être spatialement hétérogène, peut ainsi avoir des conséquences très variées sur la croissance des arbres selon les caractéristiques initiales du climat régional. Notons ici que ces conséquences peuvent être modulées localement par les conditions stationnelles, et notamment pédologiques (Bréda, 1998 ; Lebourgeois et al., 2005 ; Moir et al., 2011). Sous l'hypothèse d'un prolongement futur et d'une accélération de la dérive climatique, il apparaît essentiel de quantifier la réponse actuelle des essences aux variations du climat afin de pouvoir anticiper leur impact sur la croissance, la vitalité et la pérennité de ces espèces ligneuses (Allen et al., 2010 ; Lindner et al., 2010 ; Smith, 2011).

1.1.2.3 EVIDENCE D'UN IMPACT DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES SUR LE DEVELOPPEMENT ET SURVIE DES ARBRES FORESTIERS TEMPERES

Les premiers travaux scientifiques mettant en évidence une instabilité temporelle de la croissance des essences remontent au milieu des années 1980 (Becker, 1989 ; Cooper, 1986 ; Lamarche et al., 1984 ; Wigley et al., 1984b). Ces travaux, fondés sur une approche dendroécologique, ont révélé une augmentation de la largeur de cerne au cours du 20ème siècle, attribuée aux changements climatiques ou à l'augmentation du taux de CO_2 atmosphérique. Depuis, les études visant à quantifier l'effet des changements environnementaux sur le développement et survie des arbres forestiers tempérés se sont multipliés, au même titre que les *proxies* utilisés. Ainsi, en Europe, des modifications d'aires de répartition ont été observées (Badeau et al., 2005 ; Lenoir et al., 2008 ; Morin et al., 2008 ; Parmesan et Yohe, 2003 ; Piedallu et al., 2009 ; Root et al., 2003), de même que des modifications de composition des communautés végétales (Bertrand et al., 2011), un allongement de la saison de végétation (Chuine et al., 2010 ; Lebourgeois et al., 2010a ; Linderholm, 2006 ; Vitasse et al., 2009a), des modifications physiologiques avec notamment une hausse de l'efficience d'utilisation de l'eau (Andreu-Hayles et al., 2011 ; Maseyk et al., 2011 ; Penuelas et al., 2011 ; Penuelas et al., 2008 ; Sun et al., 2010), des modifications anatomiques du bois (Battipaglia et al., 2010 ; Fonti et al., 2007 ; Franceschini et al., 2010), et des changements de productivité (Boisvenue et Running, 2006 ; Bontemps et al., 2009 ; Charru et al., 2010 ; Jump et al., 2006 ; Spiecker, 1999 ; Spiecker et al., 1996). Si ces travaux révèlent pour majorité de fortes instabilités temporelles des caractéristiques des différents *proxies*, ils ne s'accordent pas sur leur déterminisme environnemental. En effet, l'analyse *in situ* ne permet pas de décorréler les facteurs du milieu régulant le développement des espèces et de quantifier finement leur rôle respectif ainsi que leurs possibles interactions (D'Arrigo et al., 2008 ; Jacoby et D'Arrigo, 1997). L'importance des températures (D'Arrigo et al., 2008 ; Lebourgeois et al., 2010a ;

Lenoir et al., 2008), du régime hydrique (Gea-Izquierdo et al., 2011 ; Maseyk et al., 2011 ; Scharnweber et al., 2011), de l'augmentation du taux de CO_2 (Becker et al., 1994 ; Gedalof et Berg, 2010 ; Keenan et al., 2011 ; Lamarche et al., 1984 ; Wigley et al., 1984b) et des dépôts atmosphériques (Bontemps et al., 2011b ; Elling et al., 2009 ; Pinto et al., 2007 ; Savva et Berninger, 2010 ; Tatarinov et al., 2011) a notamment été soulignée.

Remarque : les apports des études dendroécologiques sont nombreux et essentiels dans la compréhension de l'impact des changements environnementaux sur la croissance et la vitalité des essences forestières, et feront l'objet d'un chapitre à part entière dans ce travail de thèse (cf. **chapitre 3.3.1**)

1.2 CADRE METHODOLOGIQUE : LA DENDROECOLOGIE

La méthodologie utilisée dans ce travail est détaillée dans le **chapitre 2.3**. La présentation ci-après décrit les grandes lignes de l'approche dendroécologique, à titre introductif.

1.2.1 PROPRIETES DE LA LARGEUR DE CERNE

Hors contexte tropical, la variation du climat au cours de l'année impose à la végétation une période de croissance (saison de végétation) et une période de repos. Bien que la durée de cette saison de végétation diminue généralement avec l'altitude et la latitude (Lebourgeois et al., 2010a ; Moser et al., 2010 ; Vitasse et al., 2011), il est courant de considérer qu'elle s'étend d'avril à septembre. Durant l'automne, la rudesse du climat conduit à l'arrêt ou à la forte réduction de la croissance des essences. Ainsi, les arbres produisent chaque année un cerne, dont la largeur résulte des variations interannuelles des conditions environnementales et des processus physiologiques propres à l'arbre (Cook, 1985 ; Fritts, 1976 ; Schweingruber, 1990). A chaque arbre correspond ainsi une chronologie de largeurs de cerne qui peut être utilisée comme un témoin des variations passées de la réponse aux instabilités environnementales.

De part sa propriété intégratrice ainsi que sa facilité d'accès (méthode non destructive de carottage des arbres), la largeur de cerne est devenu le *proxy* le plus fréquemment utilisé pour analyser les relations entre la croissance des espèces et les variations du climat. D'ailleurs, la dendrochronologie, discipline scientifique ayant pour objet l'étude des séries de cernes, connaît un véritable essor depuis une vingtaine d'années. Ses atouts majeurs sont de pouvoir (i) analyser les variations de croissance en conditions naturelles sur des périodes rétrospectives longues, (ii) répéter facilement les campagnes de récolte de données pour couvrir une gamme large de contextes écologiques et d'essences, et (iii) traiter des données pour lesquelles le temps et l'espace sont parfaitement contrôlés (Cook et Kairiukstis, 1990 ; Fritts, 1976). Son principal inconvénient concerne la propriété intégratrice des signaux environnementaux et physiologiques de la largeur de cerne qui implique que le signal objectif que l'on souhaite étudier est bruité.

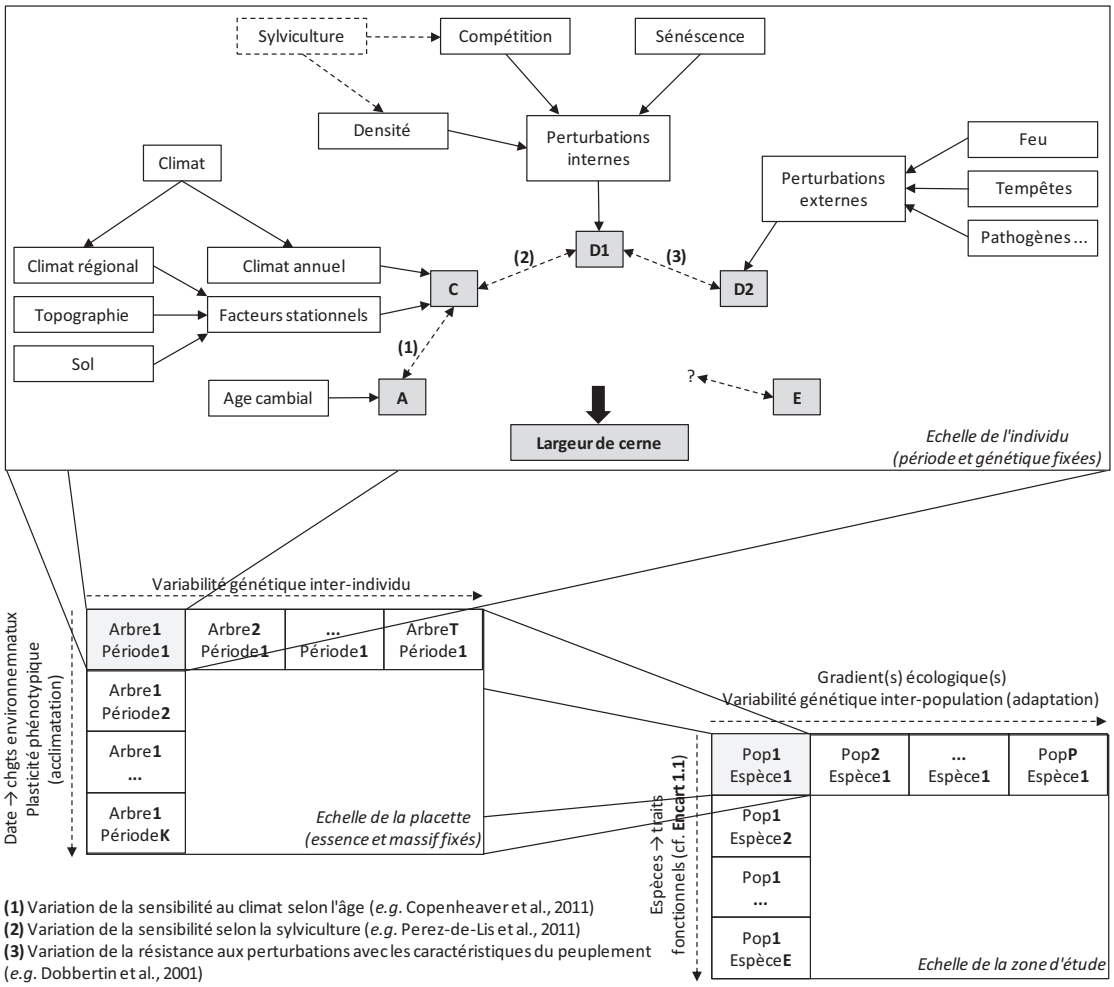


Figure 1.1 : Contexte général de l'étude et présentation des différents facteurs de la variabilité de la largeur de cerne. *Les notes (1) à (3) illustrent quelques interactions possibles entre les cinq catégories de signal du modèle de Cook (1985). Pop : population d'arbres.*

1.2.2 MODELE CONCEPTUEL DE COOK (1985)

Cook (1985) propose un modèle linéaire conceptuel qui classe les signaux influençant la largeur de cerne d'un arbre poussant au sein d'un peuplement en cinq catégories (**Figure 1.1**) :

$$LC = C + A + D1 + D2 + E \qquad [1.1]$$

avec,

- *LC*, la largeur mesurée du cerne étudié et supposé correctement daté ;
- *C*, la part de la croissance relative aux variations climatiques communes à tous les arbres du peuplement, incluant les arrière-effets dus à la physiologie de l'espèce et les

interactions entre le climat et les conditions écologiques locales (profondeur du sol, acidité, pente, etc.). **Il s'agit donc ici de la part de la croissance liée au signal environnemental commun à tous les arbres** ;

- *A*, la tendance de croissance relative à l'effet « âge » ;
- *D1*, la part relative aux perturbations internes à la communauté forestière. Sont regroupés dans cette catégorie les facteurs liés aux caractéristiques de la végétation mais indépendantes de l'environnement (sylviculture, sénescence des arbres dominants, etc.) ;
- *D2*, la part relative aux perturbations externes à la communauté forestière. Sont regroupés dans cette catégorie les facteurs environnementaux qui sont indépendants de la végétation (feux, tempêtes, agents pathogènes, pullulations d'insectes, etc.) ;
- *E*, la part relative aux autres facteurs propres à chaque arbre (résiduelle).

Cook (1985) rappelle que ce modèle linéaire est strictement théorique et que la largeur de cerne résulte de l'effet propre des signaux de chacune des cinq catégories, mais également de leurs nombreuses interactions (**Figure 1.1**). Ce modèle permet en revanche d'illustrer simplement le principe général de sélection du ou des signaux objectifs en dendrochronologie.

1.2.3 LES SIGNAUX OBJECTIFS EN DENDROECOLOGIE

La dendrochronologie est une discipline vaste qui consiste à analyser les chronologies de largeurs de cerne. Les domaines d'application sont très nombreux (géologie, anthropologie, climatologie). Parmi eux, la dendroécologie se rapporte à « *l'étude des relations spatio-temporelles entre les végétaux ligneux et leur habitat* » (Payette et Filion, 2011). Cette discipline se concentre sur l'influence des signaux environnementaux communs à tous les arbres d'une communauté : les signaux climatiques et leurs interactions avec les conditions écologiques locales (*C*), mais aussi les perturbations à grandes échelles externes à la communauté forestière (*D2*). Une stratégie d'échantillonnage appropriée permet de contrôler pour tout ou partie l'une de ces deux catégories de signaux pour n'étudier que le signal objectif (**cf. chapitre 2.3**). La force des signaux des autres catégories (*A*, *D1* et *E*) est classiquement réduite grâce à des procédures de standardisation des séries et de construction d'une chronologie moyenne de croissance à partir des séries individuelles. **Dans le présent travail, nous cherchons d'abord à analyser la variabilité spatio-temporelle de la réponse au climat des essences forestières tempérées ; les signaux objectifs sont ainsi regroupés dans la catégorie *C*.**

La dendroécologie utilise généralement des modèles statistiques, les **fonctions de réponse ou de corrélation** (Blasing et al., 1984 ; Gray et al., 1981 ; Guiot, 1991), pour évaluer les relations cerne-climat. Plus précisément, ces fonctions quantifient la force de la corrélation entre la chronologie moyenne de croissance, supposée contenir les signaux de la catégorie *C*, et les séries météorologiques (**cf. chapitre 2.3**). Depuis environ 10 ans, elles sont devenues un des principaux outils d'analyse pour évaluer l'impact des changements climatiques sur la croissance des arbres (Biondi, 1997 ; D'Arrigo et al., 2008).

1.2.4 UNE APPROCHE A L'ECHELLE DE LA POPULATION

Du fait du calcul d'une chronologie moyenne de croissance à partir des séries individuelles de largeurs de cerne standardisées (**cf. chapitre 2.3**), la dendroécologie s'intéresse à la réponse **moyenne** au climat d'un nombre fini d'individus et consiste donc en une approche « population » des relations cerne-climat (Cook et Kairiukstis, 1990 ; Fritts, 1976 ; Payette et Filion, 2011). La résolution de l'analyse ne permet pas de traiter les différences de réponse entre individus (**Figure 1.2**). En revanche, elle peut mettre en évidence l'effet de la variabilité génotypique entre plusieurs populations si les conditions climatiques sont parfaitement contrôlées ; ces études sont généralement conduites en conditions contrôlées (Becker, 1970 ; Bruschi, 2010 ; Morin et al., 2010). Les études *in situ*, telles que la notre, ne distinguent pas proprement les effets « climatiques » et « variabilité génotypique ». En d'autres termes, lorsqu'une différence de réponse au climat est observée entre deux populations, celle-ci contient l'effet de la variation des conditions climatiques et l'effet de la variabilité génétique. Ce dernier peut être supposé atténuer la différence de réponse strictement liée au climat, les individus poussant dans un lieu donné pouvant être considérés comme les mieux adaptés (ou tout du moins acclimatés) aux conditions environnementales locales (**Figure 1.3**).

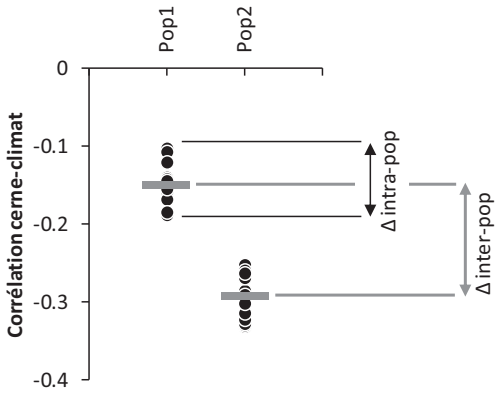


***Figure 1.2** : **Illustration des variabilités intra- et inter-population de la sensibilité au climat**. La variabilité intra-population de la corrélation cerne-climat correspond à une variabilité génétique entre les individus ; la variabilité inter-population (Pop1 et Pop2) de la corrélation correspond aux effets combinés de la variation (i) des conditions du milieu et (ii) du patrimoine génétique (adaptation aux conditions locales).*

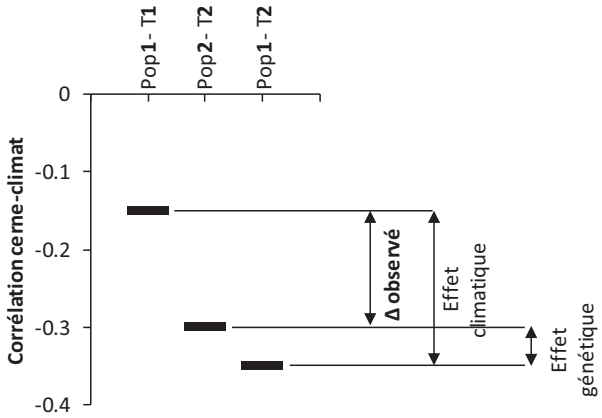


***Figure 1.3 : Illustration des effets combinés de la variation (i) des conditions du milieu (effet climatique) et (ii) de la population (effet génétique,* i.e. *adaptation aux conditions locales) sur la variabilité inter-population de la sensibilité au climat.** La population Pop1 est adaptée à la température T1, la population Pop2 à la température T2 (T2 > T1). La combinaison Pop1 - T2 correspond à la réponse supposée de la population Pop1 sous un climat de température T2.*

1.3 VARIATIONS CLIMATIQUES ET DENDROECOLOGIE

1.3.1 LES PRINCIPES FONDAMENTAUX DE LA DENDROECOLOGIE

La dendroécologie analyse les relations cerne-climat et leurs modulations par les conditions écologiques locales (signaux de la catégorie *C*). Pour pouvoir accorder une valeur générale aux résultats obtenus, cette discipline se fonde sur deux principes majeurs : le principe d'uniformité et le principe du facteur limitant (Fritts, 1976).

- **Le principe d'uniformité** *[inspiré de Fritts (1976), chapitre 1.IV.A]* : celui-ci stipule que les processus physiques et biologiques qui relient **aujourd'hui** les variations environnementales aux variations de croissance de l'arbre sont les mêmes que dans le **passé**. Cela n'implique pas que le climat soit stable dans le temps ou dans l'espace, mais seulement que **les différents facteurs limitants affectent les différents processus biologiques de la même manière en tout point de l'espace et du temps** (**Figure 1.4**). Seules la localisation, la fréquence et l'intensité de ces facteurs limitants peuvent changer. Par conséquent, les relations cerne-climat établies dans **un contexte climatique donné** peuvent être extrapolées aux zones géographiques ou aux périodes présentant des caractéristiques climatiques proches (niveau moyen des facteurs, variabilité inter-annuelle). Sous l'hypothèse d'une largeur de cerne limitée par un facteur **unique**, la relation cerne-facteur est fixée et le déplacement dans l'espace et dans le temps se traduit par un déplacement sur la courbe de réponse en fonction de la variation du facteur (**Figure 1.4**). Cependant, en milieu naturel, les facteurs influant la croissance sont multiples, ce qui conduit au principe du facteur limitant.

- **Le principe du facteur limitant** *[inspiré de Fritts (1976), chapitre 1.IV.B]* : celui-ci stipule qu'un processus biologique, comme la croissance, ne peut pas s'opérer plus rapidement que ne l'autorise le facteur physique le plus limitant. Les mêmes facteurs peuvent être limitants quelle que soit l'année considérée, mais l'intensité et la durée de leur effet limitant peuvent fortement varier d'une année à l'autre. Si l'un de ces facteurs change dans l'espace ou dans le temps, la croissance de la plante augmentera jusqu'à ce qu'un autre facteur devienne limitant. L'exemple classique d'une substitution de contrainte climatique est le gradient latitudinal ou altitudinal (**Figure 1.5**) (Boisvenue et Running, 2006). En contexte boréal (*i.e.* froid et humide), la largeur de cerne est généralement thermo-dépendante, c'est-à-dire que les faibles températures limitent la croissance radiale ; en contexte méditerranéen (*i.e.* chaud et sec), la croissance est souvent pluvio-dépendante bien qu'un effet négatif des températures soit fréquemment observé, les facteurs hydriques et thermiques n'étant pas indépendants ; enfin, en contexte tempéré, la largeur de cerne dépend à la fois, mais plus faiblement, des températures et des précipitations. Rappelons ici que la sensibilité aux facteurs climatiques peut être modulée par les conditions locales, l'importance de ces conditions étant généralement d'autant plus fortes que le climat est limitant.

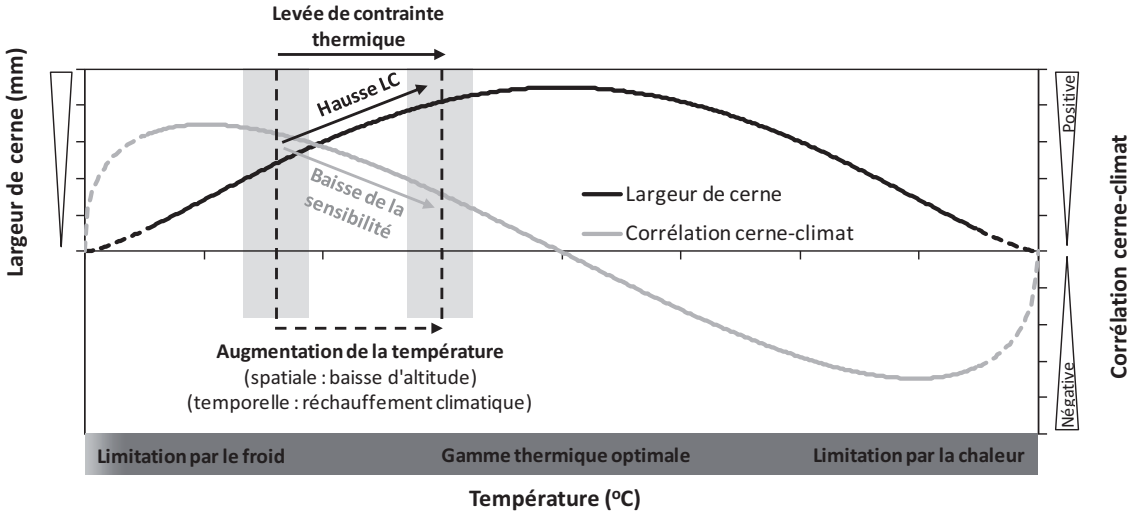


Figure 1.4 : Variation de la largeur de cerne (trait noir) et de la corrélation cerne-climat (trait gris) le long d'un gradient de température. *La corrélation cerne-climat est définie comme la dérivée première de la largeur de cerne (LC), puisqu'elle quantifie la variation de la LC par unité de température. Cette figure illustre également l'effet d'un réchauffement sur la modification de la LC et de la corrélation cerne-climat.*

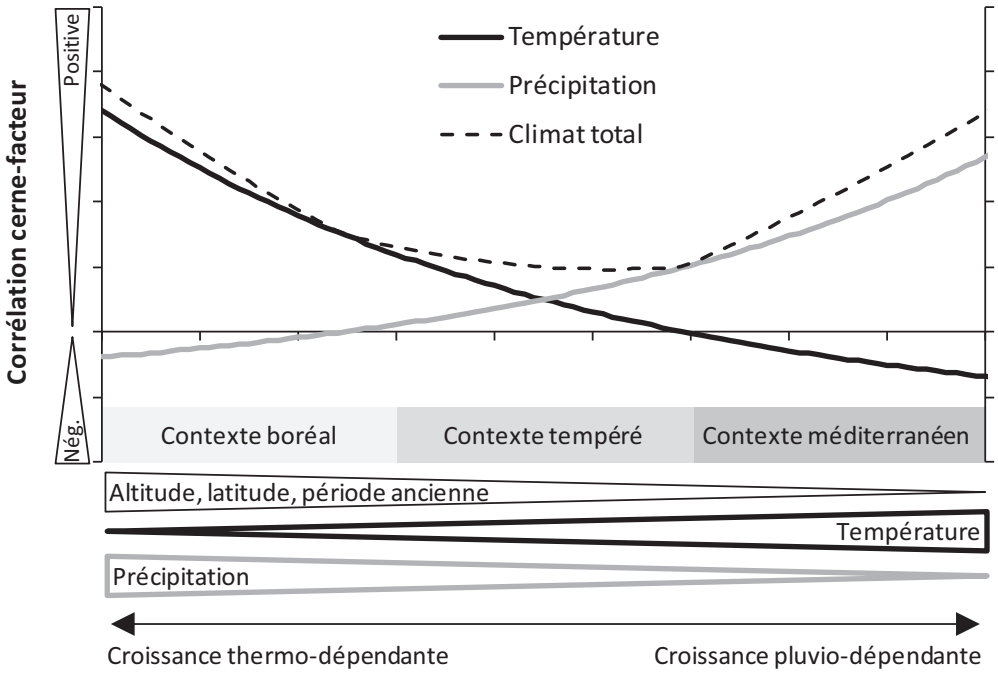


Figure 1.5 : Substitution de contraintes climatiques sur la croissance radiale *le long d'un double gradient de baisse des températures et de hausse des précipitations (gradient latitudinal ou altitudinal).*

1.3.2 VARIATIONS CLIMATIQUES ET VARIATIONS DE LA REPONSE AU CLIMAT

Les variations climatiques peuvent être spatiales et temporelles. Jusqu'au milieu des années 1990, seul l'effet de la variabilité spatiale était étudié au travers de la comparaison des relations cerne-climat établies pour des peuplements échantillonnés le long d'un ou plusieurs gradients climatiques (Gutiérrez, 1988 ; Pilcher et Gray, 1982 ; Tessier et al., 1994). La problématique de la non-stationnarité temporelle de la réponse a été abordée au milieu des années 1980 (Visser, 1986). Afin d'analyser d'éventuelles instabilités temporelles de sensibilité en lien avec les changements globaux, Biondi (1997) propose le calcul de fonctions de réponse (ou de corrélation) sur des périodes successives. L'idée générale est d'obtenir un jeu de coefficients de corrélation cerne-climat pour chacune de ces périodes, de les comparer et de relier les instabilités aux variations environnementales. Cette méthode est depuis largement utilisée pour quantifier les variations temporelles de la réponse au climat (Büntgen et al., 2008 ; D'Arrigo et al., 2008 ; Driscoll et al., 2005 ; Fang et al., 2010 ; Wilson et al., 2007 ; Wilson et Elling, 2004 ; Zhang et Wilmking, 2010). Les instabilités temporelles ont surpris par leur magnitude. La review de D'arrigo et al. (2008) rassemble plusieurs cas d'inversions de corrélations cerne-climat au cours du 20ème siècle, notamment avec les températures. En effet, même si certaines observations sont contradictoires, la plupart des études menées en contextes boréal et montagnard révèlent une baisse de sensibilité de la croissance, ce résultat étant interprété comme une levée de contrainte thermique induite par le réchauffement climatique. En contexte pluvio-limitant (*e.g.* méditerranéen), les études montrent généralement une hausse de la sensibilité à la sécheresse ou à la chaleur estivale au cours du siècle dernier ; la hausse des températures ayant conduit à un renforcement des contraintes hydrique et thermique estivales (Andreu et al., 2007 ; Dolezal et al., 2010 ; Macias et al., 2006).

Ces instabilités, regroupées aujourd'hui sous le terme de « divergence », impliquent que la sensibilité au climat estimée par les approches dendrochronologiques dépend fortement de la période considérée. L'hypothèse la plus fréquemment rencontrée est celle d'une modification temporelle de la hiérarchie des facteurs limitants la croissance (levée, renforcement ou substitution de contrainte), cette modification pouvant être conceptualisée par un déplacement sur la courbe de réponse d'une essence à chaque facteur climatique suite à la modification du climat (**Figure 1.4**) (Driscoll et al., 2005 ; Wilmking et Myers-Smith, 2008 ; Wilson et Elling, 2004 ; Zhang et al., 2009). D'autres études interprètent ce phénomène de divergence comme un écart au principe d'uniformité exposé par Fritts (1976), *i.e.* que les différents facteurs limitants n'affecteraient pas les différents processus biologiques de la même manière dans le temps (Carrer et al., 2010 ; Carrer et Urbinati, 2006 ; D'Arrigo et al., 2008). Cette hypothèse impliquerait que les changements climatiques seraient à l'origine de modifications de la physiologie des espèces. Quelle qu'en soit l'explication, le phénomène de divergence pourrait remettre en question le caractère universel des résultats obtenus, et ainsi partiellement invalider les reconstructions climatiques multi-centenaires établies à partir de chronologies maîtresses (Daux et al., 2011 ; Gunnarson et al., 2011 ; Loehle, 2009 ; Shi et al., 2010), les prévisions de croissance des forêts (Keenan et al., 2011) et de séquestration de carbone (Davi et al., 2006 ; Delpierre et al., 2009b ; Peng et al., 2009).

1.4 VERS UNE NOUVELLE STRATEGIE D'ANALYSE ?

Les changements climatiques posent de nouveaux enjeux pour la dendroécologie. Bien que d'autres *proxies* soient pertinents pour améliorer nos connaissances sur l'autécologie des essences et leur réponse face aux changements globaux (*e.g.* croissance en hauteur, présence/absence), la largeur de cerne constitue une source d'information largement utilisée car facile d'accès, non destructive et **rétrospective** (cf. références citées précédemment et **chapitre 3.3.1**). La reproductibilité des protocoles d'échantillonnage et de carottage permet de plus d'étudier de nombreuses populations (i) établies le long de **gradients écologiques larges**, et (ii) d'essences aux **traits fonctionnels variés** (cf. **Encart 1.1**). La dendroécologie apparaît donc comme une approche puissante pour quantifier la croissance, la vitalité et la survie des essences ligneuses dans un environnement instable au travers de la mise en évidence d'effets « seuil », de modifications ou d'ajustements des réponses (Bréda et al., 2006 ; D'Arrigo et al., 2008 ; Lindner et al., 2010). Afin d'améliorer la justesse des observations/interprétations actuelles et des extrapolations qui en découlent, deux axes peuvent être envisagés :

- une approche sur de larges gradients pour limiter la confusion des effets. Des gradients :
  - **écologiques** : pour une analyse précise et plus globale de la variation spatiale de la sensibilité au climat à **période temporelle et essence fixées**.
  - **temporels** : pour une analyse précise de l'effet des changements climatiques sur la croissance radiale sur **des individus donnés** (génétique) **et des conditions environnementales partiellement fixées** (sol, exposition).
  - **fonctionnels** : pour une analyse précise de l'effet « espèce » (variations écophysiologiques) sur **des gradients écologiques et temporels communs**.
- une amélioration de l'estimation des relations cerne-climat d'une population cible à partir d'un nombre fini d'arbres carottés. En effet, l'étude de l'instabilité spatio-temporelle de la sensibilité au climat et de sa variation entre essences implique la recherche de différences (ou d'absence de différences) de plus en plus « fines » entre les fonctions de réponse ou de corrélation, ces différences pouvant être interprétées comme des interactions entre « espèces » / « contextes écologiques » / « période ». La transition d'une analyse ponctuelle de la réponse à une analyse multispécifique et multi-contextes nécessite de s'assurer que les tendances mises en évidence dans les corrélations cerne-climat soient effectives, c'est-à-dire qu'elles traduisent une réalité biologique, et non relatives à des erreurs d'estimation (biais, précision et dispersion). En d'autres termes, les différences de réponses au climat observées dans les analyses traduisent-elles des variations de comportements de croissance des essences, ou bien s'agit-t-il d'une variabilité statistique induite par l'estimation d'une réponse « population » *via* un échantillon fini ?

Encart 1.1 : Définition(s) et intérêts du trait fonctionnel

Chaque espèce peut être décrite au travers de **traits de vie**, c'est-à-dire de caractères qui permettent de qualifier son mode de développement, de reproduction et d'alimentation, mais aussi de caractériser ses parasites, ses maladies et les autres aspects de sa biologie et de son écologie (Bastien et Gauberville, 2011). Ces traits de vie sont très nombreux, difficiles à définir et souvent non mesurables ; de plus, leur poids respectif dans le fonctionnement de l'organisme varie fortement. Il devient alors nécessaire de sélectionner quelques traits (i) dont la définition est connue, (ii) qui sont mesurables, et (iii) qui influencent fortement la performance de l'organisme étudié : les **traits fonctionnels** (McGill et al., 2006). Avec le développement de l'écologie fonctionnelle depuis une vingtaine d'années, plusieurs définitions se rencontrent dans la littérature. Selon Diaz et Cabido (2001), les traits fonctionnels sont ceux qui caractérisent les **espèces** en termes de rôle écologique, *i.e.* comment elles interagissent avec leur environnement et avec les autres espèces. Violle et al. (2007) proposent une approche **individu-centré** et définissent un trait fonctionnel comme une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique ayant un impact indirect sur la valeur adaptative (*fitness*) de la plante *via* ses effets sur sa croissance, sa reproduction et sa survie. L'approche dendrochronologique utilisée dans le présent travail ne permet pas d'appréhender la variabilité individuelle (*i.e.* intraspécifique) des traits fonctionnels. Il s'agit en effet d'analyser la sensibilité **moyenne** d'une population à l'environnement et à ses évolutions, sans possibilité de discerner des modulations de cette réponse par les caractéristiques génotypiques propres à chaque individu. Nous adopterons ainsi une définition **spécifique** du trait fonctionnel, telle que celle de Diaz et Cabido (2001). Ces traits peuvent être reliés, par exemple, aux caractéristiques générales de la plante (taille, modèle architectural), des feuilles (surface foliaire par unité de masse, durée de vie, conductance stomatique, taux de photosynthèse), des graines (taille, conformation, poids) ou des tissus conducteurs (trachéides ou vaisseaux, zone initiale poreuse, pores diffus).

Malgré tout, les définitions proposées ne distinguent pas clairement les traits en eux-mêmes de leurs conséquences sur le développement de l'arbre. L'impact d'une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique sur la croissance, la reproduction et la survie d'une espèce est d'ailleurs rarement étudié directement, mais plutôt estimé *via* des *proxies* facilement mesurables dont on suppose qu'ils lui sont sensibles. Par exemple, le trait fonctionnel morphologique « type de tissus conducteurs » a une forte influence sur la vulnérabilité d'une essence à la cavitation, mais son impact est estimé au travers de mesures de conductivité. Dans notre étude, **la largeur de cerne est ainsi considérée comme un *proxy* exprimant la réponse d'une essence aux facteurs environnementaux, cette réponse résultant de ses caractéristiques écophysiologiques, *i.e.* de ses traits fonctionnels**.

En écologie, les traits fonctionnels sont d'un grand intérêt car ils permettent de relier des différences interspécifiques de réponse à l'environnement à des variations de caractéristiques morphologique, physiologique ou phénologique. Dans le cadre actuel d'un environnement instable, l'analyse de la réponse des espèces en terme de traits fonctionnels présente un double intérêt :

Encart 1.1 (suite)

(1) Le classement des espèces végétales selon leurs traits fonctionnels permet, à partir de l'analyse sur quelques unes d'entre-elles, d'élaborer des modèles de réponse génériques et d'appréhender l'effet de l'environnement sur des espèces non-étudiées.

(2) L'approche fonctionnelle de la réponse d'une espèce à l'environnement permet également une interprétation « plus physiologique » des phénomènes mis en évidence, et ainsi une meilleure compréhension des effets potentiels de l'instabilité environnementale sur la croissance et la survie de l'espèce.

1.5 OBJECTIFS ET PLAN GENERAL DE LA THESE

Ce travail de thèse comporte deux objectifs majeurs : (i) l'analyse des relations cerne-climat sur de vastes échelles écologiques et temporelle pour les principales essences forestières européennes, et (ii) l'amélioration de l'estimation des corrélations cerne-climat. Ces différents objectifs sont abordés dans quatre chapitres, en plus de ce chapitre introductif :

- Le **chapitre 2** est consacré à la présentation détaillée des jeux de données et de la méthodologie générique d'évaluation des relations cerne-climat utilisés dans ce manuscrit.

- Le **chapitre 3** a pour objectif d'analyser la variation spatio-temporelle de la sensibilité au climat pour les essences forestières majeures d'Europe occidentale (contexte tempéré) afin de fournir une vision plus complète du déterminisme climatique (et de sa stabilité) de la croissance radiale pour préciser les dynamiques forestières futures. Lorsque cela a été possible, les facteurs stationnels locaux (notamment édaphiques) ont été pris en compte pour mieux comprendre les différences observées entre les fonctions de corrélation. Ce chapitre se compose de trois parties : une introduction, une synthèse des résultats des contributions scientifiques et les contributions en elles-mêmes (**articles [1], [2], [3] et [4]**). Ce chapitre précise le rôle des facteurs climatiques et de leur variabilité sur la croissance radiale des essences forestières tempérées, et discute des possibles causes des instabilités spatiale et temporelle de la sensibilité.

- Le **chapitre 4** s'intéresse à l'influence de la stratégie d'échantillonnage sur la justesse de l'estimation (i) du signal *C* théoriquement contenu dans la chronologie moyenne de croissance, et (ii) des fonctions de corrélation. Ce chapitre se compose de trois parties : une introduction, une synthèse des résultats des contributions scientifiques et les contributions en elles-mêmes (**articles [5], [6], [7] et [8]**). Ces analyses permettent de préciser la stratégie d'échantillonnage à adopter pour minimiser autant que faire ce peut l'erreur d'estimation des coefficients de corrélation cerne-climat. Elles permettent également d'améliorer la méthodologie d'évaluation des relations cerne-climat afin de réduire une partie de l'erreur d'estimation des coefficients de corrélation (correction d'un biais relatif à la taille de l'échantillon considéré), et de quantifier la précision et la dispersion de ces estimations.

- Le **chapitre 5** synthétise l'ensemble des résultats obtenus dans les chapitres 3 et 4 et propose des perspectives d'approfondissement.

2 PRESENTATION DES JEUX DE DONNEES ET PRECISION METHODOLOGIQUE

Table des matières du chapitre 2

2.1 Sources des données 59
2.1.1 Données *croissance* 59
2.1.2 Données *climat* 62
2.1.2.1 Climat moyen 62
2.1.2.2 Séries climatiques historiques 62
2.1.3 Articles/chapitres et sources de données associées 63

2.2 Variations des protocoles de récolte et de mesure des données *croissance* 64
2.2.1 Population échantillonnée 64
2.2.1.1 Choix des peuplements 64
2.2.1.2 Choix des arbres 65
2.2.2 Prélèvement et conditionnement des échantillons 65
2.2.2.1 Méthodes utilisées 65
2.2.2.2 Conséquences 66
2.2.3 Mesure des largeurs de cerne 68
2.2.3.1 Méthodes utilisées 68
2.2.3.2 Conséquences de la direction de mesure 69
2.2.4 Sources et protocoles associés 69

2.3 Méthodologie d'évaluation des relations cerne-climat 71
2.3.1 Traitement des données de largeurs de cerne 71
2.3.1.1 Etapes 1 et 2 – Choix des gradients, placettes et arbres échantillonnés 74
2.3.1.2 Etapes 3 et 4 – Prélèvements et mesures 74
2.3.1.3 Etape 5 – Interdatation et analyse des séries brutes de largeurs de cerne 74
2.3.1.4 Etape 6 - Standardisation des séries brutes de largeurs de cerne 77
2.3.1.5 Etape 7 - Calcul de la chronologie moyenne 81
2.3.1.6 Etape 8 - Calcul des statistiques sur les séries standardisées et la chronologie moyenne 82
2.3.2 Traitement des données *climat* 85
2.3.3 La fonction de corrélation linéaire cerne-climat de type *Bootstrap* 86
2.3.3.1 Généralités 86
2.3.3.2 Description du calcul de la fonction de corrélation de type *Bootstrap* 88
2.3.3.3 Cas de l'analyse de l'instabilité temporelle 90

2.1 SOURCES DES DONNEES

Dix sources de données *croissance* et trois sources de données *climat* ont été utilisées pour (i) étudier la variabilité de la réponse des espèces au climat sur de vastes échelles écologiques et temporelles, et (ii) analyser l'effet des caractéristiques de l'échantillon considéré sur la précision de l'estimation des relations cerne-climat. Du fait du nombre élevé de sources, seuls les protocoles de récolte et de mesure des largeurs de cerne sont présentés (cf. **chapitre 2.2**). Pour obtenir des précisions sur les protocoles de relevés phytoécologiques, le lecteur est invité à se référer à l'étude de référence indiquée dans la fiche descriptive propre à chaque source (**Annexe 1**), ainsi qu'aux chapitres et articles relatifs à chacune d'elles (**Tableau 2.2**).

2.1.1 DONNEES *CROISSANCE*

Les dix sources de données sont listées ci-dessous par classement alphabétique des identifiants :

- **DB** – auteur principal : **Didier Bert** (Bert, 1992).
- **DCML** – auteurs principaux : **Philippe Dreyfus**, **Florence Courdier**, **Nicolas Mariotte** et **Jean Ladier** (Dreyfus et al., 2007).
- **FLB_07** – auteur principal : **François Lebourgeois**. La campagne de récolte des données (carottage et relevés phytoécologiques) a été conduite durant l'été 2007 et a suivi le protocole décrit dans Pinto (2006). Ce jeu de données, venant en complément du jeu de données **PP**, n'a jamais fait l'objet de publication scientifique à ce jour.
- **FLB_th** – auteur principal : **François Lebourgeois** (Lebourgeois, 1995).
- **JDB** – auteur principal : **Jean-Daniel Bontemps** (Bontemps, 2006).
- **LB** – auteur principal : **Laurent Bergès** (Bergès, 1998).
- **PM** – auteur principal : **Pierre Mérian**. La campagne de récolte des données a été conduite dans le cadre de ce travail de thèse durant l'été 2009 et a suivi le protocole décrit dans Pinto (2006). Ce jeu de données, venant en complément du jeu de données **PP**, n'a jamais fait l'objet de publication scientifique à ce jour.
- **PP** – auteur principal : **Paulina Pinto** (Pinto, 2006).
- **REN** – auteur principal : **François Lebourgeois** (Lebourgeois, 1997).
- **TF** – auteur principal : **Tony Franceschini** (Franceschini, 2012). La campagne de carottage a été conduite durant l'été 2001, celle des relevés phytoécologiques en septembre 2009, selon le protocole décrit dans Pinto (2006).

Ces sources ne sont pas toutes utilisées dans leur intégralité dans ce travail de thèse. Pour chacune d'elles, une sélection a été faite, dont les filtres (essence, âge, période d'analyse, etc.) sont détaillés en **Annexe 1** et dans les chapitres et articles relatifs à chaque source. Dans la suite de ce manuscrit, les identifiants des sources feront référence aux sous-jeux issus de cette sélection, et non à l'intégralité des jeux de données. Les informations principales et l'importance respective de chacun de ces sous-jeux de données sont présentées dans la **Tableau 2.1** et la **Figure 2.1** respectivement.

ID	Référence	Zone géographique	Campagne(s)	Nb. plac.	Nb. arbres	Nb. cernes	Période d'analyse	Essence(s)
DB	Bert (1992)	Massif du Jura	1989	84	504	26208	1937-1988	*A. alba*
DCML	Dreyfus et al. (2007)	Alpes du Sud	2004 2005	64	293	28543	1910-2004	*A. alba* *F. sylvatica* *P. nigra* *P. sylvestris* *P. uncinata*
FLB_07	/	Massif des Vosges	2007	8	44	3869	1901-2000	*A. alba* *F. sylvatica* *Q. petraea*
FLB_th	Lebourgeois (1995)	Pays de Loire	1992	84	840	32720	1947-1991	*P. laricio*
JDB	Bontemps (2006)	Moitié nord de la France	1994 2002 2003	44	129	10262	1914-1993	*Q. petraea*
LB	Bergès (1998)	Moitié nord de la France	1994	34	96	7599	1914-1993	*Q. petraea*
PM	/	Massif des Vosges	2009	80	326	30485	1901-2000	*A. alba* *F. sylvatica* *P. abies* *Q. petraea*
PP	Pinto (2006)	Massif des Vosges	2002 2003	111	490	46409	1901-2000	*A. alba* *F. sylvatica* *P. abies* *Q. petraea*
REN	Lebourgeois (1997)	France entière / Moitié nord de la France	1995	61	1790	85920	1948-1994 ou 1914-1993	*A. alba* *F. sylvatica* *P. abies* *P. sylvestris* *Q. petraea*
TF	Franceschini (2012)	Massif des Vosges	2001	11	32	2967	1901-2000	*P. abies*

***Tableau 2.1** : **Caractéristiques générales des données utilisées par source**. Nb. : nombre ; plac. : placette.*

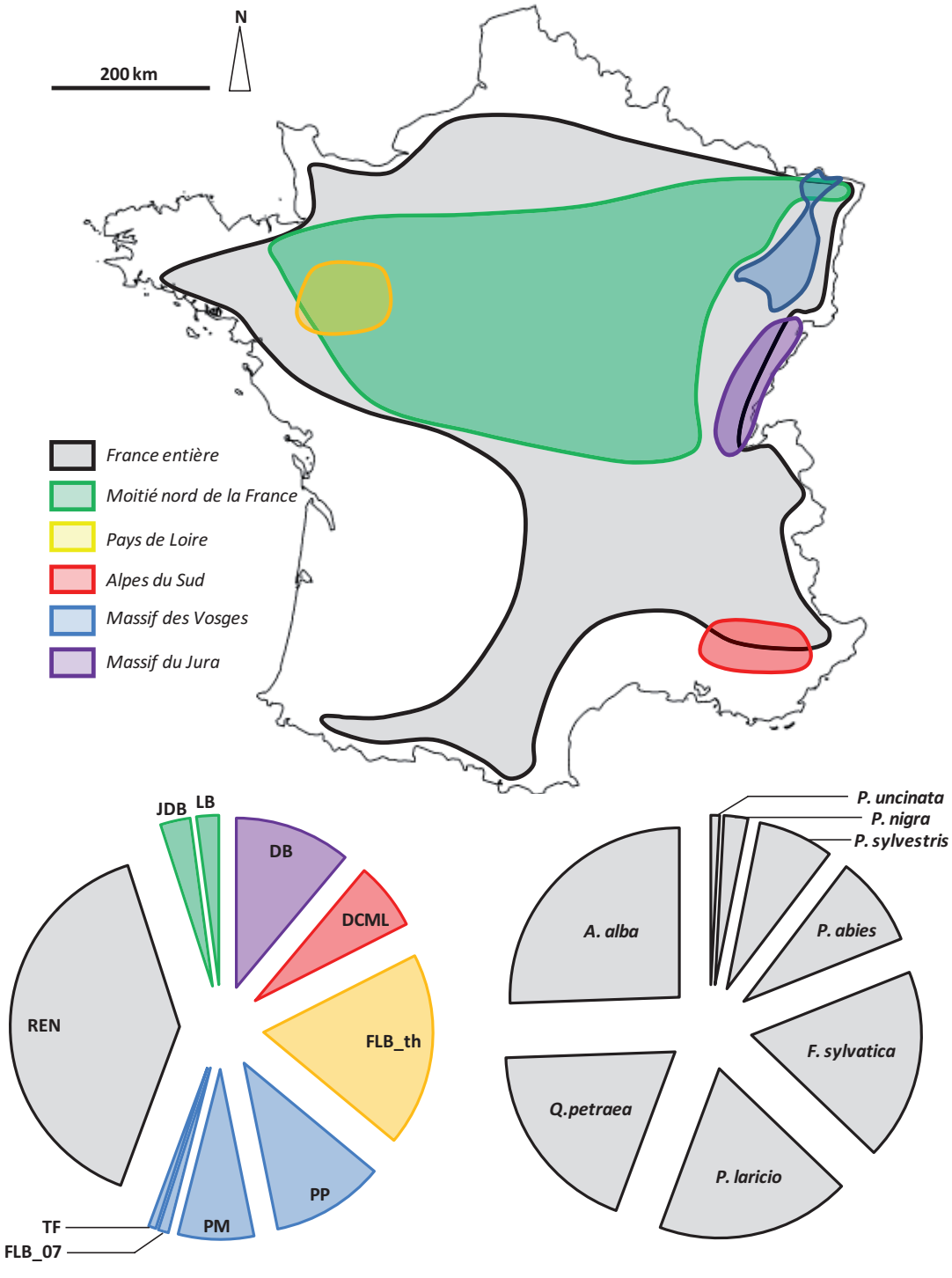


Figure 2.1 : ***Localisations et importances respectives en nombre d'arbres carottés des sources de données***. *La couleur des parts correspond à la zone géographique des sources.*

2.1.2 DONNEES *CLIMAT*

2.1.2.1 CLIMAT MOYEN

Le modèle spatialisé AURELHY de résolution 1 km² (Analyse Utilisant le RElief pour l'Hydrométéorologie ; Bénichou et Le Breton, 1987) fournit les caractéristiques mensuelles et annuelles moyennes des précipitations, températures moyennes, minimales et maximales, calculées sur la période de référence 1961-1990. Ces données ont été systématiquement extraites pour chaque placette à partir de ses coordonnées géographiques, et sont un bon indicateur de la variabilité des conditions climatiques moyennes au sein d'un jeu de données.

2.1.2.2 SERIES CLIMATIQUES HISTORIQUES

Les séries historiques mensuelles de température et de précipitation ont été obtenues à partir de trois sources différentes. Pour chaque article ou chapitre, la source utilisée et les éventuelles corrections sont exposées dans la partie *Matériels et Méthodes*. Chacune des sources présente des avantages, inconvénients et précautions d'utilisation propres :

- **Les séries d'enregistrement des postes du réseau Météo-France** :
  - *Avantage* : données très précises localement.
  - *Inconvénients* : (1) enregistrements de longueurs très variables entre postes ; (2) enregistrements plus fréquents des précipitations que des températures.
  - *Précautions d'utilisation* : l'utilisation de ces séries dans des analyses dendro-écologiques impose que la chronologie moyenne de croissance qui leur sera confrontée soit spatialement proche du poste Météo-France, afin que le climat enregistré soit représentatif du climat sous lequel les arbres échantillonnés ont poussé. Même s'il n'existe aucun seuil objectif (Rolland, 2002), la distance maximale tolérée en plaine semble avoisiner 50 km pour les températures et 25 km pour les précipitations (Lebourgeois, communication personnelle) ; ces chiffres devant être divisés par deux en contexte de montagne, où le climat est localement plus variable. Lorsque les distances poste-chronologie sont supérieures à ces limites, il peut devenir nécessaire de corriger le niveau moyen et/ou la variabilité interannuelle des séries climatiques brutes (cf. méthodes décrites aux **chapitres 3.3.4 et 3.3.5**).
- **Les séries homogénéisées du réseau Météo-France** :
  - *Avantages* : (1) séries longues couvrant l'ensemble du 20ème siècle ; (2) séries supposées exemptes de toute perturbation de la mesure qui ne serait pas liée à une évolution climatique, telle que le changement du capteur sur une station (Mestre, 2000).
  - *Inconvénients* : (1) séries rares ; (2) séries réparties de façon assez irrégulières sur le territoire français, notamment pour les précipitations (Moisselin et al., 2002).

- *Précautions d'utilisation* : mêmes précautions que pour les séries d'enregistrement des postes du réseau Météo-France.

- **Les séries issues du modèle spatialisé du CRU** (*CRU.TS.2.02*, Mitchell et al., 2004) :

  - *Avantages* : (1) séries longues couvrant l'ensemble du 20ème siècle ; (2) séries disponibles en tout point du territoire.

  - *Inconvénients* : (1) modèle à faible résolution spatiale (maille de 15 km²) ; (2) sur-estimation des basses températures et sous-estimation des températures élevées (Lebourgeois et al., 2011) ; (3) modèle peu précis sur la période 1901-1950 et au dessus de 800 m d'altitude, en lien avec le nombre réduit de séries historiques enregistrées et utilisées pour la calibration du modèle.

  - *Précautions d'utilisation* : la faible résolution spatiale et les imprécisions/biais de modélisation rendent le modèle Tyndall imprécis à l'échelle locale, notamment en contexte montagnard. Il devient alors nécessaire de corriger le niveau moyen et/ou la variabilité interannuelle des séries climatiques brutes (cf. méthode décrite au **chapitre 3.3.4**).

2.1.3 ARTICLES/CHAPITRES ET SOURCES DE DONNEES ASSOCIEES

Le **Tableau 2.2** récapitule par article et chapitre les données *croissance* et *climat* utilisées.

Article	Chapitre	Zone géographique	DB	DCML	FLB_07	FLB_th	JDB	LB	PM	PP	REN	TF	Données météorologiques
[1]	3.3.1	(article de synthèse bibliographique)											
[2]	3.3.2	Moitié nord de la France					X	X			*X*		Tyndall sans correction
[3]	3.3.3	Moitié nord de la France					X	X			*X*		Séries d'enregistrement Météo-France
[4]	3.3.4	Alpes du Sud		X									Tyndall avec correction
/	3.3.5	Massif des Vosges			X			*X*	X	X		X	Séries d'enregistrement et homogénéisées Météo-France
[5]	4.3.1	France entière									X		Séries d'enregistrement Météo-France
[6]	4.3.2	France entière									X		Séries d'enregistrement Météo-France
[7]	4.3.3	Pays de Loire				X							Séries d'enregistrement Météo-France
[8]	4.3.4	Massif du Jura	X										Séries d'enregistrement Météo-France

***Tableau 2.2** : **Tableau de répartition des sources de données** croissance **et** climat **selon les chapitres ou les articles scientifiques**. Italique : jeu partiellement utilisé.*

2.2 VARIATIONS DES PROTOCOLES DE RECOLTE ET DE MESURE DES DONNEES *CROISSANCE*

Les dix sources données *croissance* utilisées dans ce travail de thèse proviennent de plusieurs laboratoires et ont été construites pour répondre à des questions différentes ; pour plus de précisions sur ces objectifs de travail, le lecteur est invité à se référer à l'étude de référence indiquée dans la fiche descriptive propre à chaque source (**Annexe 1**). Ainsi, les protocoles de récolte des échantillons de bois et de lecture des largeurs de cerne varient d'une source à l'autre. Ces différences peuvent influer sur la valeur finale de la largeur de cerne. Comme des données de sources différentes ont été associées pour certains des articles et chapitres de ce travail, il est nécessaire de décrire ces protocoles, de les comparer et, si besoin, de corriger une partie des données *croissance* pour garantir l'homogénéité des largeurs de cerne.

Remarque 1 : lors de la récolte des données *croissance* de chaque source, les gradients écologiques et les placettes ont été choisies en fonction des objectifs de l'étude. Ces gradients initiaux étant différents de ceux du présent travail, nous ne les détaillerons pas ici.

Remarque 2 : pour la grande majorité des placettes utilisées dans ce travail, les campagnes de récolte des échantillons de bois ont été accompagnées de descriptions de peuplement, floristique et pédologique, et d'analyses d'échantillons de sol en laboratoire. Les protocoles de caractérisation du milieu sont résumés en **Annexe 1**, et présentés plus en détails dans chacun des articles et chapitres de ce manuscrit.

2.2.1 POPULATION ECHANTILLONNEE

2.2.1.1 CHOIX DES PEUPLEMENTS

Classiquement, l'étude de la variation des facteurs environnementaux sur la croissance des arbres nécessite de fixer au mieux les caractéristiques dendrométriques des peuplements, pour minimiser la modulation de la réponse par le niveau de compétition inter-arbre (densité, espèce(s) des arbres voisins) ou la variation des processus physiologiques (âge, taille). Ainsi, les placettes des différentes sources ont été établies en peuplements (1) **réguliers,** ce qui garantit l'homogénéité des caractéristiques dendrométriques (hauteur, diamètre), et (2) **adultes** (majoritairement > 80 ans), ce qui limite le poids des processus physiologiques propres à la phase juvénile de croissance, dont la durée varie généralement entre 10 et 30 ans selon les espèces. Le carottage d'arbres adultes permet également d'obtenir de longues chronologies de largeurs de cerne et d'analyser l'instabilité de la réponse à l'environnement dans le temps.

Ainsi, 87,7 % des arbres ont été carottés en peuplements **purs** et 12,3 % en peuplements **mélangés** (mélanges à deux ou trois essences). Les placettes établies en mélange sont localisées dans le Massif des Vosges et concernent strictement les sources FLB_07, PM et PP. Le principal

avantage des placettes en mélange est de pouvoir fixer les conditions écologiques afin de mettre en évidence des différences de réponse strictement liées à aux traits fonctionnels des essences. En revanche, à essence et conditions écologiques données, des différences de réponse peuvent être envisagées entre peuplements purs et mélangés. Ce point est discuté dans le **chapitre 3.3.5**.

2.2.1.2 CHOIX DES ARBRES

En plus des précautions prises lors du choix des peuplements, une attention particulière a été portée à la sélection des arbres à carotter au sein des placettes. En effet, des variations inter-arbre de comportement de croissance peuvent être pressenties, en lien avec (i) des différences locales de conditions de croissance (*e.g.* microtopographie, impact irrégulier dans l'espace des interventions sylvicoles) et (ii) la variation génotypique entre individus d'une même population. Si la seconde source de variabilité ne peut être contrôlée ou estimée par l'approche dendroécologique classique, il est possible de minimiser la première en concentrant l'effort d'échantillonnage sur un groupe d'individus aux caractéristiques homogènes. Ainsi, quelle que soit la source de données, les arbres ont été échantillonnés dans la **strate dominante** du peuplement car cette sous-population présente les avantages d'être :

- plus réactive aux variations interannuelles du climat car moins assujettie à l'influence immédiate des voisins (Cook et Kairiukstis, 1990 ; Fritts, 1976 ; Schulman, 1937) ;
- facile à définir sur le terrain, au travers du classement des arbres selon leur diamètre (Duplat, 1989 ; Duplat et Tran-Ha, 1997). La population dominante d'une placette de surface *n* ares est définie comme les *n-1* plus grosses tiges. A chaque placette, les arbres sont donc inventoriés en plein puis ordonnés par ordre décroissant selon leur diamètre. Les arbres carottés sont enfin choisis selon leur rang.

La surface des placettes et donc le nombre d'arbres échantillonnés par placette varie fortement d'une source à une autre, *i.e.* de 2 à 30 individus. Cette variabilité inter-source était initialement recherchée afin d'analyser l'effet des caractéristiques de l'échantillon sur la précision de l'estimation des relations cerne-climat. Ainsi, alors que la variation inter-placette du nombre d'arbres échantillonnés constitue un biais d'échantillonnage (cf. **chapitre 4.2**), elle se révèle être un gradient de stratification dans le présent travail.

2.2.2 PRELEVEMENT ET CONDITIONNEMENT DES ECHANTILLONS

2.2.2.1 METHODES UTILISEES

Quelle que soit la source, un seul échantillon de bois a été prélevé par arbre, à partir duquel les largeurs de cerne ont été lues. Dans ce travail, ces échantillons sont de deux sortes :

- **une carotte** : cette méthode de prélèvement est la plus courante dans les études dendrochronologiques (Cook et Kairiukstis, 1990 ; Fritts, 1976 ; Payette et Filion, 2011) et concerne d'ailleurs la majeure partie des arbres des jeux de données utilisés dans ce travail (96,5 %). Les carottes sont prélevées à l'aide d'une tarière de Pressler manuelle ou motorisée

de 40 ou 50 cm selon le diamètre de l'arbre. Le prélèvement se fait à une hauteur de 1,30 m et dans une direction horizontale, c'est-à-dire perpendiculairement à l'axe du tronc. Le carottage est réalisé le plus souvent à cœur en évitant les anomalies visibles de l'extérieur (blessure, nœud, déformation du tronc). Après extraction de l'échantillon, la cavité de sondage est rebouchée avec une baguette de hêtre et recouverte d'une pâte cicatrisante. Cette technique de prélèvement est illustrée dans la **Figure 3.3.2.2** de l'article [2] (**chapitre 3.3.2**). Après leur prélèvement sur le terrain, les échantillons de bois sont conservés en chambre froide à 0 °C. Les carottes subissent l'opération de planage. Le tiers de l'épaisseur de ces cylindres de 5 mm de diamètre est tranché manuellement avec un scalpel dans un plan radial. Ce plan de coupe, réalisé soigneusement, permet de mieux visualiser la structure du bois et de révéler les limites de cerne.

- **une rondelle** : cette méthode nécessite l'abattage de l'arbre. Elle a été utilisée pour une faible proportion d'arbres (3,5 %) et consiste à prélever un disque horizontal à 1,30 m de hauteur. Cependant, pour certains arbres de grande valeur, la hauteur de prélèvement fut fixée à 4,30 m afin de préserver l'intégrité du pied de la grume (0,8 % du nombre total d'arbres). Tout comme pour les carottes, les échantillons sont conservés en chambre froide à 0 °C. Quatre rayons de lecture sont définis, disposés selon deux axes orthogonaux centrés sur la moelle. La surface de la rondelle est ensuite planée au ciseau à bois sur une bande d'environ 2 centimètres de large suivant la direction de chacun des rayons.

2.2.2.2 CONSEQUENCES

- **Type d'échantillon** : les ouvrages de référence recommandent le prélèvement d'une rondelle plutôt que d'une carotte, une rondelle garantissant (1) une chronologie complète entre l'écorce et la moelle, (2) une meilleure datation des cernes grâce à vision complète de l'anneau de croissance, et (3) une vision des accidents de croissance sur la section (blessure, picot, etc.) qui permet d'ajuster la direction du rayon de lecture (Fritts, 1976). Ainsi, le type d'échantillon n'implique pas de biais systématique dans l'estimation de la largeur de cerne ; en revanche, la lecture sur rondelle permet d'améliorer l'estimation de l'âge cambial et de la date de formation du cerne, et d'éliminer des comportements de croissance attribuables à des artéfacts locaux.

- **Hauteur de prélèvement** : pour une année donnée, la largeur de cerne peut varier le long du tronc (Bouriaud et al., 2005 ; Fritts, 1976). Sur *Fagus sylvatica*, Bouriaud et al. (2005) ont mis en évidence que la variation interannuelle de la largeur de cerne était d'autant plus sensible à la sécheresse que la hauteur de prélèvement était faible. A l'inverse, le signal climatique contenu dans les séries de croissance ne semblait pas être modifié par la hauteur de prélèvement pour *Pinus sylvestris* en Scandinavie (Mäkinen et Vanninen, 1999). Dans ce travail de thèse, l'effet de la hauteur de carottage n'a pas pu être étudié, à défaut d'arbres échantillonnés à la fois à 1,30 et 4,30 m de hauteur. Cependant, la proportion de prélèvement à 4,30 m est très faible (0,8 %) et, bien que des différences aient été observées, les séries de croissance obtenues par Bouriaud et al. (2005) présentaient un signal de croissance très proche (cf. Figure 1 de cette référence). Pour ces raisons, le biais engendré

par la variation de la hauteur de carottage peut être espéré limité, et de magnitude nettement inférieure aux différences de sensibilité au climat étudiée sur des larges gradients.

- **Nombre de rayons de mesure par arbre** : le carottage implique une seule chronologie de largeurs de cerne par arbre, alors que le prélèvement d'une rondelle permet de définir plusieurs rayons de lecture. Dans ce dernier cas, la construction par arbre d'une chronologie moyenne à partir des différents rayons impliquerait une estimation plus précise du signal de croissance (Briffa et Jones, 1990 ; Mäkinen et Vanninen, 1999 ; Wigley et al., 1984a). Afin de ne pas introduire de biais d'échantillonnage dans l'estimation du signal, une sélection a été faite sur les arbres pour lesquels une rondelle a été prélevée. Ces arbres sont strictement des chênes sessiles (*Quercus petraea*) poussant à basse altitude (< 350 m), sur des sols profonds et riches, sur des pentes faibles (moins de 10 %) et en forêt domaniale (Bontemps, 2006). Ces caractéristiques stationnelles et de peuplement conduisent à une très forte homogénéité du signal de croissance entre les différents rayons d'une même rondelle, le coefficient de corrélation (*r*) entre deux rayons d'une même rondelle étant rarement inférieur à 0,6 (**Figure 2.3**). En effet, (i) ces contextes favorables à la croissance limitent fortement le risque de cerne manquant ; (ii) le chêne sessile est une espèce qui produit moins d'un faux cerne par siècle (Lebourgeois, communication personnelle) ; (iii) la faible pente limite l'excentricité du cœur. En raison de cette forte cohérence intra-rondelle, un rayon a été sélectionné **aléatoirement** parmi quatre.

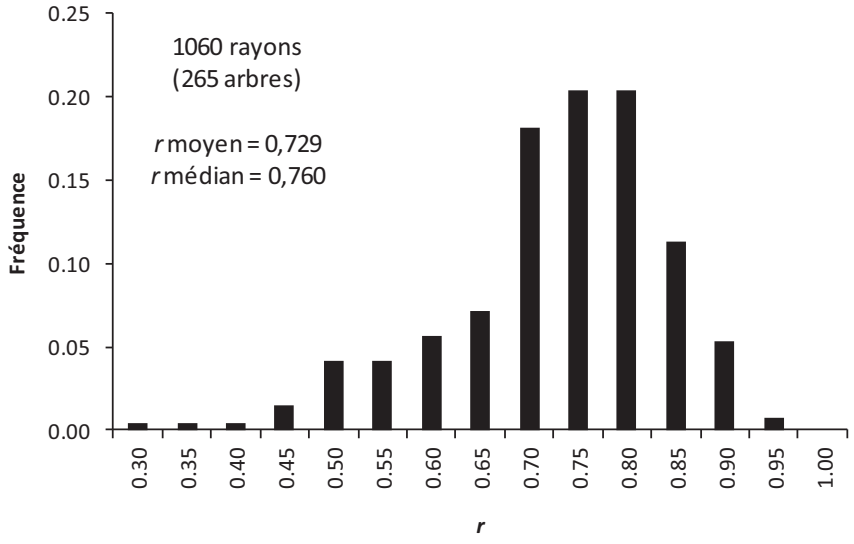


***Figure 2.3** : **Fréquence des coefficients de corrélation** (r) entre deux rayons d'une même rondelle (265 arbres, 1060 séries de largeurs de cerne, 6360 paires de séries).*

2.2.3 MESURE DES LARGEURS DE CERNE

2.2.3.1 METHODES UTILISEES

Deux grandes méthodes ont été utilisées sur les dix sources de données : la mesure **DIRECTE** qui consiste à obtenir une largeur de cerne par lecture de l'échantillon sous un microscope ou à partir d'une image scannée, et la mesure **INDIRECTE** qui consiste à estimer les limites de cerne à partir d'un profil densitométrique et d'en déduire les largeurs. Une présentation illustrée de ces méthodes est disponible sur le site internet professionnel de François Lebourgeois[1]. Les deux méthodes peuvent être appliquées sur les carottes et les rondelles de bois. La mesure directe concerne 97,9 % des arbres échantillonnés.

2.2.3.1.1 MESURE DIRECTE

- **Mesure semi-automatique** : la mesure directe des largeurs de cerne peut être semi-automatisée selon la netteté des limites entre cernes ; celle-ci variant fortement d'une espèce à l'autre. Par exemple, les résineux (*Abies alba*, *Picea abies*, *Pinus* sp.) présentent des limites de cerne très claires liées à une différence de couleur marquée entre bois initial et bois final. De même, les feuillus à zone initiale poreuse, tels que *Quercus* sp., ont des limites visibles liées aux fortes variations anatomiques entre bois initial et final. *Fagus sylvatica*, en revanche, montre un très faible contraste entre le bois de printemps et bois d'été, et rend la détection automatique peu satisfaisante. Dans ce cas, la lecture est souvent réalisée sur un banc optique (cf. point suivant). La mesure semi-automatique implique de scanner l'échantillon de bois récolté, et ne concerne donc que les carottes de bois. La partie planée de l'échantillon est scannée à haute résolution (500 à 1000 dpi) sous WinDendro (Régent Instruments, 1996). L'image grossie est visualisée sur l'écran de l'ordinateur et l'opérateur marque à l'aide de la souris le début (moelle) et la fin (écorce) de la carotte. La date de formation du dernier cerne sous écorce est saisie par l'opérateur. La détection des cernes est ensuite réalisée automatiquement par le logiciel entre ces deux points extrêmes. Une ligne tangente est affichée sur l'image à la limite de chaque cerne. Le logiciel corrige automatiquement les largeurs de cerne des carottes excentrées par rapport à la moelle. La rectification manuelle éventuelle des limites détectées est ensuite réalisée par l'opérateur. La précision de mesure est annoncée à 1/100 mm.

- **Mesure sur banc optique** : le système de lecture sur banc optique a été mis au point par Becker dans les années 1990 (INRA-Nancy). Il n'a jamais fait l'objet de publication, mais a été largement éprouvé au cours de travaux de recherche menés durant ces deux dernières décennies (Badeau et al., 1995 ; Bert, 1993 ; Bontemps, 2006 ; Lebourgeois, 1995, 1997). Les cernes sont mesurés avec une précision de 1/100 mm à l'aide d'un système vidéo-

[1] https://www2.nancy.inra.fr/unites/lerfob/ecologie-forestiere/pages-perso/f-lebourgeois/lebourgeois.html

informatisé spécifique. L'image grossie de la carotte est transmise à un écran d'ordinateur, où se superpose un viseur lumineux relié à une table à digitaliser. L'opérateur déplace ce viseur le long de l'image de la carotte en appuyant sur une touche à chaque limite de cerne. L'impulsion ainsi produite permet au micro-ordinateur gérant la table à digitaliser de calculer le déplacement effectué par le viseur. Cette distance, dépendante de l'échelle de grossissement, est directement convertie en largeur de cerne réelle et encodée sur support informatique. Divers contrôles et corrections sont possibles en cours de saisie afin de conserver un haut degré de précision. Il est notamment possible pour modifier l'angle de la mesure afin que celle-ci soit faite suivante une direction orthogonale à la limite du cerne. Cette technique de lecture est illustrée dans la **Figure 3.3.2.2** de l'article [2] (**chapitre 3.3.2**).

2.2.3.1.2 MESURE INDIRECTE PAR APPROCHE DENSITOMETRIQUE

Cette méthode concerne un faible nombre d'arbres (2,1 %). Le principe de l'analyse densitométrique a été mis au point par Polge (1966). La préparation des éprouvettes de bois à partir des échantillons initiaux est minutieuse car leur épaisseur doit être constante. Celles-ci sont placées sur film radiographique et irradiées par un rayonnement X selon la procédure décrite par Polge et Nicholls (1972). Les radiographies sont ensuite scannées à haute résolution (1000 dpi), conférant une précision de mesure de 1/40 mm. Initialement développée pour analyser finement la variation de la densité du bois, cette méthode permet de retrouver *a postériori* les limites de cerne en localisant la chute abrupte de densité qui caractérise la transition entre le bois final de l'année *k*-1 et le bois initial de l'année *k*. La méthode de conversion des données densitométriques en vue de localiser la transition bois initial – bois final a été décrite dans Mothe et al. (1998).

2.2.3.2 CONSEQUENCES DE LA DIRECTION DE MESURE

L'approche indirecte par densitométrie repose sur la mesure des largeurs suivant une direction unique depuis la moelle jusqu'à l'écorce, alors que l'approche directe définit une largeur selon une direction orthogonale à la limite du cerne. Ainsi, pour un cerne donné, la mesure directe fournit des valeurs de largeurs de cerne systématiquement plus faibles que la mesure indirecte. Même si la proportion d'arbres dont les cernes ont été mesurés par approche densitométrique est faible, ces séries ont été corrigées avec une équation établie à partir de 2868 cernes pour lesquels la largeur a été mesurée avec les deux méthodes. Cette correction est détaillée dans le **chapitre 3.3.3**.

2.2.4 SOURCES ET PROTOCOLES ASSOCIES

Le **Tableau 2.3** récapitule par source de données les protocoles de récolte des échantillons de bois et de mesure des largeurs de cerne.

Source	Peuplement	Echantillon	Mesure	Correction
DB	Pur	Carotte	Banc optique	/
DCML	Pur	Carotte	Banc optique	/
FLB_07	Mélangé	Carotte	Banc optique	/
FLB_th	Pur	Carotte	Banc optique	/
JDB	Pur	Rondelle	Densitométrie et banc optique(1)	/
LB	Pur	Carotte	Densitométrie	Eq. [3.3.3.1]
PM	Pur (64 %) Mélangé (36 %)	Carotte	Banc optique	/
PP	Pur (19,5 %) Mélangé (80,5 %)	Carotte	Windendro et banc optique	/
REN	Pur	Carotte	Banc optique	/
TF	Pur	Rondelle	Densitométrie et banc optique(1)	/

***Tableau 2.3** : **Tableau récapitulatif des protocoles de récolte et de mesure des largeurs de cerne par source de données**. (1) : l'ensemble des largeurs de cerne du jeu de données ont été mesurés avec les deux méthodes ; la mesure sur banc optique a été retenue pour les analyses.*

2.3 METHODOLOGIE D'EVALUATION DES RELATIONS CERNE-CLIMAT

Ce travail est consacré pour moitié à des aspects méthodologiques. Il semble donc nécessaire de rappeler précisément la méthode utilisée pour construire les jeux de données *croissance* et *climat* à partir desquels les analyses dendroécologiques sont conduites. Ce chapitre décrit la méthodologie générique utilisée dans ce travail pour estimer les relations cerne-climat. Elle se décompose en trois grandes parties :

- **le traitement des données de largeurs de cerne**, où seront détaillés les traitements des signaux contenus dans les séries de croissance et le calcul des statistiques descriptives du signal environnemental objectif ;
- **le traitement des données climatiques** ;
- **le calcul des corrélations entre chronologies moyennes de croissance et séries climatiques**, où sera détaillée la fonction de corrélation linéaire de type *Bootstrap*.

Rappelons que les méthodes d'évaluation des relations cerne-climat sont nombreuses, variées et abondamment décrites dans des ouvrages de référence (Cook et Kairiukstis, 1990 ; Fritts, 1976 ; Hughes et al., 1982 ; Hughes et al., 2011 ; Payette et Filion, 2011 ; Schweingruber, 1990 ; Speer, 2010 ; Wimmer et Vetter, 1999). La méthode présentée ici compte parmi les plus courantes, notamment en Europe.

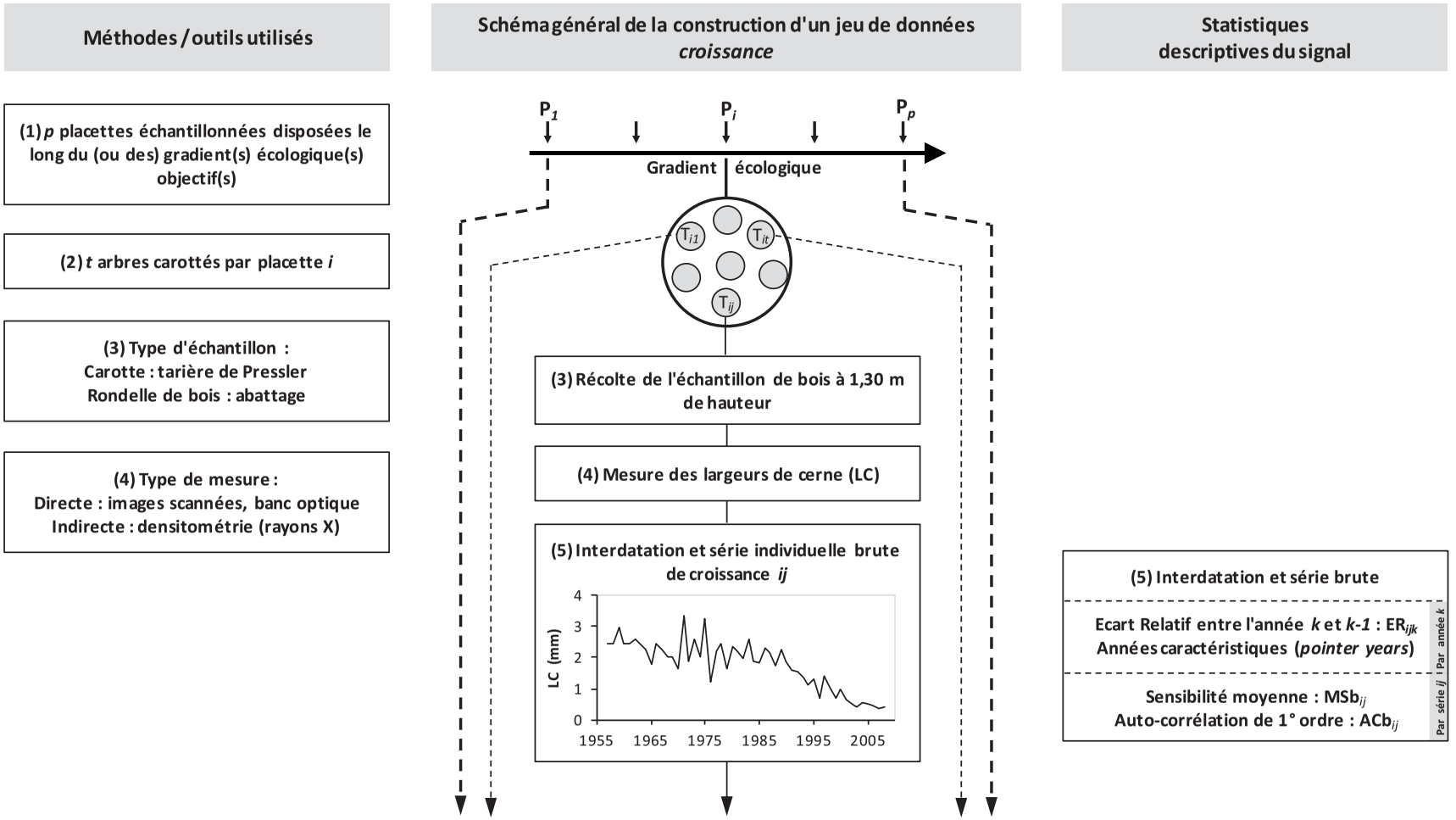
2.3.1 TRAITEMENT DES DONNEES DE LARGEURS DE CERNE

Préalable

Ce chapitre détaille les formules de calcul de la chronologie moyenne et des statistiques « classiques » de dendrochronologie (*e.g.* sensibilité moyenne, auto-corrélation, *expressed population signal*). Ces formules seront établies sur un jeu de données théorique de *p* placettes (P_1, P_2 …, P_i …, P_p), où la placette *i* contient *t* arbres échantillonnés (T_{i1}, T_{i2} …, T_{ij}, … T_{it}). A chaque arbre *ij* correspond une série de *y* largeurs de cerne LC_{ij} couvrant une période de *y* années. Dans un souci de simplification, le nombre d'arbres *t* par placette et la longueur *y* des séries de largeurs de cerne sont fixés entre les placettes et les arbres respectivement.

Les différentes étapes de la construction du jeu de données *croissance* sont présentées dans la **Figure 2.4**, depuis la sélection des placettes et des arbres, jusqu'au calcul de la chronologie moyenne d'indices de croissance par placette. Huit étapes peuvent être distinguées.

Figure 2.4 : ***Schéma général de la construction et du traitement des jeux de données*** **croissance** ***dans ce travail de thèse****, associé aux méthodes / outils utilisés et statistiques descriptives du signal calculées à chaque étape.*



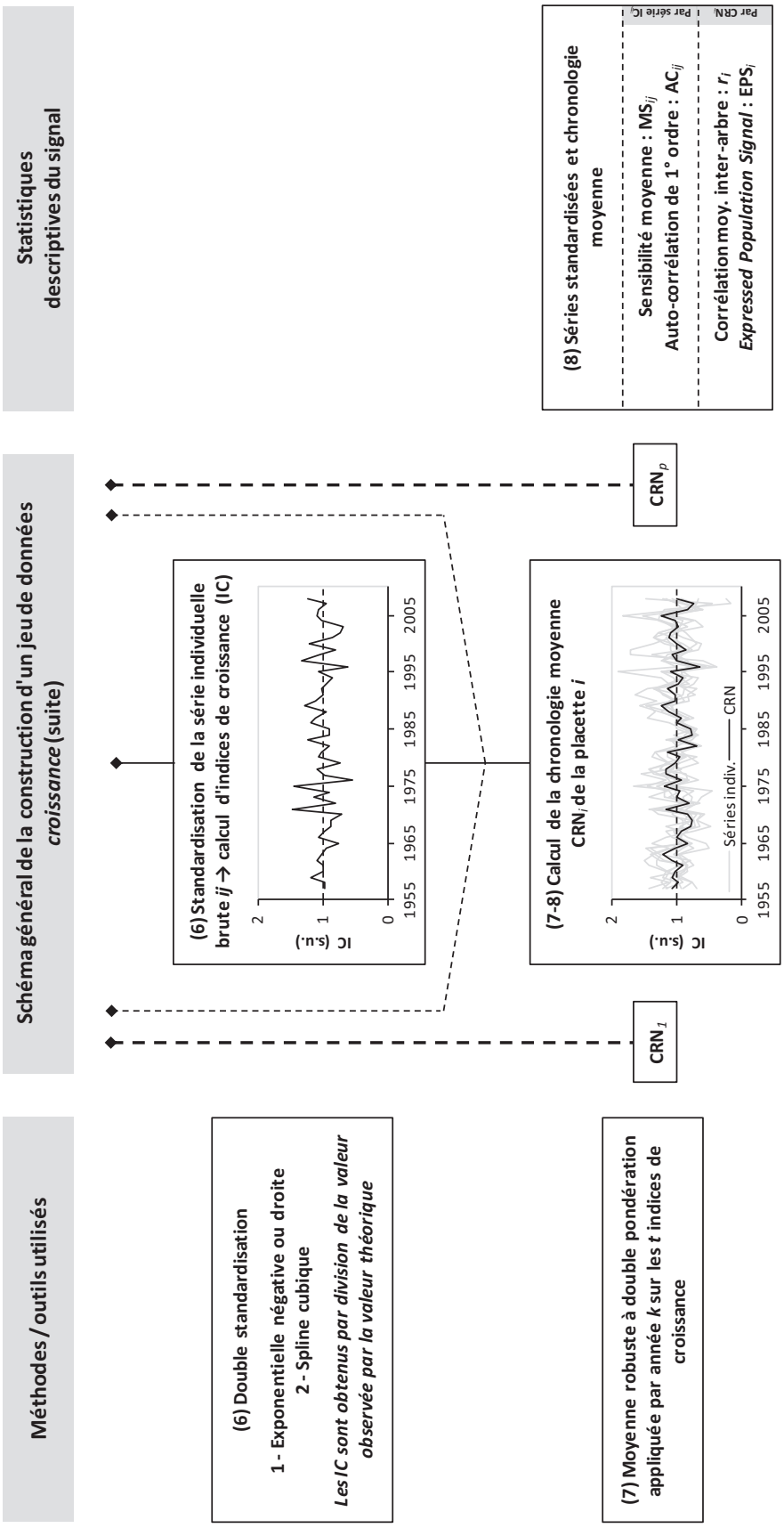


Figure 2.4 *(suite).*

2.3.1.1 ETAPES 1 ET 2 – CHOIX DES GRADIENTS, PLACETTES ET ARBRES ECHANTILLONNES

Les choix des gradients écologiques (**Etape 1**), des peuplements et des arbres échantillonnés (**Etape 2**) dépendent de l'objectif de chaque chapitre de ce travail ; le lecteur est invité à s'y référer pour connaître précisément la stratégie d'échantillonnage propre à chacun d'eux. Cependant, il est bon de rappeler ici qu'un gradient écologique (**Etape 1**) se définit comme une variation continue dans l'espace ou dans le temps d'un facteur écologique (température, précipitation, acidité, profondeur de sol, etc.). L'approche classique de l'analyse des relations cerne-climat consiste à positionner des placettes le long des gradients environnementaux objectifs, dont la variabilité spatiale et les conséquences de cette variabilité sur le comportement de croissance des arbres sont pressenties *a priori* de l'échantillonnage. Selon les articles et chapitres dans ce travail, ces gradients ont été climatiques (thermique, hydrique) et/ou pédologiques (profondeur de sol, capacité de rétention en eau). Sur le cas précis des gradients climatiques, deux types de gradient sont abordés :

- **les gradients climatiques simples** : le plus souvent thermique ou hydrique. Ces gradients sont caractérisés par la variation d'un seul facteur environnemental, les autres facteurs étant considérés comme constants. Ce type de gradient est purement théorique, et consiste en pratique à échantillonner des placettes qui permettront de contrôler au mieux la variabilité écologique des gradients non-objectifs.

- **les gradients climatiques multiples** : ceux-ci sont souvent appréhendés *via* des gradients géographiques ou topographiques, tels que l'altitude, la longitude, la latitude ou l'exposition. L'idée est de positionner les placettes le long d'un de ces gradients indirects que l'on sait corrélé avec un ou plusieurs gradients climatiques. L'exemple le plus classique est le gradient altitudinal qui est négativement corrélé avec les températures et positivement avec les précipitations. Cette stratégie d'échantillonnage permet de couvrir une variabilité climatique plus forte car multi-factorielle, mais n'autorise pas à quantifier précisément l'influence respective de chacun des facteurs climatiques corrélés.

2.3.1.2 ETAPES 3 ET 4 – PRELEVEMENTS ET MESURES

Ces deux étapes ont été présentés dans les **chapitres 2.2.2 et 2.2.3**. Le prélèvement des échantillons (**Etape 3**) peut se faire par le prélèvement d'une carotte ou d'une rondelle de bois. A partir de ces échantillons, les largeurs de cerne sont mesurées par une méthode directe (images scannées ou banc optique) ou indirecte (localisation des limites de cerne sur un profil densitométrique) (**Etape 4**).

2.3.1.3 ETAPE 5 – INTERDATATION ET ANALYSE DES SERIES BRUTES DE LARGEURS DE CERNE

2.3.1.3.1 INTERDATATION ET ANNEES CARACTERISTIQUES

L'interdatation (ou *cross-dating*) est une étape cruciale du traitement des jeux de données *croissance* en dendrochronologie. Son principal objectif est la détection des erreurs d'encodage dans les chronologies de croissance (oubli de cerne, double mesure), ainsi que des anomalies de

croissance (faux-cerne, cerne manquant) généralement consécutives à des conditions de croissance très particulières. Cette étape permet d'assigner à chaque cerne une année calendaire qui doit correspondre à l'année véritable de sa formation.

Le principe général est de vérifier le synchronisme de chacune des séries chronologiques par comparaison avec une référence, supposée sans erreur. Pour cela, il est nécessaire de repérer, sur cette référence, les années durant lesquelles la croissance des arbres a été extrême (soit très faible, soit très forte) puis de vérifier le synchronisme de ces évènements avec ceux observés sur chacune des séries individuelles. Ces années témoignent souvent d'évènements climatiques limitants ou stimulants (Kelly et al., 2002 ; Kelly et al., 1989 ; Rolland et al., 2000 ; Schweingruber, 1986, 1992 ; Schweingruber et Nogler, 2003), qui, par conséquent, dépendent d'un contexte bioclimatique (collinéen tempéré, montagnard, méditerranéen, etc.) et de la sensibilité d'une espèce. Ainsi, l'interdatation se fait indépendamment pour chaque espèce et contexte bioclimatique. Il est important de rappeler que cette étape est essentiellement visuelle et que, *in fine*, c'est l'opérateur qui décide ou non de corriger les éventuelles erreurs.

Il existe de nombreuses méthodes d'interdatation à partir des données brutes ou détendancées (Cook et Kairiukstis, 1990 ; Fritts, 1976 ; Schweingruber, 1990). Parmi les approches sur séries brutes, Becker (1989) propose une méthode fondée sur (i) le calcul statistique des **années caractéristiques** (ou *pointer years*) et (ii) la construction d'une **chronologie de référence**.

La première étape consiste à regrouper les arbres d'un même contexte climatique et à calculer, pour chaque arbre T_{ij} et chaque année *k*, l'écart relatif (ER_{ijk}) entre la largeur de cerne de l'année *k* (LC_{ijk}) et celle de l'année *k*-1 ($LC_{ij(k-1)}$) :

$$ER_{ijk} = \frac{LC_{ijk} - LC_{ij(k-1)}}{LC_{ij(k-1)}} \qquad [2.1]$$

L'année *k* est considérée comme caractéristique quand au moins 75 % (parfois 70 %) des arbres de l'échantillon présentent (i) un ER de signe constant (positif lors d'année de forte croissance, négatif dans le cas contraire), et (ii) une valeur absolue d'ER supérieure à 10 %. Une année est d'autant plus caractéristique que l'écart relatif moyen (ERM_k) de l'échantillon est important et que le pourcentage d'arbres présentant le même comportement est élevé.

Une fois les années caractéristiques définies, une courbe de référence provisoire est construite à partir des chronologies brutes disponibles en calculant la moyenne arithmétique des largeurs de cerne par année *k*. Chaque profil individuel est alors comparé visuellement à cette courbe. Si un décalage est observé, la carotte correspondante est réexaminée sous une loupe binoculaire afin de déceler les causes du décalage. A chaque correction d'une série individuelle, les années caractéristiques et la courbe de référence provisoire sont recalculées. L'étape d'interdatation est réalisée le plus souvent avec les applications INTERDAT (développée par Becker et Dupouey, non publié) ou COFECHA (Holmes, 1983). Ces deux programmes facilitent l'interdatation en proposant (i) un coefficient de corrélation entre chaque série individuelle et la chronologie moyenne, et (ii) une interface graphique pour une comparaison visuelle.

2.3.1.3.2 ESTIMATION DE L'AGE DES ARBRES

L'âge des arbres carottés à cœur ou dont la série de croissance est obtenue à partir d'une rondelle est connu avec exactitude. En revanche, pour les carottes ne passant pas exactement à la moelle, il est nécessaire de calculer le nombre d'années (*i.e.* de cernes) correspondant à la distance estimée entre la moelle et le dernier cerne mesuré. Pour cela, la méthode traditionnellement utilisée fait l'hypothèse d'une vitesse de croissance constante des premières années de la vie de l'arbre. La distance *d* entre le dernier cerne mesuré et le cœur présumé est estimée à l'aide d'une mire transparente graduée sur laquelle sont tracés des cercles concentriques. La distance au cœur est évaluée en faisant coïncider les rayons de courbure des cernes avec ceux de la mire. L'âge *A* de l'arbre est estimé avec la formule suivante (Bert, 1992) :

$$A = C + \frac{d}{LCM_{1-5}} \qquad [2.2]$$

où, *C* est le nombre de cernes mesurés sur la carotte, *d* la distance présumée séparant le dernier cerne du cœur (mm) et LCM_{1-5} la largeur de cerne moyenne des cinq derniers cernes mesurés près du cœur (mm).

2.3.1.3.3 STATISTIQUES DES SERIES BRUTES DE LARGEURS DE CERNE

Un grand nombre de statistiques dendrochronologiques peuvent être calculées sur les séries individuelles de largeurs de cerne afin de connaître les caractéristiques de leur signal (Cook et Kairiukstis, 1990 ; Fritts, 1976). Seules les statistiques utilisées dans la suite de ce travail sont détaillées :

- **la sensibilité moyenne** (**MSb**) : ou *Mean Sensitivity*. Cette statistique donne le pourcentage moyen de variation de largeur entre deux cernes consécutifs. Elle exprime l'ampleur des changements affectant à court terme la largeur des cernes et varie de 0, pour deux cernes successifs égaux, à 2 lorsque l'épaisseur de l'un d'entre eux est nulle. La sensibilité moyenne de la série brute de l'arbre T_{ij} est calculée avec la formule suivante :

$$MSb_{ij} = \frac{1}{n-1}\sum_{y=1}^{k-1}\left|\frac{2\times(LC_{ij(k+1)} - LC_{ijk})}{(LC_{ij(k+1)} + LC_{ijk})}\right| \qquad [2.3]$$

  Les sensibilités moyennes individuelles sont ensuite moyennées arithmétiquement par placette pour obtenir la sensibilité moyenne MSb_i de la placette P_i.

- **le coefficient d'auto-corrélation de 1er ordre** (**ACb**) : cette statistique estime la corrélation moyenne entre la largeur de deux cernes successifs. Il s'agit d'un indicateur de la persistance du signal environnemental d'une année à la suivante dans l'élaboration du cerne. L'auto-corrélation de premier ordre ACb_{ij} correspond donc au coefficient de corrélation de la régression linéaire simple entre la série de la largeur de cerne de l'arbre T_{ij} et cette même série décalée d'une année. Un coefficient moyen ACb_i par placette est ensuite calculé par moyenne arithmétique.

2.3.1.4 ETAPE 6 - STANDARDISATION DES SERIES BRUTES DE LARGEURS DE CERNE

2.3.1.4.1 PRINCIPE GENERAL DE LA STANDARDISATION

La standardisation est une étape clef du traitement des séries dans la construction d'un jeu de données *croissance*. Elle présente le double intérêt d'uniformiser des séries individuelles de croissance et d'éliminer des signaux indésirables (**Encart 2.1**). Comme le décrit Cook (1985), la largeur de cerne intègre de nombreux signaux environnementaux et biologiques. Ces signaux présentent des fréquences variées, de l'interannuel (échelle de temps la plus fine possible) au siècle (ou plus). Même s'il est difficile de fixer des limites objectives pour définir des classes de signal, trois fréquences sont classiquement proposées, chacune correspondant à une échelle de temps (**Figure 2.5**) :

- signal ***basse fréquence*** (échelle multi-décennale) : intègre les tendances de croissance à (très) long terme dues à l'âge (décroissance biologique), mais également aux variations lentes et continues des conditions environnementales (évolution de la sylviculture, pollutions atmosphériques, dérive climatique, etc.) ;

- signal ***moyenne fréquence*** (échelle décennale) : intègre les tendances de croissance sur plusieurs années (5 à 30 ans). Ces variations peuvent être à nouveau d'origine climatique (crises de croissance dans le cas de sécheresses répétées, d'arrière-effets, etc.), mais également d'origine sylvicole (forte éclaircie, éclaircie sélective, etc.), ou liées à des phénomènes de dépérissement ;

- signal ***haute fréquence*** (échelle interannuelle) : intègre les variations annuelles de croissance. Celles-ci concernent la physiologie de l'espèce et ont pour origine les fluctuations interannuelles des conditions environnementales telles que le climat (facteur principal) et les perturbations ponctuelles comme les incendies ou les attaques de pathogènes.

La standardisation est fondée sur l'élimination des signaux indésirables, considérés comme du bruit, afin de conserver (au mieux) et de mettre en avant le ou les signaux objectifs. Il est ainsi essentiel de bien cibler la fréquence du signal à étudier. Classiquement, l'étude des relations cerne-climat se focalise sur le signal *haute fréquence*, qui est supposé contenir les variations interannuelles du climat. Les signaux *basse* et *moyenne fréquences* doivent donc être estimés puis extraits des séries brutes. Les techniques d'estimation sont nombreuses et largement décrites dans la littérature (Becker, 1989 ; Biondi et Qeadan, 2008a, 2008b ; Bontemps et Esper, 2011 ; Cook et Kairiukstis, 1990 ; Cook et Peters, 1981 ; Esper et al., 2003 ; Fritts, 1976 ; Payette et Filion, 2011). Nous ne décrirons ici que la procédure de standardisation retenue dans ce travail.

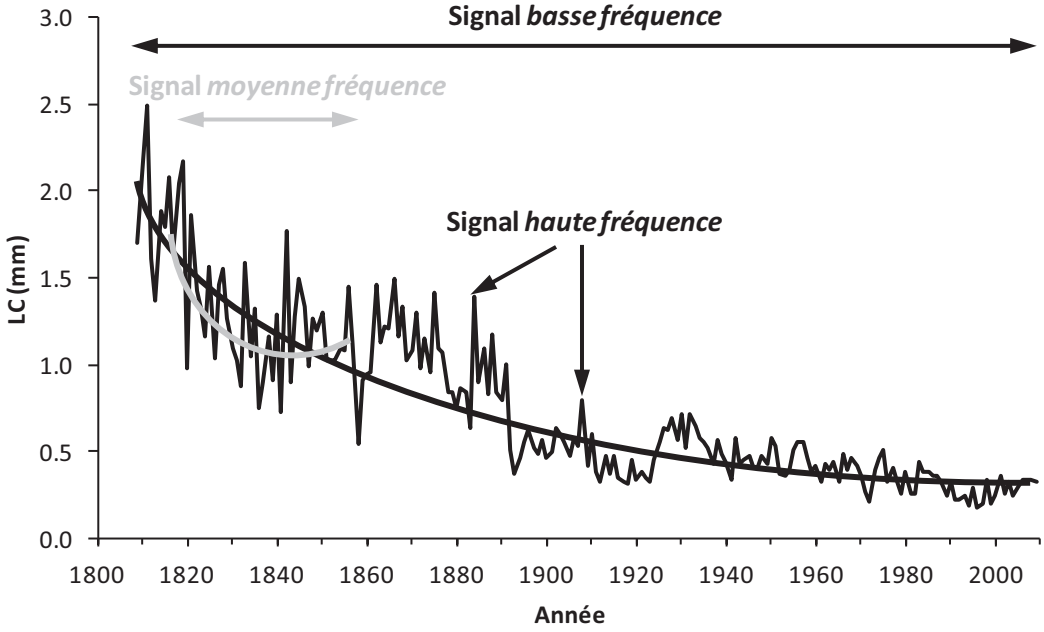


***Figure 2.5** : **Illustration des trois fréquences de signal** sur une chronologie de* Quercus petraea *carotté en 2009 dans le Massif des Vosges (Forêt de Barr ; Rotfelsen ; altitude : 750 m).*

Encart 2.1 - Le double intérêt de la standardisation

Extrait de Nicault et al. (2011). Standardisation des séries dendrochronologiques. Dans *Payette et Filion (eds). (2011). La Dendroécologie - Principes, méthodes et applications. Presses de l'Université Laval, Laval. p. 758.*

1. Uniformisation des séries

« [La standardisation] a pour objectif premier de transformer les valeurs de largeurs de cerne en indices de dimension uniforme. Elle tend ainsi vers une uniformisation des variations de croissance indépendamment des différences d'âge et de croissance entre les arbres échantillonnés (Fritts, 1976). Les courbes de croissance moyennes sont construites à partir de séries individuelles qui doivent avoir des moyennes comparables afin de minimiser les biais causés par des différences de croissance trop grandes entre les individus. En effet, si les cernes de croissance ne sont pas préalablement transformés en indices, l'introduction des séries de cernes de longueur différente et montrant des différences de croissance liées à l'âge causerait des variations artificielles dans la courbe moyenne issue de ces séries individuelles. »

2. Elimination des signaux indésirables

« Le deuxième objectif de la standardisation est d'éliminer des séries les signaux non désirés, c'est-à-dire les composantes non stationnaires (variables au cours du temps), notamment les fluctuations de croissance dues à l'âge de l'arbre. »

2.3.1.4.2 PROCEDURE DE STANDARDISATION

La standardisation comporte deux étapes, chacune d'elles correspondant à l'élimination d'une fréquence de signal particulière. Elle se fait arbre par arbre et implique donc qu'à chaque série brute de largeurs de cerne correspond une série d'indices de croissance détendancés (IC).

- **(1) Retrait du signal *basse fréquence*** (**Figure 2.6a**) : la courbe de croissance théorique de l'arbre T_{ij} est estimée par ajustement d'une fonction de type *exponentielle négative* définie dans Fritts (1976) :

$$LCt_{ijk} = a_{ij} \times e^{-b_{ij}k} + l \qquad [2.5]$$

où LCt_{ijk} est la largeur de cerne théorique de l'année *k* estimée par le modèle, a_{ij} et b_{ij} les paramètres de la fonction exponentielle, et *l* l'asymptote horizontale vers laquelle tend cette fonction quand *k* tend vers l'infini. Lorsque la valeur des paramètres a_{ij} et b_{ij} est nulle ou négative, l'ajustement de type *exponentiel négatif* est substitué à un ajustement linéaire dont la pente doit être strictement négative ; l'effet « âge cambial » n'étant pas supposé positif sur la largeur de cerne (Cook et Kairiukstis, 1990 ; Fritts, 1976). Si cette pente est estimée positive, la série brute est standardisée par son niveau moyen (ajustement linéaire de pente nulle). Pour chaque année *k*, l'indice de croissance est obtenu par division de la largeur de cerne observée (LC_{ijk}) par la valeur théorique (LCt_{ijk}) (**équation [2.6]**, **Figure 2.6**). La série d'indices de croissance issue de la première standardisation ($IC1_{ij}$) est ainsi centrée sur 1, avec une variance homogène (Fritts, 1976).

$$IC1_{ijk} = \frac{LC_{ijk}}{LCt_{ijk}} \qquad [2.6]$$

Remarque : la courbe de croissance théorique peut également être estimée à l'échelle **régionale** par la méthode « Âge cambial » (Becker, 1989 ; Esper et al., 2003). Cette courbe contient l'effet moyen de l'âge cambial sur la croissance des arbres de la région dans laquelle elle a été calculée. Cette méthode n'a pas été retenue dans ce travail car elle nécessite un échantillonnage lourd et contraignant permettant de décorréler les paramètres « date » et « âge » du cerne.

- **(2) Retrait du signal *moyenne fréquence*** (**Figure 2.6b**) : la courbe théorique du signal *moyenne fréquence* de l'arbre T_{ij} est estimée au moyen d'une fonction *spline cubique* de lissage (Cook, 1985 ; Cook et Peters, 1981), qui consiste en une fonction définie par morceaux par des polynômes de degré 3. Cette technique a l'avantage d'estimer un signal *moyenne fréquence* sur l'ensemble de la chronologie, contrairement à la moyenne mobile qui entraîne la perte d'années aux deux extrêmes. Il n'existe aucune règle générale pour définir les paramètres de la spline cubique, *i.e.* sa rigidité *y'* (en années) et le pourcentage *v* de variance que l'opérateur souhaite retirer pour la longueur d'onde particulière *y'*. Par exemple, fixer respectivement *y'* et *v* à 30 et 40 revient à conserver, dans les indices standardisés, 40 % des variations ayant une longueur d'onde de 30 ans. Ce pourcentage de variance conservé augmente avec la diminution de la longueur d'onde (Cook, 1985). Dans ce

travail, *y'* oscille entre 20 et 30 ans, ce qui semble être un bon compromis entre (i) l'élimination des effets des éclaircies dont la fréquence en peuplements matures varie de 10 à 30 ans et (ii) la conservation des arrière-effets des évènements climatiques extrêmes qui perdurent le plus souvent entre 2 et 5 ans. *v* est fixé à 50 comme le suggèrent Cook et Peters (1981). Comme pour la première étape de standardisation, la série d'indices de croissance (IC_{ij}) est obtenue par division entre valeur observée ($IC1_{ijk}$) et valeur théorique (ICt_{ijk}) :

$$IC_{ijk} = \frac{IC1_{ijk}}{ICt_{ijk}} \qquad [2.7]$$

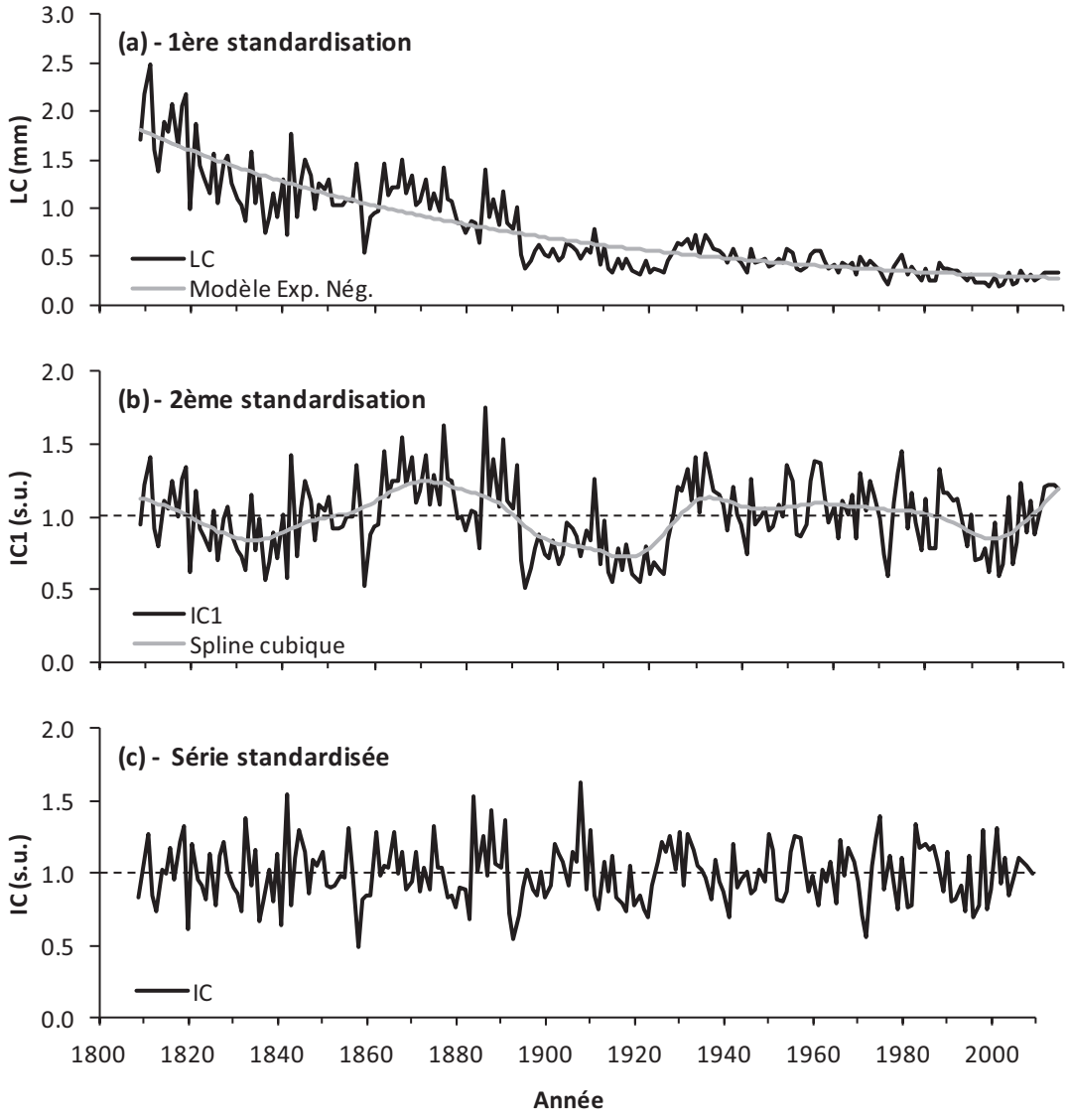


***Figure 2.6** : **Illustration de l'étape de double standardisation des largeurs de cerne brutes** sur une chronologie de* Quercus petraea *carotté en 2009 dans le Massif des Vosges (Forêt de Barr ; Rotfelsen ; altitude : 750 m). IC1 : indices issus de la 1ère standardisation ; IC : indices issus de la 2ème standardisation. Paramètres de la* spline cubique *: y' = 30 ans,* v *= 50 %.*

Remarque : à ces deux étapes « classiques » de standardisation vient parfois s'ajouter une troisième étape qui a pour objectif de retirer l'auto-corrélation résiduelle dans les séries détendancées. En effet, le signal climatique de l'année *k* contenu dans ces séries peut être bruité par des phénomènes d'arrière-effets. L'idée est d'éliminer cette auto-corrélation en ajustant un modèle autorégressif et moyenne mobile (*autoregressive-moving-average model* ou ARMA). Cette étape est volontairement omise dans notre procédure afin d'étudier l'effet du climat de l'année *k-1* (notamment les conditions de fin d'été et d'automne) sur la mise en place du cerne de l'année *k*.

2.3.1.5 ETAPE 7 - CALCUL DE LA CHRONOLOGIE MOYENNE

La chronologie moyenne (CRN) de la placette P_i se calcule à partir des *t* arbres en moyennant par année *k* les *t* indices de croissance. La moyenne arithmétique est rarement utilisée car elle donne à chaque observation la même pondération de 1/*t*. Comme le nombre d'arbres carottés par placette est souvent réduit ($t < 30$), la présence d'une valeur d'indice de croissance particulière (ou *outlier*) peut fortement modifier la valeur de l'indice moyen. Les *outliers* étant majoritairement dus à des erreurs ou à des perturbations aléatoires ponctuelles (Cook et Kairiukstis, 1990 ; Fritts, 1976), leur poids doit être réduit pour éviter tout biais dans le calcul des indices moyens. Dans ce travail, les chronologies moyennes sont donc calculées avec une **moyenne robuste à double pondération** (Cook, 1985 ; Cook et Kairiukstis, 1990 ; Mosteller et Tukey, 1977). Le principe général est d'attribuer aux *t* indices de croissance d'une placette P_i et d'une année *k* un poids d'autant plus faible que leur valeur est éloignée de la valeur moyenne IC_{ik}. Le poids dépendant de la moyenne et inversement, cette approche se fait par réitération. Ainsi, pour chaque réitération, l'indice de croissance moyen de l'année *k* et de la placette P_i (IC_{ik}) est obtenu avec la formule suivante :

$$IC_{ik} = \sum_{j=1}^{t} w_{ijk} IC_{ijk} \text{ ,} \quad i \text{ et } k \text{ fixés.} \qquad [2.8]$$

où w_{ijk} est le poids propre à l'indice de croissance de l'arbre T_{ij} de la placette P_i pour l'année *k*, défini comme :

$$w_{ijk} = \left[1 - \left(\frac{IC_{ijk} - IC_{ik}}{cS_{ik}} \right)^2 \right]^2 \qquad [2.9]$$

$$\text{quand } \left(\frac{IC_{ijk} - IC_{ik}}{cS_{ik}} \right)^2 < 1 \text{, sinon 0.} \qquad [2.9 \text{ bis}]$$

S_{ik} est la médiane des différences absolues entre les *t* indices de croissance et l'indice moyen IC_{ik}. *c* est une constante qui détermine à partir de quel écart à la valeur moyenne IC_{ik} l'indice IC_{ijk} n'est plus pris en compte dans le calcul ($w_{ijk} = 0$). Dans ce travail, *c* vaut 9 (Mosteller et Tukey, 1977).

Au final, la chronologie moyenne CRN_i de la placette P_i constituée des *k* IC_{ik} est supposée contenir le signal objectif commun aux *t* arbres de la placette, ici le signal *haute fréquence*.

2.3.1.6 ETAPE 8 - CALCUL DES STATISTIQUES SUR LES SERIES STANDARDISEES ET LA CHRONOLOGIE MOYENNE

Les statistiques des séries standardisées utilisées dans la suite de ce travail sont les mêmes que celles des séries brutes : la **sensibilité moyenne** (MS) dont la formule transposée aux indices de croissance est rappelée ci-dessous (**équation [2.10]**), et le **coefficient d'auto-corrélation de 1er ordre** (AC). La valeur moyenne des statistiques par placette est obtenue en moyennant arithmétiquement les *t* valeurs.

$$MS_{ij} = \frac{1}{n-1}\sum_{y=1}^{k-1}\left|\frac{2\times(IC_{ij(k+1)} - IC_{ijk})}{(IC_{ij(k+1)} + IC_{ijk})}\right| \qquad [2.10]$$

Les statistiques de la chronologie moyenne ont pour objectif principal de quantifier la force du signal commun qu'elle contient ; en d'autres termes, elles mesurent si ce signal est (i) fort (reste-t-il encore du bruit ?) et (ii) s'il est représentatif du signal théorique de la population. Ces indicateurs sont nombreux (Cook, 1985 ; Cook et Kairiukstis, 1990) et admettent une forte cohérence entre eux (Briffa et Jones, 1990). Seul le calcul de l'*expressed population signal* (EPS), statistique la plus couramment utilisée, est présenté. Pour obtenir l'EPS, il faut d'abord calculer la corrélation moyenne r_i entre les séries individuelles d'indices de croissance des *t* arbres de la placette P_i. r_i est défini comme la moyenne arithmétique des coefficients de corrélation linéaire de l'ensemble des paires de séries IC_{ij}-$IC_{ij'}$ ($j' > j$) parmi les *t* arbres :

$$r_i = \frac{1}{2t(t-1)}\left(\sum_{j=1}^{t-1}\sum_{\substack{j'=1 \\ j'>j}}^{t} r_{jj'}\right) \qquad [2.11]$$

r_i varie de 0 lorsque les séries individuelles sont strictement indépendantes entre elles, à 1 lorsque les *t* arbres sont identiques. Sa valeur est d'autant plus élevée que le signal contenu dans les séries d'indices de croissance est homogène. r_i estime donc la force du signal commun à tous les arbres, et son bruit (1- r_i). Lors du calcul de la chronologie moyenne par moyenne pondérée des *t* séries individuelles, ce bruit est réduit à (1-r_i)/*t* alors que la force du signal commun (r_i) reste inchangée (Briffa et Jones, 1990 ; Wigley et al., 1984a). L'EPS quantifie la force relative du signal commun r_i par rapport au signal total (*signal commun* + *bruit*) :

$$EPS_i = \frac{r_i}{r_i + \frac{1-r_i}{t}} \qquad [2.12]$$

Ce ratio oscille entre r_i et 1, la valeur 1 traduisant un bruit nul et une estimation « parfaite » du signal commun à tous les arbres de la population échantillonnée (*i.e.* quand $t \rightarrow \infty$).

Encart 2.2 - Cas complexe d'une chronologie moyenne régionale

Une chronologie moyenne régionale est obtenue en regroupant des séries d'indices de croissance d'arbres issus de différentes placettes. La corrélation entre les séries de deux arbres d'une même placette étant systématiquement supérieure à celle de deux arbres de placettes différentes, les individus ne peuvent pas être considérés comme indépendants au sein de la population échantillonnée. Il est alors nécessaire d'adapter le calcul de l'EPS à cet échantillonnage à deux degrés (*i.e.* « *placettes dans région* » puis « *arbres dans placette* »). Les formules présentées ci-après sont inspirées de Briffa et Jones (1990) qui ont étudié le cas où plus d'une carotte par arbre étaient utilisées pour établir la chronologie moyenne d'une placette (« *arbres dans placette* » puis « *carottes dans arbre* »).

1. Estimation de la force moyenne du signal entre deux arbres de la même placette (*mean within-plot correlation*, r_{wp})

Il s'agit de quantifier la corrélation moyenne entre les séries de deux arbres d'une placette P_i sur l'ensemble des *p* placettes de la région :

$$r_{wp} = \frac{1}{N_{wp}} \left(\sum_{i=1}^{p} \sum_{j=1}^{t-1} \sum_{\substack{j'=1 \\ j'>j}}^{t} r_{ijj'} \right) \qquad [2.13]$$

où N_{wp} est le nombre de paires uniques *j*-*j'* (*j'* > *j*) de séries par placette sommées sur l'ensemble des *p* placettes :

$$N_{wp} = \frac{1}{2} p \times t \times (t-1) \qquad [2.13 \text{ bis}]$$

2. Estimation de la force moyenne du signal entre deux arbres de placettes différentes (*mean between-plots correlation*, r_{bp})

Il s'agit de quantifier la corrélation moyenne entre les séries de deux arbres de placettes différentes :

$$r_{bp} = \frac{1}{N_{bp}} \left(\sum_{i=1}^{p-1} \sum_{\substack{i'=2 \\ i'>i}}^{p} \sum_{j=1}^{t} \sum_{j'=1}^{t} r_{ii'jj'} \right) \qquad [2.14]$$

où N_{bp} est le nombre de paires uniques de séries entre les *t* arbres de la placette P_i et les *t* arbres de la placette $P_{i'}$ sommées sur l'ensemble des paires uniques *i*-*i'* (*i'* > *i*) de placettes :

$$N_{bp} = \frac{1}{2} p \times (p-1) \times t^2 \qquad [2.14 \text{ bis}]$$

3. Calcul de la force du signal effectif (*mean effective correlation*, r_{eff})

Le signal effectif moyen intègre les signaux intra- et inter-placette. Il s'agit du rapport entre (i) la force du signal commun entre les placettes et (ii) le signal intra-placette total (*signal commun* + *bruit*) :

$$r_{eff} = \frac{r_{bp}}{r_{wp} + \frac{1 - r_{wp}}{t}} \quad [2.15]$$

4. Calcul de l'EPS

L'EPS quantifie la force relative du signal effectif r_{eff} par rapport au signal effectif total (*signal commun* + *bruit*) :

$$EPS = \frac{r_{eff}}{r_{eff} + \frac{1 - r_{eff}}{p}} \quad [2.16]$$

2.3.2 TRAITEMENT DES DONNEES *CLIMAT*

Les données climatiques utilisées en dendroécologie peuvent être d'origines (stations météorologiques, modèles spatialisées) et de résolutions temporelles très variées (horaire à décennale) selon les objectifs de l'étude (Fritts, 1976 ; Hughes et al., 2011 ; Payette et Filion, 2011). Dans ce travail, les données sont au pas mensuel, c'est-à-dire que l'on dispose d'une valeur moyenne de température (moyenne, minimale et/ou maximale) et d'un cumul de précipitations par mois. Des indicateurs climatiques complexes et intégrateurs d'une contrainte particulière, tels que les bilans hydriques (Lebourgeois et Piedallu, 2005 ; Turc, 1961), peuvent être calculés à partir de ces séries historiques initiales de température et de précipitation. Enfin, il est possible d'utiliser des sorties de modèles plus complexes, tel que le modèle de BIlan Hydrique Journalier BILJOU qui simule l'évolution de la quantité d'eau contenu dans le sol au pas de temps journalier (Granier et al., 1999). La précision de ces modèles et leur base écophysiologique sont très utiles pour mettre en évidence des seuils physiologiques dans la réponse des arbres aux variations climatiques. Cependant, ils nécessitent des données précises et lourdes à récolter (Lebourgeois et al., 2005), comme des séries climatiques journalières (radiation, vent, températures, précipitations, etc.) et des valeurs relatives aux peuplements (*Leaf Area Index*, distribution verticale des racines, etc.). De telles données n'étant pas disponibles pour les sites étudiés, ces modèles n'ont pas été utilisés dans ce travail de thèse.

Classiquement, l'analyse de la sensibilité au climat de la croissance radiale respecte l'année biologique et non l'année calendaire. Si le dernier mois de l'année biologique est généralement fixé à août ou septembre de l'année *k* de formation du cerne, son début varie fortement d'une étude à l'autre, selon les hypothèses émises sur l'importance et la durée des arrière-effets climatiques sur la croissance. Cependant, la plupart des auteurs font débuter leurs analyses entre les mois de mars et d'octobre de l'année calendaire *k*-1 précédant la formation du cerne.

Dans ce travail, nous avons ainsi fait le choix d'étudier la sensibilité au climat de septembre[2] *k*-1 à août *k* (12 mois) et ce pour deux variables climatiques : température moyenne et variable hydrique (précipitation ou bilan hydrique climatique). Ainsi, chaque chronologie moyenne CRN_i est confrontée à un jeu de données *climat* de ***r* régresseurs climatiques**, jeu nommé $CLIM_i$ par la suite. Dans ce travail de thèse, *r* est donc égal à 24.

[2] Excepté pour l'article [3] dont la période d'analyse s'étale d'octobre *y*-1 à septembre *y*.

2.3.3 LA FONCTION DE CORRELATION LINEAIRE CERNE-CLIMAT DE TYPE *BOOTSTRAP*

2.3.3.1 GENERALITES

2.3.3.1.1 UN OBJECTIF FORT DE RECONSTRUCTION

La dendroécologie, *i.e.* l'utilisation de la largeur de cerne comme *proxy* pour analyser l'influence de l'environnement sur la croissance et la dynamique des forêts, est une discipline récente de la dendrochronologie (environ 40 ans) et en plein essor dans le contexte actuel d'instabilité environnementale. Cependant, les méthodes d'évaluation sont communes à d'autres applications de l'analyse de la largeur de cerne, telles que la datation des constructions en bois (dendroarchéologie) ou la reconstruction et l'étude des climats passés et de leurs variations (dendroclimatologie et dendropaléoclimatologie). Cette dernière application repose sur l'utilisation des séries de croissance multi-centenaire ou -millénaire comme enregistrements du signal climatique passé. L'idée est d'établir une relation entre croissance et climat sur la période pour laquelle des enregistrements climatiques sont disponibles puis d'inverser cette relation pour reconstruire, à partir des séries longues de croissance, le climat passé (Fritts, 1976). Il est important de noter ici que cette relation cerne-climat est estimée au travers d'une **régression linéaire**, l'hypothèse étant que l'effet de la variation du facteur climatique étudié sur celle de la largeur de cerne est linéaire dans la gamme de conditions écologiques couvertes par l'échantillon.

L'objectif étant la reconstruction des conditions environnementales passées, cette méthode a été développée dans le but de quantifier le pouvoir prédictif du modèle cerne-climat en plus de son pouvoir descriptif. La période sur laquelle sont disponibles les séries climatiques et de croissance est alors divisée en deux parties distinctes, la première permettant de calibrer la corrélation et la seconde de vérifier l'universalité de ses propriétés (Cook et Kairiukstis, 1990 ; Fritts, 1976). Par conséquent, la corrélation entre croissance et climat retenue et analysée est la **corrélation de vérification**. Même si la dendroécologie n'a aucun objectif de reconstruction environnementale, la force des relations cerne-climat est toujours quantifiée à partir des coefficients de corrélation de vérification, qui confirment que la relation calibrée est effective sur un jeu de données indépendant.

2.3.3.1.2 UNE APPROCHE MULTI-VARIEE : LA FONCTION DE REPONSE

La largeur de cerne intégrant l'ensemble des variations interannuelles des conditions environnementales, l'influence du climat sur la croissance radiale des arbres se fait généralement sur plusieurs paramètres climatiques. Il s'agit du calcul de la **fonction de réponse**, méthode formalisée pour la première fois dans Fritts et al. (1971), puis largement détaillée dans Fritts (1976). La fonction de réponse permet de tester simultanément l'influence de *r* régresseurs climatiques tout en tenant compte de leurs colinéarités. Pour cela, les régressions linéaires sont calibrées et vérifiées sur les composantes principales établies sur l'ensemble des séries climatiques plutôt que sur les séries climatiques brutes. L'approche sur composantes principales permet

également de réduire le nombre de régresseurs en retirant de l'analyse les dernières composantes dont la variance portée peut être considérée comme du bruit (Cook et Kairiukstis, 1990 ; Fritts, 1976). Au final, la fonction de réponse fournit un jeu de *r* coefficients de régression de vérification correspondant à l'influence respective des *r* régresseurs climatiques testés.

2.3.3.1.3 LA FONCTION DE REPONSE TYPE *BOOTSTRAP*

L'évaluation des relations cerne-climat par le calcul de la fonction de réponse s'est heurtée au problème du nombre limité d'observations, c'est-à-dire du nombre d'années pour lesquelles des enregistrements climatiques sont disponibles ; celui-ci dépassant rarement 150 ans. La division de ce nombre d'observations en deux jeux indépendants (calibration, vérification) autorise une seule estimation du coefficient de corrélation de vérification.

Pour calculer de meilleurs estimateurs de la corrélation et de son incertitude, *i.e.* non conditionnés à une distribution normale des paramètres et des résidus, une procédure de type *Bootstrap* a été introduite dans le calcul de la fonction de réponse dans les années 1980. Cette procédure, détaillée dans Guiot (1991), est basée sur une technique récente de ré-échantillonnage (Efron, 1979). L'idée générale est de quantifier la dispersion du coefficient de corrélation de vérification à partir d'un grand nombre d'estimations réalisées sur des échantillons successifs du jeu de données initial. Si le jeu de données initial couvre *y* années, chaque échantillon est obtenu par tirage aléatoire avec remise de *y* années parmi *y*, certaines années étant ainsi tirées plusieurs fois. Cet échantillon est ensuite utilisé comme jeu de calibration, les années non tirées formant quant à elles le jeu de vérification. Répétée un grand nombre fois (généralement 1000 fois), cette procédure fournit des estimations du coefficient de corrélation à partir desquelles une valeur médiane et un intervalle de confiance seront calculés. L'un des principaux avantages de la procédure réitérative de type *Bootstrap* est de pouvoir calculer la significativité de chaque coefficient de corrélation de la fonction de réponse.

2.3.3.1.4 DE LA FONCTION DE REPONSE A LA FONCTION DE CORRELATION

Si la régression sur composantes principales permet de prendre en compte la colinéarité des régresseurs, elle nécessite aussi de faire des choix *a priori* sur les variables climatiques retenues dans l'analyse et complexifie les interprétations *a posteriori* des résultats (Blasing et al., 1984). Afin de s'émanciper partiellement de ces choix subjectifs, Blasing et al. (1984) proposent le calcul de la **fonction de corrélation**, dont le principe repose sur le calcul successif, *i.e*. régresseur par régresseur, des coefficients de corrélation cerne-climat.

L'abandon de la régression sur composantes principales lors du calcul de la fonction de corrélation ne permet plus l'élimination des dernières composantes et du bruit qui leur est associé. La conservation de ce bruit induit une légère baisse de la proportion de corrélations significatives entre fonctions de réponse et fonctions de corrélation (Blasing et al., 1984). Ces auteurs montrent cependant que les deux méthodes d'évaluation des relations cerne-climat donnent des résultats très proches, notamment pour les régresseurs climatiques les plus influents. Enfin, le calcul des fonctions de corrélation offre plusieurs avantages :

- une compréhension plus facile car directe de l'effet de chaque régresseur climatique sur la croissance radiale ;
- des résultats moins dépendants de choix subjectifs *a priori* des analyses ;
- une répétabilité plus facile ;
- une meilleure détection des effets de dissimulation entre régresseurs, notamment lors de l'étude simultanée des effets des climats de l'année en cours et de l'année précédente.

Au final, la méthode d'évaluation des relations cerne-climat retenue dans ce travail de thèse est la **fonction de corrélation linéaire de type *Bootstrap***.

2.3.3.2 DESCRIPTION DU CALCUL DE LA FONCTION DE CORRELATION DE TYPE *BOOTSTRAP*

La **Figure 2.7** décrit la procédure de calcul de la fonction de corrélation de type *Bootstrap* pour la chronologie moyenne CRN_i, associée aux données climatiques $CLIM_i$. Le jeu $CLIM_i$ contient les séries de *r* régresseurs climatiques (R_{i1} à R_{ir}). Cinq étapes peuvent être différenciées :

- **Etape 1 – Tirage aléatoire des années avec remise** : pour chaque régresseur, la procédure de ré-échantillonnage de type *Bootstrap* consiste à tirer aléatoirement avec remise *y* années parmi les *y* années du jeu de données (Efron, 1979). Une taille de l'échantillon doit être identique à celle du jeu de données pour éliminer tout biais d'échantillonnage (Efron, 1983 ; Guiot, 1991). Chaque procédure de tirage aléatoire avec remise permet de sélectionner environ deux tiers des *y* années du jeu de données. Ces années seront utilisées comme jeu de calibration du modèle, le tiers restant comme jeu de vérification.
- **Etape 2 – Calibration du modèle linéaire** : un modèle linéaire simple $IC_i = f(R_{im})$ est ajusté entre les indices de croissance et les données climatiques du jeu de calibration. Cette régression permet d'obtenir le coefficient de corrélation de calibration (r_c) qui quantifie la capacité descriptive du modèle.
- **Etape 3 – Vérification du modèle** : le modèle linéaire simple précédemment calibré va être appliqué aux données climatiques du jeu de données de vérification pour prédire les indices de croissance (IC prédits). La qualité de la prédiction est ensuite estimée en ajustant un modèle linéaire simple entre les indices observés et prédits. Cette régression permet d'obtenir le coefficient de corrélation de vérification (r_v) qui quantifie la capacité prédictive du modèle. **Les étapes 1, 2 et 3 sont réitérées 1000 fois**.
- **Etape 4 – Compilation des estimations *Bootstrap*** : la répétition de la procédure de calibration/vérification fournit 1000 estimations du coefficient de corrélation de vérification pour le régresseur climatique R_{im}. Le coefficient de corrélation *Bootstrap* (ou *bootstrapped correlation coefficient*, **BCC**) correspond à la valeur médiane des estimations. L'intervalle de confiance à 95 % du BCC est calculé pour tester la significativité de la corrélation.
- **Etape 5 – Obtention de la fonction de corrélation** : la fonction de corrélation de la chronologie CRN_i est finalement obtenue en compilant les *r* BCC_{ir} et intervalles de confiance.

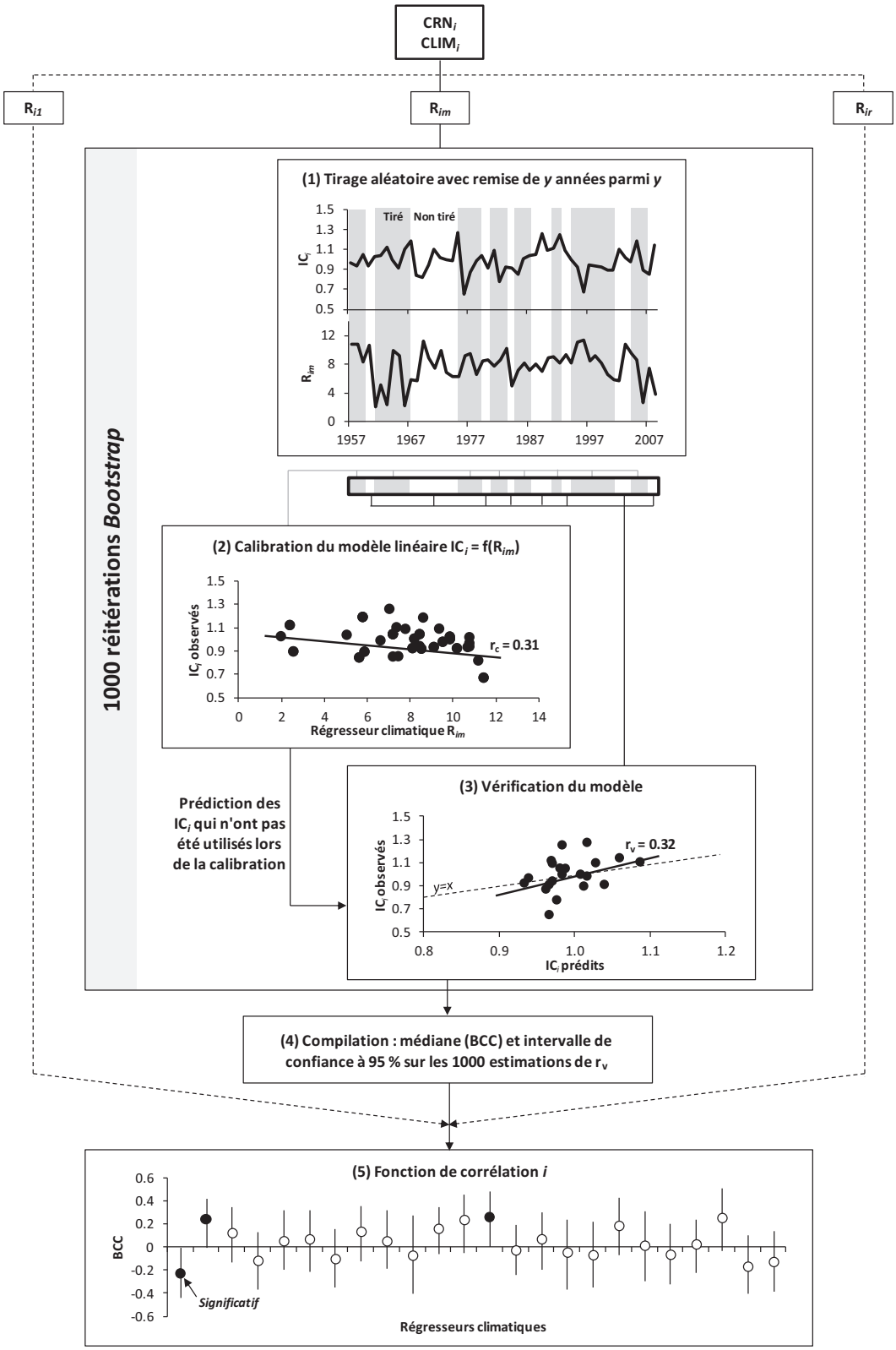


***Figure 2.7** : Schéma général du calcul d'une fonction de corrélation de type* **Bootstrap**.

2.3.3.3 CAS DE L'ANALYSE DE L'INSTABILITE TEMPORELLE

L'instabilité temporelle des relations cerne-climat est quantifiée au travers du calcul des fonctions de corrélation mobiles, appelées *moving correlation functions* dans la littérature (Biondi, 1997 ; Biondi et Waikul, 2004). Cette méthode d'analyse reprend le principe de la fonction de corrélation mais appliquée à des intervalles d'années successifs dans le temps et de largeur de fenêtre constante (**Figure 2.8a**). Un coefficient de corrélation est estimé pour chaque intervalle, permettant la construction d'une chronologie temporelle de BCC. Généralement, le décalage dans le temps entre deux intervalles successifs est d'une année. Le choix de la largeur de la fenêtre de l'intervalle est une étape délicate de l'analyse de l'instabilité des relations cerne-climat (**Figure 2.8b**). Une fenêtre réduite (par exemple 25 ans) permettra d'augmenter le nombre d'intervalles, d'affiner l'analyse de l'instabilité, mais donnera un poids fort à chacune des années d'un intervalle donné. Dans un tel cas, la variation de BCC d'un intervalle au suivant sera particulièrement sensible aux caractéristiques de l'année intégrée et de l'année exclue. A l'inverse, le choix d'une fenêtre large (50 ans) met en évidence des instabilités temporelles *basse fréquence*, mais ne permet pas de révéler clairement des phénomènes de fréquence plus élevée, tels que l'influence de l'accélération des changements globaux observés depuis le milieu des années 1980. Il s'agit donc ici de trouver un compromis acceptable entre la robustesse et la finesse de l'estimation de l'instabilité temporelle des relations cerne-climat.

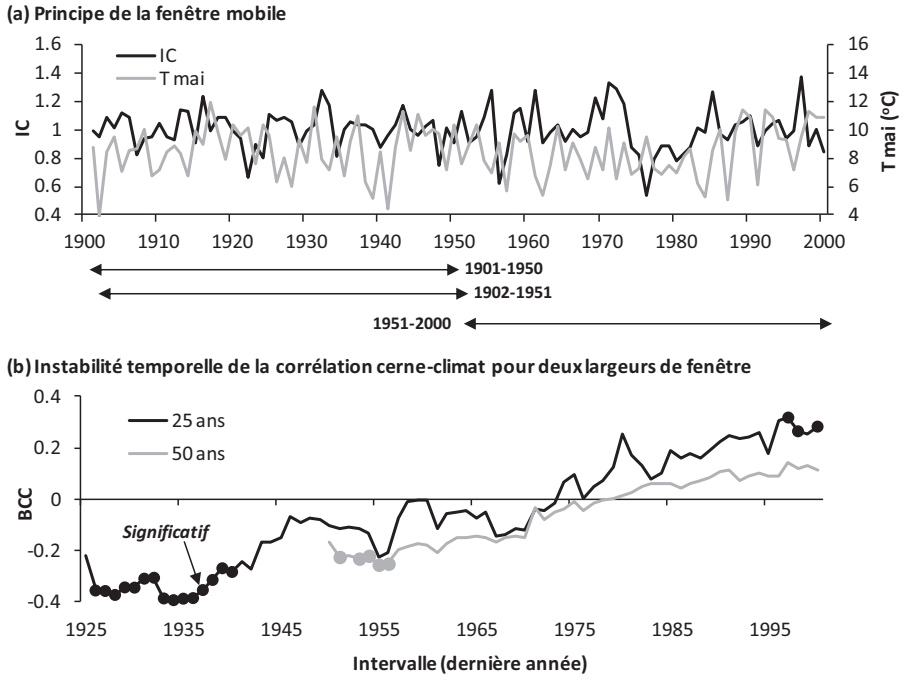


***Figure 2.8** : **(a) Principe de la fenêtre mobile et (b) illustration de l'effet de la largeur de la fenêtre sur la chronologie temporelle de BCC** (*A. alba, Massif des Vosges, nb. arbres = 35).*

3 ANALYSE MULTISPECIFIQUE DES RELATIONS CERNE-CLIMAT A LARGES ECHELLES ECOLOGIQUES ET TEMPORELLES

Table des matières du chapitre 3

3.1 Instabilité climatique et instabilité des relations cerne-climat 97
3.1.1 Des connaissances lacunaires en contexte tempéré 97
3.1.2 Objectifs et articles scientifiques 99

3.2 Synthèse des résultats 101
3.2.1 Variabilité spatio-temporelle de la sensibilité au climat des essences européennes en contexte tempéré 101
3.2.2 Travail préliminaire : homogénéisation de la méthode de traitement des données 102
3.2.3 Variabilité climatique entre les chronologies moyennes de croissance 105
3.2.4 Variabilité spatiale de la sensibilité au climat 105
3.2.4.1 Déterminisme climatique des années caractéristiques 105
3.2.4.2 Réponse moyenne au climat au cours du 20ème siècle 110
3.2.4.3 variation spatiale du déterminisme climatique de la croissance radiale des essences tempérées 116
3.2.5 Instabilité temporelle de la sensibilité au climat 121
3.2.5.1 Une instabilité forte et générale 121
3.2.5.2 Une faible cohérence entre instabilité climatique et instabilité de la sensibilité au climat 124
3.2.6 Instabilité spatiale *versus* instabilité temporelle : peut-on interpréter les tendances de sensibilité à long terme ? 125
3.2.7 Conclusion 128

3.3 Contributions scientifiques 129
3.3.1 La divergence : état de l'art 129
3.3.2 Contexte de plaine tempéré : réponse du Chêne sessile (*Quercus petraea*) aux évènements climatiques extrêmes 149
3.3.3 Contexte de plaine tempéré : réponse moyenne du Chêne sessile (*Quercus petraea*) au climat 163
3.3.4 Contexte de montagne méditerranéen – approche multispécifique 185
3.3.5 Contexte de montagne tempéré – approche multispécifique 209

3.1 INSTABILITE CLIMATIQUE ET INSTABILITE DES RELATIONS CERNE-CLIMAT

3.1.1 DES CONNAISSANCES LACUNAIRES EN CONTEXTE TEMPERE

Depuis une vingtaine d'années, de nombreuses publications scientifiques ont mis en évidence une instabilité des relations cerne-climat partiellement attribuable aux variations climatiques (D'Arrigo et al., 2008 ; Lebourgeois et Mérian, 2011). La grande majorité de ces analyses ont été conduites en contexte limitant pour la croissance radiale des arbres : soit à haute altitude et latitude où la largeur de cerne dépend fortement de la température, soit en contexte méditerranéen où celle-ci dépend des stress hydriques printanier et estival. Dans de tels contextes, la présence d'un facteur dominant limitant la croissance permet de tester le plus proprement possible l'effet des changements climatiques sur la réponse des arbres en marge de leur aire de distribution : levée de contrainte thermique en contexte froid et renforcement de la contrainte hydrique en contexte sec (**Figure 3.1.1**).

Ainsi, les connaissances sur les conséquences des changements climatiques en contexte tempéré, où la croissance dépend à la fois des froids hivernaux et des sécheresses/chaleurs estivales, sont lacunaires notamment pour les essences feuillues (D'Arrigo et al., 2008). Les quelques études couvrent souvent des gradients climatiques réduits et se limitent à une seule espèce. Les analyses sur de vastes échelles spatiales sont pourtant essentielles car elles permettent (i) de mettre en évidence des variations de sensibilité, voire des inversions de réponse, entre les contextes climatiques échantillonnés, et donc (ii) de mieux appréhender l'impact différentiel des changements climatiques sur la croissance radiale dans le futur (Saulnier et al., 2011). Les quelques études conduites dans ces contextes ont mis en évidence des instabilités dans les relations cerne-climat au cours du siècle dernier, mais peu en relation avec les tendances climatiques (Friedrichs et al., 2009a ; Friedrichs et al., 2009b ; Garcia-Suarez et al., 2009 ; Leal et al., 2008 ; Wilson et Elling, 2004). L'analyse de l'instabilité temporelle de la réponse au climat en milieu tempéré est pourtant un enjeu crucial car ces contextes regroupent la majeure partie des forêts de production européennes. Les essences y sont logiquement plus productives qu'en marge d'aire car non soumises à une contrainte forte de croissance. D'ailleurs, la faible cohérence entre instabilité climatique et instabilité des relations cerne-climat pourrait être reliée à des phénomènes de compensation de facteurs climatiques limitants, ou à de fortes modulations de la réponse générale par les conditions écologiques locales (profondeur de sol, topographie, etc.) (Lebourgeois et al., 2005). Par conséquent, un large panel de réponse aux changements climatiques peut être envisagé. Afin de mieux appréhender l'impact futur des changements environnementaux sur la croissance et la vitalité des forêts tempérées, il devient nécessaire de (i) mieux comprendre la variation à larges échelles spatiales de la réponse des essences au climat, et (ii) prendre en compte les conditions écologiques locales le plus précisément possible.

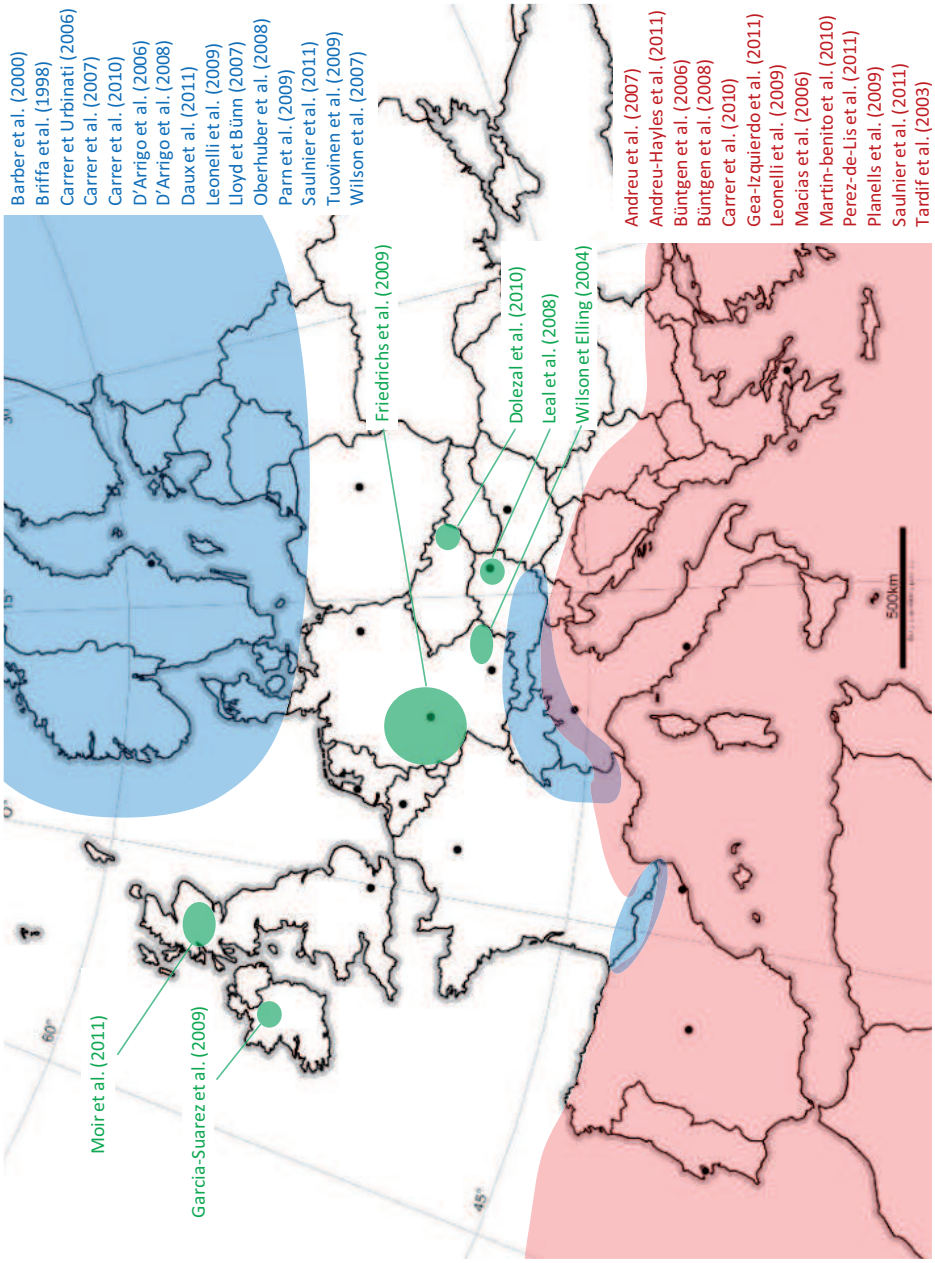


Figure 3.1.1 : Carte synthétique des principales publications scientifiques européennes traitant de l'instabilité temporelle des relations cerne-climat. *Zone rouge : contexte méditerranéen ; zones bleues : hautes latitudes et altitudes ; zones vertes : contexte tempéré (la taille des zones correspond à la surface de l'étude). Détails de la localisation des études en contexte méditerranéen et en hautes latitudes et altitudes dans l'article [1]* ***(chapitre 3.3.1)****.*

Une seconde conséquence de l'absence de contrainte de croissance majeure en contexte tempéré est la présence d'espèces forestières ligneuses (appelées « essences forestières ») aux traits écophysiologiques contrastés. Cette variabilité de l'autécologie des essences laisse présager des réponses variées aux changements climatiques pour un contexte écologique donné. L'analyse multispécifique de l'instabilité de la sensibilité au climat pourrait fournir des indications utiles sur la variation temporelle de la compétitivité des essences et de leur capacité à se maintenir, et donc sur les changements potentiels de composition des communautés d'arbres. D'ailleurs, une étude en climat tempéré continental sur *Fagus sylvatica* et *Quercus petraea* a clairement mis en évidence une divergence forte et récente dans l'évolution de la productivité de ces deux essences, se traduisant par une forte baisse relative de la compétitivité du hêtre par rapport au chêne sessile (Bontemps et al., 2011a).

Le chapitre 3 de ce travail de thèse se fonde ainsi sur cinq contributions scientifiques présentées sous forme d'articles pour quatre d'entre elles. L'objectif général de ce chapitre est d'évaluer l'influence du climat, de ses variations à long terme et des conditions écologiques locales sur la croissance radiale des principales essences forestières en contexte tempéré. En contexte de plaine, notre analyse portera strictement sur *Quercus petraea*, la réponse de *Fagus sylvatica* ayant été abondamment traitée dans la littérature (Lebourgeois, 2005). En montagne, la réponse au climat sera abordée dans deux massifs aux contextes écologiques distincts : (i) le sud du Massif des Alpes qui se caractérise par un climat méditerranéen dégradé, et (ii) le Massif des Vosges avec un climat tempéré continental. Dans ces deux zones d'étude, l'approche dendroécologique sera multispécifique afin de mettre en évidence l'effet de la variation interspécifique de traits fonctionnels sur la réponse aux variations environnementales.

3.1.2 OBJECTIFS ET ARTICLES SCIENTIFIQUES

- **Article [1]** (**chapitre 3.3.1**) : l'article de D'Arrigo et al. (2008) fait la synthèse des travaux scientifiques ayant traité de l'instabilité des relations cerne-climat dans les écosystèmes forestiers du « Nord » (hautes latitudes et altitudes), et présente les possibles causes et les conséquences de ce phénomène de divergence. Du fait du nombre croissant de publications scientifiques traitant de la divergence depuis 3-4 ans, nous proposons ici un nouvel article de synthèse sur le sujet. L'objectif est de faire la synthèse des connaissances actuelles sur (i) la sensibilité au climat des principales essences forestières européennes ainsi que (ii) des problèmes de divergence observés dans différents écosystèmes forestiers à travers l'hémisphère nord, y compris en contextes de plaine et méditerranéen. Cet article met en évidence que l'instabilité de la sensibilité au climat dépend d'abord du contexte climatique avant de dépendre de l'essence, même si de fortes différences entre espèces peuvent être observées localement. Cet article met également en avant le manque d'analyses en contexte tempéré et sur de vastes échelles spatiales.

- **Articles [2] et [3]** (**chapitres 3.3.2 et 3.3.3**) : parmi les essences majeures des forêts de plaine européennes, *Quercus petraea* est une des plus résistantes à la sécheresse estivale et se présente donc comme une alternative face à la réduction future de l'aire de répartition de

Quercus robur et *Fagus sylvatica*. Pourtant, aucune étude dendroécologique à grandes échelles spatiale et temporelle n'a été menée sur cette essence. Les articles [2] et [3] analysent respectivement la variation (i) des évènements de croissance extrêmes (années caractéristiques) et (ii) de la réponse moyenne au climat sur un gradient climatique large (océanique à semi-continental) et sur l'ensemble du 20ème siècle. Les objectifs sont donc (i) de mettre en évidence d'éventuelles différences de comportement de croissance le long du gradient de continentalité et dans le temps et (ii) d'en comprendre le déterminisme climatique. Au travers de l'étude de la réponse actuelle, cet article fournit des pistes sur l'évolution différentielle du comportement de croissance de *Quercus petraea* en contexte de plaine tempérée, où les froids hivernaux seront probablement plus rares et moins intenses, contrairement aux chaleurs et sécheresses estivales.

- **Article [4]** (**chapitre 3.3.4**) : de nombreuses études dendroécologiques révèlent que la réponse moyenne d'une essence au climat peut être fortement modulée par les variations du climat moyen mais également par celles des conditions écologiques locales, notamment pédologiques. L'article [4] teste l'effet des variations du climat (gradient altitudinal) et des conditions écologiques locales (gradient de disponibilité en eau du sol – SWA) sur la stabilité temporelle de la sensibilité au climat pour cinq essences à autécologies contrastées en contexte montagnard méditerranéen, où les modèles prédisent des changements climatiques d'une ampleur particulièrement forte. Les objectifs sont donc (i) d'analyser la variation de la sensibilité au climat de ces cinq essences au cours du siècle dernier et de relier les différences aux traits écophysiologiques propres à chacune d'elles, et (ii) de quantifier le poids respectif des gradients d'altitude et de SWA sur la modulation de cette réponse. Cet article fournit des pistes sur l'aptitude des essences à faire face aux changements climatiques en contexte montagnard méditerranéen, ainsi que sur l'intérêt de prendre en compte ou non les conditions écologiques locales dans de telles analyses.

- **Chapitre 3.3.5** : les gradients longitudinal et altitudinal des articles [2] à [4] ne permettent pas de quantifier les effets propres des variations de la température et des précipitations sur la croissance radiale des arbres, ces variables climatiques étant corrélées entre elles. Le chapitre 3.3.5 analyse, dans le Massif des Vosges, la variabilité spatio-temporelle de la sensibilité au climat de quatre essences européennes majeures aux traits écophysiologiques contrastés sur de vastes gradients thermique et pluviométrique décorrélés. Les contextes climatiques échantillonnés vont ainsi du collinéen au subalpin inférieur. Les objectifs sont (i) d'analyser la variation de la sensibilité au climat de ces quatre essences au cours du siècle dernier et de relier les différences aux traits écophysiologiques propres à chacune d'elles, (ii) d'estimer le poids respectif des températures et des précipitations dans la variabilité de la réponse des essences au climat, et (iii) de mettre en évidence des instabilités temporelles de sensibilité, elles-mêmes modulées par le contexte climatique. Ce chapitre fournit des pistes sur les comportements respectifs de chacune des principales essences du massif par rapport aux facteurs climatiques et sur l'impact différentiel du changement climatique selon l'essence et le contexte climatique considérés.

3.2 SYNTHESE DES RESULTATS

3.2.1 VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE DE LA SENSIBILITE AU CLIMAT DES ESSENCES EUROPEENNES EN CONTEXTE TEMPERE

La réponse au climat des essences forestières d'Europe de l'ouest a été abondamment étudiée depuis les années 1970-1980, notamment pour les espèces majeures (*Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, *Quercus petraea*, *Quercus robur*, *Pinus* sp. ; article [1]). Si le stress hydrique estival se présente comme la principale contrainte de croissance quelle que soit l'espèce considérée, ces travaux mettent en évidence des autécologies contrastées (**chapitre 3.3.1**, **Figure 3.3.1.1**). La croissance d'essences telles que *P. sylvestris* et *F. sylvatica* dépend principalement des conditions printanière et de début d'été ; pour d'autres, la largeur de cerne varie selon les conditions climatiques de l'automne et de l'hiver précédents (*A. alba*, *P. abies*) ; enfin, certaines espèces présentent un déterminisme climatique de la croissance flou (*Q. petraea*).

L'importance respective des facteurs thermiques et hydriques sur la croissance radiale varient ainsi fortement entre les essences et les saisons (Churkina et Running, 1998 ; Friedrichs et al., 2009a ; Friedrichs et al., 2009b ; Garcia-Suarez et al., 2009 ; Lebourgeois et al., 2010b), selon les conditions écologiques locales (Bréda, 1998 ; Cedro et Lamentowicz, 2011 ; Granier et al., 2007 ; Lebourgeois et al., 2005 ; Lebourgeois et al., 2010b ; Moir et al., 2011) et les conditions de compétition (Bonn, 2000 ; Linares et al., 2010 ; Martin-Benito et al., 2008 ; Mérian et Lebourgeois, 2011 ; Piutti et Cescatti, 1997). Face à ce large panel de réponses à l'environnement, adopter une approche multispécifique sur de larges gradients écologiques fournirait des informations précieuses sur les sensibilités différentielles des essences aux variations spatiales des conditions environnementales. La récente de étude de Cailleret et Davi (2011) menée sur *A. alba* et *F. sylvatica* confirme d'ailleurs l'intérêt de telles approches, en mettant en évidence de fortes différences interspécifiques de sensibilité au climat et aux extrêmes climatiques, ces différences étant elles-mêmes modulées par la position des peuplements sur un gradient altitudinal et par les caractéristiques du sol (Cailleret, 2011).

Bien que les contextes tempérés européens présentent une surface élevée de forêts de production composées d'essences forestières aux traits fonctionnels diversifiés, les travaux sur l'instabilité temporelle des relations cerne-climat sont rares (article [1]). Ils sont également limités à des gradients écologiques restreints (Dolezal et al., 2010 ; Friedrichs et al., 2009a ; Friedrichs et al., 2009b ; Leal et al., 2008) ou à une seule espèce (Dittmar et al., 2003 ; Leal et al., 2008 ; Mérian et al., 2011 ; Wilson et Elling, 2004). D'autres études menées dans des contextes plus limitants (*e.g.* méditerranéen, à haute altitude et latitude) ont de plus montré que l'instabilité temporelle pouvait être modulée par les conditions écologiques locales (Leonelli et al., 2009 ; Martin-Benito et al., 2011 ; Trindade et al., 2011 ; Wilmking et al., 2004). Les connaissances en contexte tempéré sont

donc éparses et méritent d'être approfondies pour anticiper l'impact des changements environnementaux sur la croissance, la vitalité et la survie des essences.

Ce travail présente trois originalités importantes :

- l'analyse des relations cerne-climat sur de vastes échelles spatiale et temporelle en contexte tempéré, afin de mettre en évidence (i) des variations de sensibilité des essences le long de gradients écologiques larges, et (ii) des effets différentiels de l'instabilité environnementale sur la croissance radiale des arbres selon le contexte climatique ;
- l'analyse multispécifique sur les principales essences forestières européennes afin de dégager des différences de comportements en lien avec des variations de traits fonctionnels ;
- la prise en compte, quand cela a été possible, des conditions écologiques locales qui pourraient fortement moduler les relations cerne-climat.

La réponse des essences au climat est synthétisée au travers de deux grands axes :

- l'analyse de la variabilité **spatiale** de la sensibilité au cours du 20ème siècle au travers du déterminisme de des évènements extrêmes de croissance (années caractéristiques) et du calcul des fonctions de corrélation sur la période 1914-1993 ;
- l'analyse de la variabilité **temporelle** au cours du siècle dernier, avec le calcul des fonctions de corrélation mobiles.

Remarque : de part le faible nombre de chronologies disponibles et la relative cohérence de leur sensibilité au climat (**cf. parties suivantes de la synthèse**), les espèces du genre *Pinus* ont été regroupées dans un souci de lisibilité des graphiques. La distinction sera faite lorsque nécessaire.

3.2.2 TRAVAIL PRELIMINAIRE : HOMOGENEISATION DE LA METHODE DE TRAITEMENT DES DONNEES

Les articles [2] à [4] et le chapitre 3.3.5 portent sur des contextes et des essences variées, et sont fondés sur des données de croissance et météorologiques de sources distinctes (**cf. chapitre 2.1**). Pour chacun de ces travaux, les jeux de données ont été exploités au mieux, ce qui a conduit à quelques différences méthodologiques, même si l'ensemble des relations cerne-climat a été évaluée par le calcul des fonctions de corrélation. Ces différences portent sur :

- *Le calcul des années caractéristiques* : généralement, une année a été considérée comme caractéristique quand au moins 75 % des arbres de l'échantillon présentent (i) un écart relatif de largeur de cerne (ER, **cf. chapitre 2.3, équation [2.1]**) de même signe, et (ii) une valeur absolue d'ER supérieure à 10 %. Cependant, le seuil minimum d'arbres a été fixé à 70 % dans l'article [4].

- *Les régresseurs climatiques* : la sensibilité des essences au climat a été analysée principalement au travers de la réponse aux températures **moyennes** et précipitations mensuelles organisées de septembre de l'année précédente *k*-1 à août de l'année en cours *k*. Cependant, dans l'article [4], les températures mensuelles **minimales** et **maximales** d'**octobre** *k*-1 à **septembre** *k* ont été utilisées dans le calcul des fonctions de corrélation.

- *La période d'analyse* : les analyses ont été conduites sur la période maximale commune à l'ensemble des chronologies de croissance : 1914-1993 pour les articles [2] et [3], 1910-2004 pour l'article [4] et 1901-2000 pour le chapitre 3.3.5.

- *La méthode de standardisation* : la double standardisation a toujours été appliquée, mais avec des rigidités de spline différentes entre les articles. Une rigidité de 25-26 ans a été retenue, sauf dans l'article [4] avec une rigidité de 64 ans.

- *La largeur de la fenêtre mobile pour l'analyse de l'instabilité temporelle* : pour l'article [4] et le chapitre 3.3.5, les données de croissance et climatiques couvraient respectivement 95 et 100 ans, contre 80 ans pour l'article [3]. Ainsi, la largeur de fenêtre retenue dans ce dernier article a été plus faible (24 ans contre 50 dans les autres travaux) afin d'augmenter le nombre de périodes.

Dans ce travail de synthèse, un effort d'homogénéisation des *Matériels et Méthodes* a été réalisé pour faciliter les comparaisons inter-espèce et inter-contexte, et éviter tout biais méthodologique :

- le seuil minimum d'arbres a été fixé à 75 % lors du calcul des années caractéristiques ;

- la réponse moyenne au climat a été estimée sur la période 1914-1993 ;

- la rigidité de la spline de la seconde étape de la standardisation a été fixée à 25 ans ;

- les relations cerne-climat ont été évaluées avec 24 régresseurs climatiques mensuels : 12 températures **moyennes**[3] et 12 précipitations mensuelles organisées de septembre *k*-1 à août *k* ;

- la largeur de la fenêtre des fonctions de corrélation mobiles a été fixée à 50 ans.

Bien que cette homogénéisation n'affecte pas l'estimation générale de la sensibilité des essences au climat (**Annexe 2**), de petites différences peuvent être trouvées entre les résultats présentées dans cette synthèse et ceux des contributions scientifiques.

[3] Pour les chronologies de l'article [4], les séries de température moyenne ont été obtenues en moyennant les séries de températures minimale et maximale.

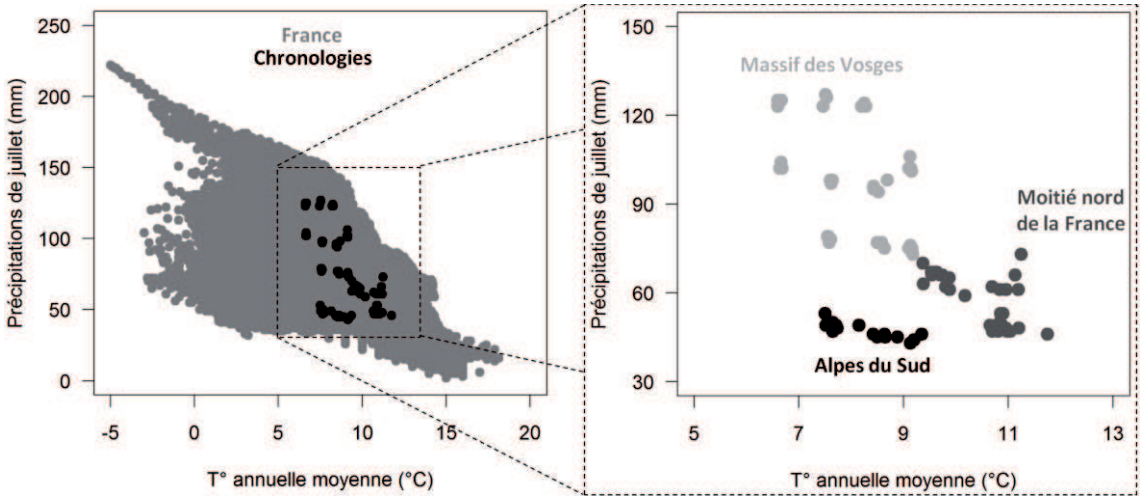


Figure 3.2.1 : Répartition des 83 chronologies moyennes de croissance sur les gradients climatiques trentenaires *de température annuelle moyenne et de précipitations de juillet (1961-1990, modèle AURELHY ; Bénichou et Le Breton, 1987). (a) Position des chronologies par rapport aux conditions climatiques de la France ; (b) détail par zone d'étude : moitié nord de la France (articles [2] et [3]), Alpes du Sud (article [4]) et Massif des Vosges (chapitre 3.3.5).*

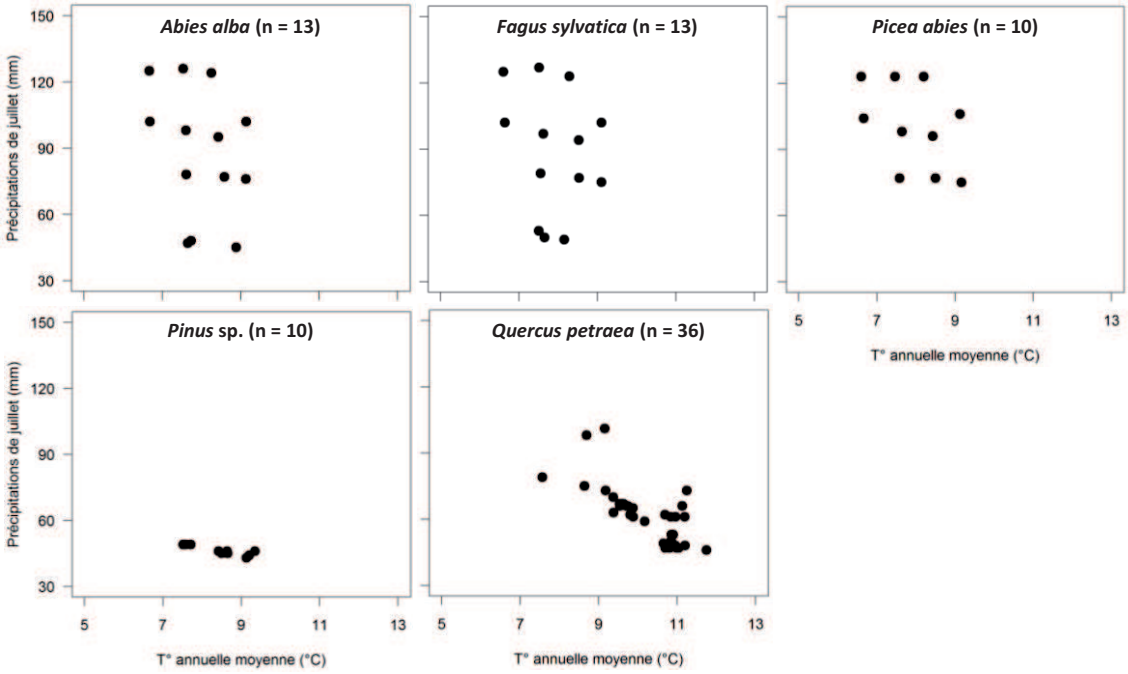


Figure 3.2.2 : Répartition par essence des chronologies moyennes de croissance sur les gradients climatiques trentenaires *de température annuelle moyenne et de précipitations de juillet (1961-1990, modèle AURELHY ; Bénichou et Le Breton, 1987).*

3.2.3 VARIABILITE CLIMATIQUE ENTRE LES CHRONOLOGIES MOYENNES DE CROISSANCE

Les 1930 chronologies individuelles de croissance réparties dans 404 placettes ont permis de construire 83 chronologies moyennes : 36 pour *Q. petraea*, 13 pour *A. alba*, 13 pour *F. sylvatica*, 10 pour *P. abies*, 6 pour *P. nigra*, 3 pour *P. sylvestris* et 2 pour *P. uncinata*. Pour chaque placette, les moyennes climatiques trentenaires ont été extraites à partir du modèle spatialisé AURELHY (Bénichou et Le Breton, 1987). Deux variables ont été retenues : (i) la température annuelle moyenne qui ne privilégie ni le froid hivernal ni la chaleur estivale dans la stratification du milieu, et (ii) le cumul des précipitations de juillet, mois le plus sec de l'année, qui donne une estimation du niveau maximal de contrainte hydrique rencontré par les arbres durant la saison de végétation. Comme chaque chronologie moyenne de croissance a été obtenue à partir d'arbres carottés dans plusieurs placettes, le climat moyen d'une chronologie donnée a été défini comme la moyenne des conditions des placettes sélectionnées, pondérée par le nombre d'arbres de chacune d'elles.

Les 83 chronologies couvrent des gammes respectives de température annuelle moyenne et de précipitations de juillet de 6,6–11,8 °C et 45–125 mm (**Figure 3.2.1a**). Les chronologies localisées dans la moitié nord de la France correspondent aux contextes les plus chauds (9,0–11,8 °C), celles des Alpes du Sud aux conditions les plus sèches (< 55 mm), et celles du Massif des Vosges aux conditions *a priori* les plus favorables, *i.e.* humides et fraîches (**Figure 3.2.1b**). Du fait de leur autécologie respective, les essences étudiées n'ont pas été échantillonnées dans tous les contextes climatiques (**Figure 3.2.2**). Les chronologies moyennes d'*A. alba*, *F. sylvatica* et *P. abies* couvrent les conditions les plus fraîches (< 9,5 °C), mais aussi les plus humides pour *P. abies* (> 75 mm). A l'inverse, *Q. petraea* se rencontre dans les contextes les plus chauds et les plus secs (> 8 °C, < 90 mm). Enfin, les espèces du genre *Pinus*, carottées strictement dans les Alpes du Sud, couvrent des climats secs (environ 45 mm) et plutôt frais (7–9 °C).

3.2.4 VARIABILITE SPATIALE DE LA SENSIBILITE AU CLIMAT

3.2.4.1 DETERMINISME CLIMATIQUE DES ANNEES CARACTERISTIQUES

Les années caractéristiques (*pointer years* - PY) ont été calculées sur la période 1914-1993 selon la procédure détaillée dans le **chapitre 2.3.1.3**. Nous proposons ici une analyse (i) **qualitative** par une comparaison inter-chronologie du nombre de PY, et (ii) **quantitative** par une analyse en composantes principales non-normée (ACP) du tableau des écarts relatifs moyens (ERM).

3.2.4.1.1 ANALYSE QUALITATIVE : NOMBRE D'ANNEES CARACTERISTIQUES

Le nombre de PY observé sur la période 1914-1993 varie entre 0 et 33 selon la chronologie (**Figure 3.2.3**). *A. alba*, *Q. petraea* et *Pinus* sp. présentent un nombre moyen proche de 20, contre 10 pour *F. sylvatica* et *P. abies*, la variabilité interannuelle de la croissance pour ces dernières essences étant soit faible soit hétérogène entre arbres (article [4], chapitre 3.3.5).

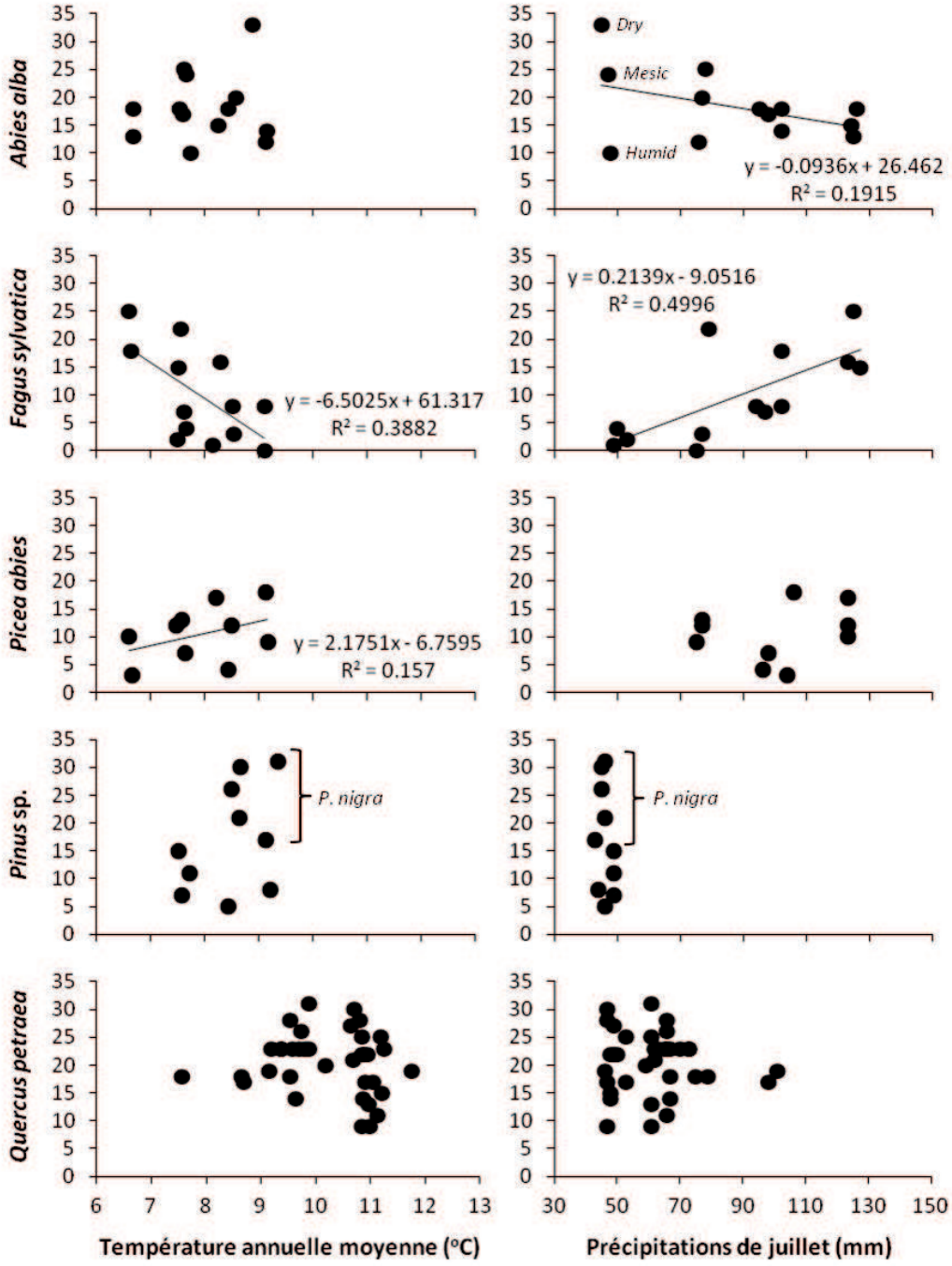


Figure 3.2.3 : Nombre d'années caractéristiques des chronologies sur la période 1914-1993 présenté par essence et pour les gradients climatiques trentenaires *de température annuelle moyenne (gauche) et de précipitations de juillet (droite) (1961-1990, modèle AURELHY ; Bénichou et Le Breton (1987). L'équation et le coefficient de détermination de la régression linéaire sont présentés quand la relation est significative au seuil de 5 %.* Dry, Mesic, Humid *: classes de disponibilité en eau du sol (cf. Article [4] et équation [3.3.4.1] pour plus de détails).*

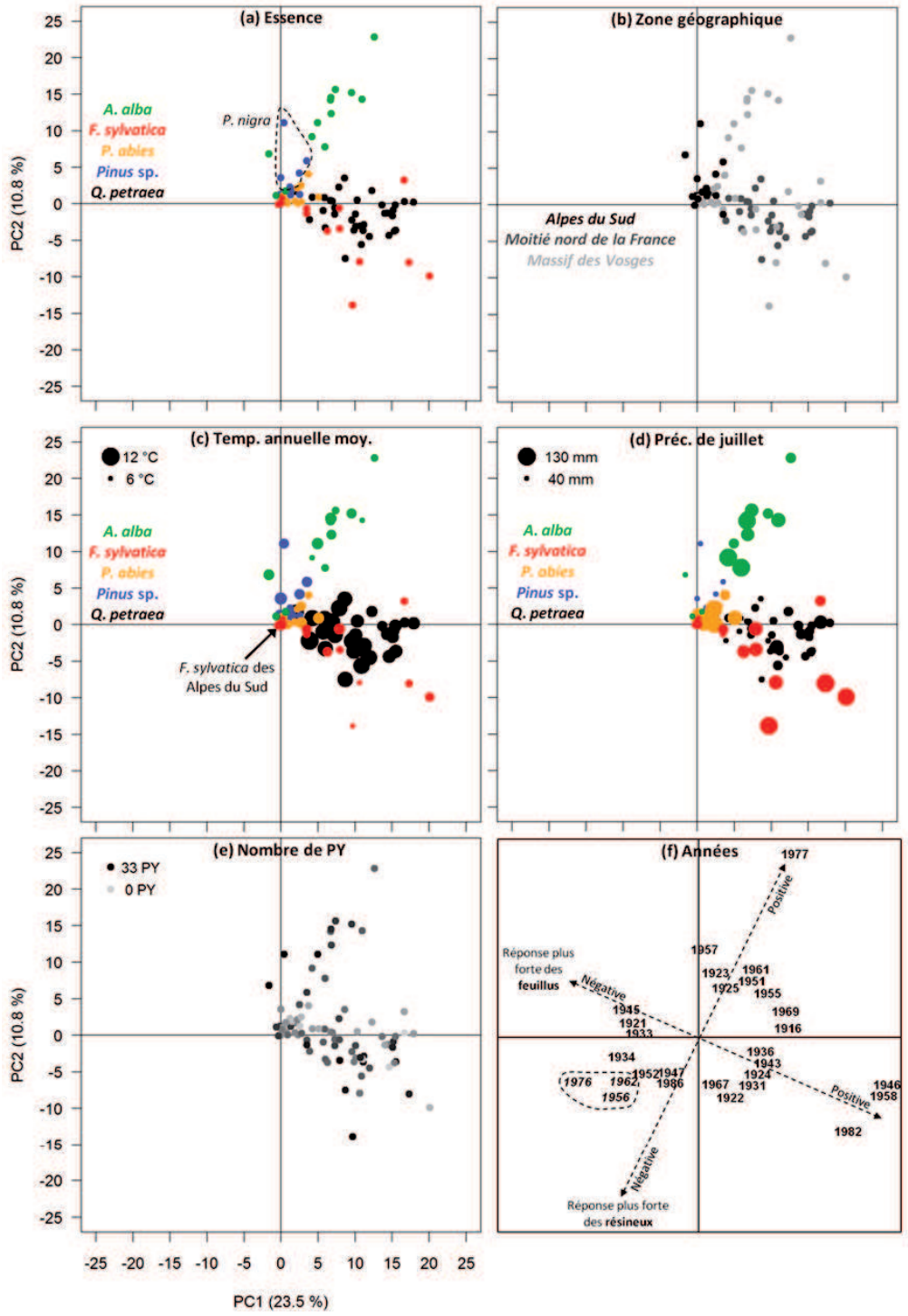


Figure 3.2.4 : Projection des 83 chronologies (a-e) et des années (f) sur le plan PC1-PC2 *défini par l'analyse en composantes principales des écarts relatifs moyens calculés sur la période 1914-1993. La couleur des points dépend de l'essence (a, c et d), de la zone géographique (b) et du nombre d'années caractéristiques (*pointer years - *PY) observées sur la période 1914-1993 (e ; noir = 33 ; gris = 0). Le diamètre des points dépend du climat moyen trentenaire (1961-1990) : (c) température annuelle moyenne et (d) précipitations de juillet.*

F. sylvatica présente une variabilité interannuelle de la croissance d'autant plus forte que le climat moyen est frais et humide, avec un nombre de PY corrélé positivement aux précipitations de juillet et négativement à la température annuelle moyenne (**Figure 3.2.3**). A l'inverse, le nombre de PY est négativement corrélé aux précipitations de juillet pour *A. alba* (**Figure 3.2.3**). Particulièrement dans les conditions les plus sèches (Alpes du Sud, précipitations < 50 mm), un fort effet de la disponibilité en eau du sol (*soil water availability*, SWA) est observée pour cette essence, avec un triplement des PY entre les conditions humides et sèches (**Annexe 3a**, article [4]). Enfin, *Q. petraea*, *P. abies* et *Pinus* sp. ne montrent pas de corrélations significatives entre le nombre de PY et les conditions climatiques moyennes trentenaires (**Figure 3.2.3**). Dans les Alpes du Sud et contrairement à *A. alba*, le nombre de PY des essences du genre *Pinus* ne semble pas dépendre de la disponibilité en eau du sol (**Annexe 3a**). En revanche, de fortes différences sont observées entre les espèces, avec un nombre systématiquement plus élevé pour *P. nigra* que pour *P. uncinata* et *P. sylvestris* (15 à 31 contre 5 à 17).

3.2.4.1.2 ANALYSE QUANTITATIVE : ECARTS RELATIFS MOYENS

3.2.4.1.2.1 ORGANISATION GENERALE DE LA REPONSE AUX EXTREMES CLIMATIQUES

Les deux premiers axes de l'ACP (PC1 et PC2) expliquent respectivement 23,5 et 10,8 % de l'inertie du nuage de points (**Figure 3.2.4**). Les chronologies présentent systématiquement des coordonnées positives sur le premier axe, impliquant que, quels que soient l'essence et le contexte climatique, les évènements de croissance extrêmes ont un déterminisme commun. Les années corrélées négativement à PC1 sont caractérisées soit par des froids hivernaux (1947, 1956, 1986) soit par des sécheresses/chaleurs (i) de fin d'hiver – printemps (1921, 1933, 1945, 1976) ou (ii) de fin de printemps – été (1934, 1952, 1962, 1976) (articles [2] et [3], chapitre 3.3.5). A l'inverse, les années corrélées positivement correspondent à des conditions généralement pluvieuses et fraîches durant (i) l'automne et l'hiver précédents (1923, 1951, 1955, 1957, 1961), ou (ii) le printemps et l'été (1924, 1931, 1936, 1982, 1977). Enfin, les années 1943, 1946 et 1958 sont caractérisées par des mois de mai et/ou juin particulièrement humides et plutôt frais. Ainsi, les évènements extrêmes de croissance des essences en contexte tempéré dépendent de l'intensité (i) des stress hydriques de printemps et d'été, et (ii) des froids hivernaux, en accord avec la bibliographie (articles [1] à [4], chapitre 3.3.5).

Le second axe de l'ACP discrimine nettement les résineux (coordonnées positives) des feuillus (coordonnées majoritairement négatives) (**Figure 3.2.4a**). Le déterminisme climatique des années de croissance extrêmes varie entre ces deux groupes d'essences, bien que les climats particulièrement contraignants de 1956, 1962 et 1976 affectent toutes les espèces. Ainsi, les années de faible croissance spécifiques à *Q. petraea* et *F. sylvatica* correspondent à des conditions chaudes et sèches en fin d'hiver et au printemps (1921, 1933, 1945), alors que celles propres aux résineux (notamment *A. alba* et *P. nigra*) sont caractérisées par des froids hivernaux (1947, 1986). A l'inverse, les cernes larges des feuillus correspondent à des années (i) aux fins d'hiver pluvieuses suivies par des saisons de végétation sans contrainte hydrique particulière (1924, 1931, 1936, 1982) ou (ii) aux mois de mai et/ou juin humides et frais (1943, 1946, 1958). Les fortes croissances des résineux semblent quant à elles dépendre d'automnes et hivers précédents humides et frais (1923, 1951, 1955, 1957, 1961) ; ces essences ont également produit un cerne beaucoup plus large

en 1977 qu'en 1976, ce qui peut être attribué d'une part aux conditions fraiches et humides durant la saison de végétation 1977 et d'autre part au phénomène de « retour à une croissance normale » après l'année caractéristique négative de 1976.

Notons enfin la faible réactivité des chronologies (i) de *P. abies* (**Figure 3.2.4a**) et (ii) des Alpes du Sud à l'exception de celles de *P. nigra* (**Figure 3.2.4b**). Ces résultats sont cohérents avec le faible nombre de PY observés pour ces chronologies (**Figure 3.2.3**), et témoignent également d'écarts relatifs moyens plus faibles. Par exemple, en 1976 et dans le Massif des Vosges, les ERM de *P. abies* ont varié de -8 à -28 %, contre -27 à -41 % pour *A. alba* et -12 à -43 % pour *F. sylvatica*. En revanche, pour une essence donnée, le nombre de PY ne présage en rien de l'intensité de la réponse à un évènement climatique extrême donné (**Figure 3.2.4e**).

3.2.4.1.2.2 VARIATION DE LA REPONSE DES ESSENCES LE LONG DES GRADIENTS CLIMATIQUES

La projection des données climatiques trentenaires sur le plan PC1-PC2 ne révèle pas d'organisation particulière des évènements de croissance extrêmes le long des gradients climatiques pour les résineux (**Figure 3.2.4c-d**). Cependant, une analyse plus fine de la réponse de ces essences montre qu'en 1956 la baisse de la croissance radiale liée au froid de février[4] a été d'autant plus faible que le contexte était chaud et sec (**Annexe 4**).

Pour les feuillus, l'ACP met en évidence une structuration de la sensibilité aux évènements extrêmes. Les coordonnées factorielles des chronologies de *Q. petraea* sur PC1 sont significativement corrélées avec la température annuelle moyenne (R^2 = 0,27) et les précipitations de juillet (R^2 = 0,53) ; celles de *F. sylvatica* ne le sont qu'avec les précipitations (R^2 = 0,58). La réponse de ces essences aux extrêmes climatiques est ainsi d'autant plus forte (coordonnées positives sur PC1) que le climat est frais et humide.

Concernant *Q. petraea*, les articles [2] et [3] permettent de relier cette structuration de la réponse à la localisation des chronologies dans la moitié nord de la France, avec un nombre de PY et des ERM plus élevés sous climat semi-continental (nord-est) que sous climat semi-océanique (nord-ouest) (cf. **Figure 3.3.2.4**). Ces articles révèlent également que, même si elles sont plus rares et moins intenses, les PY dépendent plus fortement des sécheresses estivales sous climat semi-océanique que sous climat semi-continental (cf. **Figure 3.3.2.6**). Enfin, du fait de l'étendue de la zone d'étude, certaines années caractéristiques sont propres au nord-ouest (sécheresses de 1934 et 1989) ou au nord-est (sécheresse de 1915 et froid/sécheresse de 1947).

Concernant *F. sylvatica*, l'ACP révèle une forte différence de réponse entre le Massif des Vosges et les Alpes du Sud, où les chronologies ne répondent que très peu (coordonnées factorielles et nombre de PY proches de zéro, **Figure 3.2.4c**). Cette différence s'illustre notamment en 1956, avec des ERM positifs dans le Sud des Alpes, et négatifs ailleurs (**Annexe 4**). Dans la gamme de conditions climatiques couvertes dans le Massif des Vosges, les arbres profitent d'autant plus des conditions très favorables de croissance (notamment 1946, 1958, 1982) que le

[4] Températures minimales de février 6 à 12 °C inférieures aux normales 1961-1990.

contexte est humide. Par exemple, en 1958, l'ERM passe de +38 à +146 % pour des précipitations trentenaires de juillet respectives de 75 et 130 mm. De même, les arbres sont d'autant moins affectés par les fortes sécheresses printanières et estivales que le climat est humide. Les ERM de 1962 et 1976 sont d'ailleurs significativement et positivement corrélés aux précipitations trentenaires de juillet (R^2 de 0,15 et 0,17 respectivement). En 1976, l'ERM diminue de -40 à -15 % pour des précipitations respectives de 75 et 130 mm.

3.2.4.2 REPONSE MOYENNE AU CLIMAT AU COURS DU 20EME SIECLE

La sensibilité moyenne des essences au climat a été évaluée par le calcul des fonctions de corrélation entre les chronologies moyennes de croissance et les séries climatiques sur la période 1914-1993. La variabilité inter-chronologie de la réponse au climat a été analysée au travers d'une ACP non-normée sur les coefficients de corrélation *Bootstrap* (BCC) (**Figure 3.2.5**). Seules des deux premières composantes, portant respectivement 27,7 et 19,1 % de l'inertie du nuage, ont été retenus dans cette analyse, la troisième composante ne portant quant à elle que 9,1 % de l'inertie.

3.2.4.2.1 VARIATION INTERSPECIFIQUE DE LA SENSIBILITE AU CLIMAT

L'organisation générale du nuage montre que la sensibilité au climat dépend fortement de l'essence (**Figure 3.2.5a**). Tout comme pour les années caractéristiques, les résineux se distinguent clairement des feuillus, bien de *P. abies* présente une réponse voisine de celle de *F. sylvatica*. Le cercle des corrélations de l'ACP révèle que ces différences interspécifiques s'expriment principalement sur la sensibilité aux températures automnales et hivernales (**Figure 3.2.5e**). En septembre et d'octobre de l'année précédente (T9 et T10), les corrélations cerne-climat de *Q. petraea* sont toujours supérieures à celles de *F. sylvatica* et *P. abies*, elles-mêmes supérieures celles d'*A. alba* et *Pinus* sp. (**Figure 3.2.6**). En septembre, cela se traduit par une influence positive des températures sur la croissance de *Q. petraea*, celle des autres essences étant plutôt affectée négativement, notamment pour *A. alba*. En octobre, *Q. petraea* montre des BCC fortement et massivement positifs, alors que les corrélations de *F. sylvatica* et *P. abies* ne sont que sensiblement positives et celles de d'*A. alba* et *Pinus* sp. plutôt centrées sur zéro. Notons également le rôle positif des précipitations de septembre (P9) sur la croissance d'*A. alba* (chapitre 3.3.5), les autres essences y étant assez peu sensibles (articles [2] à [4]).

Les différences interspécifiques s'observent également pour les températures de fin d'automne (novembre) et de fin d'hiver – début de printemps (février à avril, **Figures 3.2.5e et 3.2.6**). La réponse des essences à ces régresseurs climatiques est inversée par rapport à celles de T9 et T10. En effet, *A. alba* et *Pinus* sp. présentent systématiquement les corrélations les plus élevées (*i.e.* soit les plus positives soit les moins négatives), suivis par *F. sylvatica* et *P. abies*, et enfin *Q. petraea* (**Figure 3.2.6**). En novembre et février, les températures élevées favorisent systématiquement la croissance d'*A. alba* et *Pinus* sp., les autres essences présentant des réponses assez contrastées entres les chronologies (notamment *F. sylvatica* et *Q. petraea*), mais globalement centrées sur zéro. En mars, la distinction entre feuillus et résineux est particulièrement nette, avec des corrélations très négatives pour *Q. petraea* et *F. sylvatica*, négatives mais non-significatives

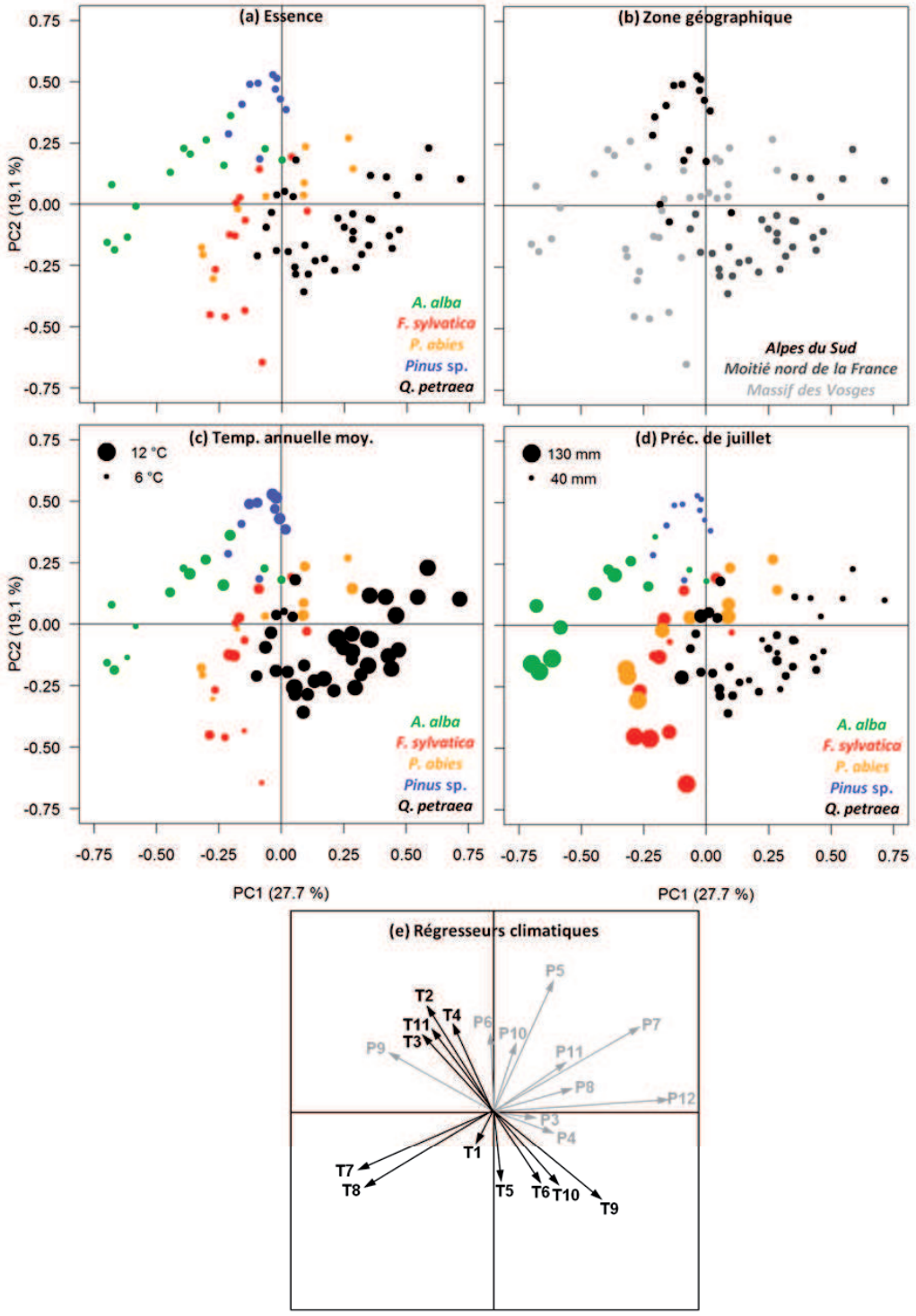


Figure 3.2.5 : Projection des 83 chronologies (a-d) et des régresseurs climatiques (e) sur le plan PC1-PC2 *défini par l'ACP des coefficients de corrélation* Bootstrap *calculés sur la période 1914-1993. La couleur des points dépend de l'essence (a, c et d) et de la zone géographique (b). Le diamètre des points dépend du climat moyen trentenaire (1961-1990) : (c) température annuelle moyenne et (d) précipitations de juillet. (e) Flèches noires : températures (T) ; flèches grises : précipitations (P) ; les mois sont indiqués par un numéro (*e.g. *1 : janvier, 2 : février).*

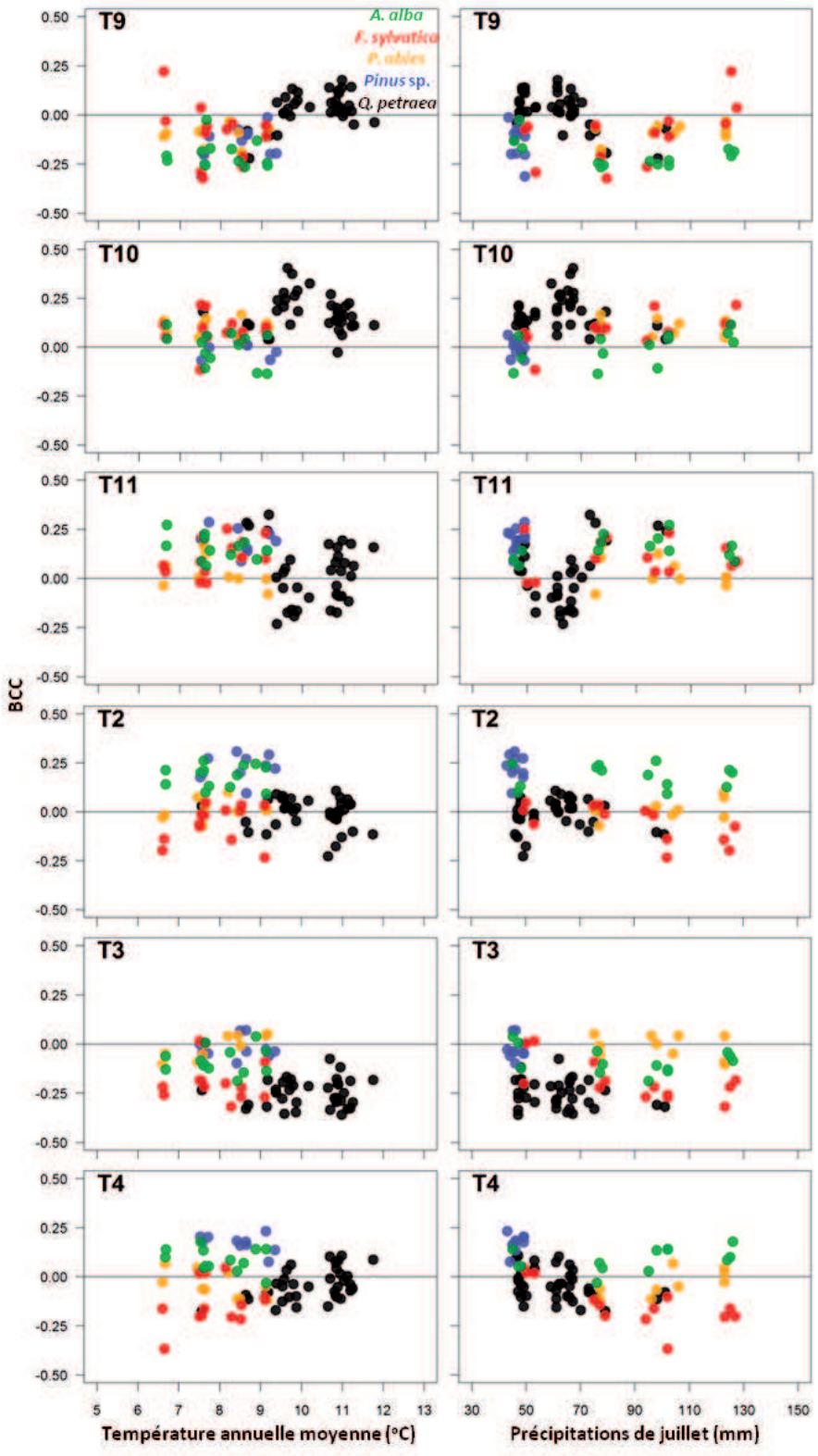


Figure 3.2.6 : Coefficients de corrélation* Bootstrap *avec les températures automnales (septembre, octobre et novembre) et hivernales (février, mars et avril) *présentés en fonction du climat moyen trentenaire (1961-1990) : température annuelle moyenne (gauche) et précipitations de juillet (droite). La couleur des points dépend de l'essence.*

pour *A. alba*, et proches de zéro pour *P. abies* et *Pinus* sp. Enfin, en avril, la température influence faiblement mais positivement la croissance d'*A. alba* et *Pinus* sp. ; *P. abies* et *Q. petraea* ont une réponse faible avec des BCC centrés sur zéro, alors que les corrélations de *F. sylvatica* sont majoritairement négatives.

Bien qu'elles soient moins prononcées, des différences de réponse sont observées entre les essences durant la saison de végétation. A l'exception des contextes les plus secs (précipitations de juillet < 70 mm), les BCC de P5, P7 et P8 sont sensiblement inférieures (*i.e.* moins positives ou plus négatives) pour *A. alba* par rapport à *F. sylvatica*, puis à *Q. petraea* et *P. abies* (**Figure 3.2.7** pour P5 et P7). La tendance inverse est observée pour les températures, avec des corrélations supérieures pour (i) *A. alba* en juillet et (ii) *A. alba* et *F. sylvatica* en août (**Figure 3.2.7**). Dans les contextes les plus secs (< 70 mm), *A. alba* et *F. sylvatica* présentent des corrélations proches de zéro pour les températures ou les précipitations (article [4]). Les essences les plus réactives sont *Q. petraea*, *P. nigra* et *P. sylvestris*, avec des corrélations négatives avec les températures et positives avec les précipitations. Ces trois essences sont de plus particulièrement sensibles aux précipitations de mai et juin (article [3] pour *Q. petraea* et article [4] pour *P. nigra* et *P. sylvestris*).

3.2.4.2.2 VARIATION INTRASPECIFIQUE DE LA SENSIBILITE AU CLIMAT

La projection des données climatiques trentenaires sur le plan PC1-PC2 met en évidence une forte structuration intraspécifique de la réponse en lien avec la position de la chronologie sur le gradient de précipitations de juillet (**Figure 3.2.6c-d**). Dans une moindre mesure, la variation de sensibilité au climat est également dépendante du gradient de température annuelle moyenne, les facteurs hydriques et thermiques étant fortement et négativement corrélés, notamment pour *Q. petraea* dans la moitié nord de la France (articles [2] et [3]). Ainsi, pour toutes les essences, exceptées *Pinus* sp. pour lesquelles les gradients climatiques couverts sont restreints, la variabilité intraspécifique de la réponse au climat présente la même organisation et le même déterminisme. Les régresseurs climatiques impliqués sont principalement les précipitations de mai et juillet (P5 et P7) et les températures de juillet et août (T7 et T8, **Figure 3.2.6e**). Les précipitations de fin d'automne (P11 et P12) jouent également un rôle important.

Quelle que soit l'essence, la corrélation avec les précipitations automnales et estivales diminue à mesure que le climat devient pluvieux et frais (**Figure 3.2.7**). En novembre, décembre et juillet, les corrélations sont majoritairement positives dans les contextes les plus chauds et secs (< 70 mm, > 9 °C), et sont strictement négatives pour les conditions les plus humides et fraîches (> 110 mm, < 7 °C). En mai, les précipitations ont presque toujours un effet positif, sauf dans les conditions les plus humides pour *F. sylvatica* (> 130 mm). Concernant les températures d'été (T7 et T8), la tendance inverse est observée, avec une hausse des BCC à mesure que le climat devient humide, et dans une moindre mesure frais. La croissance est positivement corrélée à T7 et T8 quand les précipitations trentenaires de juillet sont supérieures à 110 et 90 mm respectivement. En dessous de ces valeurs, les BCC sont en grande majorité négatifs en juillet, et centrés sur zéro en août. Enfin, quel que soit le régresseur considéré, les évolutions des BCC le long du gradient de précipitations de juillet sont de mêmes grandeurs pour toutes les essences (exceptés *Pinus* sp.). Ainsi, la différence de corrélations cerne-climat observée entre deux contextes climatiques est

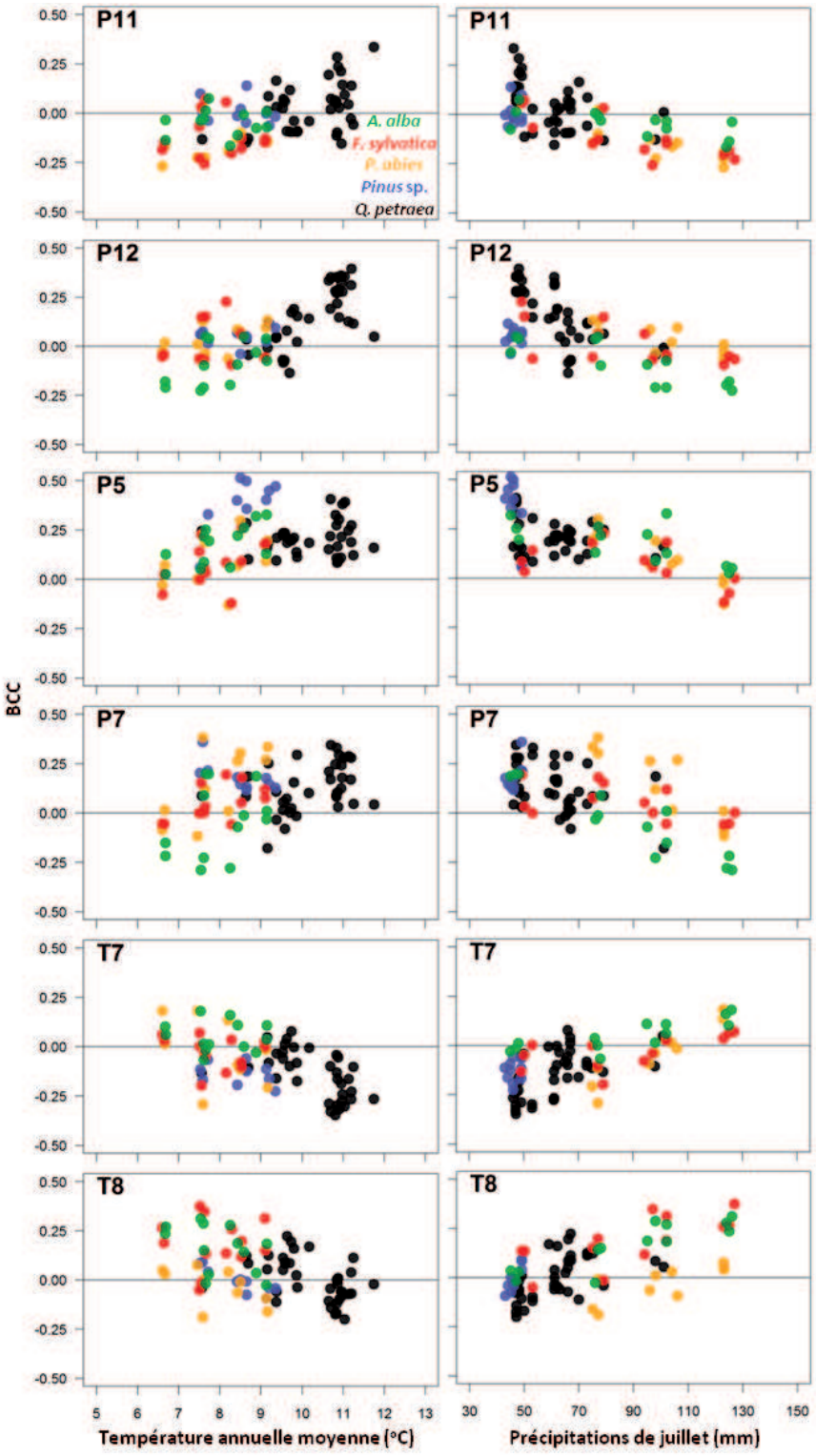


Figure 3.2.7 : Coefficients de corrélation* Bootstrap *avec les précipitations hivernales (novembre et décembre) et les conditions de la saison de végétation (mai, juillet et août) *présentés en fonction du climat moyen trentenaire (1961-1990) : température annuelle moyenne (gauche) et précipitations de juillet (droite). La couleur des points dépend de l'essence.*

relativement constante d'une espèce à l'autre, bien que des écarts puissent être mis en évidence sur le niveau moyen de ces corrélations.

Hors saison de végétation, les corrélations cerne-température ne sont que faiblement modulées par la position de la chronologie le long des gradients climatiques (**Figure 3.2.6**). Cela implique que la hiérarchie des réponses des essences aux températures est globalement conservée sur la gamme de conditions couvertes. Notons néanmoins que l'effet positif des températures d'octobre sur la croissance de *Q. petraea* est d'autant plus fort que le climat est frais et humide (**Figure 3.2.6**, article [3]) ; de même, la corrélation négative de *F. sylvatica* avec T2 et T3 est sensiblement plus forte dans les contextes frais et humides.

3.2.4.2.3 LE CAS PARTICULIER DU MOIS DE JUIN

D'après les résultats de l'ACP, les conditions du mois de juin jouent un rôle limité dans la variabilité inter- et intra-spécifique de la réponse au climat (**Figure 3.2.5e**). Deux raisons peuvent être avancées : (i) quels que soient l'espèce et le contexte climatique, il s'agit d'un mois central pour la croissance radiale et donc faiblement discriminant (**Figure 3.2.8**) ; (ii) contrairement aux autres régresseurs, l'évolution de la sensibilité le long des gradients climatiques est non-linéaire et donc plus difficilement détectable au travers d'une ACP.

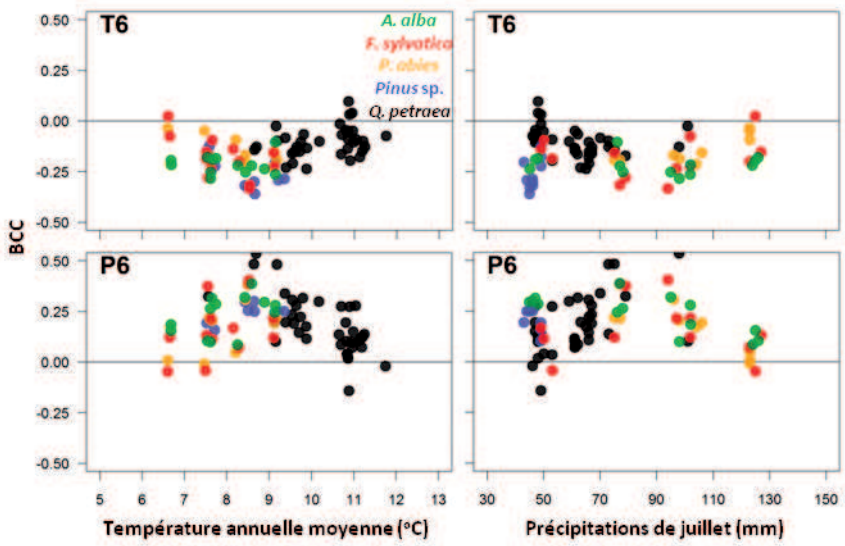


***Figure 3.2.8 : Coefficients de corrélation* Bootstrap *avec les températures et les précipitations de juin** présentés en fonction du climat moyen trentenaire (1961-1990) : température annuelle moyenne (gauche) et précipitations de juillet (droite). La couleur des points dépend de l'essence.*

Pour une très grande majorité de chronologies moyennes, la croissance est stimulée par des conditions fraîches et humides, les corrélations étant négatives avec T6 et positives avec P6 (**Figure 3.2.8**). Bien que les essences ne couvrent pas toutes la même gamme de conditions climatiques, il semblerait qu'un maximum de sensibilité soit atteint vers une température annuelle moyenne trentenaire de 8,6 °C, et pour des précipitations de juillet de 80 mm, les BCC se rapprochant peu à peu de zéro à mesure que l'on s'éloigne de ces valeurs. Cette réponse « en cloche » s'observe assez clairement sur le gradient hydrique pour *A. alba* et *F. sylvatica*, espèces pour lesquelles la gamme de conditions climatiques échantillonnées est la plus large. Les réponses de *P. abies* et *Q. petraea* semblent également admettre un maximum de sensibilité, mais l'absence de chronologies en contextes chauds et secs pour *P. abies* et froids et humides pour *Q. petraea* prive d'une vision globale de leur sensibilité.

3.2.4.2.4 MODULATION DE LA REPONSE PAR LES CONDITIONS ECOLOGIQUES LOCALES EN CONTEXTE MEDITERRANEEN MONTAGNARD

L'effet des conditions écologiques locales sur la sensibilité au climat a été testé pour les chronologies des Alpes du Sud et pour trois classes de disponibilité en eau du sol (article [4]). Pour les essences présentant une relation significative entre la croissance et les précipitations de mai (*i.e. A. alba*, *P. nigra* et *P. sylvestris*), la corrélation est d'autant plus forte que la disponibilité en eau du sol est faible. Par exemple, au dessus de 1200 m d'altitude et pour *P. nigra*, la valeur du BCC passe de 0,26 à 0,50 entre les contextes *Humid* et *Dry* (article [4]). De même ? la corrélation n'est significative que dans le contexte le plus xérique pour *A. alba*. Hormis pour P5, l'évolution des BCC n'est pas cohérente le long du gradient de disponibilité en eau du sol.

3.2.4.3 VARIATION SPATIALE DU DETERMINISME CLIMATIQUE DE LA CROISSANCE RADIALE DES ESSENCES TEMPEREES

3.2.4.3.1 RISQUE DE CONFUSION ENTRE LA VARIATION DE L'INTENSITE DE REPONSE DES ARBRES ET LA VARIATION DE LA CONTRAINTE CLIMATIQUE

Avant toute interprétation autécologique, l'analyse qualitative et quantitative des années caractéristiques sur de vastes échelles spatiales révèle une forte variation des évènements de croissance extrêmes, en lien avec des phénomènes climatiques **localisés** (Drobyshev et al., 2008 ; Kelly et al., 1989 ; Neuwirth et al., 2007). Par exemple, le froid intense de février 1956 observé dans la moitié nord de la France et dans le Massif des Vosges a été très limité dans les Alpes du Sud, avec une température minimale 3 à 5 °C inférieure aux normales 1961-1990, contre 6 à 12 °C ailleurs. De même, en 1976, la sécheresse a été nettement moins intense dans les Alpes, avec par exemple, des précipitations de juin 12 % plus faibles que la normale, contre 91 à 93 % dans le nord de la France. De telles différences ont également été observées en plaine pour *Q. petraea*. En effet, bien que certaines PY aient été communes à toute la zone (*e.g.* 1921, 1946, 1956, 1958, 1976), la plupart d'entre-elles étaient caractéristiques de la partie ouest ou est (articles [2] et [3]). Cette différence de comportement de croissance le long du gradient de continentalité avait déjà été mis en évidence dans des études dendroarchéologiques (Girardclos et al., 1996 ; Lambert, 1996) qui

distinguaient clairement deux ensembles de chronologies régionales de *Quercus* sp., avec une limite longitudinale vers le Massif du Morvan.

Cette hétérogénéité spatiale des extrêmes climatiques et de ses conséquences sur la croissance conduit à la confusion de deux effets : (i) la variation de l'intensité de la réponse des arbres à une contrainte donnée en lien avec une capacité propre des populations à supporter ce stress (variabilité génotypique), et (ii) la variation de la contrainte en elle-même liée à des différences de climat (Drobyshev et al., 2008). En d'autres termes, une variation d'ERM entre deux populations est certainement liée à la fois à une variation effective de la réponse à un même stress entre les populations et à une variation de l'intensité de ce stress. Par exemple, la réponse plus faible des chronologies des Alpes du Sud au froid de 1956 et à la sécheresse de 1976 n'est pas révélatrice d'une meilleure résistance de ces populations aux extrêmes climatiques, mais à la moindre intensité de ces derniers. Ainsi, l'approche des années caractéristiques analyse la réponse des arbres d'une population à un évènement climatique **ponctuel** dans le temps et parfois dans l'espace. Cette confusion de facteurs est inhérent à l'approche dendroécologique et se rencontre également dans l'interprétation des fonctions de réponse ou de corrélation (cf. **chapitre 1**, **Figure 1.3**). L'analyse de l'évolution de la sensibilité des essences au climat le long de gradients climatiques doit être faite en gardant à l'esprit que les différences observées sont le résultat des effets combinés des variations climatiques et génétiques.

3.2.4.3.2 RAPPEL DES PRINCIPAUX PROCESSUS PHYSIOLOGIQUES DE LA MISE EN PLACE DU CERNE

Les nombreux travaux menés durant les dernières années notamment dans le domaine de l'écophysiologie ont permis d'apporter des éléments d'information quant aux processus physiologiques liés aux facteurs climatiques dont dépend la xylogénèse. Ainsi, la mise en place du cerne et la croissance des cellules cambiales vont dépendre non seulement des facteurs climatiques agissant au cours de la saison de végétation (action directe lors des phases printanière et estivale, et en partie automnale) mais également de processus se déroulant hors de la période photosynthétiquement active (action indirecte pendant la phase hivernale). La chronologie de ces évènements détermine donc la période d'activité physiologique qui joue directement sur la quantité des assimilats disponibles dont dépend le taux de croissance (Deslauriers et al., 2009 ; Rathgeber et al., 2011b). Même si la sensibilité des espèces à ces périodes et aux facteurs climatiques les caractérisant varie, il est possible d'établir un modèle général des réponses (**Figure 3.2.9**).

Pendant **la phase automnale**, les conditions climatiques peuvent moduler tout d'abord la longueur de la saison de la végétation (Delpierre et al., 2009a ; Lebourgeois et al., 2010a ; Vitasse et al., 2009b). Ainsi, une absence de sécheresse et/ou de conditions thermiques favorables (températures clémentes en octobre ou novembre, absence de gelées précoces) peut fortement rallonger la saison de végétation. Par exemple, sur *Q. robur*, *Q. petraea* et *F. sylvatica*, les travaux de Lebourgeois et al. (2008) ont montré qu'une augmentation de 1 °C en octobre se traduisait par un jaunissement retardé de 2 à 4 jours. A court terme, ces bonnes conditions automnales favorisent le stockage de molécules carbonées, qui seront remobilisées lors démarrage de la croissance l'année suivante (Barbaroux et Bréda, 2002 ; Genet et al., 2010). A plus long terme, des

questions se posent néanmoins. En effet, les travaux de Piao et al. (2009 ; 2008) suggèrent que des modifications trop importantes pendant cette phase automnale pourraient davantage stimuler les processus respiratoires par rapport aux processus photosynthétiques. Cela se traduirait à terme par un effet négatif sur la croissance et la production de biomasse en lien avec une consommation de carbone supérieure à l'assimilation. De bonnes conditions pendant cette période peuvent également stimuler le renouvellement des racines fines ; racines qui jouent un rôle central dans l'alimentation hydrique et minéral (Riedacker, 1976).

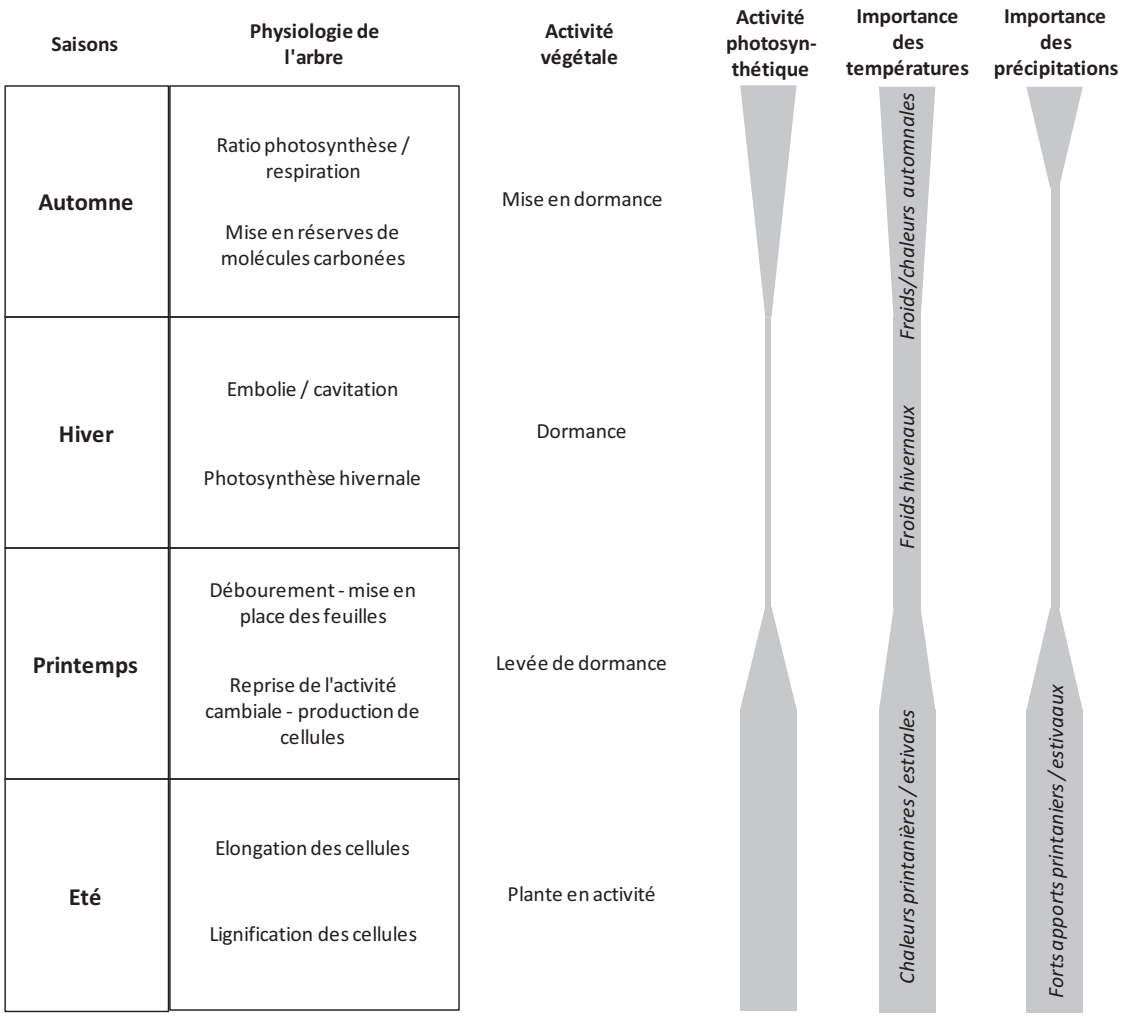


Figure 3.2.9 : Schéma de synthèse par saison des principaux processus écophysiologiques et de leur déterminisme climatique en lien avec la xylogénèse en contexte tempéré non hydromorphe.

Pendant la **phase hivernale**, des températures clémentes et l'absence de très fortes gelées diminuent la cavitation et l'embolie cellulaire ce qui permet le maintien de l'intégrité du système conducteur (Cochard et al., 1992 ; Cochard et al., 2001 ; Lemoine et al., 2002 ; Maherali et al., 2004). Dans des conditions xériques, la sécheresse hivernale peut également conduire à un dysfonctionnement hydraulique du xylème (Eilmann et al., 2009 ; Eilmann et al., 2011). Pour les résineux, de telles conditions peuvent également se traduire par des activités photosynthétiques et donc par la production de photosynthétats utilisables pour les processus de croissance (Guehl, 1985). En revanche, des températures trop élevées peuvent perturber le développement aérien pendant la phase printanière en modifiant le ratio « besoin en froid / besoin en chaud » en période de dormance (Chuine, 2000 ; Chuine et al., 2010 ; Morin et al., 2010). En effet, les processus de développement foliaire au cours de la saison de végétation ne peuvent se faire d'une façon satisfaisante que si les équilibres « thermiques » pendant la phase de repos sont respectés ; une absence de froid pouvant se traduire, à long terme, par des retards de mise en place des feuilles et donc par un raccourcissement de la période active (Morin et al., 2010). Enfin, les conditions hivernales peuvent également moduler la sensibilité des cellules aux hormones telles que l'auxine qui joue en rôle essentiel dans la reprise de l'activité cambiale, la durée des phases du développement cellulaires, et au final la taille et le nombre des vaisseaux conducteurs (Aloni et Zimmermann, 1983 ; Fonti et al., 2007 ; Sundberg et al., 2000).

La phase printanière est une saison clef dans la mise en place de l'appareillage photosynthétique et circulatoire qui va servir au cours de la saison, car elle correspond à la période durant laquelle la production de cellules (Cuny et al., 2012 ; Deslauriers et al., 2008 ; Rathgeber et al., 2011b ; Rossi et al., 2008b) et de feuilles est maximale (Chuine et al., 2010 ; Lebourgeois et al., 2010a ; Vitasse et al., 2011). Pendant cette phase, des températures trop faibles (Rossi et al., 2007 ; Rossi et al., 2008b), des sécheresses, voire une photopériode réduite (Korner et Basler, 2010a, 2010b) vont généralement avoir une action négative sur la feuillaison et la mise en place du cerne. Par exemple, concernant la feuillaison, une diminution de 1 °C de la température en mars en contexte tempérée français retarde la mise en place des feuilles de 2 à 5 jours selon les essences considérées (Lebourgeois et al., 2008 ; Lebourgeois et al., 2010a). Concernant la croissance, le développement assez récent des travaux sur la xylogénèse à l'échelle intra-annuelle a permis de montrer que, pour la grande majorité des espèces forestières, les taux d'élongation de la pousse aérienne annuelle ou de production cellulaire cambiale atteignent leur maximum au début du printemps (Cuny et al., 2012 ; Deslauriers et al., 2008 ; Rathgeber et al., 2011a). Les travaux récents de Cuny et al. (2012) ont montré par exemple que l'activité cambiale d'*A. alba*, *P. abies* et *P. sylvestris* en contexte montagnard moyen commençait fin avril – début mai, avec un taux de production cellulaire et une élongation maximale en juin et une maturation (épaississement) en août – septembre.

Pendant **la phase estivale**, la sécheresse (association des températures élevées et de pluies faibles) joue un rôle clef sur le fonctionnement cellulaire. Ces stress hydriques estivaux se traduisent par une baisse de la turgescence cellulaire (Aranda et al., 2005 ; Leuschner et al., 2001 ; Thomas et Gausling, 2000) et une hausse de l'embolie du xylème (Cochard et al., 1992 ; Cruiziat et al., 2002 ; Köcher et al., 2009 ; Rice et al., 2004). Ceci va stopper la production cellulaire et/ou perturber les processus de maturation (Cuny et al., 2012), et au final diminuer fortement la

croissance (Bréda et Badeau, 2008 ; Bréda et al., 2006 ; Granier et al., 2007). Des températures trop élevées peuvent également agir directement et négativement sur le taux de photosynthèse à travers le dépassement des seuils physiologiques de réponse des arbres (Medlyn et al., 2002). Cette dernière étude a notamment mis en évidence que l'optimum de photosynthèse se rencontrait entre 20 et 30 °C pour la plupart des essences.

3.2.4.3.3 SYNTHESE DES RESULTATS

La synthèse de nos résultats montre que la sensibilité des essences au climat dépend d'abord des différences fonctionnelles entre les essences. Ces variations interspécifiques s'expriment principalement en dehors de la saison de végétation, de l'automne au début du printemps. Les analyses en composantes principales sur les années caractéristiques et les fonctions de corrélation ont permis de discriminer nettement les feuillus des résineux, bien que la réponse générale de *P. abies* soit faible. La croissance radiale des résineux (*A. alba* et *Pinus* sp.) est stimulée par les températures automnales et hivernales (novembre, février à avril), alors que celle des feuillus (*Q. petraea* et *F. sylvatica*) dépend plus fortement des conditions thermiques du début de l'automne (septembre et octobre). Si les processus physiologiques évoqués précédemment peuvent expliquer ces différences interspécifiques, rappelons ici que la gamme de conditions climatiques couvertes varie entre les essences, les résineux étant notamment échantillonnés dans des contextes plus frais et humides (**Figure 3.2.2**). Malgré ces différences d'échantillonnage, le signe et l'intensité de la réponse sont stables le long des gradients climatiques quelle que soit l'espèce (**Figure 3.2.6**).

Durant la saison de végétation (avril à septembre), les essences montrent une réponse homogène aux conditions climatiques, avec une croissance radiale limitée par le stress hydrique estival, *i.e.* des températures élevées et des précipitations faibles, ce qui corrobore les précédents travaux menés en Europe (Becker, 1989 ; Becker et al., 1994 ; Desplanque et al., 1999 ; Drobyshev et al., 2008 ; Friedrichs et al., 2009a ; Friedrichs et al., 2009b ; Kelly et al., 2002 ; Kelly et al., 1989 ; Lebourgeois et al., 2005 ; Lebourgeois et al., 2010b ; Neuwirth et al., 2007 ; Rolland et al., 2000 ; Scharnweber et al., 2011 ; Tessier et al., 1994). Cependant, dans les contextes les plus humides et frais, *A. alba*, *F. sylvatica* et *P. abies* présentent des corrélations (i) négatives avec les précipitations de mai, juillet et août, et (ii) positives avec les températures de juillet. L'inversion de signe des BCC avec les régresseurs climatiques de fin de printemps et d'été est fréquemment observée à travers l'Europe le long du gradient altitudinal (Dittmar et Elling, 1999 ; Dittmar et al., 2003 ; Mäkinen et al., 2003 ; Toromani et al., 2011). Ces travaux mettent en évidence une levée de contrainte hydrique et thermique estivale avec la montée en altitude ; en revanche, les auteurs n'expliquent pas clairement l'apparition d'une limitation de la croissance liée à des apports trop importants d'eau. Dittmar et Elling (1999) discutent du rôle positif du rayonnement direct sur la croissance radiale de *F. sylvatica* à haute altitude, ce qui pourrait expliquer l'effet négatif des précipitations estivales souvent associées à de fortes couvertures nuageuses et à une diminution de l'activité photosynthétique. Ainsi, durant la saison de végétation, les traits fonctionnels s'expriment au travers du niveau de la réponse dans un contexte climatique donné, mais ne modulent pas le sens et l'intensité de la variation de la réponse des essences le long des gradients climatiques (**Figure 3.2.7**).

L'effet des conditions écologiques locales s'exprime principalement au travers de la réponse aux évènements climatiques extrêmes, notamment pour *A. alba* en contexte méditerranéen montagnard (**Figure 3.2.3**), avec une sensibilité d'autant plus forte que la xéricité locale est forte. De tels résultats sont essentiels à considérer dans le cadre du réchauffement climatique, notamment avec l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des sécheresses et chaleurs estivales (Déqué, 2007 ; Planton et al., 2008).

3.2.5 INSTABILITE TEMPORELLE DE LA SENSIBILITE AU CLIMAT

3.2.5.1 UNE INSTABILITE FORTE ET GENERALE

Les différentes contributions scientifiques de cette thèse mettent toutes en évidence de fortes instabilités temporelles des conditions climatiques et des relations cerne-climat au cours du 20ème siècle (articles [3] et [4], chapitre 3.3.5). Ces variations, très nombreuses, ne seront pas toutes détaillées dans cette synthèse. Des exemples seront donnés à titre illustratif, les lecteurs étant invités à se référer au chapitre 3.3 pour une vision complète de la variabilité temporelle des relations cerne-climat. Rappelons que cette dernière a été quantifiée par le calcul de fonctions de corrélation mobiles de largeur de fenêtre 50 ans (Biondi, 1997 ; Biondi et Waikul, 2004). Pour chacune des périodes définies, les caractéristiques climatiques moyennes ont été calculées : la valeur moyenne du paramètre climatique (**MV**) et son écart-type (**SD**) (articles [3] et [4]). La significativité des tendances des séries temporelles de BCC, MV et SD ont été évalués par un test des rangs de Spearman (Myers et Well, 2003), la probabilité critique étant fixée à 10^{-4} (chapitre 3.3.5).

3.2.5.1.1 INSTABILITE CLIMATIQUE

Quelle que soit la zone géographique, l'analyse des séries climatiques révèle des instabilités fortes et massives aussi bien pour les températures que pour les précipitations. La majorité d'entre-elles ne dépassent pas 0,6 °C pour les températures, et 30 mm pour les précipitations. A l'échelle de la zone géographique (*i.e.* moitié nord de la France, Massif des Vosges ou Alpes du Sud), ces instabilités sont spatialement très cohérentes. En d'autres termes, le sens et l'intensité de la variation du climat sont hautement similaires entre les contextes climatiques et ne dépendent que peu des caractéristiques du climat moyen. Ces résultats confirment que les signaux *haute fréquence* des séries météorologiques sont homogènes sur de vastes gradients climatiques (Mäkinen et al., 2003 ; Martin-Benito et al., 2010a ; Rolland, 2002).

En revanche, les instabilités climatiques diffèrent entre les Alpes du Sud et le nord de la France (plaine et Massif des Vosges). Dans les Alpes, le climat est devenu généralement plus chaud, plus sec au printemps et plus arrosé en été et automne ; de plus, la variabilité interannuelle des conditions a sensiblement diminué. L'évolution du climat est relativement cohérente entre la plaine de la moitié nord de la France et le Massif des Vosges. Pour un mois donné, une hausse des températures est souvent accompagnée d'une baisse des précipitations, et inversement. Ainsi, le climat est devenu sensiblement plus froid et pluvieux de décembre à juin. A l'inverse, entre juillet

et novembre, le climat s'est plutôt réchauffé (Massif des Vosges uniquement) et asséché, avec une baisse systématique de la variabilité interannuelle des précipitations. Ces différences entre le nord de la France et les Alpes du Sud rappellent que le réchauffement climatique est hétérogène à large échelle spatiale (Déqué et al., 2005 ; Moisselin et al., 2002) et se prononce plus fortement en contextes méditerranéen et de montagne (Déqué, 2007 ; Giorgi et al., 2004b ; Giorgi et Lionello, 2008 ; Goubanova et Li, 2007).

3.2.5.1.2 INSTABILITE DES RELATIONS CERNE-CLIMAT

Tout comme pour les séries climatiques, l'instabilité des relations cerne-climat est fortement cohérente le long des gradients climatiques (articles [3] et [4], chapitre 3.3.5), en accord avec les précédentes études menées en Europe tempérée (D'Arrigo et al., 2008 ; Friedrichs et al., 2009a). Dans les Alpes du Sud, en contexte *a priori* plus limitant pour la croissance, les tendances des corrélations cerne-climat ne sont que très faiblement modulées par les conditions écologiques locales (article [4]), et notamment par le niveau de disponibilité en eau du sol. L'interaction « milieu – sensibilité au climat » la plus évidente concerne la réponse aux températures d'avril, avec un effet d'autant plus bénéfique du réchauffement printanier que l'altitude est faible ; l'hypothèse étant qu'à haute altitude (en conditions froides), le réchauffement n'est pas suffisant pour induire une levée de contrainte thermique. Nos résultats tendent ainsi à conclure que l'instabilité temporelle de la réponse des essences en conditions tempérées et subméditerranéennes est un phénomène à large échelle spatiale, faiblement modulé par les caractéristiques climatiques moyennes.

Les instabilités des réponses peuvent être homogènes entre les essences, notamment durant la saison de végétation (avril et août) et sont particulièrement marquées dans le Massif des Vosges (**chapitre 3.3.5**, **Figure 3.3.5.4**). Dans les Alpes du Sud, les espèces du genre *Pinus* ont des réponses très voisines, mais différentes de celles d'*A. alba* et *F. sylvatica*. Par exemple, pour les précipitations de mai, *Pinus* sp. montre un léger renforcement de la corrélation positive, à l'inverse d'*A. alba* et *F. sylvatica* dont les BCC se rapprochent peu à peu de zéro (**Figure 3.2.10**). En revanche, la plupart des différences interspécifiques s'observent en dehors de la saison de végétation, entre octobre et mars. Dans le Massif des Vosges et pour les températures de décembre à mars, le signe des tendances d'*A. alba* et *Q. petraea* s'oppose à celui de *F. sylvatica* et *P. abies*. En effet, les deux premières essences présentent des BCC en baisse, contre des corrélations majoritairement en hausse pour les secondes.

Enfin, pour une essence donnée, les tendances peuvent varier entre les zones géographiques. Ces comparaisons n'ont pu être faites que pour (i) *Q. petraea* entre le Massif des Vosges et la moitié nord de la France, et (ii) *A. alba* et *F. sylvatica* entre le Massif des Vosges et les Alpes du Sud (**Figure 3.2.10**). Deux cas sont clairement identifiables : (i) pour *Q. petraea*, les tendances dans la moitié nord de la France sont très proches de celles du Massif des Vosges, bien que les niveaux moyens des BCC diffèrent ; (ii) en revanche, de forts écarts sont observés entre les réponses d'*A. alba* et *F. sylvatica* des Vosges et des Alpes. En juin par exemple, la croissance de ces deux essences devient de plus en plus dépendante des précipitations dans le Massif des Vosges avec une hausse des corrélations positives, alors que la tendance inverse est observée dans les Alpes du Sud.

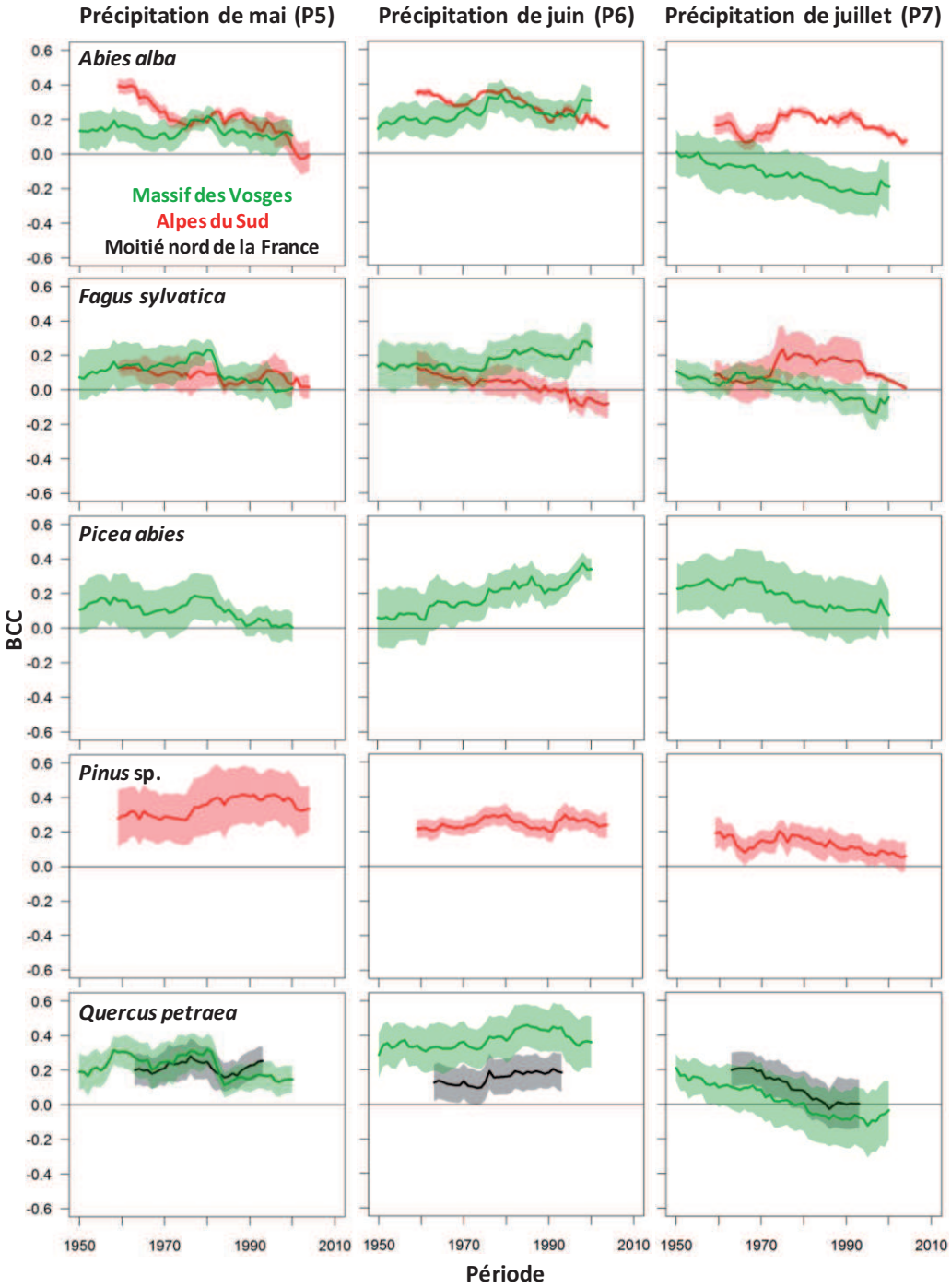


Figure 3.2.10 : Illustration par essence de l'instabilité temporelle de la sensibilité au climat pour les précipitations de mai (gauche), juin (centre) et juillet (droite)*. L'année en abscisse correspond à la dernière année de la période de 50 ans (*e.g. *1950 pour la période 1901-1950). La couleur dépend de la zone d'étude. Les séries présentées correspondent à la moyenne des séries de BCC par essence et zone d'étude. La plage colorée correspond à l'écart-type de ces séries moyennes.*

La grande majorité des instabilités significatives indiquent un changement de signe des BCC dans le temps, *i.e.* des corrélations passant de valeurs positives à négatives et inversement. En revanche, les renforcements ou les levées de contrainte sont rares. L'exemple le plus évident est une augmentation de la réponse au stress hydrique de juin dans le Massif des Vosges avec des corrélations de plus en plus positives avec les précipitations et négatives avec les températures (**chapitre 3.3.5**, **Figures 3.3.5.4** et **3.3.5.5**). Les nombreux changements de signe des BCC impliquent que le déterminisme de la croissance de la largeur radiale s'est progressivement inversé dans le temps. En effet, pour la grande majorité des séries de BCC et pour une largeur de fenêtre mobile de 50 ans, la variation de la corrélation est supérieure à 0,30 points au cours du siècle dernier, avec 22 % des cas à plus de 0,45 points.

3.2.5.2 UNE FAIBLE COHERENCE ENTRE INSTABILITE CLIMATIQUE ET INSTABILITE DE LA SENSIBILITE AU CLIMAT

L'analyse des séries temporelles révèle cependant que le synchronisme entre les variations de sensibilité et les variations climatiques est faible (automne, hiver, printemps) ou écophysiologiquement peu logique (été). L'instabilité des corrélations cerne-climat de juin illustre bien ce dernier point. Dans le Massif des Vosges, le climat de ce mois est devenu plus froid et plus humide dans le temps, ce qui pourrait laisser croire à une baisse de la sensibilité au stress hydrique. Pourtant, la réponse inverse est observée quelle que soit l'essence, avec des BCC de plus en plus négatifs pour les températures et de plus en plus positifs pour les précipitations. De même, dans les Alpes du Sud, le stress hydrique de juin a augmenté dans le temps (climat plus chaud et sec) alors que (i) les corrélations négatives avec les températures se sont rapprochées de zéro depuis les années 1985 (*Pinus* sp.) ou sont devenues positives (*A. alba*), et (ii) la force des corrélations positives avec les précipitations a plutôt diminué (sauf pour *P. sylvestris* ; article [4], **Figure 3.2.10**).

Ces résultats tendent à conclure que la variation temporelle de la sensibilité au climat est très peu dépendante des variations climatiques, ce qui est cohérent avec de précédentes études menées sous climat tempéré (Friedrichs et al., 2009a ; Friedrichs et al., 2009b). La cause la plus fréquemment évoquée est l'absence d'une contrainte majeure de croissance qui pourrait induire des phénomènes complexes de compensation de contraintes environnementales. Par exemple, dans la moitié nord de la France, la baisse de la sensibilité au stress hydrique estival de *Q. petraea*, alors que le climat est devenu plus sec, a été interprétée comme une possible conséquence de la hausse des apports en eau entre décembre et juin qui retarderait l'apparition et diminuerait l'intensité du stress (article [3]). D'autres auteurs soulignent également l'effet possible de facteurs environnementaux non pris en compte dans les analyses dendroécologiques, tels que la variation du CO_2 dans le temps (Carrer et al., 2007 ; Carrer et al., 2010 ; Garcia-Suarez et al., 2009). Hors saison de végétation, de nombreux auteurs ont également mis en évidence que les instabilités dans la sensibilité au climat étaient peu cohérentes avec les instabilités climatiques et que les mécanismes écophysiologiques sous-jacents étaient difficiles à appréhender (Carrer et al., 2007 ; D'Arrigo et al., 2008 ; Garcia-Suarez et al., 2009 ; Wilmking et Myers-Smith, 2008). Mäkinen et al. (2003) mettent de plus en garde contre l'augmentation du nombre de régresseurs climatiques confrontés aux chronologies moyennes de croissance qui accroît le risque de trouver « par chance » des corrélations et des tendances significatives. Malgré cela, certains de nos résultats

semblent en accord avec les connaissances actuelles de l'autécologie des essences. Par exemple, dans la moitié nord de la France et dans le Massif des Vosges, la réponse positive de la croissance à la hausse de la température d'octobre pourrait être reliée à un prolongement de l'activité physiologique des arbres en fin de saison de végétation qui favoriserait la production et le stockage de molécules carbonées, elles-mêmes remobilisées en début de saison de végétation suivante pour la mise en place du cerne et des feuilles (Barbaroux et Bréda, 2002 ; Gruber et al., 2011 ; Piao et al., 2008).

L'analyse de la **variation spatiale** de la réponse au climat fournit des résultats cohérents avec les précédentes études menées sur des gradients climatiques plus restreints (cf. **chapitre 3.2.4**). En revanche, les résultats surprenants obtenus lors de l'analyse de la **variabilité temporelle** de la sensibilité questionnent sur la capacité de l'approche dendroécologique à comprendre les causes environnementales et physiologiques de telles insatiabilités en contexte tempéré. La forte cohérence intra-spécifique des tendances le long des gradients écologiques et leur faible synchronisme avec les variations climatiques pourraient laisser penser que l'instabilité des relations cerne-climat dépendrait de facteurs autres que climatiques, rendant ainsi délicate voire risquée l'interprétation des tendances à long terme des coefficients de corrélation *Bootstrap*.

3.2.6 INSTABILITE SPATIALE *VERSUS* INSTABILITE TEMPORELLE : PEUT-ON INTERPRETER LES TENDANCES DE SENSIBILITE A LONG TERME ?

Le calcul de la valeur moyenne MV de chaque paramètre climatique sur 1914-1993 (approche spatiale) et pour chaque période des fonctions de corrélation mobiles (approche temporelle) a permis de faire correspondre une variation de BCC à une variation du climat aussi bien dans l'espace que dans le temps. La **Figure 3.2.11** illustre ces correspondances et leur comparaison spatio-temporelle pour quatre chronologies d'*A. alba* du Massif des Vosges. Ces chronologies présentent des contextes hydriques proches mais des températures annuelles moyennes contrastées. La variabilité spatiale des conditions thermiques ($\Delta MV_{spatial}$) couvre une gamme de 5,4 °C (11,4 à 16,8 °C) alors que les BCC varient entre -0,19 et -0.24 ($\Delta BCC_{spatial}$ = 0,05). Le rapport ΔBCC/ΔMV vaut alors 0,01, c'est-à-dire le la variation de 1 °C dans l'espace correspond à une variation moyenne de 0,01 point du coefficient de corrélation *Bootstrap*. En adoptant la même approche pour les variations temporelles ($\Delta MV_{temporel}$ et $\Delta BCC_{temporel}$), le rapport ΔBCC/ΔMV varie entre 0,72 et 0,92 selon la chronologie considérée, avec une valeur moyenne de 0,85. Ainsi, une variation de 1 °C dans le temps conduit à une variation de 0,85 points des corrélations. Dans cet exemple, une variation donnée de la température aurait un poids 72 à 92 fois supérieur dans le temps que dans l'espace sur la variation des BCC. L'extension de ces analyses aux autres essences, régresseurs climatiques et zones géographiques révèle que ce poids varie de 25 à 270, avec des valeurs plus faibles pour les précipitations que pour les températures (valeurs moyennes respectives de 53 et 82).

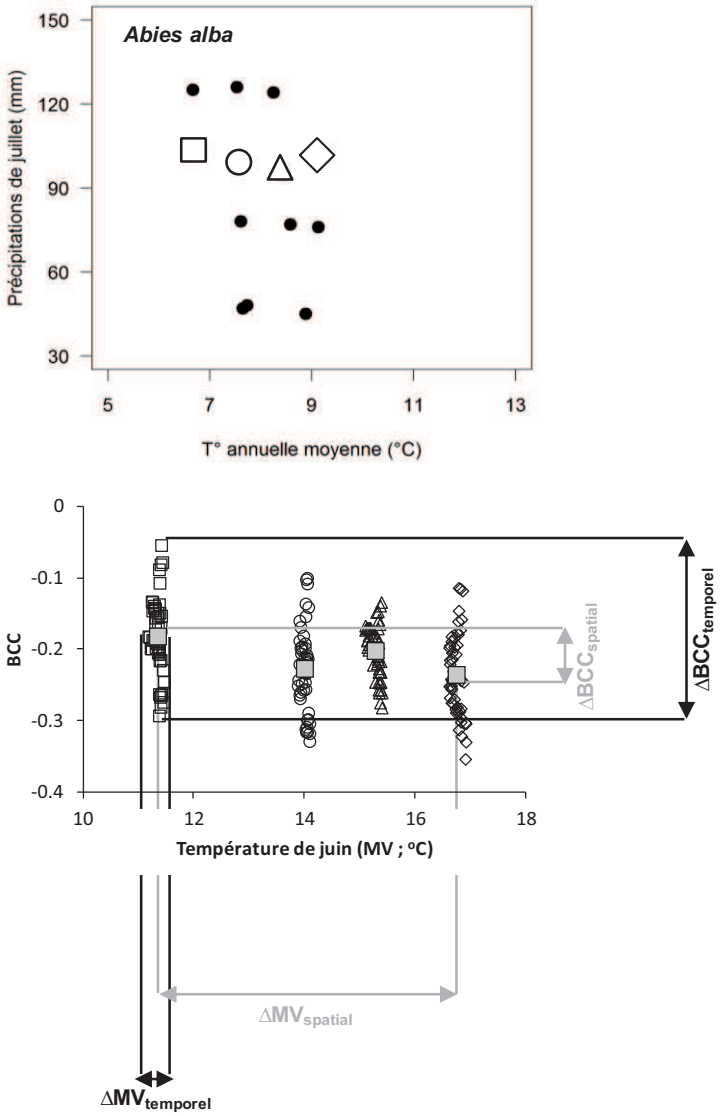


Figure 3.2.11 : Illustration des différences de variations spatiales et temporelles des BCC selon la variation des températures de juin (MV)*. La variation spatiale est estimée au travers de la réponse moyenne sur la période 1914-1993 de quatre chronologies d'*A. alba *présentant des contextes hydriques proches mais des températures annuelles moyennes contrastées (carrés gris). La variation temporelle est appréhendée au travers de la dispersion des valeurs de BCC et de MV pour les 50 périodes successives (1901-1950 à 1951-2000 ; symboles vides). Dans cet exemple, une variation de 1 °C correspond à une gamme « spatiale » de BCC de 0,01, contre une gamme « temporelle » de 0,85. Pour une même variation de températures, la gamme « temporelle » de BCC est donc 85 fois plus large que la gamme « spatiale ».*

Le déséquilibre très élevé entre les effets respectifs des variations climatiques spatiales et temporelles ainsi que la faible cohérence entre les tendances de sensibilité et les instabilités du climat portent à croire que les tendances temporelles des BCC ont de multiples causes, notamment autres que climatiques. Plusieurs facteurs jouant à grande échelle peuvent être pressentis, dont les effets sur la croissance pourraient être directs et/ou en interaction avec les facteurs climatiques :

- *Des facteurs environnementaux non pris en compte dans les analyses dendroécologiques* : des facteurs tels que le CO_2 ou les dépôts atmosphériques ne sont jamais intégrés dans l'approche dendroécologique classique, *i.e.* le calcul des fonctions de réponse ou de corrélation. Pourtant, ces variables sont instables dans le temps (cf. **chapitre 1.1**), l'échelle de temps de ces instabilités étant de plus voisine de celle des changements climatiques (décennale à multi-décennale). L'effet direct du CO_2 dans la modification du rythme de croissance et de la sensibilité au climat a été largement évoqué dans la littérature (Becker, 1989 ; Cooper, 1986 ; Lamarche et al., 1984 ; Luo et al., 2006 ; Rathgeber et al., 2000). La hausse du taux atmosphérique de dioxyde de carbone stimulerait la croissance des arbres, bien que de récents travaux ont mis en évidence un effet inverse, notamment dans les milieux xériques (Andreu-Hayles et al., 2011 ; Penuelas et al., 2011 ; Silva et al., 2010). De même, les dépôts atmosphériques (soufre et azote principalement) semblent jouer un rôle dans la croissance et la vitalité des arbres (Bert, 1993 ; Bontemps et al., 2011b ; de Vries et Posch, 2011 ; Elling et al., 2009 ; Pinto et al., 2007 ; Sun et al., 2010) ; les dépôts azotés entrainant le plus souvent une levée de contrainte nutritionnelle, les dépôts soufrés réduisant entre autres la capacité photosynthétique des feuilles et la résistance aux froids hivernaux.

- *Une évolution des pratiques sylvicoles* : la gestion des forêts européennes et notamment françaises s'est intensifiée au cours du siècle dernier. Ces modifications peuvent avoir de nombreuses conséquences sur la sensibilité des essences au travers, par exemple, de changements de statut social (Seynave, 1999) ou d'accès aux ressources (Aussenac, 2000 ; Jonard et al., 2006 ; Linares et al., 2010 ; Piutti et Cescatti, 1997). Les individus dominés sont généralement moins sensibles aux stress hydriques printaniers et estivaux (De Luis et al., 2009 ; Martin-Benito et al., 2008 ; Mérian et Lebourgeois, 2011 ; Piutti et Cescatti, 1997) et les éclaircies jouent un rôle central dans la baisse de la sensibilité des arbres aux stress hydriques (Boncina et al., 2007 ; Kohler et al., 2010 ; Martin-Benito et al., 2010b ; Misson et al., 2003 ; Perez-de-Lis et al., 2011).

- *Les conséquences du vieillissement des arbres sur les processus physiologiques* : souvent rassemblés sous l'appellation d'effet « âge », ces variations des processus physiologiques peuvent affecter la sensibilité au climat (Abdul-Hamid et Mencuccini, 2009 ; Mencuccini et al., 2005 ; Penuelas, 2005). Des études dendroécologiques ont d'ailleurs montré une instabilité de la réponse entre les classes d'âge (Wang et al., 2009), ces différences pouvant être reliées à des modifications de la physiologie de l'arbre, telles que (i) des changements dans l'allocation des molécules carbonées entre croissance en hauteur, croissance radiale et fructification (Genet et al., 2010), (ii) une baisse de la transpiration par unité de surface de

feuille (Delzon et Loustau, 2005), ou encore (iii) une modification de la dynamique intra-annuelle de la formation du cerne (Rossi et al., 2008a).

Ces facteurs étant énoncés, la faiblesse des variations spatiales de la sensibilité par rapport aux variations temporelles pourraient également témoigner de l'adaptation locale des essences aux conditions environnementales. Comme souligné dans l'introduction de cette thèse, l'approche dendroécologique ne distingue pas proprement les effets « climatiques » et « variabilité génotypique » (**chapitre 1.2**, **Figure 1.3**). La variabilité spatiale de la sensibilité contient ainsi l'effet propre de la variation du climat mais aussi l'effet de la variabilité génétique entre les populations échantillonnées. Les individus poussant en un lieu donné pouvant être considérés comme les mieux adaptés aux conditions environnementales locales, il est raisonnable de supposer que la magnitude des variations spatiales des corrélations cerne-climat liées aux variations climatiques soit atténuée par l'adaptation locale des populations. En revanche, ces populations n'étant pas adaptées à une modification brutale des conditions environnementales en un point donné (telles que le réchauffement climatique), une faible instabilité temporelle pourrait conduire à une forte variation de la réponse.

3.2.7 CONCLUSION

Notre analyse multispécifique sur de vastes échelles spatiale et temporelle a permis de montrer que les traits fonctionnels ne s'expriment pas de la même façon selon les saisons, avec une expression forte en automne et hiver. Durant la saison de végétation, la sécheresse estivale joue un rôle central, avec une modulation de l'intensité de cette réponse le long des gradients climatiques. Plus la xéricité locale augmente, plus la sensibilité au stress hydrique estival est élevée, avec notamment une hausse de la fréquence et de l'intensité des années à croissance extrême. Pour un contexte écologique donné, les traits fonctionnels s'expriment au travers du niveau de la réponse, mais ne modulent pas le sens et l'intensité de la variation de la réponse des essences le long des gradients climatiques.

Au cours du 20ème siècle, on observe une forte variation de la sensibilité des essences au climat, ces instabilités étant très homogènes le long des gradients climatiques pour une essence donnée. En revanche, toutes les essences ne répondent pas de la même façon, avec des variations de comportement pour les saisons hivernale et printanière. Enfin, quels que soient l'essence et le contexte climatique, ces instabilités de la réponse sont faiblement cohérentes avec les variations climatiques.

3.3 CONTRIBUTIONS SCIENTIFIQUES

3.3.1 LA DIVERGENCE : ETAT DE L'ART

Article [1] La sensibilité au climat des arbres forestiers a-t-elle changé au cours du 20ème siècle ?

[Has sensitivity of forest species to climate changed in the 20th century?]

Lebourgeois François, Mérian Pierre

Revue Forestière Française LXIII-1 (2011) 17-32.

3.3.1.1 RESUME

Le réchauffement important déjà observé en Europe et en France, et les prévisions à la fin du 20ème siècle questionnent la communauté forestière sur la pérennité des espèces et des écosystèmes dans ce contexte en évolution rapide. L'analyse de la réponse des essences au climat peut se faire par des approches dendroclimatologiques dans lesquelles les variations interannuelles de la croissance radiale des arbres sont expliquées avec des facteurs climatiques thermiques ou hydriques. Cette analyse repose sur un principe fondamental appelé le « principe d'uniformité » qui stipule que les processus physiques et biologiques qui gouvernent la croissance des arbres poussant actuellement sont les mêmes que ceux du passé et ont le même type d'action. En d'autres termes, la réponse des arbres aux variations interannuelles du climat est supposée stable au cours du temps. Or, depuis quelques années, ce principe d'uniformité est mis à mal par les changements environnementaux qui se traduisent par une instabilité temporelle de la réponse des arbres au climat. Cette instabilité est connue sous la dénomination du « problème de la divergence ». Dans cet article, nous faisons la synthèse des connaissances actuelles sur la sensibilité au climat des principales essences forestières ainsi que des problèmes de divergence observés dans différents écosystèmes forestiers à travers l'hémisphère Nord.

3.3.1.2 LA « DIVERGENCE » … UNE NOUVELLE QUESTION

En raison du réchauffement important déjà observé en Europe (IPPC, 2007) et en France (Lebourgeois et al., 2001 ; Moisselin et al., 2002) et des prévisions des valeurs moyennes et extrêmes à la fin du siècle (Déqué, 2007 ; Planton et al., 2008), la question de la capacité des essences forestières à répondre à ces changements est devenue un enjeu majeur pour la gestion forestière et la communauté scientifique internationale (Lindner et al., 2010). L'analyse de cette capacité peut se faire par des approches dendroclimatologiques qui corrèlent les variations interannuelles de la croissance radiale des arbres aux données climatiques mensuelles, généralement des températures et des précipitations. Ceci permet de mettre en évidence les facteurs climatiques et les périodes clés expliquant la variabilité interannuelle passée de la croissance radiale des arbres. Les méthodes statistiques utilisées pour analyser les différents signaux ont été largement éprouvées et ont permis d'apporter des connaissances fondamentales non seulement sur les modèles de réponse des espèces au climat mais également sur les interactions souvent complexes entre le climat et les conditions locales de croissance (altitude, exposition, réserve utile maximale en eau des sols…).

La dendroclimatologie repose sur un principe fondamental appelé le « principe d'uniformité » qui stipule que les facteurs environnementaux qui ont agi sur la croissance dans le passé sont les mêmes que ceux qui agissent dans le présent et ont le même type d'action. Cela sous-entend que nous pouvons comprendre le présent en analysant le passé, et que la réponse des arbres aux variations interannuelles du climat est stable au cours du temps. Or, depuis quelques années, ce principe d'uniformité est mis à mal par les changements environnementaux qui se traduisent par une instabilité temporelle de la réponse des arbres au climat. Ce phénomène a été décrit récemment comme le « problème de la divergence » (D'Arrigo et al., 2008 ; Wilson et al., 2007). Les premières publications illustrant ce problème remontent à la fin des années 1990. Cependant, la divergence est devenue un sujet d'étude à part entière seulement depuis 3 à 4 ans, et a été analysée dans différents contextes : les hautes latitudes de l'hémisphère Nord sur des conifères (Pins, Épicéas), les hauts plateaux du Tibet, en Amérique du Nord (Douglas), en Europe en contextes montagnard et de plaine (Sapin, Pins, Hêtre, Chênes, Frêne, Mélèze), et dans le bassin méditerranéen (Sapin, Pins, Hêtre, Chênes).

Face à ces nouvelles questions, il nous a semblé important d'apporter des éléments d'information aux praticiens concernant nos connaissances actuelles sur la sensibilité au climat des essences forestières et les changements de comportement au cours des dernières décennies. La première partie de cet article synthétise un certain nombre d'études dendroclimatologiques menées en France et dans les pays européens limitrophes. Nous avons limité la synthèse à ces contextes tempérés pour dégager les modèles généraux de réponse au climat des principales espèces feuillues et résineuses rencontrées dans nos forêts. La synthèse a porté principalement sur le Sapin pectiné, l'Épicéa commun, les Chênes (sessile et pédonculé), le Hêtre commun et les Pins (sylvestre et noir). Afin de faciliter la lecture, nous avons choisi dans cette partie de ne pas citer les nombreuses références dans le texte et renvoyons le lecteur à la liste de références thématiques en fin d'article. La deuxième partie de cet article est consacrée à la divergence. L'analyse est élargie

à l'hémisphère Nord en raison des très nombreux travaux menés dans ces contextes écologiques. Enfin, dans une troisième partie, nous essaierons d'apporter quelques pistes sur les conséquences de ces modifications de comportement pour les questions de recherche mais aussi pour le gestionnaire.

3.3.1.3 QUE SAVONS-NOUS DE LA SENSIBILITE DES ESSENCES AU CLIMAT ?

En France, les premières études dendroclimatologiques sur de vastes territoires ont été menées dans les années 1980–1990 dans les écosystèmes méditerranéens et les sapinières vosgiennes (1)[5]. Rapidement, les travaux se sont élargis à de nombreuses espèces et contextes écologiques : les sapinières et les pessières dans le Jura et dans les Alpes, ou encore dans les Pyrénées (1). Pour les autres résineux, les études sont moins nombreuses ou couvrent des territoires plus réduits. Nous pouvons néanmoins mentionner des études sur les Pins sylvestre, noir et cembro, ou encore le Mélèze (1). Les hêtraies et les chênaies ont également été étudiées aussi bien en plaine qu'en montagne et sous climat tempéré ou méditerranéen (2). Les travaux menés dans le cadre du REseau National de suivi à long terme des ECOsystèmes FORestiers (RENECOFOR) ont apporté des éléments de réponse très importants sur la sensibilité des principales essences forestières françaises au climat. La synthèse présentée ici est en partie issue des résultats obtenus dans ce réseau et nous renvoyons le lecteur aux articles publiés précédemment notamment dans la Revue Forestière Française pour une présentation détaillée. Cette analyse a bien entendu été complétée par la prise en compte des autres études, afin de dégager les traits génériques de la réponse des espèces au climat. La **Figure 3.3.1.1** présente un schéma synthétique du déterminisme climatique de la croissance radiale de quelques essences forestières françaises.

3.3.1.3.1 LE CAS DU HETRE ET DES CHENES SESSILE ET PEDONCULE

Le Hêtre apparaît comme une essence réactive au climat avec une réponse assez homogène entre les peuplements. Ainsi, pour cette essence, le bilan hydrique[6] (ou les précipitations) du début d'été (surtout juin) joue un rôle central dans le déterminisme des variations interannuelles (2). De même, en contexte de plaine, sa sensibilité au climat augmente avec la xéricité[7] locale. Ainsi, le Hêtre est d'autant plus sensible que le sol est superficiel (RUM[8] inférieures à 100 mm) ou le régime pluviométrique faible [précipitations annuelles (P) inférieures à 700 mm].

Pour les Chênes sessile et pédonculé, toutes les études montrent que la variabilité interannuelle de croissance des arbres est beaucoup plus difficile à appréhender (2). Les modèles sont généralement beaucoup moins explicatifs que ceux du Hêtre et les périodes clés très variables selon les peuplements et les conditions locales considérés. La croissance semble dépendre non seulement des conditions climatiques de la saison de végétation, mais également des conditions

[5] Les numéros (1) et (2) renvoient à la liste thématique d'articles.
[6] Un bilan hydrique (BH) permet d'estimer l'intensité d'une sécheresse en intégrant des données pluviométriques, des données thermiques (à travers l'évapotranspiration potentielle) et, pour les BH « édaphiques » les capacités de stockage en eau du sol (RUM).
[7] Dans notre synthèse, le terme xéricité traduit un contexte sec dont l'origine peut être un régime pluviométrique faible, un sol superficiel, une exposition chaude… Toutes ces conditions pouvant également être combinées.
[8] RUM = réserve maximale en eau du sol en mm calculée à partir de l'épaisseur des horizons, leurs textures et leurs charges en éléments grossiers.

automnales et hivernales précédant la mise en place du cerne. Les différences entre les deux chênes sont faibles même si le Chêne pédonculé semble plus sensible aux sécheresses exceptionnelles. Le Chêne sessile apparaît cependant d'autant plus sensible à la sécheresse estivale que le climat est chaud et sec. En France, cela se traduit par un gradient Ouest-Est de baisse de sensibilité au climat. Ainsi, dans l'Ouest de la France sous climat océanique sec (P < 700 mm/an), il présente une réponse négative forte à la sécheresse estivale et aux températures automnales. En revanche, sa réponse à ces facteurs est très faible dans les conditions plus fraîches et plus humides du climat semi-continental de l'Est de la France (P > 800 mm/an).

3.3.1.3.2 LE CAS DU SAPIN PECTINE ET DE L'ÉPICEA COMMUN

Les comportements du Sapin pectiné et de l'Épicéa commun sont très proches, bien que l'Épicéa soit moins sensible au froid (1). Toutes les études menées sur ces essences soulignent que le régime thermique joue un rôle plus important que le régime hydrique, particulièrement en automne (septembre ou octobre de l'année précédant la mise en place du cerne) et en hiver (février), avec des réductions de croissance liées au froid hivernal qui augmentent avec l'altitude. Le Sapin et l'Épicéa sont également sensibles à la sécheresse estivale, avec une sensibilité d'autant plus forte que la xéricité locale augmente (exposition Sud, altitude < 800 m ou RUM < 100 mm).

3.3.1.3.3 LE CAS DES PINS

Comparés au Sapin pectiné et à l'Épicéa commun, les Pins sylvestre, noir et laricio (1) sont généralement beaucoup moins sensibles au froid hivernal, bien que la sensibilité à la température de février du Pin sylvestre augmente pour les peuplements sous climat froid (contextes nordique et montagnard ou d'Europe de l'Est). En revanche, les Pins sont particulièrement sensibles aux sécheresses printanière et estivale. Ainsi, comme pour le Hêtre et le Chêne sessile, les Pins sylvestre et laricio poussant dans un contexte océanique peu arrosé (< 700 mm/an) ou sur les sols à faible RUM (< 100 mm) sont très sensibles aux précipitations sur l'ensemble de la saison de végétation. Dans ces milieux, des pluies réduites ou abondantes se traduisent respectivement par une croissance particulièrement faible ou forte. Pour le Pin sylvestre, cette très forte sensibilité aux pluies sur l'ensemble de la saison a été également observée en région méditerranéenne et dans des vallées alpines de Suisse et d'Autriche.

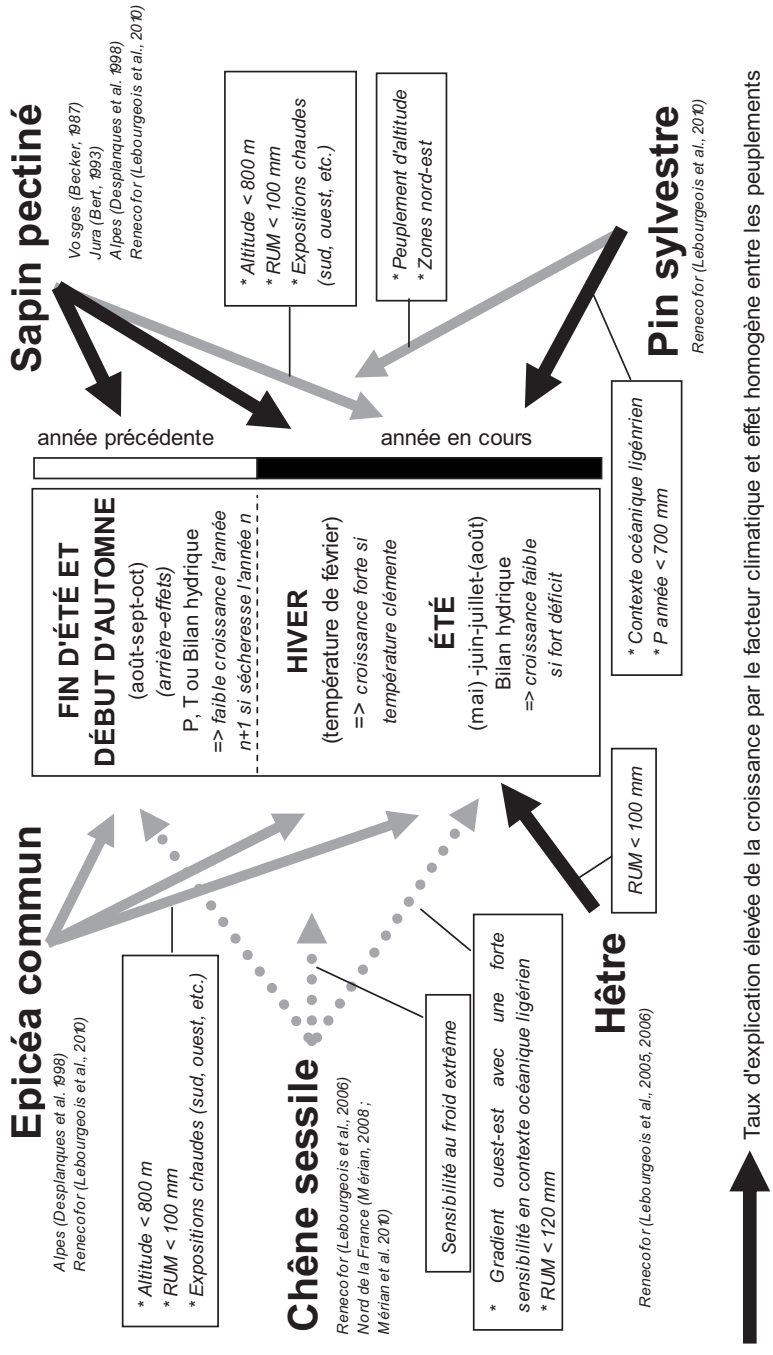


Figure 3.3.1.1 : ***Synthèse du déterminisme climatique de la variabilité interannuelle de la croissance de cinq espèces forestières françaises****. Les résultats ont été obtenus par des approches dendrochronologiques menées sur des futaies régulières adultes (dans la grande majorité des cas) issues de régénérations naturelles ou de plantations. Le texte entouré précise les conditions dans lesquelles le rôle du facteur devient plus important. Par exemple, pour le Hêtre, l'importance du bilan hydrique (résultats de l'association des pluies, des températures et de la réserve utile maximale en eau du sol) augmente dans le cas de peuplements poussant sur les sols les plus « secs » (RUM < 100 mm).*

3.3.1.4 OBSERVE-T-ON UNE REPONSE PLUS HOMOGENE DES ARBRES SOUS CLIMAT PLUS CONTRAIGNANT ?

Quand les conditions climatiques sont limitantes, on observe généralement une réponse au climat plus forte et plus homogène entre les arbres, c'est-à-dire qu'ils répondent d'une façon plus marquée et plus synchrone à ses fluctuations. Dans un environnement de plus en plus limitant, on peut donc envisager une homogénéisation de la réponse des espèces et une augmentation du synchronisme entre des peuplements éloignés les uns des autres. Ceci a déjà été observé dans la péninsule Ibérique sur des pineraies (noires, sylvestres et à crochets) avec une réponse de plus en plus homogène entre les peuplements entre 1885 et 1992 (Andreu et al., 2007). Dans les Pyrénées espagnoles, ce sont des sapinières distantes de plus de 200 km qui présentent actuellement une réponse homogène au climat, contre seulement 100 km avant 1950 (Macias et al., 2006). Pour des peuplements alpins de Pin à crochets, la distance de 500 km est donnée (Tardif et al., 2003) et, à l'échelle des Alpes, Carrer et al. (2007) avancent une distance de plus de 1 000 km pour l'homogénéisation de la réponse des cembraies. Toutes ces études mettent en relation ces ajustements des réponses sur des vastes échelles spatiales aux modifications environnementales observées (réchauffement ou augmentation de la sécheresse).

3.3.1.5 LE DETERMINISME CLIMATIQUE DE LA CROISSANCE A-T-IL CHANGE AU COURS DU 20EME SIECLE ?

Les changements environnementaux modifient également les facteurs climatiques et les périodes clés expliquant la variabilité interannuelle de la croissance radiale. De nombreux processus physiologiques sont fortement sous la dépendance du régime thermique, notamment les processus de croissance racinaire, de réactivation cambiale après la phase de dormance hivernale (Deslauriers et al., 2008 ; Rossi et al., 2008) ou de la mise en place des feuilles au printemps (Lebourgeois et al., 2010c). Il est donc facile de concevoir qu'un réchauffement puisse avoir des conséquences positives sur le fonctionnement de l'écosystème comme, par exemple, un allongement de la saison de végétation (Lebourgeois et al., 2010c) et une croissance plus soutenue (Bontemps et al., 2009 ; Charru et al., 2010). La **Figure 3.3.1.2** illustre un exemple de la conséquence d'un réchauffement printanier sur le déterminisme de la mise en place du cerne. Ainsi, pour des pineraies de Pin noir poussant à plus de 1 200 m d'altitude en région Provence-Alpes-Côte-D'azur, le réchauffement printanier s'est traduit par une levée de la contrainte thermique en début de saison de végétation et une « nouvelle » réactivité des arbres à ce facteur climatique.

Le réchauffement climatique peut avoir des conséquences négatives sur la croissance des arbres à travers deux effets distincts. Le premier effet est l'action directe des fortes températures qui, en dépassant l'optimum de réponse de l'espèce, perturbe les processus physiologiques (« direct temperature stress ») (Wilmking et al., 2004). Par exemple, Carrer et al. (1998) annoncent un seuil de 13 °C de température moyenne estivale (juin-juillet) au-delà duquel les pineraies et les pessières subalpines répondent négativement à la température. Ce seuil serait de 16 °C pour le Mélèze (Büntgen et al., 2006). Le second effet est une action indirecte de la température qui induit une augmentation de la demande des arbres en eau. La croissance est alors limitée par un stress hydrique printanier ou estival voire automnal (« temperature-mediated drought stress ») (Barber

et al., 2000 ; Lloyd et Bunn, 2007). Dans ces analyses de divergence, la difficulté réside donc dans la définition des seuils de réponse des essences mais également dans la quantification des interactions multiples avec les facteurs locaux (sol, topographie).

3.3.1.5.1 LE CAS DES HAUTES LATITUDES DE L'HEMISPHERE NORD ET DES HAUTS PLATEAUX TIBETAINS

Les premiers travaux sur la divergence ont porté sur les forêts boréales de conifères dont la croissance est fortement limitée par les faibles températures. Le réchauffement climatique observé depuis les années 1980 s'est traduit par une levée de contrainte thermique et une diminution de la corrélation entre la croissance et la température (souvent juillet) (Briffa et al., 1998 ; Briffa et al., 2004 ; Lloyd et Bunn, 2007). Briffa et al. (1998) estiment cette baisse de corrélation à 20 % entre la période 1961–1981 et les décennies précédentes.

Cependant, contrairement à ce qui était attendu, la levée de la contrainte thermique n'a pas eu que des conséquences positives. Ainsi, en Alaska, le réchauffement a entraîné une forte baisse de croissance de l'Épicéa blanc (*Picea glauca*) en lien avec une augmentation de la sécheresse estivale (Barber et al., 2000) ; cette baisse étant d'autant plus forte que la croissance initiale des arbres était élevée. Pour expliquer les baisses de croissance observées, différents auteurs émettent également l'hypothèse d'une interaction complexe avec d'autres facteurs du milieu (ozone, dioxyde de carbone atmosphérique) qui annule l'effet positif de la levée de contrainte thermique.

L'augmentation de la sensibilité à la sécheresse estivale a aussi été observée dans les plaines intérieures de l'Alaska sur l'Épicéa noir (*Picea mariana*) (Wilmking et Myers-Smith, 2008) ainsi que dans des peuplements de *Picea crassifolia* poussant dans les hauts plateaux tibétains (3 500 à 3 800 m) (Zhang et Wilmking, 2010). De même, la récente étude de Lloyd et Bunn (2007) sur les dix plus importantes essences boréales (genres *Picea* et *Pinus*, 232 sites) confirme le ralentissement de l'effet positif de la levée de contrainte thermique sur la croissance et attribue cette moindre réponse au dépassement de l'optimum thermique des espèces. Cet effet seuil a été observé par Wilmking et al. (2004) sur des peuplements d'Épicéa blanc (*Picea glauca*) poussant en altitude en Alaska : des températures estivales de juillet supérieures à 16 °C entraînent une réduction de croissance d'autant plus forte que la température est élevée. Les auteurs ont également montré un effet seuil important pour les conditions printanières avec une réponse positive aux températures de mars et avril des saisons précédentes (années n – 1 et n – 2) depuis que celles-ci ont dépassé le seuil de 0 °C.

En conclusion, le réchauffement climatique semble avoir déjà modifié la sensibilité des forêts boréales de conifères. À travers de nouvelles limitations, thermique (dépassement de l'optimum de réponse) et hydrique (augmentation de la demande en eau), la hausse des températures pourrait avoir des conséquences très négatives sur la stabilité de ces écosystèmes qui jouent un rôle central dans le stockage de carbone.

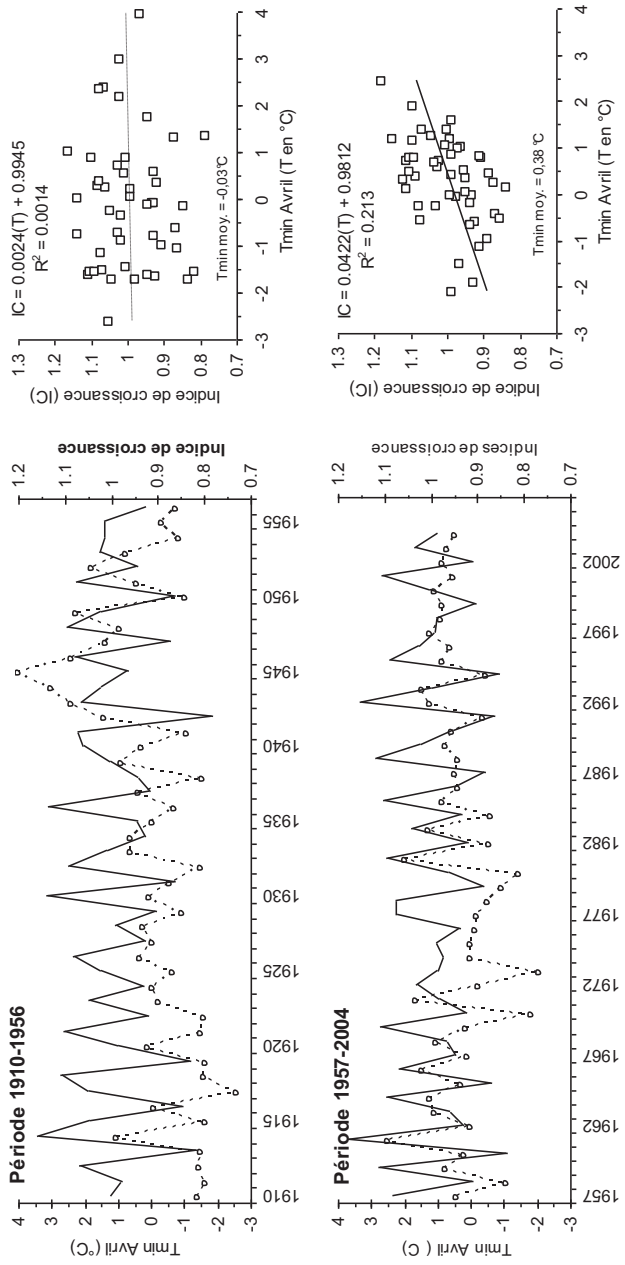


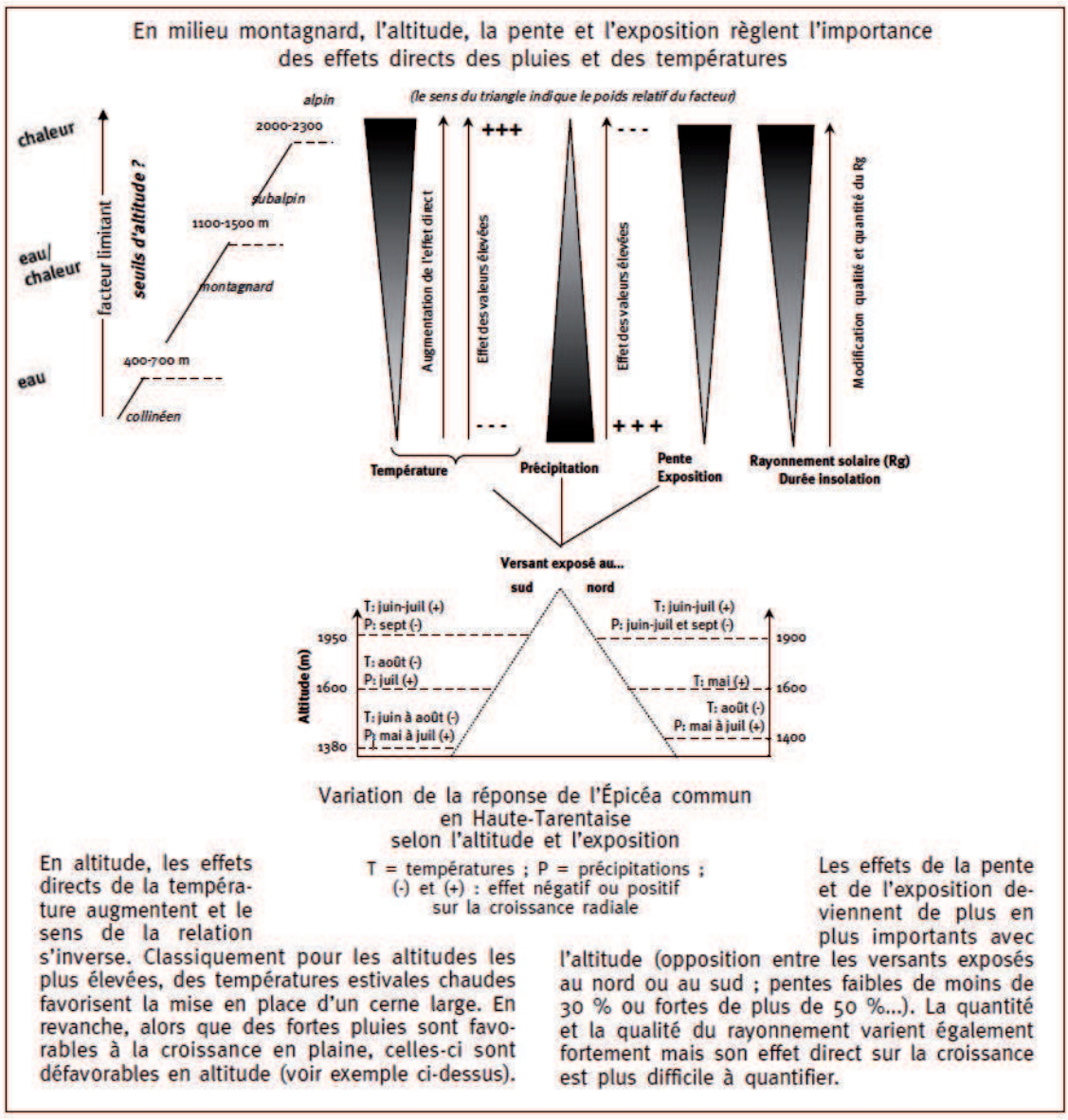
Figure 3.3.1.2 : ***Exemple de changement de la relation entre la croissance radiale (indices dégagés des effets âge et sylvicole, trait plein) et la température minimale du mois d'avril (trait pointillé et ronds blancs) pour des Pins noirs d'Autriche poussant sur des stations mésophiles à 1 230 m d'altitude en région Provence-Alpes-Côte-D'azur*** *(Lebourgeois et al., sous presse). Sur la première période (1910–1956), aucune relation entre la température minimale d'avril et la croissance n'a été observée (figure du haut). En revanche, sur la période plus récente (1957–2004), la température d'avril explique plus de 21 % de la variabilité de la croissance des pins noirs. Le changement de sensibilité peut s'expliquer par la levée de la contrainte thermique printanière relative au réchauffement observé.*

3.3.1.5.2 LE CAS DES MILIEUX MONTAGNARDS

En contexte de montagne, la température décroît fortement avec l'altitude selon un gradient moyen de -0,56 °C par 100 m d'élévation. Ce facteur étant de plus en plus limitant, son importance pour expliquer la croissance des arbres augmente le long du gradient altitudinal (**Figure 3.3.1.3**). Son sens d'action change également. Ainsi, des températures estivales élevées favorisent généralement la croissance dans les hautes altitudes alors qu'en plaine les mêmes valeurs réduisent l'accroissement radial. De même, l'action des pluies est inversée avec non seulement une moindre réponse des arbres aux pluies en altitude mais également une action généralement négative des précipitations élevées (**Figure 3.3.1.3**). Dans ces contextes, la difficulté réside dans la définition des seuils d'altitude à partir desquels le poids relatif des facteurs thermiques et hydriques évolue. Des différences de pente, d'exposition (versants exposés au Nord ou au Sud) ou de disponibilité locale en eau peuvent moduler localement et fortement les relations observées sur des échelles plus vastes. Ainsi, en raison de ces interactions multiples, les problèmes de divergence sont plus difficiles à analyser en montagne et les résultats beaucoup plus variables selon les espèces et les conditions écologiques locales.

3.3.1.5.2.1 LES PEUPLEMENTS SOUS CLIMAT ALPIN

Plusieurs études ont analysé la divergence sur le Pin cembro (*Pinus cembra*) dans l'arc alpin de la France à l'Autriche (Carrer et al., 2007 ; Leonelli et al., 2009 ; Oberhuber et al., 2008 ; Saulnier et al., 2011). Ces travaux confirment le rôle majeur et positif des températures estivales (mai à août) pour la croissance des cembraies et mettent en évidence des divergences notables mais différentes selon les contextes. Ainsi, dans les parties Ouest (arc franco-italien) et Est (Tyrol) des Alpes, une baisse générale de la sensibilité aux températures estivales (juillet ou août) a été observée au cours du 20ème siècle suggérant une levée de contrainte de croissance. Dans la moitié Est, une forte réduction de la croissance radiale a également été observée depuis les années 1980, réduction que les auteurs attribuent à l'apparition d'un stress hydrique estival. Des résultats inverses ont été obtenus dans les Alpes italiennes centrales avec une augmentation de la corrélation entre la largeur de cerne et la température de juillet, notamment en versant exposé au Nord. Dans ce contexte, il semble que la levée de contrainte touche davantage les phases printanières avec une sensibilité de plus en plus faible aux conditions thermiques de (mai)-juin (surtout pour les sites exposés au Sud-Ouest). Ces travaux sur le Pin cembro s'accordent néanmoins à dire que les conditions thermiques et hydriques de l'automne (septembre à novembre) et de l'hiver (décembre) de l'année précédant la mise en place du cerne jouent un rôle de moins en moins important sur la croissance alors que celui des températures du mois de mars augmente fortement.



Variation de la réponse de l'Épicéa commun en Haute-Tarentaise selon l'altitude et l'exposition

T = températures ; P = précipitations ; (-) et (+) : effet négatif ou positif sur la croissance radiale

En altitude, les effets directs de la température augmentent et le sens de la relation s'inverse. Classiquement pour les altitudes les plus élevées, des températures estivales chaudes favorisent la mise en place d'un cerne large. En revanche, alors que des fortes pluies sont favorables à la croissance en plaine, celles-ci sont défavorables en altitude (voir exemple ci-dessus).

Les effets de la pente et de l'exposition deviennent de plus en plus importants avec l'altitude (opposition entre les versants exposés au nord ou au sud ; pentes faibles de moins de 30 % ou fortes de plus de 50 %...). La quantité et la qualité du rayonnement varient également fortement mais son effet direct sur la croissance est plus difficile à quantifier.

Figure 3.3.1.3 : Schéma synthétique de la variabilité des effets du climat sur la croissance radiale des arbres en contexte montagnard.

Dans les Alpes, la divergence a aussi été étudiée sur l'Épicéa commun et le Mélèze. Là encore, les résultats diffèrent selon les études. Sur un réseau de 124 peuplements de Mélèze et d'Épicéa répartis sur l'ensemble des Alpes (Suisse, Italie, Autriche), la sensibilité des essences est restée constante sur la période 1864–2003 (Büntgen et al., 2008 ; Wilson et al., 2007). D'autres études menées à une plus petite échelle ont cependant mis en évidence une instabilité des relations cerne-climat. Dans trois pessières alpines suisses au-dessus de 1 500 m, Büntgen et al. (2006) ont montré une perte de sensibilité aux températures estivales (juin à août) et une augmentation du rôle des températures de mai et des pluies de la fin de l'été précédent (août). De même, sur 17 peuplements de Mélèze situés entre 1 800 et 2 200 m d'altitude à l'Est de l'arc alpin italien, Carrer et Urbinati (2006) ont illustré l'augmentation de la sensibilité à la sécheresse du début de saison de végétation entre 1800 et 1999.

Des études ont aussi été menées dans les Pyrénées (1 700 à 2 400 m) sur le Sapin pectiné, le Pin à crochets et le Pin sylvestre (Tardif et al., 2003). Depuis les années 1950, la sensibilité au climat des trois espèces a fortement augmenté, se traduisant par une fréquence plus élevée d'années à croissance « extrême » (cernes très fins ou très larges) et une plus forte sensibilité aux températures estivales (juin et surtout juillet). Comme pour le Pin cembro, ces espèces présentent une baisse de sensibilité aux conditions automnales de l'année précédente (température d'octobre).

3.3.1.5.2.2 LES PEUPLEMENTS SOUS CLIMAT MEDITERRANEEN

Bien que très variable spatialement, le climat méditerranéen se caractérise généralement par des hivers et des automnes pluvieux et par une réduction très importante des pluies estivales induisant des adaptations fortes des espèces aux sécheresses. Les hivers pouvant être très froids (en altitude), la végétation doit en réalité faire face à un double stress thermique et hydrique. Outre l'homogénéisation de la réponse des espèces au climat présentée précédemment, la majorité des travaux en contexte montagnard méditerranéen met en évidence une hausse de la sensibilité à la sécheresse estivale. Cette hausse est largement reliée à l'augmentation des conditions d'aridité et concerne de nombreuses essences : le Sapin dans les Pyrénées espagnoles (Macias et al., 2006), les Pins (noir, sylvestre et à crochets) au Nord et à l'Est de la péninsule Ibérique (Andreu et al., 2007) et en Catalogne (Martin-Benito et al., 2010 ; Planells et al., 2009). Dans cette dernière étude, les auteurs observent une augmentation de la sensibilité aux précipitations des mois précédents la mise en place du cerne (décembre à avril) suggérant une hausse de l'importance des pluies tout au long de l'année. Une étude récente sur le Sapin pectiné dans le Sud de l'Italie aboutit cependant à des résultats différents avec une perte de sensibilité aux conditions estivales (Carrer et al., 2010).

Comme dans l'hémisphère Nord, certains auteurs ont montré que ces modifications climatiques avaient déjà eu des conséquences sur le niveau de croissance des arbres. Ainsi, sur des pins noirs poussant dans l'Est de l'Espagne (à l'altitude de 1 100 et 1 470 m), Martin-Benito et al. (2010) ont observé des réductions notables de croissance dans 72 % des cas pour les sites les plus arides (au Sud de la zone) et 40 % pour les sites plus humides (au Nord). À l'inverse, pour quelques peuplements de pins (5 à 25 % selon la zone considérée), les auteurs mettent en évidence une

accélération de la croissance reliée à l'effet positif du réchauffement hivernal sur la mise en place du cerne.

En conclusion, il apparaît que, en contexte alpin, les résultats sont proches de ceux obtenus dans les hautes latitudes de l'hémisphère Nord, avec un rôle majeur et positif des températures estivales sur la croissance des arbres. L'évolution temporelle de cette sensibilité varie fortement selon la zone d'étude et l'exposition, suggérant des interactions complexes de type « espèce × situation géographique × topoclimat ». En contexte méditerranéen, la majorité des études mettent en évidence une augmentation des contraintes hydrique et thermique estivales pouvant se traduire par des baisses de croissance notables.

3.3.1.5.3 LE CAS DES REGIONS DE PLAINE

En plaine, les variations interannuelles de croissance des arbres dépendent davantage du régime hydrique que de l'effet direct de la température. Ce dernier se révèle néanmoins important lors d'années exceptionnellement froides (1956, 1962, 1985, 1995) ou chaudes (1976, 2003) et sous climat continental (fréquence élevée des gelées). L'effet des pluies peut être évidemment très fortement modulé selon le contexte local (notamment la RUM). Ainsi, on peut s'attendre à un effet différentiel du réchauffement climatique le long du gradient de continentalité mais aussi selon les conditions locales d'approvisionnement en eau.

Dans la moitié Ouest de l'Europe (climat océanique à semi-continental), on observe une hausse générale de la sensibilité à la sécheresse estivale. En Allemagne, l'étude menée par Friedrichs et al. (2009) sur le Chêne sessile, le Hêtre et le Pin sylvestre a clairement montré que la stabilité temporelle des relations cerne-climat variait selon le contexte climatique : la sensibilité à la sécheresse a augmenté depuis les années 1950 dans les contextes humides, contre une relative stabilité en contexte sec, où la contrainte était déjà présente au début du siècle. Une étude récente menée sur le Chêne sessile en France souligne, quant à elle, une plus forte sensibilité aux conditions automnales et une perte de sensibilité aux conditions hivernales et estivales (juillet) (Mérian et al., 2011). Enfin, dans un climat plus froid en Irlande, Garcia-Suarez et al. (2009) ont observé que la croissance du Hêtre était davantage limitée par les températures maximales de mai à juillet depuis les années 1980.

À l'inverse, sous des climats plus continentaux, il semble que la sensibilité au climat ait récemment diminué. En Bavière sur des sapinières poussant à faibles altitudes (de 420 à 885 m, moyenne 600 m), Wilson et Elling (2004) ont mis en évidence que les arbres ne répondaient plus aux pluies pendant la saison de végétation (mai à septembre) depuis le début des années 1960 alors que ce facteur expliquait près de 45 % de la variabilité interannuelle au début du siècle. Cette divergence ne serait pas le résultat des modifications climatiques mais l'expression des émissions d'ozone qui ont fortement augmenté à cette période. La forte sensibilité du Sapin à ce composé s'est traduite par d'importantes réductions de croissance et une incapacité des arbres à répondre au climat. En Autriche, sur des pineraies de Pin noir (de 260 à 700 m ; moyenne 440 m), Leal et al. (2008) ont mis en évidence une baisse de sensibilité au cumul des pluies d'avril à juillet depuis les années 1950, accompagnée d'une croissance plus forte et plus instable. Les auteurs évoquent les

effets combinés du rallongement de la saison de végétation, du CO_2 atmosphérique (effet positif sur l'efficience d'utilisation de l'eau) et des dépôts azotés pour expliquer ces tendances.

Enfin, sous le climat méditerranéen très sec de la Grèce, la réduction de 20 à 25 % des précipitations au cours du 20ème siècle a entraîné une hausse des arrière-effets, avec aujourd'hui une croissance dépendante des pluies cumulées sur les 5 années précédentes, contre seulement 2 années avant 1970 (Sarris et al., 2007). Ce changement de sensibilité s'est accompagné d'une forte diminution du niveau de croissance des arbres.

En conclusion, dans les contextes de plaine, les études tendent à montrer que la sensibilité à la sécheresse printanière ou estivale a augmenté au cours des dernières décennies. Cette augmentation est d'autant plus importante sous climat chaud et sec (gradient de continentalité).

3.3.1.5.4 QUELLES ONT LES CONSEQUENCES POUR LA RECHERCHE ET LA GESTION ?

Même si les observations apparaissent parfois contradictoires, il semble bien que les écosystèmes forestiers aient déjà commencé à s'ajuster aux nouvelles conditions environnementales. Dans le futur, il est raisonnable de penser que les arbres vont pousser dans un environnement de plus en plus contraignant et devront donc encore ajuster leur comportement à ces nouvelles conditions. La capacité adaptative des plantes à la variabilité environnementale ayant ses limites, la question est de savoir si celles-ci seront suffisantes pour faire face aux changements. On peut imaginer que les stratégies d'allocation des ressources aux différentes fonctions changeront avec des conséquences sur la croissance des arbres, sur leur reproduction et donc sur le maintien ou l'extension des espèces et des populations. À long terme, ces modifications des régimes climatiques pourraient donc compromettre dans un premier temps la croissance des arbres et, dans un second temps, leur vitalité et leur survie et ceci par le jeu des arrière-effets du climat. Des études menées en France dans les années 1980 suite aux symptômes alarmants de dépérissement observés dans de nombreux écosystèmes forestiers ont déjà illustré très clairement ces arrière-effets. Des études plus récentes en partie citées dans cet article confirment que l'instabilité climatique peut modifier ces arrière-effets et entraîner des pertes de vitalité et des mortalités chez des espèces réputées résistantes au stress hydrique comme les Pins ou les Chênes méditerranéens (Dobbertin et al., 2005 ; Sarris et al., 2007 ; Thabeet et al., 2009) ou pour les espèces poussant à la limite de leur aire de répartition (Carcaillet et Muller, 2005).

Pour la recherche, une des conséquences de cette instabilité de la réponse au cours du 20ème siècle concerne le domaine des reconstructions climatiques (Garcia-Suarez et al., 2009). Ainsi, du fait de cette divergence, il devient plus difficile d'élaborer des relations sur une période et de décrire la réponse durant une autre période. De la même façon, si le déterminisme climatique de la croissance évolue au cours du temps, le paramétrage des différents modèles d'estimation des bilans de carbone et de prédiction des accroissements des peuplements forestiers sera également fortement compliqué. On peut donc envisager une augmentation de l'incertitude des diverses prédictions. Même si les modifications des conditions environnementales sont les facteurs les plus souvent envisagés pour expliquer ces divergences, des modifications de structure au sein des peuplements liées à des interventions passées ou à des phases dynamiques naturelles peuvent être évoquées (Tessier, 1989).

Pour le praticien, une modification de la composition ou de la structure des écosystèmes forestiers est tout à fait envisageable (Piedallu et al., 2009). Pour atténuer les effets des modifications environnementales sur la dynamique forestière, les actions qui peuvent être mises en place rapidement concernent principalement les méthodes de gestion car on sait, par exemple, que le diamètre d'un arbre modifie fortement sa réaction au climat (Mérian et Lebourgeois, 2011). Les travaux en cours sur l'effet des mélanges, de la compétition et des éclaircies sur la réponse au climat des essences forestières devraient apporter un certain nombre d'éléments de réponse aux gestionnaires.

En conclusion, les études menées actuellement suggèrent que les écosystèmes forestiers ont commencé à s'ajuster aux nouvelles conditions de croissance. Cependant, les effets à long terme sont encore largement méconnus. Si le réchauffement peut dans certains contextes se traduire par une levée de contrainte et stimuler la croissance, le dépassement de l'optimum pourrait induire l'apparition de nouvelles limitations.

3.3.1.6 REFERENCES

3.3.1.6.1 THEME 1 : LES ETUDES MENEES SUR LES RESINEUX

Andreu, L., Gutiérrez, E., Macias, M., Ribas, M., Bosch, O., et Camarero, J.J. (2007). Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. Global Change Biology 13(4), 804-815.

Becker, M. (1987). Present and retrospective health-status of white fir (*Abies alba* Mill) in the Vosges (N E France) - Ecological and dendrochronological study. Annals of Forest Science 44(4), 379-401.

Becker, M. (1989). The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges Mountains of northeastern France. Canadian Journal of Forest Research 19(9), 1110-1117.

Bert, G.D. (1993). Impact of ecological factors, climatic stresses, and pollution on growth and health of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Jura Mountains: an ecological and dendrochronological study. Acta Oecologica-International Journal of Ecology 14(2), 229-246.

Bert, G.D., et Becker, H.M. (1990). Present and past vitality of silver fir (*Abies alba*) in the Jura Mountains. A dendroecological study. Annals of Forest Science 47(5), 395-412.

Bigler, C., Braker, O.U., Bugmann, H., Dobbertin, M., et Rgling, A. (2006). Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Switzerland. Ecosystems 9(3), 330-343.

Carrer, M., Nola, P., Eduard, J.L., Motta, R., et Urbinati, C. (2007). Regional variability of climate-growth relationships in *Pinus cembra* high elevation forests in the Alps. Journal of Ecology 95(5), 1072-1083.

Desplanque, C., Rolland, C., et Michalet, R. (1998). Comparative dendroecology of the silver fir (*Abies alba*) and the Norway spruce (*Picea abies*) in an Alpine valley of France. Canadian Journal of Forest Research 28(5), 737-748.

Guiot, J., Tessier, L., et Serre-Bachet, F. (1982). Application de la modélisation ARMA en dendroclimatologie. Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris 294 (série III), 133-136.

Gutiérrez, E. (1989). Dendoclimatological study of *Pinus Sylvestris* L. in southern Catalonia (Spain). Tree-Ring Research 49, 1-9.

Lebourgeois, F. (2000). Climatic signals in earlywood, latewood and total ring width of Corsican pine from western France. Annals of Forest Science 57(2), 155-164.

Lebourgeois, F., Rathgeber, C., et Ulrich, E. (2010a). 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 52(1), 7-23.

Lebourgeois, F., Rathgeber, C.B.K., et Ulrich, E. (2010b). Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). Journal of Vegetation Science 21(2), 364-376.

Macias, M., Andreu, L., Bosch, O., Camarero, J.J., et Gutiérrez, E. (2006). Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* mill.) water stress in its south-western distribution limit. Climatic Change 79(3-4), 289-313.

Nicolussi, K., Bortenschlager, S., et Korner, C. (1995). Increase in tree-ring width in subalpine *Pinus cembra* from the central Alps that may be CO_2-related. Trees-Structure and Function 9(4), 181-189.

Oberhuber, W., et Kofler, W. (2002). Dendroclimatological spring rainfall reconstruction for an inner Alpine dry valley. Theoretical and Applied Climatology 71(1-2), 97-106.

Oberhuber, W., Stumbock, M., et Kofler, W. (1998). Climate tree-growth relationships of Scots pine stands (*Pinus sylvestris* L.) exposed to soil dryness. Trees-Structure and Function 13(1), 19-27.

Petitcolas, V., Rolland, C., et Michalet, R. (1997). Tree-growth of spruce, larch, arolla pine and mountain pine near the timberline in four French alpine areas. Annals of Forest Science 54(8), 731-745.

Rebetez, M., et Dobbertin, M. (2004). Climate change may already threaten Scots pine stands in the Swiss Alps. Theoretical and Applied Climatology 79(1-2), 1-9.

Richter, K., Eckstein, D., et Holmes, R.L. (1991). The dendrochronological signal of pine trees (*Pinus* spp.) in Spain. Tree-Ring Research 51, 1-13.

Rolland, C., et Lempérière, G. (2004). Effects of climate on radial growth of Norway spruce and interactions with attacks by the bark beetle Dendroctonus micans (Kug., *Coleoptera*: *Scolytidae*): a dendroecological study in the French Massif Central. Forest Ecology and Management 201(1), 89-104.

Rolland, C., Petitcolas, V., et Michalet, R. (1998). Changes in radial tree growth for *Picea abies*, *Larix decidua*, *Pinus cembra* and *Pinus uncinata* near the alpine timberline since 1750. Trees-Structure and Function 13(1), 40-53.

Tardif, J., Camarero, J.J., Ribas, M., et Gutiérrez, E. (2003). Spatio-temporal variability in tree growth in the Central Pyrenees: Climatic and site influences. Ecological Monographs 73(2), 241-257.

Tessier, L. (1982). Analyse dendroclimatologique comparée de six populations de *Pinus sylvestris* (L.) dans la Drôme. Ecologia Mediterranea 8(3), 185-202.

Tessier, L. (1989). Spatio-temporal analysis of climate-tree ring relationships. New Phytologist 111(3), 517-529.

Tessier, L., Serre-Bachet, F., et Guiot, J. (1990). Fluoride pollution and radial growth of conifers in Maurienne (Savoy,. France). Annals of Forest Science 47(4), 309-323.

Weber, P., Bugmann, H., et Rigling, A. (2007). Radial growth responses to drought of *Pinus sylvestris* and *Quercus pubescens* in an inner-Alpine dry valley. Journal of Vegetation Science 18(6), 777-792.

3.3.1.6.2 THEME 2 : LES ETUDES MENEES SUR LES FEUILLUS

Becker, M., Nieminen, T.M., et Gérémia, F. (1994). Short-term variations and long-term changes in oak productivity in Northeastern France - the role of climate and atmospheric CO_2. Annals of Forest Science 51(5), 477-492.

Dittmar, C., Zech, W., et Elling, W. (2003). Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe - a dendroecological study. Forest Ecology and Management 173(1-3), 63-78.

Dittmar, C., Fricke, W., et Elling, W. (2006). Impact of late frost events on radial growth of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Germany. European Journal of Forest Research 125(3), 249-259.

Dolezal, J., Mazurek, P., et Klimesova, J. (2010). Oak decline in southern Moravia: the association between climate change and early and late wood formation in oaks. Preslia 82(3), 289-306.

Friedrichs, D.A., Trouet, V., Büntgen, U., Frank, D.C., Esper, J., Neuwirth, B., et Loffler, J. (2009). Species-specific climate sensitivity of tree growth in Central-West Germany. Trees-Structure and Function 23(4), 729-739.

Garcia-Suarez, A.M., Butler, C.J., et Baillie, M.G.L. (2009). Climate signal in tree-ring chronologies in a temperate climate: A multi-species approach. Dendrochronologia 27(3), 183-198.

Lebourgeois, F. (2005). Approche dendroécologique de la sensibilité du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) au climat en France et en Europe. Revue Forestière Française 57(1), 33-50.

Lebourgeois, F. (2006). Sensibilité au climat des Chênes sessile et pédonculé dans le réseau RENECOFOR. Comparaison avec les hêtraies. Revue Forestière Française 53(1), 29-44.

Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., et Granier, A. (2005). Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). Trees-Structure and Function 19(4), 385-401.

Lebourgeois, F., Cousseau, G., et Ducos, Y. (2003). Étude d'une chênaie sessiliflore exceptionnelle : la Futaie des Clos (Sarthe). Revue Forestière Française 55(4), 333-346.

Lebourgeois, F., Cousseau, G., et Ducos, Y. (2004). Climate-tree-growth relationships of *Quercus petraea* Mill. stand in the Forest of Berce ("Futaie des Clos", Sarthe, France). Annals of Forest Science 61(4), 361-372.

Lebourgeois, F., Spicher, F., et Lefèvre, F. (2008). Relations croissance du Chêne pédonculé et climat sur deux types de sol à nappe temporaire en lorraine (rédoxisol acide et pélosol différencié). Revue Forestière Française 60(4), 411-424.

Mérian, P., Bontemps, J.D., Bergès, L., et Lebourgeois, F. (2010). Extreme tree-ring in sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) in northern France: a dendroclimatic approach. *Dans* Panorama de la dendrochronologie en France. *Edité par* Edytem, Digne-les-Bains. pp. 37-44.

Mérian, P., Bontemps, J.D., Bergès, L., et Lebourgeois, F. (2011). Spatial variation and temporal instability in climate-growth relationships of sessile oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) under temperate conditions. Plant Ecology 212(11): 1855-1871.

Mérian, P., et Lebourgeois, F. (2011). Size-mediated climate-growth relationships in temperate forests: a multi-species analysis. Forest Ecology and Management 261(8), 1382-1391.

Tessier, L., Nola, P., et Serre-Bachet, F. (1994). Deciduous *Quercus* in the Mediterranean region: tree-ring/climate relationships. New Phytologist 126(2), 355-367.

3.3.1.6.3 DIVERGENCE ET AUTRES THEMES

Barber, V.A., Juday, G.P., et Finney, B.P. (2000). Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. Nature 405(6787), 668-673.

Bontemps, J.D., Hervé, J.C., et Dhôte, J.F. (2009). Long-Term Changes in Forest Productivity: A Consistent Assessment in Even-Aged Stands. Forest Science 55(6), 549-564.

Briffa, K.R., Osborn, T.J., et Schweingruber, F.H. (2004). Large-scale temperature inferences from tree rings: a review. Global and Planetary Change 40(1-2), 11-26.

Briffa, K.R., Schweingruber, F.H., Jones, P.D., Osborn, T.J., Shiyatov, S.G., et Vaganov, E.A. (1998). Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes. Nature 391(6668), 678-682.

Büntgen, U., Frank, D.C., Schmidhalter, M., Neuwirth, B., Seifert, M., et Esper, J. (2006). Growth/climate response shift in a long subalpine spruce chronology. Trees-Structure and Function 20(1), 99-110.

Büntgen, U., Frank, D., Wilson, R., Carrer, M., et Urbinati, C. (2008). Testing for tree-ring divergence in the European Alps. Global Change Biology 14(10), 2443-2453.

Carcaillet, C., et Muller, S.D. (2005). Holocene tree-limit and distribution of *Abies alba* in the inner French Alps: anthropogenic or climatic changes? Boreas 34(4), 468-476.

Carrer, M., Anfodillo, T., Urbinati, C., et Carraro, V. (1998). High-altitude forest sensitivity to global warming: results from long-term and short-term analyses in the eastern Italian Alps. *Dans* Beniston M and Innes JL (Eds) The Impacts of Climatic Variability on Forests. Lecture notes in earth sciences, 74. Springer-Verlag, Berlin., 171-189.

Carrer, M., Nola, P., Motta, R., et Urbinati, C. (2010). Contrasting tree-ring growth to climate responses of *Abies alba* toward the southern limit of its distribution area. Oikos 119(9), 1515-1525.

Carrer, M., et Urbinati, C. (2006). Long-term change in the sensitivity of tree-ring growth to climate forcing in *Larix decidua*. New Phytologist 170(4), 861-871.

Charru, M., Seynave, I., Morneau, F., et Bontemps, J.D. (2010). 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 260(5), 864-874.

D'Arrigo, R., Wilson, R., Liepert, B., et Cherubini, P. (2008). On the 'Divergence Problem' in Northern Forests: A review of the tree-ring evidence and possible causes. Global and Planetary Change 60(3-4), 289-305.

Déqué, M. (2007). Frequency of precipitation and temperature extremes over France in an anthropogenic scenario: Model results and statistical correction according to observed values. Global and Planetary Change 57(1-2), 16-26.

Deslauriers, A., Rossi, S., Anfodillo, T., et Saracino, A. (2008). Cambial phenology, wood formation and temperature thresholds in two contrasting years at high altitude in southern Italy. Tree Physiology 28(6), 863-871.

Dobbertin, M., Mayer, P., Wohlgemuth, T., Feldmeyer-Christe, E., Graf, U., Zimmermann, N.E., et Rigling, A. (2005). The decline of *Pinus sylvestris* L. forests in the swiss Rhone Valley - a result of drought stress? Phyton-Annales Rei Botanicae 45(4), 153-156.

I.P.C.C., International Panel on Climate Change (2007). Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Cambridge University Press.

Leal, S., Eamus, D., Grabner, M., Wimmer, R., et Cherubini, P. (2008). Tree rings of *Pinus nigra* from the Vienna basin region (Austria) show evidence of change in climatic sensitivity in the late 20th century. Canadian Journal of Forest Research 38(4), 744-759.

Lebourgeois, F., Granier, A., et Breda, N. (2001). An analysis of regional climate change in France between 1956 and 1997. Annals of Forest Science 58(7), 733-754.

Lebourgeois, F., Mérian, P., Courdier, F., Ladier, J., et Dreyfus, P. (sous presse). Instability of climate signal in tree-ring width in Mediterranean mountains: a multi-species analysis. Trees-Structure and Function.

Lebourgeois, F., Pierrat, J.C., Perez, V., Piedallu, C., Cecchini, S., et Ulrich, E. (2010c). Simulating phenological shifts in French temperate forests under two climatic change scenarios and four driving global circulation models. International Journal of Biometeorology 54(5), 563-581.

Leonelli, G., Pelfini, M., Battipaglia, G., et Cherubini, P. (2009). Site-aspect influence on climate sensitivity over time of a high-altitude *Pinus cembra* tree-ring network. Climatic Change 96(1-2), 185-201.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolstrom, M., Lexer, M.J., et Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. Forest Ecology and Management 259(4), 698-709.

Lloyd, A.H., et Bunn, A.G. (2007). Responses of the circumpolar boreal forest to 20th century climate variability. Environmental Research Letters 2(4). DOI : 10.1088/1748-9326/2/4/045013

Martin-Benito, D., del Rio, M., et Canellas, I. (2010). Black pine (*Pinus nigra* Arn.) growth divergence along a latitudinal gradient in Western Mediterranean mountains. Annals of Forest Science 67(4), DOI : 10.1051/forest/2009121

Moisselin, J.M., Schneider, M., Canellas, C., et Mestre, O. (2002). Les changements climatiques en France au XXe siècle. Etude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. La Météorologie 38, 45-56.

Oberhuber, W., Kofler, W., Pfeifer, K., Seeber, A., Gruber, A., et Wieser, G. (2008). Long-term changes in tree-ring-climate relationships at Mt. Patscherkofel (Tyrol, Austria) since the mid-1980s. Trees-Structure and Function 22(1), 31-40.

Piedallu, C., Perez, V., Gégout, J.C., Lebourgeois, F., et Bertrand, R. (2009). Potential impact of global warming on the range of spruce, fir, beech, and sessile oak in France. Revue Forestière Française 61(6), 567-593.

Planells, O., Gutiérrez, E., Helle, G., et Schleser, G.H. (2009). A forced response to twentieth century climate conditions of two Spanish forests inferred from widths and stable isotopes of tree rings. Climatic Change 97(1-2), 229-252.

Planton, S., Déqué, M., Chauvin, F., et Terray, L. (2008). Expected impacts of climate change on extreme climate events. Comptes Rendus Geoscience 340(9-10), 564-574.

Rossi, S., Deslauriers, A., Gricar, J., Seo, J.W., Rathgeber, C.B.K., Anfodillo, T., Morin, H., Levanic, T., Oven, P., et Jalkanen, R. (2008). Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. Global Ecology and Biogeography 17(6), 696-707.

Sarris, D., Christodoulakis, D., et Korner, C. (2007). Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. Global Change Biology 13(6), 1187-1200.

Saulnier, M., Edouard, J.L., Corona, C., et Guibal, F. (2011). Climate/growth relationships in a *Pinus cembra* high-elevation network in the Southern French Alps. Annals of Forest Science 68(1), 189-200.

Thabeet, A., Vennetier, M., Gadbin-Henry, C., Denelle, N., Roux, M., Caraglio, Y., et Vila, B. (2009). Response of *Pinus sylvestris* L. to recent climatic events in the French Mediterranean region. Trees-Structure and Function 23(4), 843-853.

Wilmking, M., Juday, G.P., Barber, V.A., et Zald, H.S.J. (2004). Recent climate warming forces contrasting growth responses of white spruce at tree-line in Alaska through temperature thresholds. Global Change Biology 10(10), 1724-1736.

Wilmking, M., et Myers-Smith, I. (2008). Changing climate sensitivity of black spruce (*Picea mariana* Mill.) in a peatland-forest landscape in Interior Alaska. Dendrochronologia 25(3), 167-175.

Wilson, R., et Elling, W. (2004). Temporal instability in tree-growth/climate response in the Lower Bavarian Forest region: implications for dendroclimatic reconstruction. Trees-Structure and Function 18(1), 19-28.

Wilson, R., D'Arrigo, R., Buckley, B., Büntgen, U., Esper, J., Frank, D., Luckman, B., Payette, S., Vose, R., et Youngblut, D. (2007). A matter of divergence: Tracking recent warming at hemispheric scales using tree ring data. Journal of Geophysical Research-Atmospheres 112. DOI : 10.1029/2006jd008318.

Zhang, Y.X., et Wilmking, M. (2010). Divergent growth responses and increasing temperature limitation of Qinghai spruce growth along an elevation gradient at the northeast Tibet Plateau. Forest Ecology and Management 260(6), 1076-1082.

3.3.2 CONTEXTE DE PLAINE TEMPERE : REPONSE DU CHENE SESSILE (*QUERCUS PETRAEA*) AUX EVENEMENTS CLIMATIQUES EXTREMES

Article [2] Déterminisme climatique des années de croissance extrême chez le Chêne sessile dans la moitié Nord de la France

[Extreme tree-rings in sessile oak in northern France: a dendroclimatic approach]

Mérian Pierre, Bontemps Jean-Daniel, Bergès Laurent, Lebourgeois François

Dans Panorama de la dendrochronologie en France. *Edité par* Edytem, Digne-les-Bains, 11 (2010) pp. 37-44.

3.3.2.1 RESUME

La réponse du Chêne sessile aux évènements climatiques extrêmes a été étudiée entre 1914 et 1993 au travers de l'analyse des croissances extrêmes, appelées années caractéristiques. Pour cela, 31 peuplements purs et adultes de Chêne sessile ont été échantillonnés dans la moitié Nord de la France (720 arbres) afin de couvrir une gamme de conditions climatiques variées (océanique à semi-continental). L'analyse montre que, pour l'ensemble des sites, les années de croissance extrême dépendent fortement des conditions hydriques et thermiques estivales (mai à juillet), les années de faible croissance correspondant à des conditions chaudes et sèches (1921, 1976, 1989). La croissance est également plus faible lors des grands froids hivernaux (1956). L'étude des années caractéristiques a permis de mettre en évidence une structuration spatiale de la réponse aux évènements extrêmes, avec la distinction de 2 grandes régions dans la moitié Nord de la France : les sites de l'Ouest (de la Bretagne à la Champagne) sous climat océanique, avec une fréquence décennale d'années caractéristiques voisine de 0,2 et fortement dépendante de l'indice de De Martonne estival, et les sites de l'Est (Lorraine, Alsace, Franche-Comté) avec une fréquence décennale plus élevée (environ 0,3) et un déterminisme climatique plus flou, dépendant à la fois des conditions estivales et hivernales.

Mots-clés : Années caractéristiques ; Dendroclimatologie ; Chêne sessile ; Froids hivernaux ; Sécheresse estivale.

3.3.2.2 INTRODUCTION

Les relations entre la croissance radiale et le climat peuvent être étudiées selon deux méthodes complémentaires. Le calcul des fonctions de réponse permet de mettre en évidence les facteurs climatiques expliquant la réponse moyenne au climat (Guiot, 1991). L'analyse des croissances extrêmes, appelées années caractéristiques (AC), permet quant à elle de mettre en évidence la réponse des arbres aux évènements climatiques particuliers et peu fréquents (Fritts, 1976 ; Schweingruber, 1990). Dans le contexte des changements globaux, l'analyse des effets de ces années particulières sur les peuplements forestiers apparaît comme un enjeu majeur. En effet, de nombreuses études (suite notamment aux sécheresses de 1976 et 2003) ont montré que des vagues de chaleur ou des sécheresses intenses étaient à l'origine de dysfonctionnements forestiers pouvant aboutir à la mort des arbres (Bréda et Badeau, 2008 ; Leuzinger et al., 2005 ; Pichler et Oberhuber, 2007). Les modèles climatiques prédisant une augmentation de la durée et de l'intensité des sécheresses estivales (Déqué, 2007 ; Planton et al., 2008), nous pouvons supposer que les épisodes de forte sécheresse du 20ème siècle correspondront à des années « normales » d'ici quelques décennies.

Dans la moitié Nord de la France, le Chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) est une des principales essences forestières, aussi bien en surface qu'en valeur économique (IFN, 2007). Même si les chênes sont parmi les espèces les plus étudiées en Europe, les travaux en France sont rares et limités dans l'espace (massif forestier) et dans le temps (Becker et al., 1994 ; Bergès et al., 2005 ; Bréda, 1998 ; Lebourgeois et al., 2004 ; Tessier et al., 1994). Ces études ne permettent pas d'avoir une vision de la sensibilité aux évènements climatiques extrêmes à grande échelle, *i.e.* sous climats contrastés et sur l'ensemble du 20ème siècle. Afin de répondre à cette question, trois jeux de données ont été regroupés pour obtenir 31 sites répartis dans la moitié Nord de la France (Bergès et al., 2005 ; Bontemps, 2006 ; Lebourgeois, 1997). Ces sites couvrent une vaste gamme de conditions climatiques (océanique à semi-continental), et permettent une analyse rétrospective sur une période commune de 80 ans (1914–1993). Les objectifs sont d'analyser la variabilité spatiale et temporelle des années caractéristiques, de définir les paramètres climatiques influents, et de mettre en évidence les effets des conditions locales sur la réponse aux évènements extrêmes.

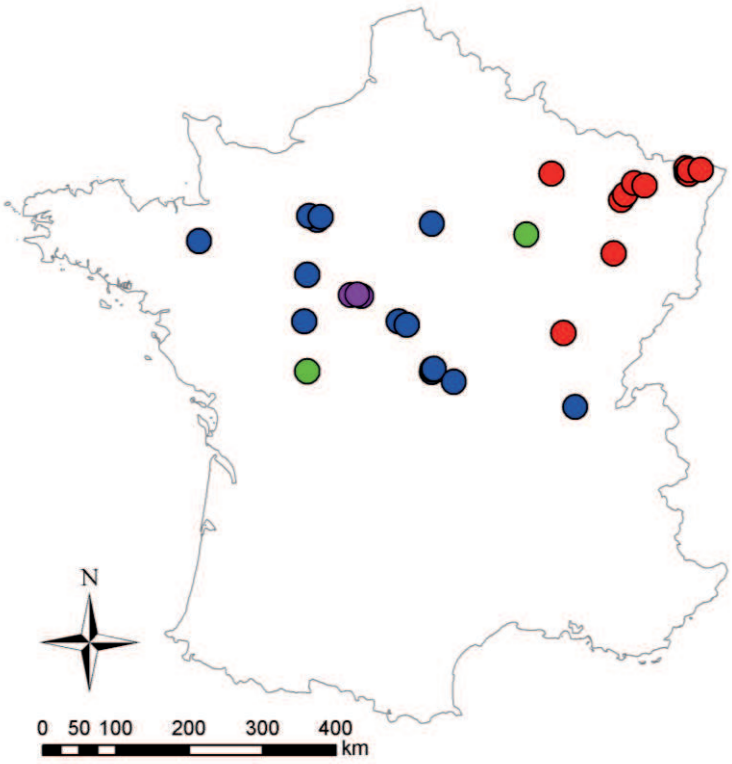


Figure 3.3.2.1 : Localisation géographique des 31 peuplements purs de chêne sessile*. Les couleurs correspondent aux 4 groupes définis par la classification ascendante hiérarchique. Bleu : groupe 1 ; rouge : groupe 2 ; vert : groupe 3 ; violet : groupe 4.*

3.3.2.3 MATERIELS ET METHODES

3.3.2.3.1 DESCRIPTION DES SITES

Un total de 31 sites a été échantillonné dans la moitié Nord de la France (**Fig. 3.3.2.1**, **Fig. 3.3.2.3**). Les peuplements sont des futaies régulières adultes de plaine dont l'âge moyen en 1993 était compris entre 76 et 143 ans. Le climat varie d'un climat océanique doux à l'Ouest à un climat semi-continental froid et plus arrosé à l'est. Une analyse pédologique a permis de préciser le contexte stationnel par la mesure du pH de l'horizon organo-minéral A (pHA) et le calcul de la Réserve Utile Maximale en eau (RUM). La RUM a été estimée sur une profondeur d'un mètre en prenant en compte, pour chaque horizon, la texture (Bruand et al., 2003), la charge en éléments grossiers et l'épaisseur de l'horizon. Le pHA varie de 4,1 à 5,1 et la RUM de 56 à 171 mm (**Fig. 3.3.2.3**).

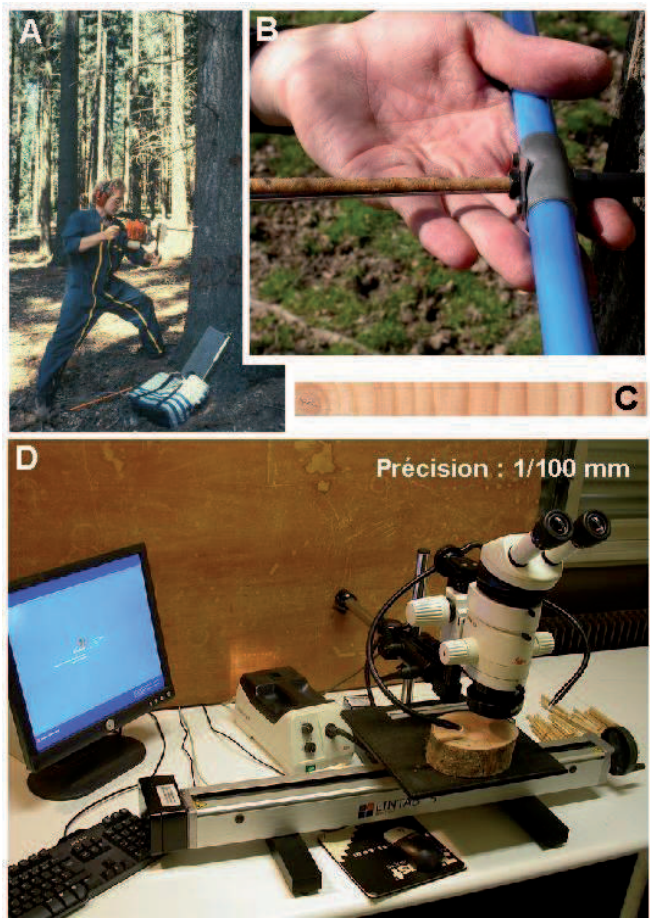


Figure 3.3.2.2 : Récolte des échantillons de bois et lecture des largeurs de cerne*. A : Carottage manuel à la tarière de Pressler (source : http://efdp.nancy-engref.inra.fr/perso/flb.htm). B : Extraction d'une carotte de la tarière de Pressler (© J. Willm 2007). C : Préparation des carottes pour la lecture microscopique (planage) (© P. Mérian 2009). D : Exemple de ban dendrométrique de lecture de largeur de cerne, utilisé à DYNAFOR (© L. Burnel 2007).*

3.3.2.3.2 MESURES DES LARGEURS DE CERNE ET CALCUL DES ANNEES CARACTERISTIQUES

Les 720 arbres dominants ont été carottés (entre 1994 et 2004) jusqu'à la moelle à une hauteur de 1,30 m à l'aide d'une tarière de Pressler (une carotte par arbre, 14 à 30 arbres par peuplement) (**Fig. 3.3.2.2A-B**). Les 77 000 cernes ont été mesurés avec une précision de 1/100 mm à l'aide d'un système vidéo-informatisé spécifique (Becker, non publié) (**Fig. 3.3.2.2C-D**). Après mesure, les séries individuelles ont été interdatées à l'aide d'années caractéristiques calculées, sur chaque site, selon la méthode proposée par Becker (Becker, 1989). Une année est considérée comme caractéristique lorsqu'au moins 75 % des arbres d'un peuplement présentent le même signe de changement de croissance et une variation absolue de largeur de cerne supérieure à 10 % de la largeur du cerne de l'année précédente. Le pourcentage de variation est appelé Écart Relatif Moyen (ERM). Un ERM positif correspond ainsi à une année où le cerne est au moins 10 % plus large que celui de l'année précédente.

	Données stationnelles									Données dendrométriques				
	Longitude	Latitude	Altitude (m)	Tm_{an} (°C)	Tm_7 (°C)	P_{an} (mm)	P_7 (mm)	pHA	RUM (mm)	Nb. arbres	Age	Largeur de cerne (mm)	Nb. AC positives	Nb.AC négatives
A	1°32' 05" W	48°10' 37" N	80	11,3	18,1	688	46	4,10	148	28	99 (7)	2.05 (0.72)	13	15
B1	0°36' 47" E	48°29' 06" N	242	9,9	16,9	720	55	4,09	157	20	143 (41)	1.49 (0.62)	9	10
B2	0°28' 10" E	48°31' 41" N	250	10,6	17,8	673	50	4,09	152	18	124 (20)	1.64 (0.66)	9	17
B3	0°40' 46" E	48°31' 21" N	220	10,2	17,3	689	53	4,50	76	30	85 (2)	1.75 (0.62)	10	14
C	0°27' 19" E	47°48' 46" N	126	10,9	18,3	673	50	4,08	120	27	95 (13)	2.13 (0.85)	10	7
D	0°25' 20" E	47°14' 16" N	96	11,3	18,8	673	48	4,07	77	15	107 (14)	1.81 (0.64)	6	10
G1	2°07' 28" E	47°15' 14" N	176	11,0	18,9	672	51	4,30	162	23	78 (8)	2.35 (0.88)	16	14
G2	2°16' 12" E	47°12' 27" N	179	11,1	19,0	692	52	4,41	137	15	103 (18)	2.06 (0.69)	18	11
H1	2°43' 27" E	46°38' 11" N	267	10,7	18,6	753	60	4,29	145	18	116 (29)	1.47 (0.52)	14	9
H2	2°43' 35" E	46°40' 01" N	260	10,7	18,6	753	60	4,30	111	30	111 (6)	1.68 (0.61)	13	12
H3	2°45' 32" E	46°40' 14" N	254	10,7	18,6	753	60	5,12	135	14	137 (40)	1.75 (0.6)	11	7
J	3°06' 41" E	46°30' 38" N	282	10,2	18,2	761	65	4,27	143	15	134 (35)	1.79 (0.63)	10	10
K	2°43' 43" E	48°27' 10" N	80	11,0	18,7	612	55	4,60	148	29	108 (4)	1.85 (0.79)	16	14
O	5°14' 18" E	46°10' 14" N	260	10,7	19,9	875	68	4,90	171	30	85 (8)	1.91 (0.66)	13	16
Groupe 1			**198**	**10,7**	**18,4**	**713**	**55**	**4,37**	**134**		**111 (19)**	**1.87 (0.69)**	**12 (3.3)**	**12 (3.2)**
L	4°57' 36" E	49°01' 58" N	180	10,1	18,2	818	67	4,10	57	26	137 (22)	1.6 (0.68)	13	17
N	5°04' 27" E	47°04' 56" N	220	10,4	19,3	794	60	4,90	169	30	84 (5)	2.27 (0.95)	12	13
P	6°02' 22" E	48°01' 33" N	330	9,8	18,3	890	73	4,90	156	30	127 (19)	1.48 (0.6)	14	19
Q1	6°13' 39" E	48°40' 24" N	286	9,5	17,9	832	70	5,02	160	18	104 (13)	2.05 (0.8)	13	18
Q2	6°18' 18" E	48°44' 31" N	266	9,6	18,0	798	68	4,67	145	19	103 (18)	2.15 (0.92)	15	20
Q3	6°29' 39" E	48°52' 18" N	315	9,6	18,0	775	68	4,60	155	30	83 (3)	2.18 (0.8)	14	15
Q4	6°40' 30" E	48°48' 58" N	275	9,6	18,0	761	69	4,75	151	15	80 (8)	2.5 (1.09)	16	16
R1	7°27' 40" E	49°00' 56" N	320	9,2	17,8	744	71	4,30	151	29	127 (6)	1.33 (0.44)	14	17
R2	7°27' 55" E	48°57' 19" N	333	9,3	17,8	733	71	4,17	129	24	129 (31)	1.6 (0.63)	15	14
R3	7°30' 67" E	48°56' 34" N	318	9,6	18,3	700	70	4,43	161	29	107 (24)	2.06 (0.81)	10	10
R4	7°30' 50" E	48°59' 28" N	346	9,6	18,3	700	70	4,34	56	17	118 (25)	1.51 (0.76)	21	19
R5	7°43' 43" E	48°59' 22" N	350	9,8	18,6	706	70	4,60	164	24	76 (3)	1.99 (0.8)	10	12
Groupe 2			**295**	**9,7**	**18,2**	**771**	**69**	**4,6**	**138**		**108 (17)**	**1.91 (0.79)**	**14 (2.9)**	**16 (3.1)**
E	0°29' 40" E	46°37' 36" N	116	11,3	19,0	753	50	4,10	97	28	81 (4)	1.89 (0.81)	13	15
M	4°27' 34" E	48°17' 50" N	160	10,5	18,8	699	56	4,40	161	24	84 (6)	2 (0.82)	17	22
Groupe 3			**138**	**10,9**	**18,9**	**726**	**53**	**4,25**	**129**		**83 (5)**	**1.95 (0.82)**	**15 (2.0)**	**19 (3.5)**
F1	1°15' 33" E	47°34' 07" N	127	11,0	18,7	646	49	4,30	165	30	90 (7)	2.05 (0.77)	19	16
F2	1°26' 38" E	47°33' 43" N	102	11,0	18,7	642	49	5,10	101	18	117 (32)	2.02 (0.83)	20	20
F3	1°22' 34" E	47°34' 50" N	117	11,0	18,7	642	49	4,23	145	17	115 (23)	1.63 (0.6)	14	14
Groupe 4			**115**	**11,0**	**18,7**	**643**	**49**	**4,54**	**137**		**107 (21)**	**1.90 (0.73)**	**18 (3.2)**	**17 (3.1)**

Figure 3.3.2.3 : Caractéristiques moyennes des sites*. Les écart-types sont présentés entre parenthèses. Les peuplements sont regroupés selon la CAH. Les données en gras correspondent aux caractéristiques moyennes par groupe.* Tm_{an} *et* P_{an} *: température moyenne et précipitations annuelles moyennes calculées entre 1914 et 1993 ;* Tm_7 *et* P_7 *: température et précipitations de juillet moyennes calculées entre 1914 et 1993 ; pHA : pH de l'horizon organo-minéral A ; RUM : réserve utile maximale calculée sur les 100 premiers centimètres du profil pédologique.*

3.3.2.3.3 DONNEES CLIMATIQUES

Les données météorologiques sont issues du modèle spatialisé Tyndall qui fournit des séries climatiques homogènes sur l'ensemble du 20ème siècle à une résolution spatiale de 15 km (Mitchell et al., 2004). Ainsi, pour chaque site et pour chaque mois entre 1914 et 1993, nous disposons des précipitations (P) et des températures moyennes (Tm). Comme indicateur du niveau de stress hydrique estival, l'indice d'aridité de De Martonne a été calculé sur la période de mai à juillet (De Martonne été) (Lebourgeois et Piedallu, 2005).

Année	Années caractéristiques				Anomalies climatiques estivales (mai à juillet)			
	Groupe 1		Groupe 2		Groupe 1		Groupe 2	
	ERM	%	ERM	%	Tm (°C)	P (mm)	Tm (°C)	P (mm)
1915			-25	67			1,23	-40,7
1916			51	75			-0,78	12,6
1919			-20	50			-0,71	-52,1
1921	**-32**	**43**	**-31**	**42**	**1,11**	**-47,1**	**1,82**	**-75,1**
1922			55	50			0,70	-21,8
1926	-32	36			-1,56	7,1		
1928			-24	58			-0,10	-75,3
1931	**45**	**43**	**30**	**33**	**-0,08**	**25,5**	**0,72**	**49,7**
1933	**-30**	**64**	**-22**	**75**	**-0,04**	**-50,9**	**-0,44**	**31,0**
1934	-26	43			0,99	-55,7		
1936	75	50			-0,50	93,0		
1941	*-25*	*43*			*A1 = -3.16*	/		
1943			*48*	*83*			*A2 = 1.94*	/
1946	**41**	**57**	**61**	**100**	**-0,21**	**-4,1**	**0,71**	**33,8**
1947			-28	67			**2,66**	**-60,1**
1951			27	33			-0,53	53,5
1952			-25	33			1,37	-91,1
1954	-27	57			-0,59	-50,5		
1955			46	58			-0,52	49,0
1956	***-24***	***50***	***-24***	***42***	***A2 = -8.35***	/	***A2 = -10.37***	/
1958	**55**	**57**	**58**	**83**	**0,22**	**95,6**	**0,07**	**32,8**
1961			35	42			-1,22	-1,0
1962			-23	58			-1,51	-64,6
1964			-22	58			1,33	-111,6
1965			39	42			-1,21	40,0
1966			-27	33			-0,41	2,0
1968			48	42			-1,15	17,5
1969			47	75			-0,07	0,1
1972	-23	43			-1,31	-14,6		
1976	**-26**	**71**	**-28**	**83**	**2,63**	**-93,7**	**2,27**	**-89,1**
1977			45	33			-0,79	43,8
1978	46	43			-0,95	9,1		
1982	**60**	**43**	**51**	**83**	**1,33**	**13,8**	**0,86**	**58,4**
1983			-25	33			1,03	-38
1989	-25	57			2,07	-72,8		
1993	35	36			0,41	23,6		
Nb AC+	**7**		**14**					
ERM+	**51**		**46**					
%	**47**		**60**					
Nb AC-	**10**		**13**					
ERM-	**-27**		**-25**					
%	**51**		**46**					

Figure 3.3.2.4 : Années caractéristiques et anomalies climatiques observées sur la période 1914- 1993 pour les groupes 1 et 2*. Une année est considérée comme caractéristique à l'échelle du groupe quand au moins 33 % des peuplements présentent cette année caractéristique. Les anomalies climatiques sont définies comme la différence entre la valeur de l'année et la moyenne calculée sur la période 1914–1993. Ces anomalies sont calculées pour la période estivale (mai à juillet) sauf pour les années à hiver froid (A1 : anomalie thermique de janvier ; A2 : anomalie thermique de février). Les données en gras indiquent les années où les 2 groupes ont réagi ; les données en italique indiquent les années à hiver froid. ERM : écart relatif moyen (%) ; AC : année caractéristique ; «+» : année à croissance plus forte ; «-» : année à croissance plus faible.*

3.3.2.3.4 ANALYSES STATISTIQUES SUR LES ANNEES CARACTERISTIQUES

Afin de mettre en évidence des similitudes de réponse aux extrêmes climatiques entre les sites, une Analyse en Composantes Principales (ACP) a été réalisée sur les ERM des années caractéristiques, la valeur 0 ayant été attribuée aux années non caractéristiques. Les 31 sites ont été regroupés au moyen d'une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH – métrique : Euclidienne ; algorithme de hiérarchie : Ward) réalisée sur les coordonnées factorielles des deux premiers axes de l'ACP. L'ensemble des traitements statistiques a été fait à l'aide du logiciel Splus® 2000.

3.3.2.4 RESULTATS

3.3.2.4.1 SENSIBILITE GENERALE AUX EVENEMENTS EXTREMES

Sur la période 1914–1993, le nombre d'années caractéristiques (AC) par site a été en moyenne de 28 (min : 16 ; max : 40), soit environ 35 % (**Fig. 3.3.2.3**). Pour l'ensemble des sites, ces AC se répartissent équitablement entre années positives et négatives (de 36 % à 62 % d'AC positives). Aucun paramètre stationnel ou dendrométrique ne permet d'expliquer significativement les différences du nombre total et de la répartition des AC entre les sites.

Dans une grande majorité des cas, les croissances extrêmes coïncident avec des années particulièrement sèches ou pluvieuses durant la période allant de mai à juillet (**Fig. 3.3.2.4**) ; on observe également un effet négatif des grands froids hivernaux (**Fig. 3.3.2.4**). Les chênaies sessiliflores ont réagi massivement et négativement en 1921, 1976 et 1989, années connues pour leurs étés chauds et secs (températures estivales supérieures de 1,0 à 2,6 °C à la moyenne 1914–1993, et précipitations estivales inférieures de 24 % à 48 %). Pour ces années, la réduction de la croissance a été en moyenne de -32 %, -28 % et -25 %. Les peuplements ont aussi réagi négativement en 1933 et en 1956 (-27 % et -24 %), années connues respectivement pour une pullulation de chenilles processionnaires (Lebourgeois et al., 2004) et un froid hivernal intense (température moyenne de février inférieure de 9 °C par rapport à la moyenne 1914–1993). A l'inverse, les chênaies sessiliflores ont répondu positivement aux années à étés frais et/ou humides, telles 1931, 1946, 1958 et 1982 au cours desquelles la croissance a été supérieure respectivement de 36 %, 52 %, 57 % et 54 % (**Fig. 3.3.2.4**).

3.3.2.4.2 CLASSIFICATION ET REGROUPEMENT DES SITES

L'ACP et la CAH ont permis de définir 4 groupes ayant des similitudes dans leur réponse aux extrêmes climatiques (**Fig. 3.3.2.3**, **Fig. 3.3.2.5**). On distingue 2 groupes « principaux » (groupe 1 avec 14 sites et groupe 2 avec 12 sites) et 2 groupes « secondaires » (groupe 3 avec 2 sites et groupe 4 avec 3 sites) (**Fig. 3.3.2.6**). Le groupe 1 rassemble les sites de l'Ouest de la zone d'étude, et le groupe 2 les sites de l'Est (**Fig. 3.3.2.1**, **Fig. 3.3.2.3**). Le groupe 4 rassemble 3 sites d'un même massif forestier de l'Ouest de la zone d'étude (sites F) ; les AC sont très proches de celles du groupe 1 sauf entre 1949 et 1953 où les placettes du groupe 4 présentent 5 AC consécutives (1949 et 1952 en négatif ; 1950, 1951 et 1953 en positif). Enfin, le groupe 3 rassemble les sites E et M, éloignés

géographiquement mais présentant des AC communes : 1917 (-), 1929 (+), 1940 (+), 1948 (+) et 1984 (+).

L'ACP montre que le premier facteur de structuration de la variabilité de la réponse aux extrêmes climatiques est le gradient de continentalité, avec un coefficient de corrélation (r) de 0,601 entre les coordonnées factorielles de l'axe 1 et la longitude ($p < 0,00001$). Ce gradient se traduit par des différences mésoclimatiques entre l'Ouest (océanique) et l'Est (semi-continental) qui engendrent des AC spécifiques à chaque groupe et pour des années à contrainte commune, des différences d'ERM entre les groupes. Ce gradient s'exprime principalement au travers de l'indice de De Martonne estival (mai à juillet), *i.e.* de l'intensité moyenne de la sécheresse sur la période 1914–1993, supérieure de 20 à 25 % dans la moitié Ouest de la France. Le second axe de l'ACP traduit un effet de la fertilité minérale du sol, au travers du pHA, avec une corrélation de 0,269 entre les coordonnées factorielles de l'axe 2 et pHA ($p < 0,001$). L'analyse des ERM n'a cependant pas révélé de différences significatives entre les sites à pHA faibles (< 4,5) et à pHA élevés (> 4,5).

3.3.2.4.3 ÉVOLUTION TEMPORELLE DE LA FREQUENCE DES ANNEES CARACTERISTIQUES

Cette analyse se limite aux groupes 1 et 2 qui représentent plus de 80 % des sites. La fréquence des AC entre 1914 et 1993 est plus élevée pour le groupe 2 (0,3 contre 0,24 dans le groupe 1 ; **Fig. 3.3.2.3**). La fréquence plus faible à l'Ouest de la France peut s'expliquer par un climat océanique plus tamponné que le climat semi-continental. Par exemple, l'écart-type de l'indice de De Martonne estival entre 1914 et 1993 est de 2,39 pour le groupe 1 contre 2,86 pour le groupe 2. Cela traduit des contraintes climatiques plus homogènes à l'Ouest et limite les changements abrupts de largeur de cerne.

L'évolution temporelle de la fréquence des AC diffère entre les 2 groupes. La fréquence du groupe 1 a été plus stable au cours des 80 années, variant de 0,15 à 0,25, excepté pour la décennie 1964–1973, avec une valeur de 0,1 (**Fig. 3.3.2.4**). La fréquence est fortement corrélée avec la variabilité interannuelle de l'indice de De Martonne estival (**Fig. 3.3.2.6** : $r = 0,603$, $p < 0,0001$). Cela montre que la croissance de Chêne sessile dans l'Ouest de la France est fortement liée à la variabilité interannuelle de la contrainte hydrique estivale. Pour le groupe 2, la fréquence des AC varie de 0,15 à 0,35, avec une baisse à partir de 1984 (fréquence divisée par 3 ; **Fig. 3.3.2.6**). Le déterminisme climatique de cette évolution est moins net que pour le groupe 1. On observe une corrélation entre la fréquence des AC et l'écart-type de la température moyenne annuelle ($r = 0,294$, $p < 0,001$) et celui de l'indice de De Martonne estival ($r = 0,12$, $p = 0,045$).

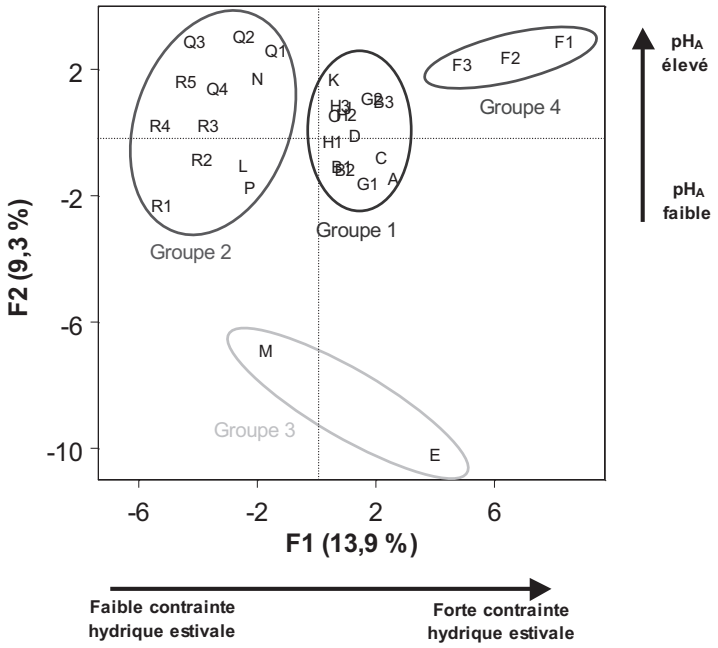


Figure 3.3.2.5 : Projection des 31 sites sur le plan défini par les deux premiers axes de l'ACP*. Les sites ont été regroupés selon les résultats de la CAH réalisée sur les coordonnées factorielles des axes 1 et 2.*

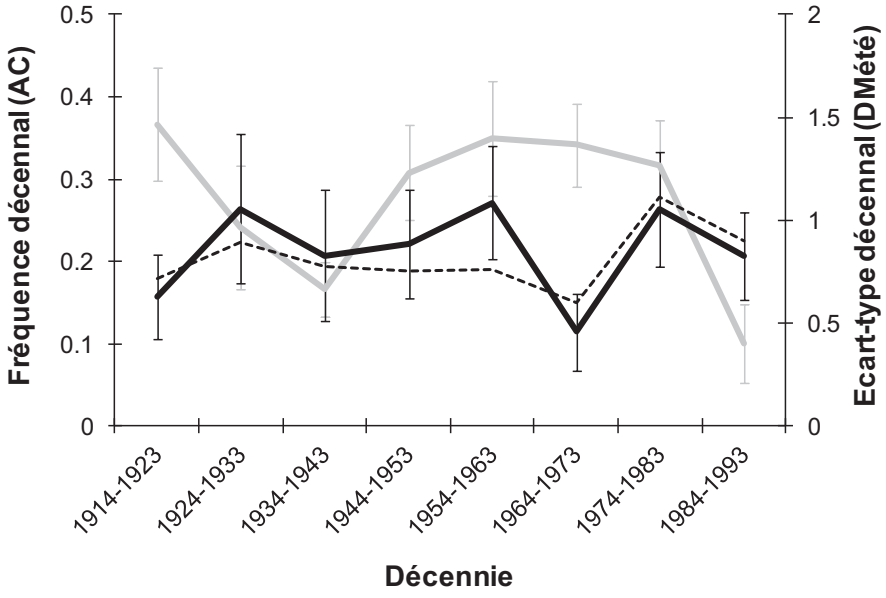


Figure 3.3.2.6 : Evolution de la fréquence décennale moyenne des années caractéristiques *pour les groupes 1 (trait noir) et 2 (trait gris) entre 1914 et 1993 et de l'écart-type décennal de l'indice de De Martonne estival pour le groupe 1 (pointillés noirs). L'écart-type de l'indice de De Martonne estival.*

3.3.2.5 CONCLUSION

Deux grandes régions se distinguent dans la moitié Nord de la France, avec une limite longitudinale à hauteur de Troyes. Cette limite dendroclimatique a déjà été mise en évidence en dendroarchéologie. Lambert (1996) distingue clairement deux ensembles de chronologies régionales de référence dans la moitié Nord de la France.

Les principaux facteurs climatiques explicatifs des AC chez le Chêne sessile sont le niveau de stress hydrique estival et les froids hivernaux. Ces observations sont en accord avec les travaux menés sur les Chênes sessile et pédonculé en Europe (Becker et al., 1994 ; Friedrichs et al., 2009 ; Helama et al., 2009 ; Lebourgeois et al., 2004 ; Lévy et al., 1992), et se retrouvent également pour d'autres essences forestières (Bouriaud et Popa, 2009 ; Dittmar et al., 2003 ; Lebourgeois, 2007 ; Macias et al., 2006). Notons que la contrainte hydrique estivale joue un rôle plus fort dans l'Ouest (sous climat océanique) que dans l'Est (sous climat semi-continental) où l'intensité moyenne de la sécheresse estivale est 20 à 25 % inférieure. En revanche, nous n'observons aucun effet significatif des conditions locales de xéricité (appréhendée au travers de la RUM) sur l'intensité de la réduction de la croissance lors des sécheresses estivales, contrairement à ce qui a déjà été montré (Becker et al., 1994 ; Bréda et Pieffer, 1999 ; Lévy et al., 1992). Cela peut s'expliquer par le fait que 80 % des sites se situent en conditions de croissance peu limitantes, avec le plus souvent une RUM supérieure à 120 mm, seuil au-dessus duquel la sensibilité de la croissance radiale à la sécheresse estivale diminue fortement (Mérian, 2008). Enfin, dans une moindre mesure, le Chêne sessile apparaît sensible aux températures de janvier et février, ce qui est cohérent avec les études sur la sensibilité des espèces à l'embolie hivernale (Cochard et al., 1992 ; Cochard et al., 2001).

La structuration des sites des groupes 1 et 2 selon le pH est à nuancer. La difficulté à comprendre l'effet du pH sur la sensibilité aux évènements extrêmes peut venir de la corrélation entre pHA et longitude (R^2 = 0,179 ; $p < 0,001$). Ainsi, l'effet pHA pourrait contenir un effet « gradient de continentalité ». Aucune étude dendrochronologique sur le Chêne sessile en Europe n'a mis en évidence un effet du pH sur la sensibilité au climat.

Dans notre étude, les conditions climatiques de l'automne précédent ne semblent pas jouer de rôle sur l'occurrence des années caractéristiques. Les travaux sur la réponse des chênes au climat moyen mettent pourtant en avant l'importance des conditions de septembre et d'octobre sur la mise en réserve d'hydrates de carbone, remobilisés au printemps de l'année suivante (Barbaroux et Bréda, 2002 ; Bréda et Granier, 1996). Cela laisse penser que les réserves carbonées ne participent qu'à la mise en place d'un faible pourcentage du cerne total (Nola, 1996 ; Santini et al., 1994), la majeure partie étant liée aux conditions climatiques de la saison de végétation.

Dans notre zone d'étude, la fréquence des AC dépend plus de la variabilité interannuelle de la contrainte que du niveau moyen de la contrainte. A nouveau, cela peut s'expliquer par l'échantillonnage de contextes stationnels favorables, qui n'imposent pas de contrainte permanente de croissance. Cependant, les sites du groupe 4, situés au cœur de la zone couverte par les sites du groupe 1, présentent une fréquence d'AC plus forte que celle du groupe 1 (**Fig. 3.3.2.3**). L'écart-type de l'indice de De Martonne estival n'étant pas significativement différent

entre les 2 groupes (*t*-test de comparaison de moyenne : t = 0,651), la plus forte sensibilité au climat du groupe 4 pourrait être due à un niveau moyen de contrainte hydrique estivale plus élevé, l'indice de De Martonne estival étant inférieur en moyenne de 15 % pour le groupe 4 sur la période 1914–1993.

Au final, le bilan hydrique estival apparaît comme la principale contrainte de croissance du Chêne sessile, les années de très faible croissance correspondant aux années les plus sèches et les plus chaudes. Sur la gamme de conditions écologiques couvertes par l'échantillon, la fréquence des AC dépend principalement de la variabilité interannuelle du climat, sauf dans les conditions les plus contraignantes (groupe 4). Pour les 70 prochaines années, les modèles climatiques prévoient, en France et en période estivale, une hausse des températures de 2 à 4 °C couplée à une diminution de 35 à 45 % des précipitations (Déqué, 2007 ; Giorgi et al., 2004). Cela pourrait se traduire, en plus d'une diminution plus forte de la croissance pour une AC donnée, par une hausse du nombre d'AC. La comparaison des groupes 1 et 4 montre qu'une diminution d'un point de l'indice de De Martonne estival conduit à une augmentation de la fréquence décennale des AC de 0,1 point. Selon les modèles climatiques, la fréquence décennale des AC dans l'Ouest de la France pourrait ainsi passer de 0,25 à 0,4 d'ici à la fin du 21ème siècle. Cette analyse des années caractéristiques sur le Chêne sessile dans la moitié Nord de la France gagnerait à être complétée par une analyse des relations « cerne – climat moyen », qui permettrait de mettre en évidence d'éventuelles évolutions de la réponse de la croissance au climat au cours du 20ème siècle.

3.3.2.6 REFERENCES

Barbaroux, C., et Bréda, N. (2002). Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. Tree Physiology 22(17), 1201-1210.

Becker, M. (1989). The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. Canadian Journal of Forest Research 19(9), 1110-1117.

Becker, M., Nieminen, T.M., et Gérémia, F. (1994). Short-term variations and long-term changes in oak productivity in Northeastern France - the role of climate and atmospheric CO_2. Annals of Forest Science 51(5), 477-492.

Bergès, L., Chevalier, R., Dumas, Y., Franc, A., et Gilbert, J.M. (2005). Sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) site index variations in relation to climate, topography and soil in even-aged high-forest stands in northern France. Annals of Forest Science 62(5), 391-402.

Bontemps, J.-D. (2006). Évolution de la productivité des peuplements réguliers et mono-spécifiques de Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et de Chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) dans la moitié Nord de la France au cours du 20ème siècle. *Dans* Sciences forestières. Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Nancy (France). p. 357.

Bouriaud, O., et Popa, I. (2009). Comparative dendroclimatic study of Scots pine, Norway spruce, and silver fir in the Vrancea Range, Eastern Carpathian Mountains. Trees-Structure and Function 23(1), 95-106.

Bréda, N., et Badeau, V. (2008). Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? Comptes Rendus Geoscience 340(9-10), 651-662.

Bréda, N., et Granier, A. (1996). Intra- and inter-annual variations of transpiration, leaf area index and radial growth of a sessile oak stand (*Quercus petraea*). Annals of Forest Science 53(2-3), 521-536.

Bréda N., Pieffer M., 1999. Bilan hydrique et impact des épisodes de sécheresse sur la croissance radiale des chênes. Rapport Scientifique Final, Inter-Région, Dépérissement forestier en vallée du Rhin, 60 p.

Bréda, N. (1998). Dépérissement forestier en vallée du Rhin. Analyse rétrospective de la croissance radiale des chênes de la forêt domaniale de La Harth. INRA Centre de Recherches Forestières Unité d'Ecophysiologie Champenoux (France). Rapport scientifique, convention ONF/INRA (PUB9500029529111184). p. 50.

Bruand, A., Perez Fernandez, P., et Duval, O. (2003). Use of class pedotransfer functions based on texture and bulk density of clods to generate water retention curves. Soil Use and Management 19(3), 232-242.

Cochard, H., Bréda, N., Granier, A., et Aussenac, G. (1992). Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q. pubescens* Willd, *Q. robur* L). Annals of Forest Science 49(3), 225-233.

Cochard, H., Lemoine, D., Améglio, T., et Granier, A. (2001). Mechanisms of xylem recovery from winter embolism in *Fagus sylvatica*. Tree Physiology 21(1), 27-33.

Déqué, M. (2007). Frequency of precipitation and temperature extremes over France in an anthropogenic scenario: Model results and statistical correction according to observed values. Global and Planetary Change 57(1-2), 16-26.

Dittmar, C., Zech, W., et Elling, W. (2003). Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe - a dendroecological study. Forest Ecology and Management 173(1-3), 63-78.

Friedrichs, D.A., Neuwirth, B., Winiger, M., et Loffler, J. (2009). Methodologically induced differences in oak site classifications in a homogeneous tree-ring network. Dendrochronologia 27(1), 21-30.

Fritts, H.C. (1976). Tree rings and climate. Academic Press, London, New York, San Francisco, p. 567.

Giorgi, F., Bi, X.Q., et Pal, J. (2004). Mean, interannual variability and trends in a regional climate change experiment over Europe. II: climate change scenarios (2071-2100). Climate Dynamics 23(7-8), 839-858.

Guiot, J. (1991). The bootstrapped response function. Tree-Ring Bulletin 51, 39-41.

Helama, S., Laanelaid, A., Raisio, J., et Tuomenvirta, H. (2009). Oak decline in Helsinki portrayed by tree-rings, climate and soil data. Plant and Soil 319(1-2), 163-174.

I.F.N., Inventaire Forestier National (2007). La forêt française - Les résultats issus des campagnes d'inventaire 2005 et 2006. Inventaire Forestier National, Nogent-sur-Vernisson, p. 143.

Lambert, G. (1996). Recherche de signaux anthropiques dans les séries dendrochronologiques du moyen âge. Exemple de séquences de Charavines-Colletiére. Actes du V congrès international d'archéologie médiévale Grenoble, 6-9 Octobre 1993, 143-152.

Lebourgeois, F., et Piedallu, C. (2005). Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière à partir d'indices bioclimatiques. Revue Forestière Française 57(4), 331-356.

Lebourgeois, F. (1997). RENECOFOR - Etude dendrochronologique des 102 peuplements du réseau. 2-84207-075.

Lebourgeois, F. (2007). Climatic signal in annual growth variation of silver fir (*Abies alba* Mill.) and spruce (*Picea abies* Karst.) from the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). Annals of Forest Science 64(3), 333-343.

Lebourgeois, F., Cousseau, G., et Ducos, Y. (2004). Climate-tree-growth relationships of *Quercus petraea* Mill. stand in the Forest of Berce ("Futaie des Clos", Sarthe, France). Annals of Forest Science 61(4), 361-372.

Leuzinger, S., Zotz, G., Asshoff, R., et Korner, C. (2005). Responses of deciduous forest trees to severe drought in Central Europe. Tree Physiology 25(6), 641-650.

Lévy, G., Becker, M., et Duhamel, D. (1992). A Comparison of the Ecology of Pedunculate and Sessile Oaks - Radial Growth in the Center and Northwest of France. Forest Ecology and Management 55(1-4), 51-63.

Macias, M., Andreu, L., Bosch, O., Camarero, J.J., et Gutiérrez, E. (2006). Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* mill.) water stress in its south-western distribution limit. Climatic Change 79(3-4), 289-313.

Mérian, P. (2008). Dendroecology of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) in Northern France. Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Nancy (France). p. 39.

Mitchell, T.D., Carter, T.R., Jones, P.D., Hulme, M., et New, M. (2004). 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, 1-25.

Nola, P. (1996). Climatic signal in earlywood and latewood of deciduous oaks from northern Italy. *Dans* Tree Rings, Environment, and Humanity. Radiocarbon. *Edité par* J S Dean, D M Meko, et T W Swetman. The University of Arizona, Department of Geosciences, Tucson. pp. 249-258.

Pichler, P., et Oberhuber, W. (2007). Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003. Forest Ecology and Management 242(2-3), 688-699.

Planton, S., Déqué, M., Chauvin, F., et Terray, L. (2008). Expected impacts of climate change on extreme climate events. Comptes Rendus Geoscience 340(9-10), 564-574.

Santini, A., Bottacci, A., et Gellini, R. (1994). Preliminary dendroecological survey on pedunculate oak (*Quercus robur* L) stands in Tuscany (Italy). Annals of Forest Science 51(1), 1-10.

Schweingruber, F.H. (1990). Tree rings and environment. Dendroecology. Haupt, Berne, Stuttgart, Vienna, p. 609.

Tessier, L., Nola, P., et Serre-Bachet, F. (1994). Deciduous *Quercus* in the Mediterranean region: tree-ring/climate relationships. New Phytologist 126(2), 355-367.

3.3.3 CONTEXTE DE PLAINE TEMPERE : REPONSE MOYENNE DU CHENE SESSILE (*QUERCUS PETRAEA*) AU CLIMAT

Article [3] Spatial variation and temporal instability in climate-growth relationships of sessile oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) under temperate conditions

Mérian Pierre, Bontemps Jean-Daniel, Bergès Laurent, Lebourgeois François

Plant Ecology 212-11 (2011) 1855-1871. DOI : 10.1007/s11258-011-9959-2

3.3.3.1 ABSTRACT

Temporal instability of forest climate-growth relationships has been evidenced at high elevations and latitudes, and in Mediterranean contexts. Investigations under temperate conditions, where growth is under the control of both winter frost and summer water stress, are scarce and could provide valuable information about the ability of forest to cope with climate change. To highlight the main climatic factors driving the radial growth of *Quercus petraea* forests and to detect their possible evolutions over the last century, dendroecological analyses were performed along a longitudinal gradient of both decreasing summer water stress and increasing winter frost in northern France (from oceanic to semi-continental conditions). The climate-growth relationships were evaluated from 31 tree-ring chronologies (720 trees) through the calculation of moving correlation functions. *Q. petraea* displayed a rather low sensitivity to climate. High temperature in March and water stress from May to July appeared to be the main growth limiting factors. The sensitivity to winter precipitation and summer water stress decreased from oceanic to semi-continental conditions, whilst the correlation to winter frost tended to increase. Moving correlations revealed a general instability of climate-growth relationships, with a moderate synchronicity with climatic fluctuations. The main changes occurred during previous autumn for both temperature and precipitation whilst climatic trends were rather low or non-significant. The most coherent trends were pointed out (i) in April with a cooling (-0.9 °C) leading to positive correlation to temperature at the end of the century, and (ii) in July with a decreasing interannual variability of precipitation resulting in a loss of correlation. On the contrary, the decreasing temperature and increasing precipitation in May and June led to few significant changes climate-growth relationships.

Key words: Dendroecology; Climate variability; *Quercus petraea*; Temperate forests; Temporal instability; Correlation functions.

3.3.3.2 INTRODUCTION

Climate models predict a global warming and a modification of the precipitation regime distribution throughout Europe (Briffa et al., 2009; Jones and Moberg, 2003; Moberg and Jones, 2005), including France (Moisselin et al., 2002). Mean annual temperature will increase between 2 and 4.5 °C until the end of the 21st century, accompanied by a 35–45 % decrease in summer precipitation, suggesting increases in drought frequency and severity. In the context of climatic change, questions have arisen concerning forest composition, survival and growth in response to changes in yearly weather conditions and/or extreme events (Lindner et al., 2010; Rötzer et al., 2005).

Recently, many tree-ring studies have highlighted a decreasing response of forest ecosystems to temperature since around the middle 20th century at high elevations and latitudes (D'Arrigo et al., 2008), and an increasing sensitivity to summer water balance in temperate (Friedrichs et al., 2009a) or in Mediterranean (Andreu et al., 2007; Macias et al., 2006; Tardif et al., 2003) contexts, called "divergence". The divergence is defined as "a change in climate sensitivity and/or a divergence in trend" (D'Arrigo et al., 2008). Whilst the underlying mechanisms are still largely debated, these trends have been mainly attributed to climatic change (D'Arrigo et al., 2008). Such changes in climate control contradict the uniformitarian principle traditionally applied to dendroclimatology (Fritts, 1976), and may have important consequences for the utilization of tree-ring records in temperature reconstructions (Hughes, 2002) or carbon uptake projections (Davi et al., 2006). The overview of D'Arrigo et al. (2008) has also underlined that little is known about the European low-altitude temperate forests and especially for the main broadleaved ecosystems. In these contexts, forest growth is under the control of both winter frost and summer water stress; their respective influence varying throughout the growing season and according to the local ecological conditions (Friedrichs et al., 2009b; Lebourgeois et al., 2005). As a result of this multiple growth control, various response patterns to environmental changes can be hypothesized. Thus, analyzing the variation of climate influences on radial growth appeared to be a powerful tool to provide valuable information about the forest sustainability (Biondi, 1997).

In Europe, three deciduous species dominate lowland temperate forests: sessile oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.), pedunculate oak (*Q. robur* L.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). Whilst the response to climate variability of the two latter species has been thoroughly studied in Europe under a wide range of climatic contexts (Di Filippo et al., 2007; Dittmar et al., 2003; Friedrichs et al., 2009b; Kelly et al., 2002; Piovesan et al., 2005; Rozas, 2005; Tessier et al., 1994), specific studies on *Q. petraea* have been scarcer and limited to small-scale zones. The more recent ones were led in central Europe (Dolezal et al., 2010; Friedrichs et al., 2009a, 2009b), and in western (Lebourgeois et al., 2004) and southern France (Misson et al., 2004; Tessier et al., 1994). All of them pointed out a low response to climate, even if summer water stress appeared to be the primary limiting factor of radial growth. Under semi-continental conditions, Friedrichs et al. (2009a) showed a strengthening of the positive correlation between radial growth and drought indexes throughout the 20th century, even if the radial growth strongly increased during the exceptionally warm and dry 1940s. Only Kelly et al. (2002) provided a pan-European perspective, but limited to

climatic factors driving extreme growth years; the growth reductions were associated with low temperature or high water stress. Thus, the large-scale variations of climate-growth relationships of *Q. petraea* under temperate conditions and their temporal evolutions remained largely misunderstood.

This study sought to investigate spatio-temporal changes of climate-growth relationships of *Q. petraea* at broad scale and over the 20th century. Forests were sampled in northern France, under a wide range of climatic contexts representing the weather conditions observable in a large part of Western and Central Europe. The West-East climatic gradient coincided with both decreasing temperature and increasing precipitation, implying a decreasing water stress and increasing winter frost. Our hypotheses were that (1) a decreasing limitation of summer water stress and an increasing limitation of winter frost may be evidenced from West to East, and (2) temporal changes in climate-growth relationships may be spatially dependent, with an increasing correlation to summer water stress under oceanic conditions and a decreasing one to winter frost under semi-continental climate.

3.3.3.3 MATERIALS AND METHODS

3.3.3.3.1 STUDY AREA

The study area covered the northern half of France between 46.10 to 49.02 °N and 1.32 °W to 7.43 °E (**Fig. 3.3.3.1**), under a wide range of bioclimatic conditions, from oceanic to semi-continental climate (from West to East). This longitudinal gradient coincided with both increasing precipitation and decreasing temperature. Oceanic climate was characterized by low thermal amplitude due to mild winters and fresh summers, and intermediate precipitation level (**Fig. 3.3.3.2a**). Semi-continental climate corresponded to lower mean annual temperature, and higher precipitation and thermal amplitude with cold winters (**Fig. 3.3.3.2b**).

To characterize the extreme climatic events, the frequencies of drought and frost were calculated per month. A drought event was defined according to the Gaussen and Bagnouls Aridity Index (Gaussen and Bagnouls, 1952), whilst a frost event corresponded to a mean monthly temperature below zero. Under oceanic conditions, the drought frequency was found to be around twice higher from May to August compared to semi-continental ones (**Fig. 3.3.3.2**). On the contrary, the frost frequency was twice higher under semi-continental during winter (from December to February).

3.3.3.3.2 SAMPLING, RING WIDTH MEASUREMENT AND CHRONOLOGY BUILDING

The samples came from three different data-sets, for a total of 120 sampled plots composed of pure and even-aged stands (Bergès et al., 2000; Duplat and Tran-Ha, 1997; Lebourgeois, 1997). At each plot, 2–30 dominant trees were cored to the pith at breast height with an increment borer between 1993 and 2001 (one core per tree, 720 trees). The general topography was gently rolling (slope < 20 %) with elevation ranging from 57 to 380 m a.s.l.

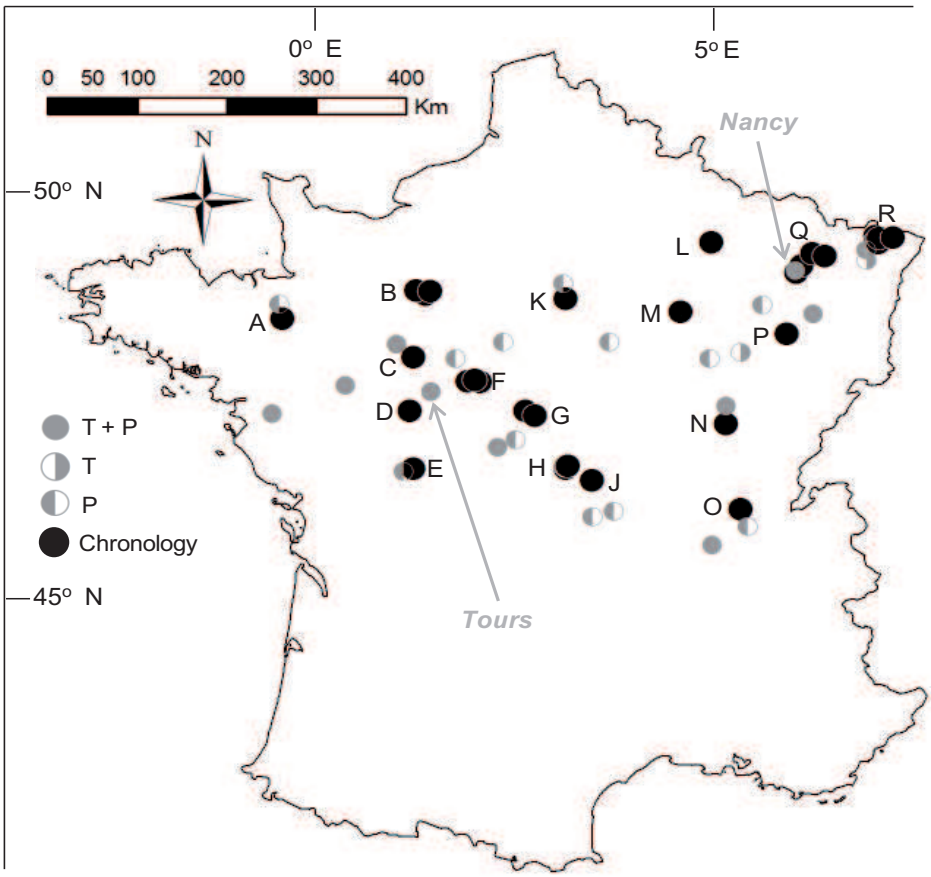


Figure 3.3.3.1: Geographical location of the 31 chronologies *(black circles)* ***and the 24 meteorological stations*** *(grey circles: series of temperature and precipitation, white–grey circles: series of temperature, grey–white circles: series of precipitation). T: temperature; P: precipitation.*

Depending on the data-set, two methods were used to measure the ring widths: 20 % were measured with an X-ray method to the nearest 0.025 mm, 50 % with a stereo-microscope connected to a micro-computer and the tree-ring program SAISIE to the nearest 0.01 mm (Becker 1989) and 30 % with both methods. The X-Ray method relied on measuring ring width in a single direction from the pith to the cambium, whilst the stereo-microscope one defined ring width in a direction orthogonal to the ring tangents. Thus, for a given ring, the X-Ray method gave systematically a higher width. To ensure homogeneity of tree-ring data, the ring widths obtained with the X-ray method were converted into measurements comparable to those performed with the stereo-microscope, using the following equation established on rings measured with both methods (n = 23 868):

$$W_{microscope} = 1.1649(W_{X\text{-}Ray}) - 0.1491 \quad [3.3.3.1]$$

where $W_{X\text{-}Ray}$ and $W_{microscope}$ are the ring widths measured with the X-ray method and the stereomicroscope, respectively ($R^2 = 0.762$, $P < 10^{-9}$).

The effect of this conversion on climate-growth relationships was investigated through the calculation of bootstrapped correlation functions with initial and converted ring widths. The difference between the two sets of bootstrapped correlation coefficients (BCC) was tested with a paired *t* test run on $BCC_{X\text{-}Ray}$ and $BCC_{X\text{-}Ray\ converted}$, *i.e.* the BCC calculated on the ring widths measured with the X-ray method and then corrected with the **equation [3.3.3.1]**. The conversion did not significantly affect the climate-growth relationships at the level of 5 % (**Supplementary figure 3.3.3.1**).

The individual ring width series were carefully cross dated by progressively detecting regional pointer years (Schweingruber, 1996), which were defined as those calendar years when at least 75 % of the cross dated trees presented an absolute value of radial growth variation (RGV) higher than 10 % (Becker et al., 1994; Mérian and Lebourgeois, 2011). Absolute dating was checked by the application INTERDAT (Becker, 1989; Becker and Dupouey, unpublished) which identifies locations within each ring series that may have erroneous cross dating. Using the R software (R Development Core Team, 2010) and the "dplR" package (Bunn, 2008), the tree-ring series were computed on the maximum common period (1914–1993; 80 years) and standardized individually to emphasize the interannual climatic signal. A double-detrending process was thus applied, based on an initial negative exponential or linear regression followed by a fitting of a cubic smoothing spline with 50 % frequency response cut-off and with a rigidity of 33 % of series length (Cook and Peters, 1981). Dimensionless indices were obtained by dividing the observed ring width value by the predicted one. This process created stationary time series for each tree with a mean of 1 and a homogeneous variance. To accurately assess the strength of climate-growth relationships by minimizing the noise of each individual detrended series (Cook and Kairiukstis, 1990; Fritts, 1976), the series from nearby plots were grouped in respect of (i) ecological and dendrometrical characteristics, and (ii) the method of measurement (either X-ray or microscopic), to reach at least 14 trees per chronology (mean = 23). 31 groups of plots were defined, with a distance between 2 grouped plots averaging 9.7 km (standard-deviation: 10.6 km), from which 31 chronologies were established by averaging the growth indexes by year using a bi-weighted robust mean (Cook and Peters, 1981). The mean sensitivity and the first-order auto-correlation coefficient were calculated on the detrended data for each tree and averaged per chronology to measure the year-to-year variability and the influence of growth of the previous year on the current year growth, respectively (Fritts, 1976). The expressed population signal (EPS) was also calculated to quantify how well the average of individual series represented the population average (Wigley et al., 1984).

3.3.3.3.3 CLIMATIC DATA BUILDING

The mean monthly temperature (T) and sum of precipitation (P) were obtained from 24 meteorological stations of the French National Climatic Network (Météo-France), which presented recordings from September 1913 to August 1993 (**Fig. 3.3.3.1**). As the mean distance between the sampled plots and the meteorological stations was 53 and 37 km for temperature and precipitation, respectively (standard-deviations: 29 and 22 km), the climatic series were corrected to be as representative as possible of the local weather conditions. In a first step, the mean monthly climatic conditions on the period 1961–1990 were calculated for each meteorological

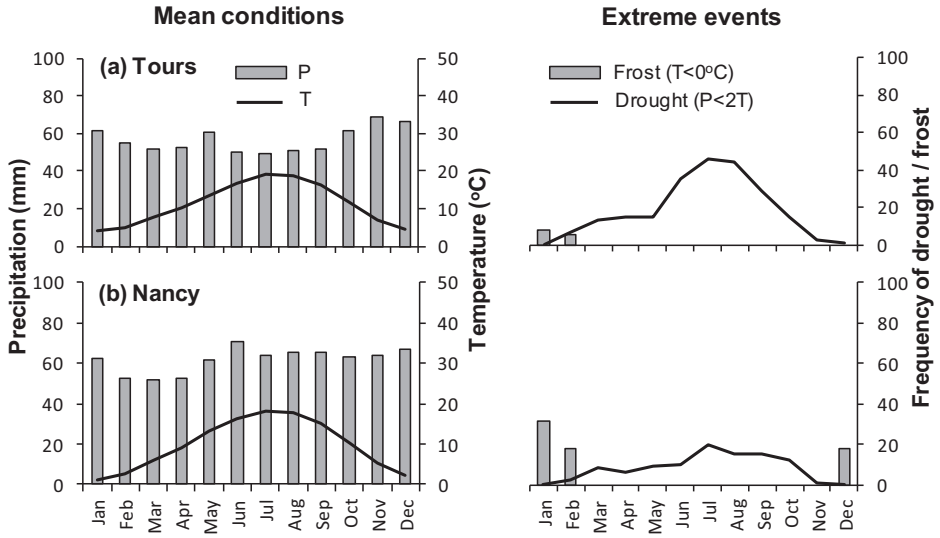


Figure 3.3.3.2: Mean conditions (left) and extreme events (right) for Tours *(a: 47.26 °N, 00.43 °W, 108 m)* ***and Nancy*** *(b: 48.41 °N, 06.13 °W, 212 m). Geographical locations in* ***Figure 3.1****. Climatic diagram: mean monthly temperatures (°C; black line) and precipitation (mm; grey bars). Extreme events: frequencies of frost (T < 0 °C; grey bars) and drought (P < 2T; black line). Climatic values were calculated for the period 1914–1993.*

station. In a second step, the same climatic values were extracted per chronology from the AUREHY map at a 1 km^2 resolution (Bénichou and Le Breton, 1987). The mean monthly climatic differences between meteorological stations and chronology locations were then estimated and averaged 0.14 °C and 2.1 mm for temperature and precipitation. Finally, for each chronology, the climatic series of the nearest meteorological station were corrected according to these mean monthly differences.

3.3.3.3.4 CLIMATE-GROWTH ANALYSIS

Climate-growth relationships over the 80-year period were investigated through the calculation of correlation functions using chronologies as dependant variables (Guiot, 1991) and 24 monthly climatic regressors (12 T and 12 P values) organized from September of the previous growing season to August of the year in which the ring was formed. The BCC were calculated using the "bootRes" package (Zang, 2009). To detect to which extent sensitivity to climate differed amongst the chronologies, two principal component analyses were performed (PCA): the first one on the RGV of the pointer years to highlight variations in response to extreme events (PCA_{PY}) (Lebourgeois et al., 2010b), and the second one on the BCC to point out differences in mean response to climate (PCA_{BCC}) (Tessier et al., 1994; Weber et al., 2007). Both of them were calculated from the variance–covariance matrix since descriptors (either RGV or BCC) were of the same kind and shared the same order of magnitude (Legendre and Legendre, 1998). The similarity metric of the PCA was the Euclidean distance.

Chr.	Coordinates			Climate										Descriptive statistics							
	Longitude	Latitude	Alt.	Temperature			Precipitation		Frost freq.		Drought freq.			Nb. tr (nb. pl)	Age	W (mm)	MS	AC	EPS	NPY	PPY
				Year	Jan.	MJJ	Year	MJJ	Jan.	Feb.	May	June	July								
A	1° 32' 05'' W	48° 10' 37'' N	80	11.8	4.83	16.5	727	154	3	3	14	33	40	28 (1)	99 (7)	2.05 (0.72)	0.15	0.53	0.97	9	11
B1	0° 36' 47'' E	48° 29' 06'' N	242	10.9	3.08	16.1	695	159	10	5	14	30	31	20 (7)	143 (41)	1.49 (0.62)	0.14	0.59	0.92	6	9
B2	0° 28' 10'' E	48° 31' 41'' N	250	10.9	3.82	15.6	689	162	9	5	14	23	30	18 (6)	124 (20)	1.64 (0.66)	0.15	0.59	0.95	7	15
B3	0° 40' 46'' E	48° 31' 21'' N	220	11.0	3.73	15.6	674	159	9	5	14	28	28	30 (1)	85 (2)	1.75 (0.62)	0.17	0.53	0.98	12	14
C	0° 27' 19'' E	47° 48' 46'' N	126	11.2	3.66	16.6	672	161	5	4	13	30	34	27 (10)	95 (13)	2.13 (0.85)	0.13	0.45	0.96	8	7
D	0° 25' 20'' E	47° 14' 16'' N	96	11.0	3.08	16.7	670	155	6	4	13	30	44	15 (5)	107 (14)	1.81 (0.64)	0.12	0.37	0.86	4	6
E	0° 29' 40'' E	46° 37' 36'' N	116	10.7	2.80	16.5	691	162	11	6	11	31	41	28 (1)	81 (4)	1.89 (0.81)	0.21	0.38	0.97	13	15
F1	1° 15' 33'' E	47° 34' 07'' N	127	10.8	2.73	16.7	649	158	11	5	15	26	36	30 (1)	90 (7)	2.05 (0.77)	0.20	0.32	0.97	15	14
F2	1° 26' 38'' E	47° 33' 43'' N	102	10.7	2.58	16.4	648	158	13	6	15	28	36	18 (6)	117 (32)	2.02 (0.83)	0.20	0.31	0.95	16	16
F3	1° 22' 34'' E	47° 34' 50'' N	117	11.0	2.81	16.7	646	158	11	5	15	28	38	17 (6)	115 (23)	1.63 (0.60)	0.15	0.44	0.94	9	8
G1	2° 07' 28'' E	47° 15' 14'' N	176	10.9	2.98	16.5	686	175	13	5	11	21	35	23 (1)	78 (8)	2.35 (0.88)	0.19	0.22	0.95	16	12
G2	2° 16' 12'' E	47° 12' 27'' N	179	10.9	3.00	16.5	686	175	13	5	11	21	35	15 (6)	103 (18)	2.06 (0.69)	0.15	0.34	0.92	12	7
H1	2° 43' 27'' E	46° 38' 11'' N	267	11.0	3.06	16.5	693	203	10	6	6	11	33	18 (6)	116 (29)	1.47 (0.52)	0.14	0.44	0.91	8	6
H2	2° 43' 35'' E	46° 40' 01'' N	260	11.2	3.06	16.5	695	202	10	6	6	11	33	30 (1)	111 (6)	1.68 (0.61)	0.15	0.41	0.97	14	13
H3	2° 45' 32'' E	46° 40' 14'' N	254	10.8	3.06	16.5	694	203	10	6	6	11	33	14 (5)	137 (40)	1.75 (0.60)	0.12	0.42	0.89	4	6
J	3° 06' 41'' E	46° 30' 38'' N	282	11.1	3.14	16.8	710	221	10	6	5	10	33	15 (5)	134 (35)	1.79 (0.63)	0.14	0.39	0.88	7	7
K	2° 43' 43'' E	48° 27' 10'' N	80	10.8	3.25	16.4	640	165	13	9	18	20	25	29 (1)	108 (4)	1.85 (0.79)	0.18	0.35	0.96	14	9
L	4° 57' 36'' E	49° 01' 58'' N	180	9.4	0.90	15.4	829	210	31	18	8	9	20	26 (1)	137 (22)	1.60 (0.68)	0.17	0.43	0.96	12	13
M	4° 27' 34'' E	48° 17' 50'' N	160	9.9	0.98	15.8	809	204	26	15	6	10	25	24 (1)	84 (6)	2.00 (0.82)	0.20	0.39	0.97	15	18
N	5° 04' 27'' E	47° 04' 56'' N	220	10.7	1.52	16.7	781	207	19	8	5	11	26	30 (1)	84 (5)	2.27 (0.95)	0.15	0.58	0.96	10	12
O	5° 14' 18'' E	46° 10' 14'' N	260	11.3	2.06	17.1	821	244	18	9	8	10	28	30 (1)	85 (8)	1.91 (0.66)	0.16	0.25	0.95	11	13
P	6° 02' 22'' E	48° 01' 33'' N	330	9.4	0.83	15.3	922	234	35	20	6	8	13	30 (1)	127 (19)	1.48 (0.60)	0.18	0.39	0.96	11	15
Q1	6° 13' 39'' E	48° 40' 24'' N	286	10.2	1.25	15.8	756	198	28	16	10	13	25	18 (6)	104 (13)	2.05 (0.80)	0.17	0.49	0.94	10	12
Q2	6° 18' 18'' E	48° 44' 31'' N	266	9.8	1.18	15.8	792	205	28	18	9	10	21	19 (7)	103 (18)	2.15 (0.92)	0.17	0.45	0.93	10	15
Q3	6° 29' 39'' E	48° 52' 18'' N	315	9.7	1.06	15.7	847	220	31	18	5	8	16	30 (1)	83 (3)	2.18 (0.80)	0.18	0.40	0.98	14	15
Q4	6° 40' 30'' E	48° 49' 58'' N	275	9.6	0.99	15.6	870	224	33	18	5	6	15	15 (6)	80 (8)	2.50 (1.09)	0.16	0.46	0.93	8	8
R1	7° 27' 40'' E	49° 00' 56'' N	320	9.7	0.91	16.0	819	221	36	19	6	5	16	29 (1)	127 (6)	1.33 (0.44)	0.16	0.27	0.97	12	13
R2	7° 27' 55'' E	48° 57' 19'' N	333	9.6	0.89	15.9	824	223	36	19	6	5	18	24 (8)	129 (31)	1.60 (0.63)	0.15	0.28	0.95	13	12
R3	7° 30' 67'' E	48° 56' 34'' N	318	9.5	0.89	15.9	818	222	36	19	6	5	16	29 (10)	107 (24)	2.06 (0.81)	0.14	0.18	0.94	11	8
R4	7° 30' 50'' E	48° 59' 28'' N	346	9.5	0.91	16.0	810	221	36	19	6	5	16	17 (6)	118 (25)	1.51 (0.76)	0.19	0.17	0.94	15	14
R5	7° 43' 43'' E	48° 59' 22'' N	350	9.9	0.94	16.0	783	217	34	19	9	6	19	24 (1)	76 (3)	1.99 (0.80)	0.16	0.44	0.95	10	13

Table 3.3.3.1: Climatic characteristics and descriptive statistics of the 31 chronologies from 1914 to 1993*. Mean (standard deviation). Chr.: chronology; Alt.: altitude (m); Jan.: January; Feb.: February; MJJ: May–June–July; Age in 1993; Nb.tr (nb. pl): number of trees (number of plots); W: ring width (mm); MS: mean sensitivity; AC first-order auto-correlation coefficient; EPS: expressed population signal; NPY: number of negative pointer years; PPY: number of positive pointer years. MS and AC were calculated on the detrended data. Bold names of chronologies indicate chronologies resulting from a grouping of plots.*

The temporal variation of the climate-growth relationships was analyzed with the moving correlation functions, considering a 24-year fixed interval. Thus, 57 successive periods were defined by increasing the initial and final years of the interval by one per iteration. The temporal variations of climatic regressors were evaluated by the calculation of the mean value (MV) and the standard deviation (SD) for each period. The MV and SD series corresponded to the temporal variation of mean conditions and interannual variability, respectively, and were thus interpreted in terms of low- and high-frequency climatic signals. The significance of the BCC, MV and SD trends were tested with the Spearman's rank correlation coefficient (Myers and Well, 2003). Because two successive 24-year periods presented 23 common years, BCC, MV and SD values were highly correlated from one to the next. This great inter-correlation was expected to induce mathematical significant trends. To avoid these "false positive" trends, the significance level was set at p-value = 10^{-4}.

3.3.3.4 RESULTS

3.3.3.4.1 DESCRIPTIVE STATISTICS

The mean level of growth (W) varied from 1.33 to 2.50 mm (**Table 3.3.3.1**) and decreased with increasing age:

$$W = -0.0106(Age) + 2.9912 \quad [3.3.3.2]$$

where *W* is the mean ring width per plot on the period 1914–1993 (in mm) and *Age* the mean age of trees per plot in 1993 ($R^2 = 0.548$, $p < 10^{-5}$). On the contrary, the mean tree age was not significantly correlated to the chronologies location along the longitudinal gradient ($R^2 < 0.01$), implying that the spatial variation of the climatic response was not influenced by tree age. The mean sensitivity ranged from 0.12 to 0.21 (mean = 0.16) and was negatively correlated to mean tree age ($R^2 = 0.156$, $p = 0.034$). The first-order autocorrelation coefficient varied between 0.17 and 0.59, pointing out a strong dependence of current growth on the previous year's growth. All EPS values exceeded the threshold of 0.85 which supported the conclusion that the signal of the chronologies was representative of the population signal (Wigley et al., 1984).

3.3.3.4.2 RESPONSE TO EXTREME EVENTS

For the period 1914–1993, the number of pointer years ranged from 10 to 33, and averaged 22 (**Table 3.3.3.1**). The mean number of positive and negative years was similar, with average RGV of 45 and -26 %, respectively. The number of pointer years increased with increasing mean sensitivity and EPS (**Table 3.3.3.1**), whilst the RGV remained stable (**Supplementary table 3.3.3.1**). The two first axes of the PCAPY explained 32.3 and 12.8 % of the total inertia. All chronologies presented positive scores on the first axis, revealing a common pattern in the response to extreme events (**Fig. 3.3.3.3a**). In the negative direction, the main structuring years were 1921, 1933 and 1976 (**Fig. 3.3b**), corresponding to exceptional drought events during late spring or summer (**Supplementary table 3.3.3.1**). Sessile oak reacted commonly and negatively to these extreme years (-21, -20 and -25 %, respectively). In the positive direction, the main years were 1946, 1958 and 1982 with particularly fresh and wet springs/summers. Trees responded positively, with mean RGV of 30, 47 and 51 %, respectively. The second axis gave evidence of local extreme events along the longitudinal gradient, scores decreasing with increasing longitude (R^2 = 0.760, p-value < 10^{-6}). For example, the drought events in 1934 and 1989 were mainly located in the West, whilst those of 1915 and 1947 were restricted to the East (**Fig. 3.3.3.3b**, **Supplementary table 3.3.3.1**).

In general, pointer years were highly related to late spring and summer conditions, warm and dry years leading to a decrease of the ring width. However, in 1956, sessile oak growth was limited by winter frost with a mean deviation of -8.7 to -10.1 °C in February compared to the long-term monthly mean (**Supplementary table 3.3.3.1**).

3.3.3.4.3 SPATIAL VARIATION IN CLIMATE-GROWTH RELATIONSHIPS

The PCABCC showed that the variation in sensitivity to climate strongly reflected the spatial distribution of the chronologies (**Fig. 3.3.3.4a**). The first axis ($PC_{BCC}1$) represented 31.2 % of the total inertia; the scores of the 31 chronologies were greatly and significantly correlated to the longitude (R^2 = 0.850). The main structuring climatic variables were related to winter (December to March) and summer (June to August) conditions, with positive scores for temperature and negative for precipitation (**Fig. 3.3.3.4b**). The second axis represented 18.3 % of the total inertia and was not correlated to the geographical location of the chronologies. $PC_{BCC}2$ mainly distinguished the chronologies sampled in the North-West which displayed a weak sensitivity climate, except in previous November and December with a strong and positive correlation to precipitation (**Fig. 3.3.3.4b**). This pattern agreed with the high autocorrelation and low mean sensitivity values observed for these chronologies (**Table 3.3.3.1**).

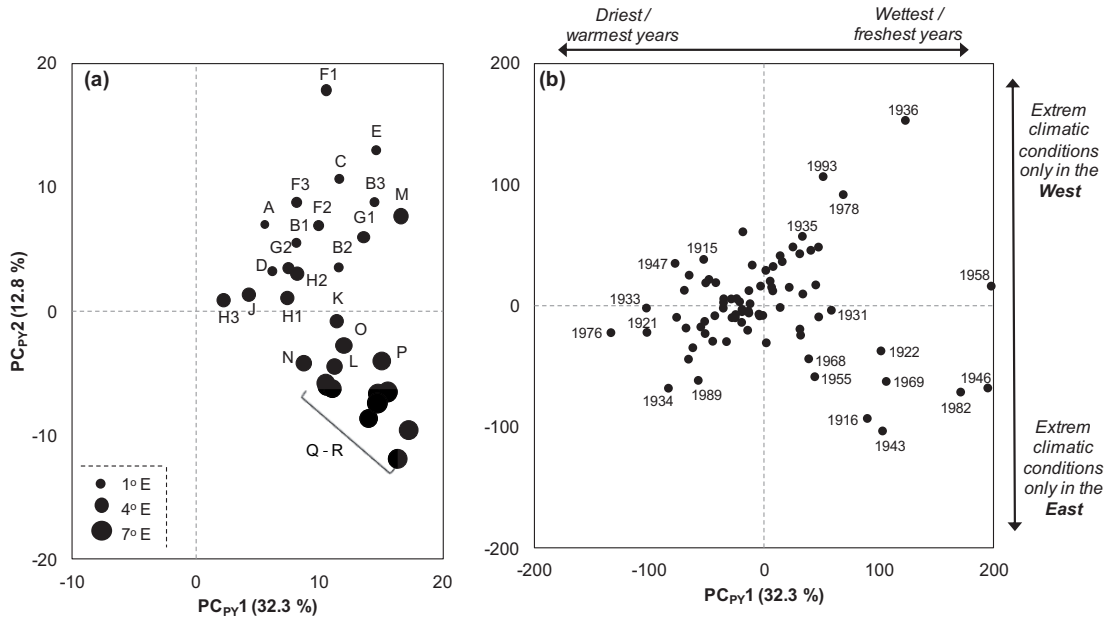


Figure 3.3.3.3: Scatter plots of the principal component analysis loaded on the pointer years calculated on the period 1914–1993*. (a) Chronologies, increasing circle size with increasing longitude; (b) years. Results are presented on the two first components.*

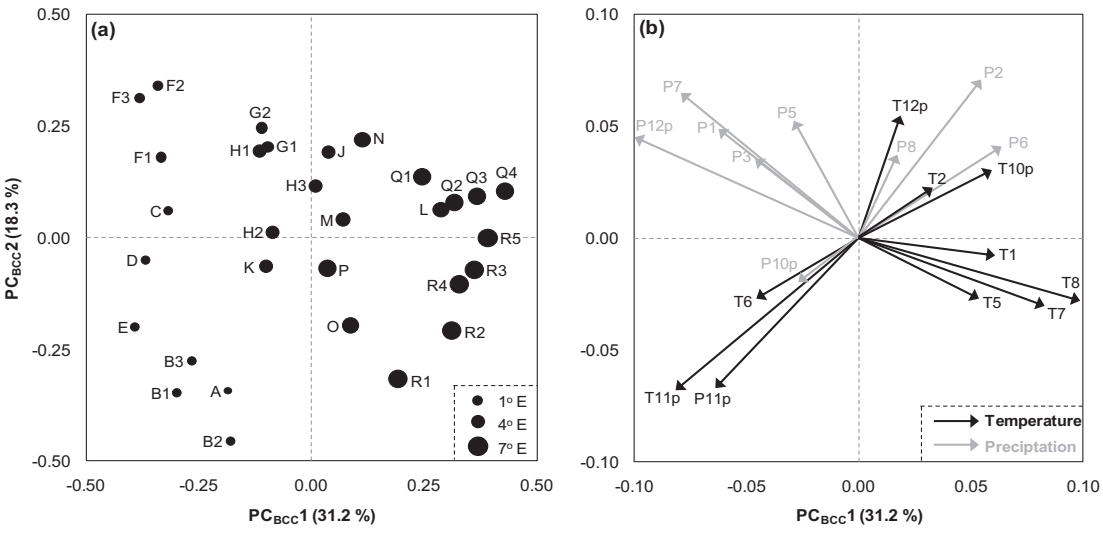


Figure 3.3.3.4: Scatter plots of the principal component analysis loaded on the bootstrapped correlation coefficients calculated on the period 1914–1993*. (a) Chronologies, increasing circle size with increasing longitude; (b) climatic regressors. Black arrows: temperature; grey arrows: precipitation; T: Temperature; P: Precipitation; month is represented by a number (*e.g. *1: January); p: year before ring formation (year n – 1). Results are presented on the two first components.*

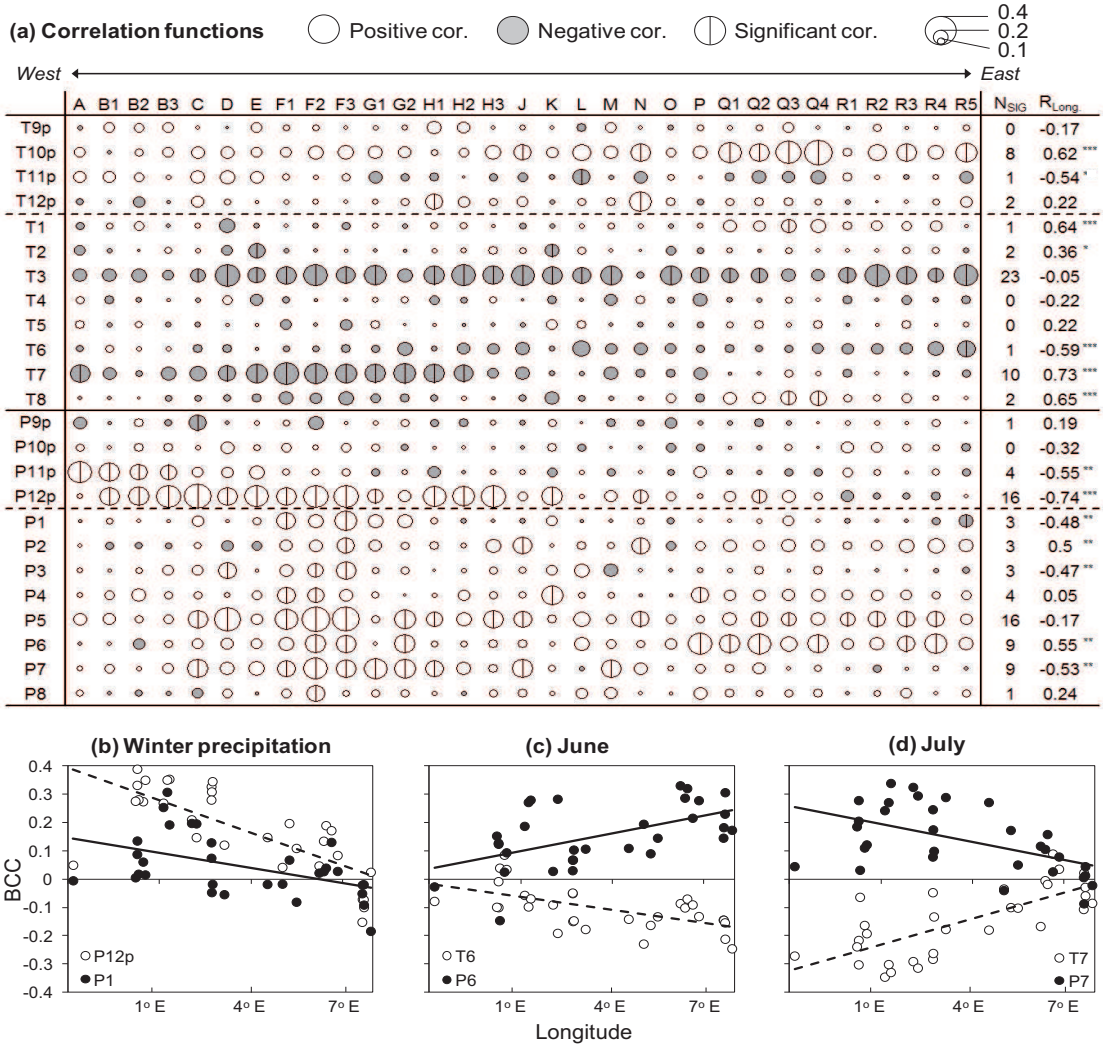


Figure 3.3.3.5: (a) Correlation functions of the 31 chronologies classified according to the longitude *(from West to East). Open circles positive bootstrapped correlation coefficients (BCC); grey circles negative BCC; vertical lines significant BCC ($p < 0.05$); increasing circle size with increasing correlation; T: temperature; P: precipitation; month is represented by a number (*e.g. *1: January); p year before ring formation (year n – 1); N_{SIG} number of significant responding chronologies per climatic regressor; R_{Long}: correlation coefficient between BCC and longitude values (asterisks denote the significant levels: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001).* ***(b), (c), (d) Graphs representing the same data for three cases: winter precipitation (December and January), June and July respectively****.*

The general spatial variation in climate-growth relationships consisted first in a West to East decrease in the positive correlation to precipitation from previous November to current March (**Fig. 3.3.3.5a**). Chronologies responded significantly under oceanic conditions, whilst slightly non-significant negative correlations were observed in December and January in the most eastern part of the area (**Fig. 3.3.3.5b**). These chronologies also displayed a positive but non-significant correlation to winter temperature. In a second time, significant correlations were found between sensitivity to autumn/winter temperature and the longitude. From West to East, BCC were more and more positive in October and January, and changed from positive to negative values in November. Finally, strong differences were evidenced from June to August for both temperature and precipitation. In June, the pattern consisted in an increasing sensitivity to drought from West to East, *i.e.* more negative BCC to temperature and positive to precipitation (**Fig. 3.3.3.5c**). The opposite trend was found in July and August, with a lower sensitivity to T and P under semi-continental conditions (**Fig. 3.3.3.5d**).

For some climatic regressors, BCC were consistent over the 31 chronologies. Response to temperature from February to May was generally non-significant, except in March with a common and negative correlation (**Fig. 3.3.3.5a**). Similarly, sensitivity to precipitation in previous autumn (September and November) was very weak, whilst precipitation in May positively influenced the radial growth.

3.3.3.4.4 TEMPORAL VARIATION IN CLIMATE-GROWTH RELATIONSHIPS

3.3.3.4.4.1 CLIMATIC TRENDS

The observed climatic trends (*i.e.* MV and SD) over the period 1914–1993 were highly similar between the 31 chronologies for both sign and intensity (**Supplementary table 3.3.3.2**), and were thus presented at the scale of the study area (**Fig. 3.3.3.6a**). For temperature, the overall trend corresponded to a cooling from March to June, and in September. No significant changes were found from November to February and in late summer. The strongest decrease was observed in April (-0.91 °C), whilst the other ones ranged from -0.29 to -0.52 °C. In the same way, SD significantly decreased in spring (-0.35 to -0.39 °C), but also in late summer (August and September: -0.25), and in November (-0.27). Except in April, precipitation significantly increased from winter to early summer (+4 to 11 mm), and became also more variable (+4 to 7 mm). During July and October, opposite trends were observed, with decreasing MV for both months (-10 and -16 mm) and SD only in July (-10 mm).

In conclusion, temperature became cooler and less variable during spring and early summer from 1914 to 1993. Precipitation tended to increase with a higher year-to-year variability, except during July and mid-autumn.

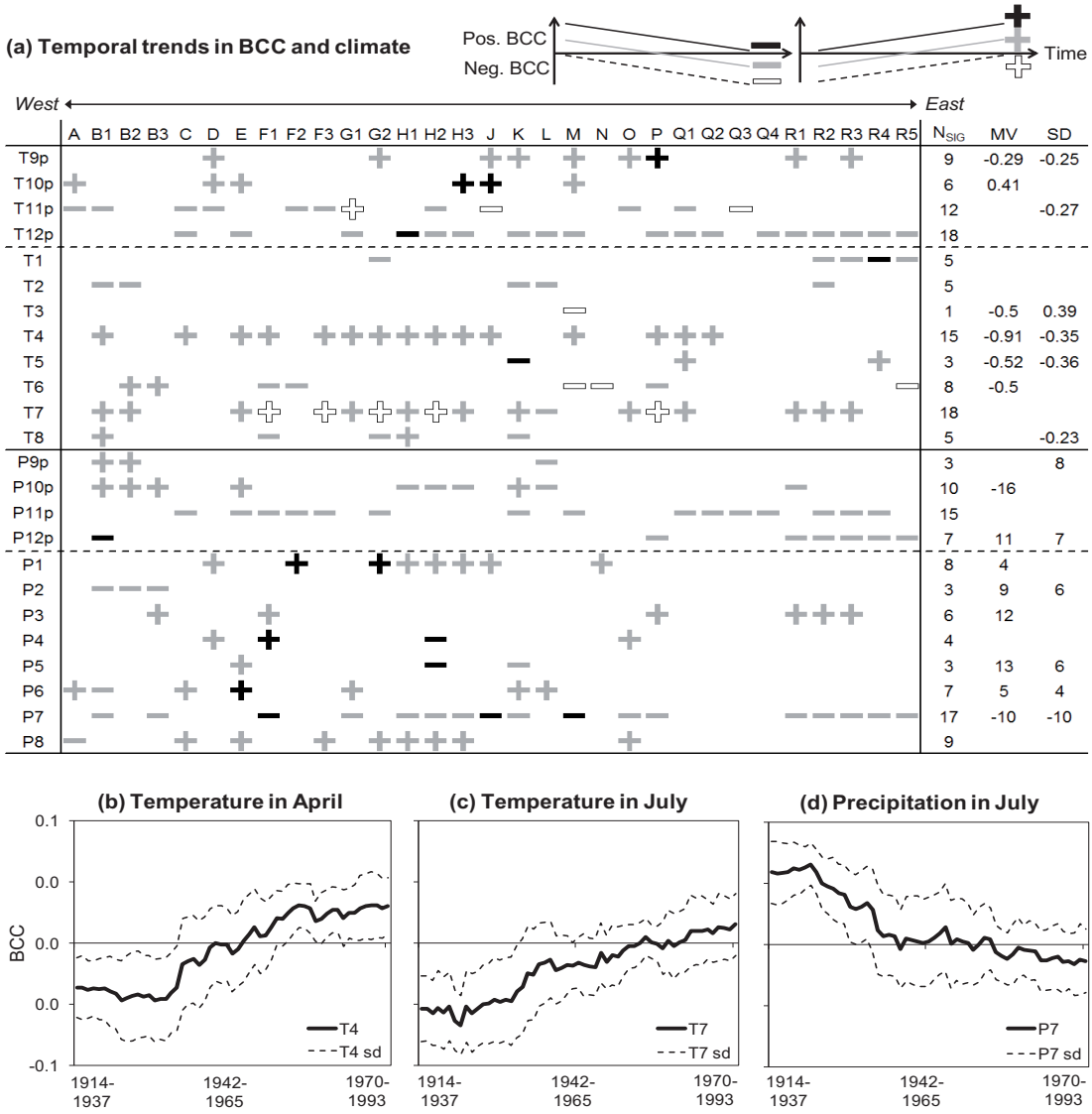


Figure 3.3.3.6: (a) Significant temporal changes of bootstrapped correlation coefficients (BCC) and climatic regressors amongst the 57 successive periods *(Spearman's rank correlation coefficient, level of significance: 0.0001). Symbols "+" and "-" indicate increasing and decreasing BCC, respectively. Black symbols indicate positive BCC, white symbols negative BCC and grey symbols BCC with changing sign over time. NSIG number of chronologies with significant trends; MV/SD: temporal changes of mean value and standard deviation, expressed in °C for temperature and mm for precipitation; T: Temperature; P: Precipitation; month is represented by a number (*e.g. *1: January); p year before ring formation (year n – 1).* ***(b), (c), (d) Graphs detailing the temporal trends for three cases****: temperature in April, temperature in July and precipitation in July, respectively. Bold line average trend amongst the 31 chronologies; dashed lines standard deviation (sd).*

3.3.3.4.4.2 BCC TRENDS

Moving correlation functions revealed significant variations of BCC for the 24 climatic regressors (**Fig. 3.3.3.6a**). Indeed, Spearman's rank correlation coefficient was significant at least one time per climatic regressor, with three of them presenting more than 50 % of significant trends (T12p, T7 and P7). The overall proportion of significant temporal trends in BCC was slightly higher for temperature than for precipitation (28.2 and 24.7 %, respectively). For a given climatic regressor, the sign and the nature (either strengthening, or weakening, or changing in BCC sign over time) of the significant trends were similar amongst the chronologies (**Fig. 3.3.3.6a**).

The most frequent trends occurred during previous autumn (September to December), April and July (**Fig. 3.3.3.6a**). BCC with temperature in September and October changed from negative values at the beginning of the century to positive ones at the end. A similar pattern was also observed in April and July (**Fig. 3.3.3.6b-c**), whilst the opposite trend was evidenced in November and December, with BCC becoming negative over time. Considering precipitation, BCC changed from positive to negative values in November and July **(Fig. 3.3.3.6d**). The opposite tendency was highlighted in January and August when focusing on chronologies under oceanic conditions.

3.3.3.5 DISCUSSION

3.3.3.5.1 CAN A GENERAL PATTERN IN CLIMATE-GROWTH RELATIONSHIPS BE DRAWN?

As observed in previous studies (Dolezal et al., 2010; Friedrichs et al., 2009b; Lebourgeois et al., 2004, 2006), *Q. petraea* displayed a low climate sensitivity, with BCC being rarely significant and no single climatic regressor controlling radial growth. This could also explain the rather low percentage of inertia of the two first axes of PCA_{PY} and PCA_{BCC} (**Fig. 3.3.3.3**, **Fig. 3.3.3.4**). One hypothesis could be that environmental conditions of the forests under study were not too restrictive for tree growth. As a result of its high commercial value, *Q. petraea* was often favored in contexts without strong ecological constraints to improve its growth and wood quality. Indeed, the sampled forests corresponded to low altitude and temperate climate associated with rather deep soils (at least on meter depth, except for the chronology L with 60 cm). Another explanation could be that the study area was located almost at the centre of the geographical distribution of the species (http://www.euforgen.org), so that the climate may be low limiting. Finally, the absence of a clear common pattern in sensitivity to climate might be related to the high genetic polymorphism amongst *Quercus* populations (Petit et al., 2002), which could induce inter-tree variability in response to climate, preventing us from drawing clear climate-growth relationships at the stand scale.

The most common response corresponded to negative correlation with temperature in March (**Fig. 3.3.3.5a**), whilst most of the previous investigations highlighted non-significant correlation throughout Europe (Cedro, 2007; Dolezal et al., 2010; Friedrichs et al., 2009a, 2009b ; Lebourgeois et al., 2004). However, in the Swiss Alps, such a negative influence was found on the ring-porous species Castanea sativa (Fonti and Garcia-Gonzalez, 2004; Fonti et al., 2007). In the latter study, the authors explained that a warm late winter could increase the cell sensitivity to

auxin signal before bud burst, which resulted in smaller vessels later in the growth season as a consequence of an early and fast process of differentiation. A second hypothesis could be that an early bud burst due to warm late winter conditions led to higher risks of late frost damages (Ducousso et al., 1996).

Later in the season (May to July), radial growth was generally limited by water stress (**Fig. 3.3.3.5**). Even if weak, this relationship was nevertheless consistent with the pattern usually observed for this species (Dolezal et al., 2010; Friedrichs et al., 2009b; Lebourgeois et al., 2004). The analysis of the pointer years confirmed that summer drought was the main limiting factor of the radial growth (**Fig. 3.3.3.3**, **Supplementary table 3.3.3.1**). From the ecophysiological point of view, severe water stress significantly reduced cellular turgor (Thomas and Gausling, 2000) and increased xylem embolism (Cochard et al., 1992), leading to a decrease in photosynthetic activity and growth. The difficulty of drawing a general pattern (1) confirmed that this species displayed a general weak sensitivity to climate, and (2) proved that the climate-growth relationships highly varied along the longitudinal gradient, from oceanic to semi-continental conditions.

3.3.3.5.2 SPATIAL VARIATION IN SENSITIVITY TO CLIMATE

The sensitivity to water stress was higher under the driest and warmest conditions, *i.e.* under oceanic climate, with more negative BCC in July and August for temperature and more positive for precipitation. In the same way, the strength of positive correlations with precipitation from November to March decreased under fresh and wet conditions, highlighting that the role of previous year hydric conditions was more important under water limited environment (Cedro, 2007; Lebourgeois et al., 2004; Zweifel et al., 2006) than under humid semi-continental climate (Friedrichs et al., 2009a).

Surprisingly, inverse relationships were pointed out in June, with a higher sensitivity to water stress under semi-continental climate (**Fig. 3.3.3.5c**). In the North-East of France, around 60–70 % of the ring width of sessile oak is formed during June (Lebourgeois, personal communication), which could explain the high sensitivity to both temperature and precipitation. Under oceanic conditions, the rather low sensitivity in June compared to May has been previously observed by Lebourgeois et al., (2004), and could be linked to a more precocious radial growth. Indeed, sessile oak bud burst is delayed between 10 and 20 days from West to East (Lebourgeois et al., 2010a), which may progressively retard the maximum growth rate from May to June along the longitudinal gradient.

From previous October to February, the general trend consisted in an increasing positive correlation to temperature from West to East (**Fig. 3.3.3.5a**). Even if most of the BCC were non-significant (except in October), this pattern was consistent with the hypothesis of an increasing frost limitation under semi-continental conditions.

3.3.3.5.3 TEMPORAL INSTABILITY IN SENSITIVITY TO CLIMATE

3.3.3.5.3.1 SPATIAL HOMOGENEITY IN TEMPORAL TRENDS

Moving correlations highlighted a general instability of climate-growth relationships over the 20th century. The signs and the natures of BCC trends were rather consistent amongst the chronologies (**Fig. 3.3.3.6a**), which contradicted the hypothesis of spatially dependent changes. In Germany, Friedrichs et al. (2009a) also pointed out synchronous instability between two oak species and various climatic contexts. In the present study, the homogeneity could be related to the similar climatic trends observed over the study area (**Supplementary table 3.3.3.2**), tending to prove that the temporal variations under temperate conditions were a broad-scale phenomenon, with rather low modulations of climate-growth relationships instabilities by regional climatic differences.

3.3.3.5.3.2 MODERATE CONSISTENCY BETWEEN SENSITIVITY AND CLIMATIC TRENDS

The period 1914–1993 did not allow analyzing of the impact of the rising warming observed since the last three decades (Briffa et al., 2009; Jones and Moberg, 2003; Moisselin et al., 2002). However, both MV and SD significantly changed over this period. Temperature became cooler and less variable during the growing season (except July) and September. At the same time, precipitation tended to increase with a greater interannual variability, except in July with a decrease of both MV and SD. Climatic trends were consistent with findings of Moisselin et al., (2002) for the entire France, who observed a downward trend of 0.7 °C between 1940 and 1980, before a strong increase (+1.1 °C between 1980 and 2000). The simultaneous variations of MV and SD prevented us from clearly separating the respective effects of both parameters on BCC instability.

The strongest independency between climatic and BCC trends was observed during the growing season, from May to July. The cooling and precipitation increase in May and June did not lead to a decrease in sensitivity to water stress. Similarly, BCC in July got closer to zero, with a sign inversion at the end of the period, although water stress tended to increase (**Fig. 3.3.3.6**). This independency seemed physiologically difficult to explain. It might be suggested that, under low-limiting temperate conditions the amelioration of the late spring water balance did not significantly modify the rather low sensitivity to climate in May and June. On the contrary, the decreasing drought limitation in July could result from the increase of rainfall earlier in the growing season which offset the increasing evapo-transpiration demand linked to warming. Indeed, favorable hydric balance from March to June reduced soil water deficit in both intensity and duration (Lebourgeois et al., 2005), and may delay summer drought-induced cavitation (Bréda et al., 2006; Tyree and Cochard, 1996), which was consistent with the increasing sensitivity to precipitation in August under the driest contexts (chronologies D to H). A second explanation of the decreasing correlation in July could be that sensitivity may depend on climatic variability: high interannual variability is expected to increase climatic anomalies and so the number of years during which climate limits or stimulates tree growth. Thus, it might be hypothesized that the decrease of the year-to-year variability of precipitation (significant reduction of SD) could result in a lower sensitivity. Strong and common BCC trends were also observed in April in disagreement with

previous findings in Europe which highlighted stability over the last century (Dolezal et al., 2010; Friedrichs et al., 2009a, 2009b).

The strong decrease of both MV and SD for temperature in April (-0.9 and -0.35 °C respectively) was accompanied by a shift from negative to positive correlations for 18 chronologies amongst 31. As April conditions often determined phenological events (Lebourgeois et al., 2010a; Morin et al., 2010; Nizinski and Saugier, 1988) and cambial reactivation (Gruber et al., 2010; Rossi et al., 2007), the chilling may have progressively delayed the beginning of the growing season, leading to positive correlation between temperature and ring width at the end of the study period.

Finally, significant BCC trends were pointed out during previous autumn, from September to December (**Fig. 3.3.3.6a**). Focusing on temperature, correlations changed from negative to positive values in September (and sometimes October), whilst the inverse trend was evidenced in November and December. Despite the difficulty to elucidate the ecophysiological mechanisms driving temporal instability during this season (D'Arrigo et al., 2008), such changes can highly modify ecosystem functioning and carbon sequestration (Piao et al., 2008). A cooler and more humid September followed by a warmer October might reduce both drought in late summer and frost in mid-autumn, leading to a longer growing season. Climate being less restrictive, trees began to respond positively to these new early autumn conditions. BCC trends also suggested that trees adjusted their response to warmer and more humid conditions during late autumn, mainly in November. The explanation of such instability appeared unclear, all the more since the climatic trends were non-significant. Previous studies showed that too warm winters can disrupt the physiological process linked to leaf phenology (Morin et al., 2010) and also modify the ratio between respiration and photosynthesis (Piao et al., 2008). Increasing respiration with increasing temperature during autumn and winter may partially consume carbohydrate reserves (Ögren, 2000), which were initially stocked to support wood formation and leaves unfolding in spring (Barbaroux and Bréda, 2002).

3.3.3.6 CONCLUSION

As expected, *Q. petraea* displayed a rather low sensitivity to climate. High temperature in March and water stress from May to July appeared to be the main growth limiting factors. The sensitivity to water stress generally decreased from oceanic to semi-continental conditions (except in June). Similarly, the positive correlations to precipitation from November to March generally decreased from West to East, whilst positive correlations to autumn and winter temperature tended to increase. These results confirmed that under fresh and humid conditions, the amount of water was a less important factor, whilst winter frost limitation slightly strengthened.

Most of the studies on the "divergence problem" pointed out instabilities which were related to global change (either increasing temperature at high elevations and latitudes or increasing aridity under Mediterranean context). Our analysis revealed instability in climate-growth relationships before the global warming observed since the middle of the 1980s. These great temporal variations in sensitivity under rather stable climatic conditions represented a deviation from the uniformitarian principle traditionally applied to dendroclimatology (Fritts, 1976). Such

multi-decadal instabilities in climate-growth relationships should be taken into account when using tree-ring as proxies for climate reconstructions.

3.3.3.7 ACKNOWLEDGMENTS

We gratefully thank the European Commission, the French Ministry for Agriculture and Fisheries (MAP), the National Institute for Agronomic Research (INRA) and the French Forest Service (ONF) for providing data and support to the present study. The first author was also funded by a PhD grant from the French Ministry of High Education and Scientific Research. We also wish to thank: M. Charru, R. Bertrand for their helpful discussions, and all people who took part to the field campaign. We acknowledge the editor's and reviewers' remarks which helped improving the article.

3.3.3.8 REFERENCES

Andreu, L., Gutiérrez, E., Macias, M., Ribas, M., Bosch, O., et Camarero, J.J. (2007). Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. Global Change Biology 13(4), 804-815.

Barbaroux, C., et Bréda, N. (2002). Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. Tree Physiology 22(17), 1201-1210.

Becker, M. (1989). The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. Canadian Journal of Forest Research 19(9), 1110-1117.

Becker, M., Nieminen, T.M., et Gérémia, F. (1994). Short-term variations and long-term changes in oak productivity in Northeastern France - the role of climate and atmospheric CO_2. Annals of Forest Science 51(5), 477-492.

Bénichou, P., et Le Breton, O. (1987). Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. La Météorologie 7(19), 23-34.

Bergès, L., Dupouey, J.L., et Franc, A. (2000). Long-term changes in wood density and radial growth of *Quercus petraea* Liebl. in northern France since the middle of the nineteenth century. Trees-Structure and Function 14(7), 398-408.

Biondi, F. (1997). Evolutionary and moving response functions in dendroclimatology. Dendrochronologia 15, 139-150.

Bréda, N., Huc, R., Granier, A., et Dreyer, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Annals of Forest Science 63(6), 625-644.

Briffa, K.R., van der Schrier, G., et Jones, P.D. (2009). Wet and dry summers in Europe since 1750: evidence of increasing drought. International Journal of Climatology 29(13), 1894-1905.

Bunn, A.G. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). Dendrochronologia 26(2), 115-124.

Cedro, A. (2007). Tree-ring chronologies of downy oak (*Quercus pubescens*), pedunculate oak (*Q-robur*) and sessile oak (*Q-petraea*) in the Bielinek Nature Reserve: Comparison of the climatic determinants of tree-ring width. Geochronometria 26, 39-45.

Cochard, H., Bréda, N., Granier, A., et Aussenac, G. (1992). Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q. pubescens* Willd, *Q. robur* L). Annals of Forest Science 49(3), 225-233.

Cook, E.R., et Kairiukstis, L.A.E. (1990). Methods of dendrochronology : Applications in the environmental sciences. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, p. 408.

Cook, E.R., et Peters, K. (1981). The smoothing spline : a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. Tree-Ring Research 41, 45-53.

D'Arrigo, R., Wilson, R., Liepert, B., et Cherubini, P. (2008). On the 'Divergence Problem' in Northern Forests: A review of the tree-ring evidence and possible causes. Global and Planetary Change 60(3-4), 289-305.

Davi, H., Dufrêne, E., François, C., Le Maire, G., Loustau, D., Bosc, A., Rambal, S., Granier, A., et Moors, E. (2006). Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems. Agricultural and Forest Meteorology 141(1), 35-56.

Di Filippo, A., Biondi, F., Cufar, K., de Luis, M., Grabner, M., Maugeri, M., Saba, E.P., Schirone, B., et Piovesan, G. (2007). Bioclimatology of beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Eastern Alps: spatial and altitudinal climatic signals identified through a tree-ring network. Journal of Biogeography 34(11), 1873-1892.

Dittmar, C., Zech, W., et Elling, W. (2003). Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe - a dendroecological study. Forest Ecology and Management 173(1-3), 63-78.

Dolezal, J., Mazurek, P., et Klimesova, J. (2010). Oak decline in southern Moravia: the association between climate change and early and late wood formation in oaks. Preslia 82(3), 289-306.

Ducousso, A., Guyon, J.P., et Kremer, A. (1996). Latitudinal and altitudinal variation of bud burst in western populations of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt) Liebl). Annals of Forest Science 53(2-3), 775-782.

Duplat, P., et Tran-Ha, M. (1997). Modelling the dominant height growth of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl) in France. Inter-regional variability and effect of the recent period (1959-1993). Annals of Forest Science 54(7), 611-634.

Fonti, P., et Garcia-Gonzalez, I. (2004). Suitability of chestnut earlywood vessel chronologies for ecological studies. New Phytologist 163(1), 77-86.

Fonti, P., Solomonoff, N., et Garcia-Gonzalez, I. (2007). Earlywood vessels of Castanea sativa record temperature before their formation. New Phytologist 173(3), 562-570.

Friedrichs, D.A., Büntgen, U., Frank, D.C., Esper, J., Neuwirth, B., et Loffler, J. (2009a). Complex climate controls on 20th century oak growth in Central-West Germany. Tree Physiology 29(1), 39-51.

Friedrichs, D.A., Trouet, V., Büntgen, U., Frank, D.C., Esper, J., Neuwirth, B., et Loffler, J. (2009b). Species-specific climate sensitivity of tree growth in Central-West Germany. Trees-Structure and Function 23(4), 729-739.

Fritts, H.C. (1976). Tree rings and climate. Academic Press, London, New York, San Francisco, p. 567.

Gaussen, H., et Bagnouls, F. (1952). L'indice xérothermique. Bulletin de l'Association des géographes français 222-223(jan-fév), 10-16.

Gruber, A., Strobl, S., Veit, B., et Oberhuber, W. (2010). Impact of drought on the temporal dynamics of wood formation in *Pinus sylvestris*. Tree Physiology 30(4), 490-501.

Guiot, J. (1991). The bootstrapped response function. Tree-Ring Bulletin 51, 39-41.

Hughes, M.K. (2002). Dendrochronology in climatology - the state of the art. Dendrochronologia 20, 95-116.

Jones, P.D., et Moberg, A. (2003). Hemispheric and large-scale surface air temperature variations: An extensive revision and an update to 2001. Journal of Climate 16(2), 206-223.

Kelly, P.M., Leuschner, H.H., Briffa, K.R., et Harris, I.C. (2002). The climatic interpretation of pan-European signature years in oak ring width series. Holocene 12(6), 689-694.

Lebourgeois, F. (1997). RENECOFOR - Etude dendrochronologique des 102 peuplements du réseau. 2-84207-075.

Lebourgeois, F. (2006). Sensibilité au climat des Chênes sessile et pédonculé dans le réseau RENECOFOR. Comparaison avec les hêtraies. Revue Forestière Française 53(1), 29-44.

Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., et Granier, A. (2005). Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). Trees-Structure and Function 19(4), 385-401.

Lebourgeois, F., Cousseau, G., et Ducos, Y. (2004). Climate-tree-growth relationships of *Quercus petraea* Mill. stand in the Forest of Berce ("Futaie des Clos", Sarthe, France). Annals of Forest Science 61(4), 361-372.

Lebourgeois, F., Pierrat, J.C., Perez, V., Piedallu, C., Cecchini, S., et Ulrich, E. (2010a). Simulating phenological shifts in French temperate forests under two climatic change scenarios and four driving global circulation models. International Journal of Biometeorology 54(5), 563-581.

Lebourgeois, F., Rathgeber, C.K.B., Mérian, P., et Ulrich, E. (2010b). Sensitivity of French temperate forests to climate variability and extreme events: example of the French Network RENECOFOR. *Dans* Panorama de la dendrochronologie en France. *Edité par* Edytem, Dignes-les-Bains. pp. 19-26.

Legendre, P., et Legendre, L. (1998). Numerical ecology. Elsevier, New York, USA, p. 870.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolstrom, M., Lexer, M.J., et Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. Forest Ecology and Management 259(4), 698-709.

Macias, M., Andreu, L., Bosch, O., Camarero, J.J., et Gutiérrez, E. (2006). Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* mill.) water stress in its south-western distribution limit. Climatic Change 79(3-4), 289-313.

Mérian, P., et Lebourgeois, F. (2011). Size-mediated climate-growth relationships in temperate forests: A multi-species analysis. Forest Ecology and Management 261(8), 1382-1391.

Misson, L., Rathgeber, C., et Guiot, J. (2004). Dendroecological analysis of climatic effects on *Quercus petraea* and *Pinus halepensis* radial growth using the process-based MAIDEN model. Canadian Journal of Forest Research 34(4), 888-898.

Moberg, A., et Jones, P.D. (2005). Trends in indices for extremes in daily temperature and precipitation in central and western Europe, 1901-99. International Journal of Climatology 25(9), 1149-1171.

Moisselin, J.M., Schneider, M., Canellas, C., et Mestre, O. (2002). Les changements climatiques en France au XXe siècle. Etude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. La Météorologie 38, 45-56.

Morin, X., Roy, J., Sonie, L., et Chuine, I. (2010). Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. New Phytologist 186(4), 900-910.

Myers, J.L., et Well, A.D. (2003). Research Design And Statistical Analysis. 2nd ed. Routledge Academic, p. 736.

Nizinski, J.J., et Saugier, B. (1988). A model of leaf budding and development for a mature *Quercus* forest. Journal of Applied Ecology 25(2), 643-652.

Ögren, E. (2000). Maintenance respiration correlates with sugar but not nitrogen concentration in dormant plants. Physiologia Plantarum 108(3), 295-299.

Petit, R.J., Csaikl, U.M., Bordacs, S., Burg, K., Coart, E., Cottrell, J., van Dam, B., Deans, J.D., Dumolin-Lapegue, S., Fineschi, S., Finkeldey, R., Gillies, A., Glaz, I., Goicoechea, P.G., Jensen, J.S., Konig, A.O., Lowe, A.J., Madsen, S.F., Matyas, G., Munro, R.C., Olalde, M., Pemonge, M.H., Popescu, F., Slade, D., Tabbener, H., Taurchini, D., de Vries, S.G.M., Ziegenhagen, B., et Kremer, A. (2002). Chloroplast DNA variation in European white oaks - Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. Forest Ecology and Management 156(1-3), 5-26.

Piao, S.L., Ciais, P., Friedlingstein, P., Peylin, P., Reichstein, M., Luyssaert, S., Margolis, H., Fang, J.Y., Barr, A., Chen, A.P., Grelle, A., Hollinger, D.Y., Laurila, T., Lindroth, A., Richardson, A.D., et Vesala, T. (2008). Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming. Nature 451(7174), 49-52.

Piovesan, G., Biondi, F., Bernabei, M., Di Filippo, A., et Schirone, B. (2005). Spatial and altitudinal bioclimatic zones of the Italian peninsula identified from a beech (*Fagus sylvatica* L.) tree-ring network. International Journal of Ecology 27(3), 197-210.

R Development Core Team. (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN: 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.

Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., et Carraro, V. (2007). Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. Oecologia 152(1), 1-12.

Rötzer, T., Grote, R., et Pretzsch, H. (2005). Effects of environmental changes on the vitality of forest stands. European Journal of Forest Research 124(4), 349-362.

Rozas, V. (2005). Dendrochronology of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in an old-growth pollarded woodland in northern Spain: tree-ring growth responses to climate. Annals of Forest Science 62(3), 209-218.

Schweingruber, F.H. (1990). Tree rings and environment. Dendroecology. Haupt, Berne, Stuttgart, Vienna, p. 609.

Tardif, J., Camarero, J.J., Ribas, M., et Gutiérrez, E. (2003). Spatio-temporal variability in tree growth in the Central Pyrenees: Climatic and site influences. Ecological Monographs 73(2), 241-257.

Tessier, L., Nola, P., et Serre-Bachet, F. (1994). Deciduous *Quercus* in the Mediterranean region: tree-ring/climate relationships. New Phytologist 126(2), 355-367.

Thomas, F.M., et Gausling, T. (2000). Morphological and physiological responses of oak seedlings (*Quercus petraea* and *Q. robur*) to moderate drought. Annals of Forest Science 57(4), 325-333.

Tyree, M.T., et Cochard, H. (1996). Summer and winter embolism in oak: Impact on water relations. Annals of Forest Science 53(2-3), 173-180.

Weber, P., Bugmann, H., et Rigling, A. (2007). Radial growth responses to drought of *Pinus sylvestris* and *Quercus pubescens* in an inner-Alpine dry valley. Journal of Vegetation Science 18(6), 777-792.

Wigley, T.M., Briffa, K.R., et Jones, P.D. (1984). On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. Journal of Climate and Applied Meteorology 23, 201–213.

Zang, C. (2009). bootRes: Bootstrapped Response and Correlation Functions. R package version 0.2, http://CRAN.R-project.org/package=bootRes.

Zweifel, R., Zimmermann, L., Zeugin, F., et Newbery, D.M. (2006). Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. Journal of Experimental Botany 57(6), 1445-1459.

3.3.4 CONTEXTE DE MONTAGNE MEDITERRANEEN – APPROCHE MULTISPECIFIQUE

Article [4] Instability of climate signal in tree-ring width in Mediterranean mountains: a multi-species analysis

Lebourgeois François, Mérian Pierre, Courdier Florence, Ladier Jean, Dreyfus Philippe

Trees – Structure and Function (2011). DOI: 10.1007/s00468-011-0638-7.

3.3.4.1 ABSTRACT

Temporal instability of climate signal in tree-ring width of the five dominant species (*Pinus 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 (SWA) (dry, mesic and humid sites) and altitude (from 430 to 1 690 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 forty-six 50-years intervals (from 1910–1959 to 1955–2004). May-June drought was the primary limiting factor. For *P. sylvestris*, summer precipitation played also a key role. *F. sylvatica* was the less responding species with no clear common pattern. Low soil SWA led to an increasing correlation with precipitation in May for *P. nigra* and *A. 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 *F. sylvatica*. For *Pinus nigra*, the importance of April temperature increased with increasing altitude. Temporal analyses revealed a stability of sensitivity for the highest contexts (*P. uncinata* and *F. 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.

Key words: Climate change; Dendroecology; Moving correlations; Divergence; *Pinus*; *Abies*; *Fagus*.

3.3.4.2 INTRODUCTION

In the context of climate change, questions have been raised concerning forest composition, survival and growth in response to changes in yearly weather conditions and/or extreme events (Allen et al., 2010; Lindner et al., 2010). Recently, many tree-ring studies have highlighted a loss in climate sensitivity called the "divergence problem" which contradicts the principle of uniformity traditionally applied in dendroclimatology (D'Arrigo et al., 2008). This phenomenon has been largely observed for high-elevation and/or latitude coniferous forests where temperature is the main driving factor for tree growth, and corresponded to a loss of response of ring width to temperature (Briffa et al., 1998; Lloyd and Bunn, 2007). In mid and low-latitude forests or in mountain contexts, the observations were much more contradictory (Büntgen et al., 2008; Carrer et al., 2010; Carrer and Urbinati, 2006; Leonelli et al., 2009). Nevertheless, in more southern drought-stressed coniferous forests, an increasing sensitivity to drought has often been observed (Andreu-Hayles et al., 2011; Andreu et al., 2007; Macias et al., 2006; Martin-Benito et al., 2010; Tardif et al., 2003). The underlying mechanisms of the divergence are still largely debated (D'Arrigo et al., 2008). An interpretation was based on a shift in the environmental limitation of trees previously limited by temperature and now restricted by moisture stress. The overview of D'Arrigo et al. (2008) has underlined the need to better evaluate the effects of local site conditions and species tolerance on the magnitude and extent of the divergence problem. Insights in how growth is controlled by temperature thresholds will have important consequences for the utilization of tree-ring records in temperature reconstructions or for carbon uptake projections (Wilmking et al., 2004; Wilson et al., 2004).

Such questions appear particularly important in the spatially heterogeneous mountainous and Mediterranean environments where climatic change is known to be higher and faster than in other contexts (Allen, 2003; Giorgi and Lionello, 2008; Goubanova and Li, 2007) and forest ecosystems extremely vulnerable to environmental changes (Gaucherel et al., 2008; Lindner et al., 2010). Over the present century, climatic models predict an increase in temperature (+2 to +4 °C) and a decrease in precipitation (except in winter) (Giorgi and Lionello, 2008). These climatic changes are expected to lead to an overall decrease in water availability due to increased evapo-transpiration.

Only few investigations on temporal stability of climate-growth relationships were led under mountainous Mediterranean climate. Most of them were restricted to one species or genus without clearly taking into account local conditions and highlighting temperature thresholds (Andreu et al., 2007; Carrer et al., 2010; Macias et al., 2006; Planells et al., 2009). Thus, in this study, we analysed the response patterns to climate variability over the twentieth century (1910-2004, 95 years) of the five dominant temperate forest tree species growing under Mediterranean mountain climate (*Fagus sylvatica*, *Abies alba*, *Pinus nigra*, *P. sylvestris* and *P. uncinata*). *Abies alba* is a shade-tolerant species with a frost- and drought-sensitive behaviour (Aussenac, 2002). *Fagus sylvatica* is also a shade-tolerant species but appears more drought tolerant and less frost sensitive (Aranda et al., 1996). *Pinus* are light-demanding pioneer species and are usually considered as more cold- and drought-resistant species (Lebourgeois et al., 1998; Martinez-Vilalta et al., 2004). In

Mediterranean basin, *P. nigra* is commonly found at the intermediate altitudinal belt and the more mesic *P. sylvestris* and *P. uncinata* trees at higher altitudes.

The first hypothesis was that these ecophysiological traits should lead to significant differences in climate/growth relationships; *A. alba* and *F. sylvatica* were expected to be more sensitive to precipitation than *Pinus* species. The second hypothesis was that contrasting site conditions should modulate the response patterns, particularly for the most sensitive species. As temperature highly limits tree growth at the upper tree-line (Rossi et al., 2008), we expected an increasing importance of temperature with increasing altitude. In a similar way, sensitivity to precipitation was expected to increase with decreasing soil water availability (SWA). Lastly, we hypothesized that a warming and an increasing drought constraint over the last decades should firstly and more intensively affect the highest and the driest sites, respectively.

3.3.4.3 MATERIALS AND METHODS

3.3.4.3.1 STUDY SITES AND TREE SPECIES

The five tree species (*F. sylvatica:* 52 trees and 12 stands*, A. alba:* 40/9*, P. nigra*: 104/22*, P. sylvestris*: 59/13 and *P. uncinata:* 38/8) were sampled in a network of the 64 stands covering ten Mediterranean mountainous forests (seven localities) in Provence, South-Eastern France (**Fig. 3.3.4.1**). In this network, latitude ranged from 44.11 to 43.42 °N and longitude from 5.14 to 6.37 °E (**Table 3.3.4.1**).

In the Mediterranean context, SWA assessment is especially difficult as it highly depends on close interactions between environmental parameters such as maximum Soil Water holding Capacity (SWC), topography and slope (Ladier, 2004; Ripert and Vennetier, 2005; Vennetier et al., 2008). In a broad-scale ecological classification established through flora and by means of soil and topography descriptions from 375 French Mediterranean forest stands, Ladier (2004) assigned a rank for each observed situation from 0 (very dry) to 5 (very humid). This rank denotes a more or less favourable situation regarding water budget related to the observed combination of slope classes (<15°, [15 to 30°[, ≥ 30°), local topography (convex, neutral or concave), depth of C horizon (0, ≤ 20 cm,]20 to 50 cm], > 50 cm) and stone content (< 25 %, [25 to 66 %], > 66 %). Because the classification is based on a discrete approach, this rating can differ between two similar situations just because the two values of one of the components are on both sides of a class limit; as well, it cannot deal with the gradual variation within one class. To overcome these drawbacks, water budget rank was determined using the key defined by Ladier (2004) in a new dataset of 138 stands. To estimate a continuous variable as an index of SWA depending on soil and topographic characteristics, a regression analysis has been performed on these data. The resulting relation is defined as:

Species	Altitude mean [range]	Local water conditions	Sample size (trees/stands)	Age mean (max)	Dia (cm)	Aspect (grade)	Slope (°)	Soil depth (cm)	SWC (mm)	SWA	Number of rings	Unfiltered series				Det. series
												RW (mm)	IC	AC	MS	MS
Fagus sylvatica	1232 [1160-1300]	Dry														
		Mesic	24 / 6	127 (190)	35.7	22	15	62	42	3.1	2242	1.24 (0.52)	0.19	0.629	0.256	0.067
		Humid														
	1444 [1395-1490]	Dry														
		Mesic	18 / 4	128 (251)	31.5	151	18	58	30	3.0	1551	1.10 (0.53)	0.144	0.56	0.309	0.095
	1540 [1480-1600]	Humid	10 / 2	167 (290)	39.5	190	16	70	58	3.8	936	1.32 (0.61)	0.08	0.549	0.302	0.089
Pinus uncinata	1486 [1312-1600]	Dry	14 / 3	77 (95)	27.9	260	16	68	16	2.2	1056	1.70 (0.92)	0.352	0.737	0.242	0.103
	1408 [1160-1690]	Mesic	24 / 5	81 (95)	33.8	275	7	51	45	3.4	1908	1.78 (0.94)	0.415	0.757	0.239	0.099
		Humid														
Pinus nigra	738 [735-740]	Dry	10 / 2	66 (92)	35.1	106	16	53	17	2.5	627	2.09 (1.0)	0.488	0.736	0.252	0.142
	635 [430-830]	Mesic	17 / 4	96 (99)	34.9	103	11	57	31	3.0	1586	1.41 (0.64)	0.339	0.78	0.225	0.094
	700 [600-800]	Humid	9 /2	67 (105)	35.7	185	10	57	44	4.0	564	2.13 (0.85)	0.308	0.72	0.238	0.136
	1236 [1121-1320]	Dry	25 / 5	89 (103)	38	239	12	41	15	2.1	2122	1.69 (1.01)	0.577	0.745	0.307	0.177
	1233 [1050-1448]	Mesic	33 / 7	102 (119)	38	179	13	55	30	3.0	3066	1.38 (0.82)	0.569	0.81	0.252	0.131
	1170 [1152-1187]	Humid	10 / 2	81 (83)	43	174	6	54	37	4.5	797	2.15 (1.36)	0.534	0.812	0.288	0.159
Pinus sylvestris	800 [720-880]	Dry	9 / 2	99 (125)	30.3	145	18	49	10	2.0	820	1.10 (0.98)	0.261	0.855	0.258	0.110
	979 [730-1150]	Mesic	21 / 5	87 (97)	31.2	132	12	63	29	3.0	1797	1.41 (1.19)	0.339	0.868	0.244	0.098
		Humid														
	1245 [1200-1350]	Dry														
		Mesic	29 / 6	86 (104)	33.1	233	9	41	29	3.2	2451	1.42 (1.1)	0.43	0.837	0.249	0.116
		Humid														
Abies alba	1261 [1201-1321]	Dry	13 / 3	150 (184)	47.9	261	16	40	10	1.7	1233	1.31 (0.53)	0.596	0.641	0.253	0.158
	1315 [1196-1468]	Mesic	13 / 3	102 (125)	38.5	138	16	49	35	3.0	1116	1.76 (0.72)	0.632	0.753	0.228	0.140
	1352 [1121-1585]	Humid	14 / 3	102 (125)	47.8	13	15	58	49	4.0	1210	2.03 (0.79)	0.559	0.792	0.201	0.103
Average / sum	**1188** [430-1690]	/	**293 / 64**	**100**	**36.1**	**166**	**13**	**54**	**31**		**25 082**	/	**0.401**	**0.740**	**0.255**	**0.119**

Table 3.3.4.1: Mean characteristics of the sample and descriptive statistics of the tree-ring chronologies*. Age and Dia; Age and Diameter at breast height in 2004; SWC = maximum Soil Water holding Capacity (in mm); SWA = Soil Water Availability (see text for details); RW = mean ring width (in mm); IC = Average series inter-correlation; AC =Average first order autocorrelation; MS = Average mean sensitivity; Det. series: detrended series. The common time span of ring series is 1910–2004 (except for the high-altitude and humid and low-altitude and dry stands for* Pinus nigra *(1922–2004 and 1916–2004, respectively) and for the dry* Pinus uncinata *stand (1916–2004).*

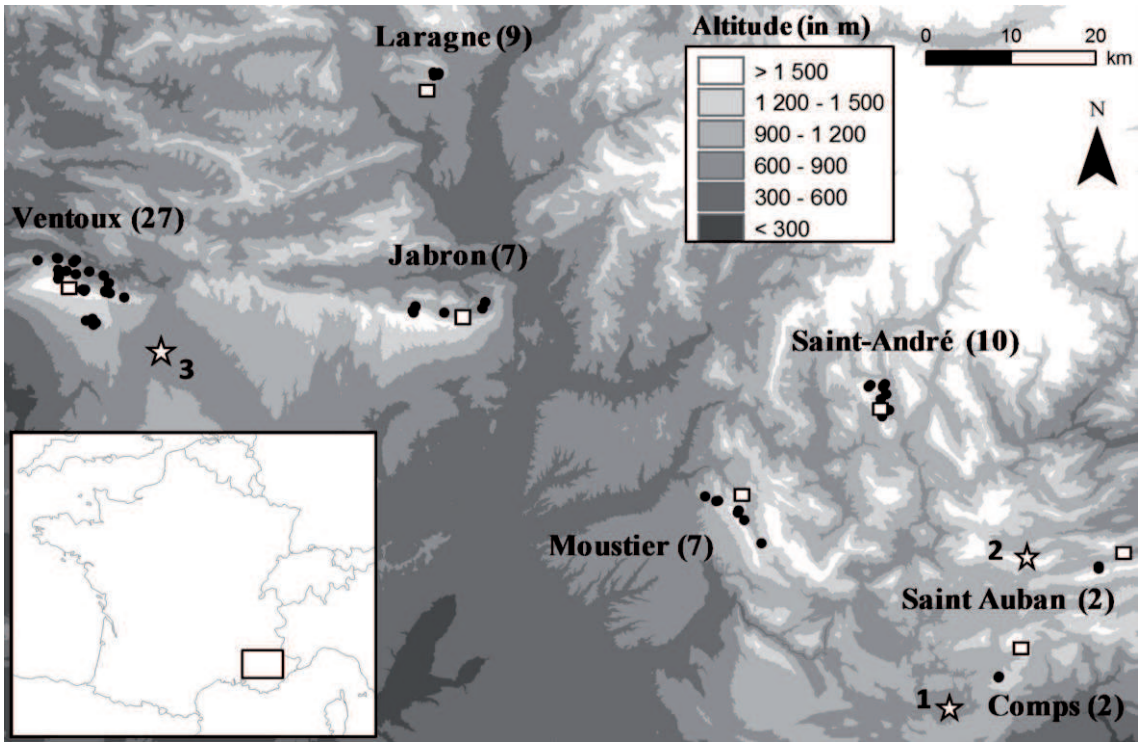


Figure 3.3.4.1: Geographical location of the 64 stands (black circles) sampled in ten Mediterranean mountainous forests (seven localities) in Provence, South-Eastern France *(44.11 °N – 05.14 °E to 43.42 °N – 06.37 °E). Ventoux: 27 stands (*Pinus sylvestris *(PS): 13;* Pinus nigra *(PN): 1;* Pinus uncinata *(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). The white squares correspond to the location of the seven Tyndall climatic series. The stars correspond to the meteorological stations of the French network 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 (see text for details).*

$$SWA = [1.058+0.355\times SWC^{0.514}] \times [1+0.279\times(topo-1)] \times [1-0.00242\times(slope-20)] \quad [3.3.4.1]$$

where:

- *SWC*: maximum soil water holding Capacity (in mm) estimated according to textural properties depth and coarse element percentages of each soil horizon (Jamagne et al. 1977);
- *topo*: local topography index denoting the balance between local departure (*D*) and arrival (*A*) of water. This value is 0.5 when $D > A$; 1 when $D = A$ and 1.5 when $D < A$ (Le Goff and Lévy, 1984);
- *slope:* local slope expressed in degree.

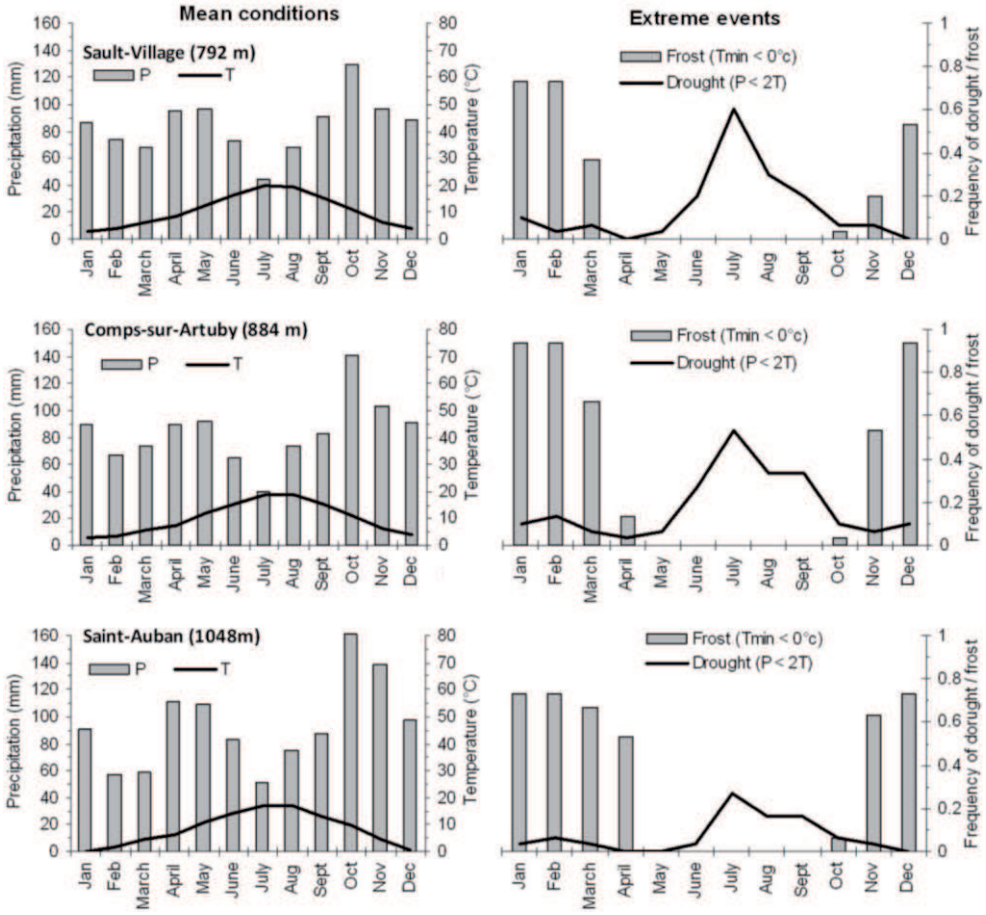


Figure 3.3.4.2: Climatic characteristics of the area*. The data correspond to the mean values from 1971-2000 for both precipitation (P) and mean temperature (T) for Sault-Village and Comps-sur-Artuby. For Saint-Auban, mean values correspond to the period 1983-2004 (Source: French network Météo-France) (see* ***Figure 3.3.4.1*** *and text for details). A value of P < 2T characterizes a drought according to Bagnouls and Gaussens (1953).*

SWA appeared highly relevant to estimate the growth potential in mixed uneven-aged stands (Dreyfus et al., 2007) and to explain height growth and forest dynamics in the French Mediterranean mountains (Dreyfus, 2008). Thus, in the study area, for SWA ranging from 1.5 to 4.5 (and fixing other variables at their sample means), the range of site index (defined by stand dominant height at age 80 years) is 15.7–19.9 m for *A. alba*, 12.2–16.0 m for *F. sylvatica*, 13.1–19.3 m for *P. sylvestris* and 15.9–17.2 m for *P. nigra*.

The final dendrochronological data set consisted in 17 different ecological conditions (**Table 3.3.4.1**). SWA values averaged 2.1, 3.0 and 4.1 for the dry, mesic and humid sites, respectively. The altitude ranged from 430 to 1 690 m (mean: 1 188 m). *F. sylvatica* and *P. uncinata* corresponded to the highest stands (mainly > 1 400 m a.s.l) whereas *P. nigra* and *sylvestris* were mostly found at lower altitude (mainly < 1 200 m a.s.l). The complete dual gradient altitude–SWA was only observed for the *P. nigra* stands (**Table 3.3.4.1**).

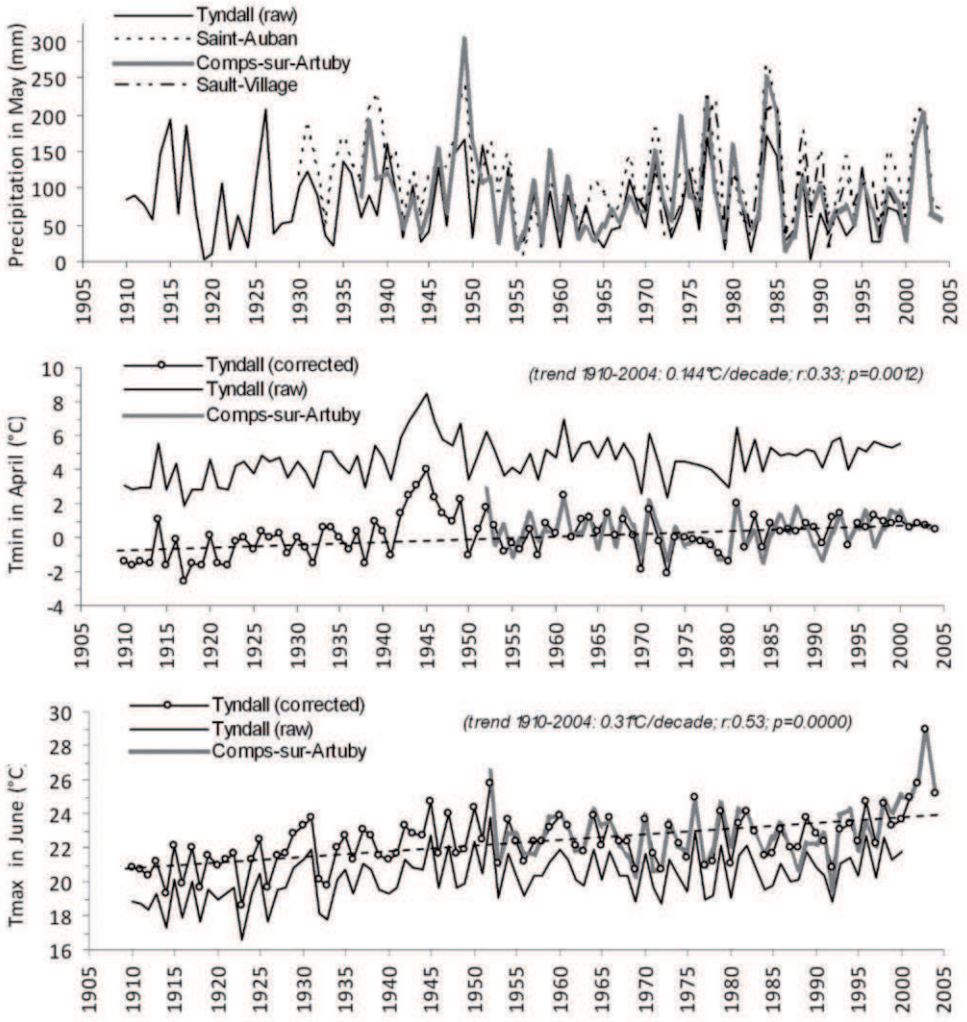


Figure 3.3.4.3: Comparison of monthly climatic data extracted from the high-resolution European grids (Tyndall, 15x15 km) and from the French National database *(see* ***Figure 3.3.4.1*** *and text for details).*

3.3.4.3.2 CLIMATE DATA BUILDING

Monthly averaged series of minimum and maximal temperatures (T_{min} and T_{max}) and precipitation sums (P) were extracted for the seven localities from the Tyndall high-resolution gridded data set (15 × 15 km) on the period 1910–2000 (CRUTS 1.2 dataset) (Mitchell et al., 2004) (**Fig. 3.3.4.1**). As these series were highly similar both in terms of absolute values and interannual variations, they were averaged to create a regional series for each monthly climatic variable (**Supplementary figure 3.3.4.1**). To verify the accuracy of these broad scale spatialized data (Rolland, 2002) and to complete the missing years (2001-2004), we also extracted the recorded monthly series from the nearest meteorological stations of the French National Climatic Network (Météo-France) (**Fig. 3.3.4.1**). Only three stations with long climatic series presented altitudes comparable to those of the sampled stands. The station of Comps-sur-Artuby (884 m) was considered as the reference station of the area with its long series for both precipitation (P) (1937–

2004) and temperatures (T_{min} and T_{max}: 1952–2004). The data of Saint-Auban (1 048 m) covered the periods 1930–2004 for *P* and 1983–2004 for T_{min} and T_{max}. Lastly, the series of Sault-Village (792 m) covered 1969–2004 for *P*, T_{min} and T_{max}.

The weather conditions under study corresponded to a humid Mediterranean mountainous climate characterized by high annual precipitation (> 1 000 mm) with two peaks in spring and autumn (> 100 mm per month) and a relative minimum in summer (< 50 mm). Winters were rather cold with a high frequency of frost and summers warm with frequent droughts (**Fig. 3.3.4.2**).

For both precipitation and temperature, Météo-France and Tyndall series presented a high degree of similarity at the interannual scale (**Fig. 3.3.4.3**). The Pearson's correlation coefficients (*R*) of precipitation averaged 0.77 (0.54-0.92 according to the month considered), with a slightly underestimation of the Tyndall model in 65 % of the cases (average difference: -15 mm). For temperature, correlation coefficients averaged 0.75 for T_{min} (0.41-0.93) and 0.72 for T_{max} (0.48-0.86). Tyndall model highly overestimated Tmin and underestimated Tmax values. According to the reference series of Comps-sur-Artuby, the mean monthly difference averaged +5.02 °C for T_{min} (4.4 °C in May to 5.4 °C in January) and -2.4 °C for T_{max} (-1.1 °C in December and January to -2.4 °C in July and August) (**Fig. 3.3.4.3**). Such differences were expected as Tyndall model does not take into account the topography at small scale and its effect on the climatic parameters (Mitchell and Jones, 2005). In lights of these differences, Tyndall temperature values were corrected according to these monthly mean differences to be as representative as possible of local climate. The corrected series of temperatures and Tyndall series of precipitation merged with Météo-France data on the period 2001–2004 were used to analyse the climatic changes from 1910 to 2004 and to establish the climate-growth relationships.

3.3.4.3.3 CHRONOLOGY BUILDING

The 293 dominant trees were cored to the pith with an incremental borer at breast height in 2004 and 2005 (**Table 3.3.4.1**). The 28 543 rings were measured with a stereo-microscope connected to a micro-computer and the tree-ring program SAISIE to the nearest 0.01 mm. The individual ring width series were carefully cross-dated by progressively detecting regional pointer years, defined as those calendar years when at least 70 % of the cross-dated trees presented at least 10 % narrower or wider ring than the previous year (Becker, 1989; Lebourgeois et al., 2005; Lebourgeois et al., 2010b). Pointer years were calculated for each species and ecological conditions (altitude × SWA). Absolute dating was checked by the application INTERDAT (Becker, 1989; Mérian and Lebourgeois, 2011; Rolland et al., 2000) which identifies locations within each ring series that may have erroneous cross-dating.

Using the program ARSTAN v6.05P, we computed and standardized the tree-ring chronologies to remove non-climatic and tree-age-related growth trends in each individual ring widths series. For each of the 17 ecological conditions, the mean tree-ring chronology was computed for the calendar dates when at least three trees were available. Thus, the common time span of ring series was 1910–2004 for 14 chronologies. The period was 1916–2004 for the dry *P. uncinata* stand and the low-altitude and dry *P. nigra* stand and 1922–2004 for the high-altitude and humid *P. nigra* stand. Even if the lengths of the chronologies were not fully comparable among

the 17 stands, the inter-stand comparison were done as a shortening of 12 years (1910–2004 vs. 1922–2004) of the length of the tree-ring series had no consequence on the mean response to climate (additional analyses not shown). A double-detrending process based on an initial negative exponential or linear regression, followed by a fitting of a 64-year cubic smoothing spline with 50 % frequency response cut-off was applied for each raw measurement series (Cook and Peters, 1981). Dimensionless indices were obtained by dividing the observed ring width value by the predicted ring width value. For each species and ecological conditions, the growth indexes were averaged by year using a bi-weighted robust mean to develop a stand chronology which represented the common high-frequency variation of the individual series. The mean sensitivity (MS) and the first-order auto-correlation coefficient (AC) were also calculated on the raw and detrended data for each tree to measure, respectively, the year-to-year variability and the influence of growth of the previous year on the growth of the current year (Fritts, 1976).

3.3.4.3.4 CLIMATE TREE-GROWTH ANALYSIS

Bootstrapped confidence intervals were used to estimate the significance of the response to climate (Guiot 1991) with the software package DENDROCLIM2002 (Biondi and Waikul, 2004). This software computes the statistical significance of the correlation coefficients by calculating 95 % quantile limits based on 1000 bootstrap re-sample of the data. The climatic parameters were considered from October of the previous year to September of the current year. The analyses were performed using 12 P and 12 T_{min} or T_{max}. To detect to which extent the climate-growth relationships changed among the 17 chronologies, a principal component analysis (PCA) was performed on the matrix of variance-covariance associated to the table of bootstrapped correlation coefficients (BCC) (Lebourgeois et al., 2005, 2010b; Mérian and Lebourgeois, 2011). PCA was performed with the statistical software SPlus® 2000.

The analysis of the temporal variation of the climate-tree-growth relationships was performed with the moving correlation intervals mode also available in DENDROCLIM2002. The temporal variation was analysed using 50–year moving correlation windows (46 periods) by increasing the initial and final years by one per iteration. Thus, 46 successive correlation functions were computed for each stand, the first one on the period 1910–1959 and the last one on the period 1955–2004. For each period, climatic conditions were defined as mean value (MV) and standard deviation (SD), which represent low- and high-frequency signals. Temporal trends in BCC, MV and SD were tested with Spearman's rank correlation coefficient (Myers and Well, 2003).

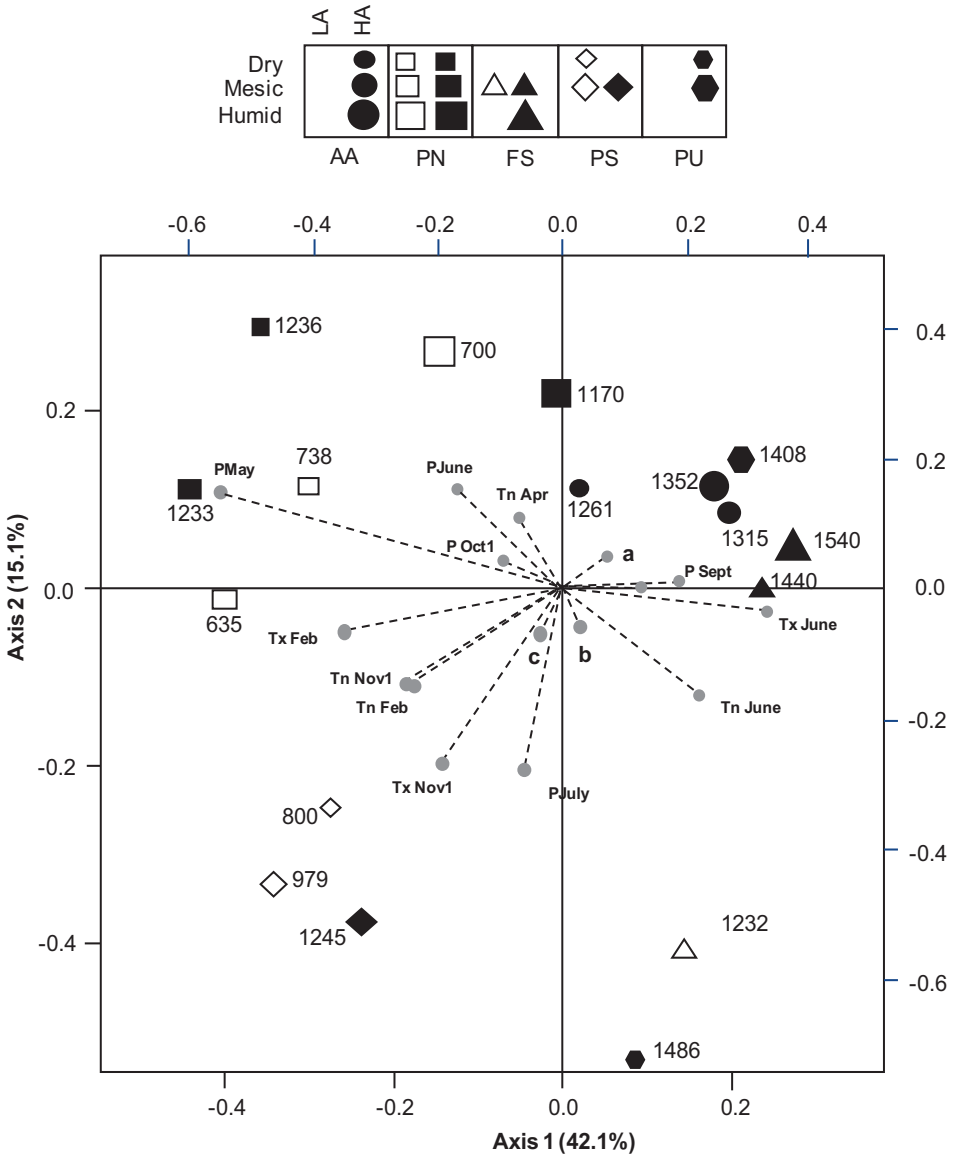


Figure 3.3.4.4: Scatter plots of principal component analysis (PCA, axes 1 and 2) loadings of the 17 chronologies*. LA and HA = Low and High Altitude (see* ***Table 4.1*** *and text for details). AA =* Abies alba*; PN =* Pinus nigra*; FS =* Fagus sylvatica*; PS =* Pinus sylvestris*; PU =* Pinus uncinata*. Tx and Tn = Tmax and Tmin. For each site, the altitude is presented. a: Tx Sept, Tx July, Tn Sept, P April ; b: P Aug and Tx April ; c: Tn Dec1, Jan and July, Tx May, P Dec1. 1 = previous year.*

3.3.4.4 RESULTS

3.3.4.4.1 RING CHARACTERISTICS

The mean level of ring width (RW) varied from 1.1 to 2.1 mm (**Table 4.1**). The mean RW decreased with increasing *Age* and decreasing SWA:

$$RW(\text{mm}) = 1.7802 + (0.1889 \times SWA) - (0.0075 \times Age) \quad [3.3.4.2]$$

[$R^2 = 0.57$; $F = 9.215$; $p = 0.003$; $n = 17$]

Thus, a decrease of one point of SWA led to a decrease of 12 % of the ring width (for a mean age of 100 years). The mean sensitivity of detrended series ranged from 0.067 to 0.177 (mean value: 0.118) (**Table 4.1**). The lowest values were observed for *F. sylvatica* and *P. uncinata* and the highest for *P. nigra* stands. For this latter species, higher values were observed at high altitude. Whatever the species, the highest mean sensitivities were pointed out for the lowest SWA values.

3.3.4.4.2 RESPONSE TO CLIMATE VARIABILITY

Significant bootstrapped correlation coefficients (BCC) were more frequent with temperatures than with precipitation for all species. The key periods focussed on previous November and current February and spring (May-June) (**Table 3.3.4.2**, **Fig. 3.3.4.4**). The PCA axes 1 and 2 explained 57.2 % of the total variance. The ordination along the first axis discriminated the chronologies of *P. nigra* and *P. sylvestris* (negative coordinates) from the others (**Fig. 3.3.4.4**). For these two species, the water balance in June appeared as the key factor since BCC were significant for both temperature and precipitation (**Table 3.3.4.2**). The amount of precipitation during the growing season also played a major role: (1) ring width was positively correlated in May with a close interaction with SWA, BCC increasing with decreasing SWA; (2) *P. sylvestris* displayed a positive response during summer (July-August), especially on the driest conditions (**Table 3.3.4.2**). High T_{min} in previous November and T_{max} in current February also promoted growth (except for the two most humid *P. nigra* chronologies for T_{max}). At high elevation, *P. nigra* was more sensitive to PMay and positively correlated to T_{min} in April.

For the two *P. uncinata* chronologies, temperatures in February or April and early summer precipitation (June or July) appeared to be the key factors, with positive BCC. *A. alba* growth was mainly governed by precipitation in June. On the driest situations, high PMay and February temperature also favoured wide rings. *F. sylvatica* corresponded to the less-sensitive chronologies with no clear common response pattern.

Species	Alt.	Water conditions	Temperature												Precipitation										
			Previous			*Current*									*Previous*			*Current*								
			Oct	Nov	Dec	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep
Fagus sylvatica	1232	Mesic		0.29	0.19	0.28											0.22									
	1444	Mesic																								
	1540	Humid												**0.22**							0.24					
Pinus uncinata	1486	Dry *		0.21			0.21																	0.34		
	1408	Mesic							**0.22**					**0.25**									0.22			
Pinus nigra	738	Dry *		0.22			**0.20**				**-0.23**	-0.21										0.39	0.24			-0.17
	635	Mesic		0.21			**0.33**				**-0.23**				0.28							0.39	0.21			-0.24
	700	Humid		0.18							**-0.29**											0.34	0.23			
	1236	Dry		0.20			**0.21**		0.19	**-0.20**	-0.27											0.50	0.22			
	1233	Mesic		0.25			**0.23**		0.19		-0.26				0.21							0.45	0.27			-0.20
	1170	Humid **		0.20					0.23			**-0.26**									0.20	0.26	0.23			
Pinus sylvestris	800	Dry		**0.21**			**0.24**		**0.21**		**-0.20**	**-0.18**										0.34	0.22	0.20	0.22	
	979	Mesic		**0.27**			0.25		**0.20**		**-0.21**	**-0.20**										0.35	0.26	0.19		-0.20
	1245	Mesic		0.24			0.25				**-0.21**											0.27	0.22	0.26		
Abies alba	1261	Dry					0.21															0.26	0.27			
	1315	Mesic																					0.25			
	1352	Humid													0.18								0.27			

Table 3.3.4.2: Bootstrapped correlation coefficients for the 17 tree-ring chronologies*. The period is 1910–2004 except for *: 1916–2004 and **: 1922–2004. For temperature, the values in bold correspond to maximum temperature (minimum temperature otherwise). Only coefficients significant at the 0.05 level are presented.*

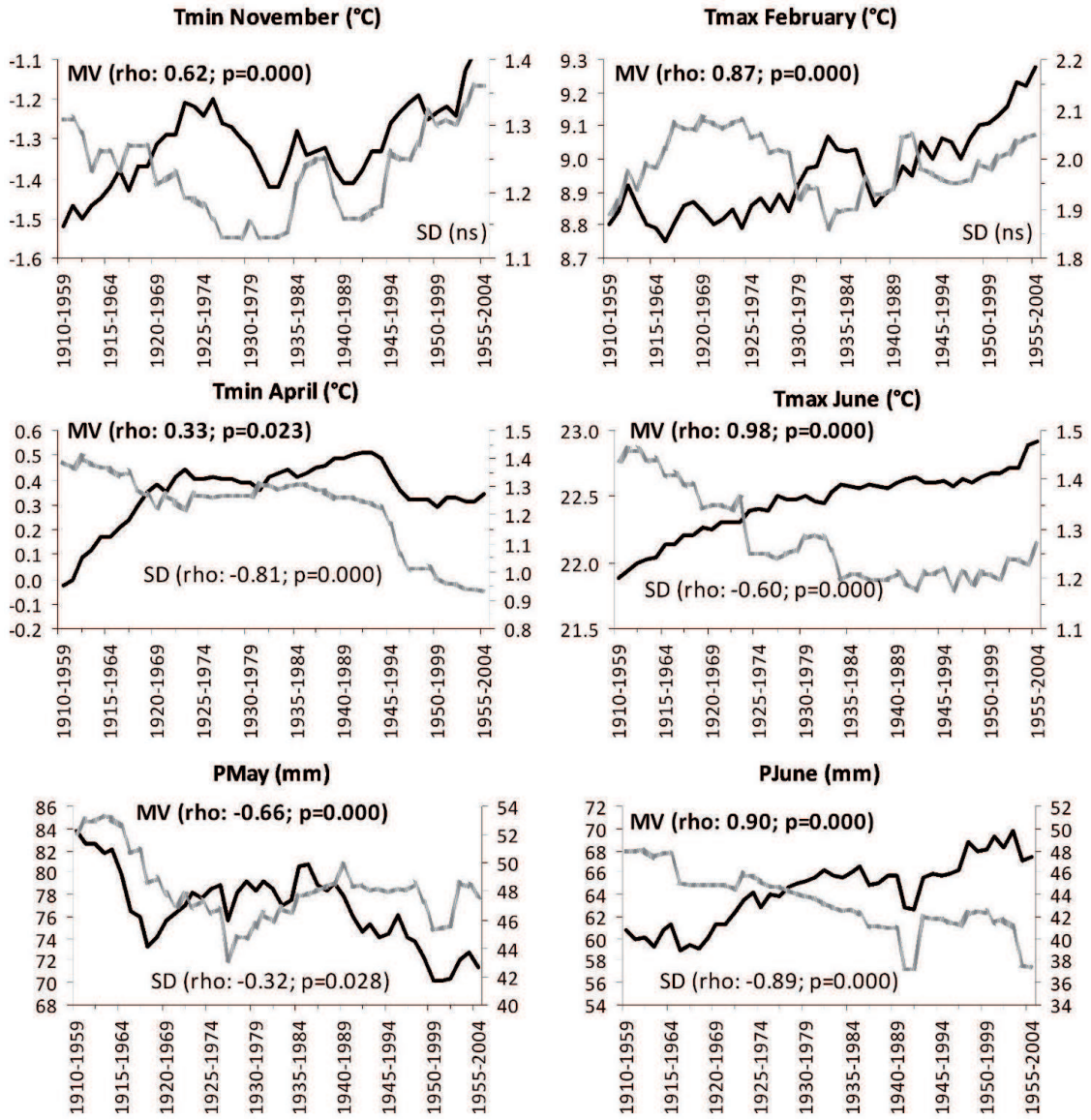


Figure 3.3.4.5: Examples of trends in mean values *(MV, bold line, left scale)* ***and standard deviation*** *(SD, grey line, right scale)* ***over the forty-six periods of 50-year length used for moving correlation analyses*** *(1910–1959 to 1955–2004) (Tyndall corrected values). Only months playing a significant role in the climate tree-growth relationships are presented (see* ***Table 3.3.4.2****). Spearman's rank correlation rho and p-value.*

3.3.4.4.3 TEMPORAL VARIATIONS OF RESPONSE TO CLIMATE

3.3.4.4.3.1 CLIMATIC TRENDS

Mean values of precipitation in spring (March and May) and in early winter (November and December) decreased over the twentieth century. On the other hand, winter (January and February), summer and autumn (from June to October, except September) periods were more rainy (**Fig. 3.3.4.5**). No trend was observed in April. Standard deviation generally decreased, except for February, September and October. Considering temperature, a general warming was observed for both T_{min} and T_{max} (except for T_{max} in April with no trend). SD decreased in most cases (except for February, August and October with no trend). Thus, from 1910 to 2004, the weather conditions became warmer, drier in spring, more rainy in summer and autumn and the interannual variability decreased with time.

3.3.4.4.3.2 BCC TRENDS

No significant changes were observed for *P. uncinata* and *Fagus sylvatica* which still remained the least responsive species over time (data not shown). For the other species, temporal BCC changes were only observed in April, May and June. The most outstanding change occurred for spring temperature with a common increase in tree-growth response to Tmin in April (**Fig. 3.3.4.6**).

For *P. nigra* and *P. sylvestris,* BCC for PMay strongly increased since 1975, reached its highest values between 1976 and 1995, and tended to weaken in the later decade (**Fig. 3.3.4.6**). This recent decrease was particularly marked for all the *P. sylvestris* chronologies and for *P. nigra* at low altitude. BCC for PJune were generally lower than those observed for PMay. A slight decreasing trend was observed for *P. nigra* at high altitude, while sensitivity of *P. sylvestris* appeared to increase particularly on dry and elevated conditions (**Fig. 3.3.4.6**). Considering T_{max} in June, the pattern of *P.* chronologies mainly corresponded to low correlations at the beginning of the century followed by an increasing negative correlation in the middle of the twentieth century and a decreasing trend from the 1995s.

A. alba displayed a common significant and positive sensitivity to PMay at the beginning of the twentieth century, followed by an important decrease. In a similar way, a decrease of BCC in June was observed for both temperature and precipitation, with non-significant correlations after the years 1985–1990.

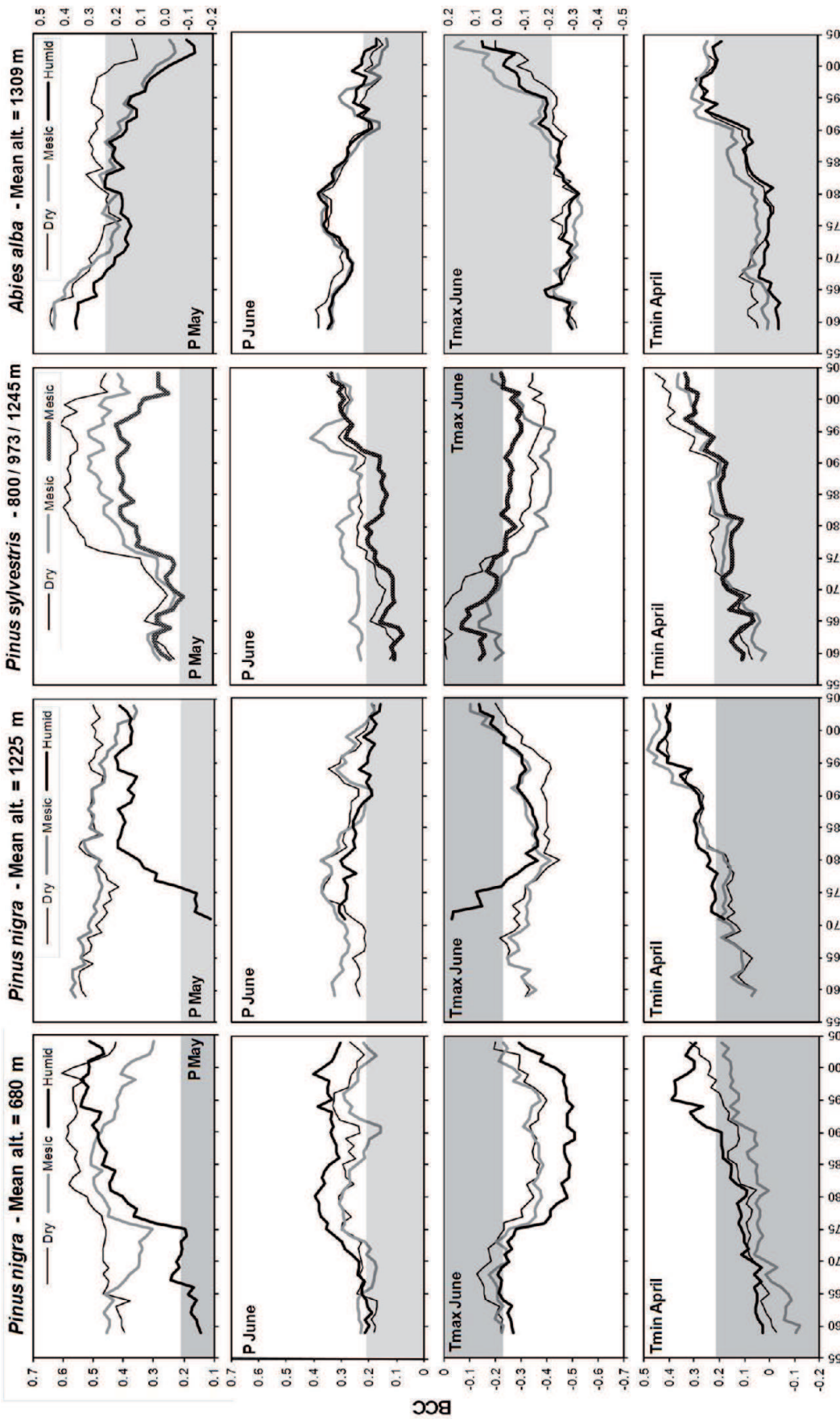


Figure 3.3.4.6: Moving bootstrapped correlations coefficients (mBCC) of* Pinus nigra, Pinus sylvestris *and* Abies alba *chronologies with four selected climate variables. *mBCC were calculated for forty-six 50-years periods (1910–1959 to 1955–2004) and for each ecological conditions (altitude and aridity, see text for explanation). Shaded area highlight non-significant mBCC. The years correspond to the last year of each interval.*

3.3.4.5 DISCUSSION

As hypothesized, the ecophysiological traits led to significant differences in climate/growth relationships. Indeed, differences were pointed out between conifers and beech, and also among coniferous species. Thus, spring drought (May-June) was the primary growth-limiting factor for conifers, which agreed with the pattern generally observed in the Mediterranean basin (Gutiérrez, 1989; Martin-Benito et al., 2010; Richter et al., 1991). In this context, the lack of correlation between growth and summer months has often been interpreted as a strategy to avoid ecophysiological dysfunction during the driest period. Thus, the maximum rate of tracheid production and the cambial cell division were mostly restricted to spring and early summer (Camarero et al., 1998; Gruber et al., 2010) and the maximum photosynthetic rate occurred in spring. For *P. sylvestris*, a significant effect of summer precipitation was nevertheless observed confirming its higher sensitivity to drought (Lebourgeois et al., 2010b; Martinez-Vilalta and Pinol, 2002; Oberhuber et al., 1998; Weber et al., 2007). *A. alba* responded almost exclusively to precipitation in June. This major role of drought at the beginning of summer agreed to the pattern generally observed for this species in mountains under continental (Becker, 1989; Bert, 1993; Desplanque et al., 1998; Lebourgeois et al., 2010b) or Mediterranean (Cailleret and Davi, 2011; Carrer et al., 2010) climate. In our study, *F. sylvatica* was the less responsive species with no clear common pattern. This was quite different from previous studies which highlighted the strong response to spring drought under continental climate in Central Europe (Dittmar et al., 2003), from oceanic to continental climates in France (Lebourgeois et al., 2005) and under drier conditions in Italy (Piovesan et al., 2008). Nevertheless, the recent study of Cailleret and Davi (2011) led under Mediterranean mountainous conditions also showed the absence of response to precipitation for beech trees sampled from 970 to 1 530 m (a.s.l). This lack of climatic response could be related to the low drought-limiting conditions of our study: *F. sylvatica* was sampled on rather high altitude (mean: 1 405 m) on humid and mesic sites. Another explanation could be the heterogeneity of individual chronologies. Indeed, average series inter-correlations of *Fagus* rated 0.138 against 0.261-0.632 (mean: 0.457) for the other species. This high inter-trees variability induced difficulties to extract common year-to-year climatic signal, which was confirmed by the low values of MS on detrended series (around 0.09 *versus* 0.13 for other species). For the other months, the positive effect of high temperatures on growth was consistent with studies showing that a warm autumn or winter can modify carbohydrate storage (Fischer and Holl, 1991; Kozlowski, 1992), promote winter photosynthesis (Guehl, 1985) and decrease freezing-induced embolism (Cruiziat et al., 2002; Sperry and Sullivan, 1992). Later in the season, warm early spring (April) can also hasten budburst (Lebourgeois et al., 2010a; Vitasse et al., 2009) and cambial reactivation after winter dormancy (Gruber et al., 2009; Rossi et al., 2008) and thus also promote growth.

The second hypothesis of the study was that the contrasting site conditions should modulate the species-specific patterns. For each species, tree growth on dry sites was effectively more controlled by climate than on humid sites, as indicated by lower growth, higher mean sensitivity and BCC with precipitation. For *P. nigra* and *A. alba*, decreasing SWA led to an increasing correlation with PMay. For *P. sylvestris*, the amount of precipitation during the growing season prevailed in the driest conditions. Similar patterns have been observed in Iberian Mediterranean *P. nigra* (Martin-Benito et al., 2010) and *P. sylvestris* (Martinez-Vilalta et al., 2008) forests and under

more continental climates (Bouriaud and Popa, 2009; Leal et al., 2007; Lebourgeois et al., 2010b). For this latter species, Gruber et al. (2010) showed that cell differentiation stops 4 weeks earlier at a xeric site compared with a mesic one. Concerning temperature, the thermal limitation clearly appeared at high elevation for *P. nigra* chronologies for which an increasing effect of temperature on radial growth was found in spring with increasing altitude.

The third hypothesis was that a warming and an increasing drought constraint over the last decades may have more affected the response of the highest and the driest sites, respectively. Climatic analyses showed that from 1910 to 2004, the weather conditions became warmer and drier in spring, more rainy in summer but less variable over time. At the same time, moving correlation functions revealed that the dependency of tree growth on both precipitation and temperature varied over time, but partly contradicted our hypothesis, in that no change occurred for the highest sites (*P. uncinata* and *F. sylvatica*). On the other hand, at lower altitudes and for the three other species (*P. nigra*, *P. sylvestris* and *A. alba*), clear changes occurred. The main change concerned spring with a positive increase to sensitivity of tree growth to minimum temperature in April (T_{min}A). This common response suggested the major role of regional climate on temporal variations in sensitivity prior to species and local ecological variations. The "break period" was observed for the period 1941–1990 after which bootstrapped correlation coefficients became positive and significant. This suggested a relaxation of the limiting conditions for tree growth during mid-spring. Throughout the 46 periods, April got warmer and years with positive temperature became more frequent. Thus, the frequency of "frost years" (T_{min} < -1 °C) was 30 % for the first period 1910–1959 (54 % of years with T_{min} < 0 °C). For the period 1941–1990, 70 % of the years presented a Tmin value up to 0 °C and about 45 % up to 0.5 °C; the number of frost years being below 10 %. Similar results have been observed for *Picea glauca* at tree line in Alaska where an increase of positive relationship to tree growth with spring temperature indices (March and/or April) was observed after 1950 (Wilmking et al., 2004). Thus, for latitudes > 65 °N, the authors showed that correlations increased from $r^2 = 0.04$ before 1950 to 0.46 after 1950 with highest radial growth indices associated with positive spring index values (warmest April). As spring temperatures highly determine leaf unfolding (Lebourgeois et al., 2010a) and cambial reactivation, we inferred that warmer springs modified the timing of leaf development, wood formation and photosynthetic activities enhancing growth and carbon uptake (Delpierre et al., 2009). Spring warmth could also favour an earlier onset of snowmelt leading to an increase of water available to reinitiate photosynthetic activity in spring (Wilmking et al., 2004). As this change mainly concerned the lowest elevation stands, it might be hypothesized that spring warming was still insufficient to promote growth at high altitudes.

Changes also occurred for the other months but the profiles of moving correlation functions of climate/growth relationships appeared more complex and not clearly linked to local conditions, particularly to SWA which also suggested that regional climate prevailed on local conditions. In May, the weakening of BCC highlighted a relaxation of the limiting conditions. One explanation could be that (i) PMay became too dry to influence annual growth, and (ii) decreasing interannual variability limited year-to-year growth response differences. In June, the decreasing correlation between growth and both temperature and precipitation for the high-elevation chronologies could also be due to a decrease of both thermal limitation and interannual climatic variability. On the

contrary, at low elevation, sensitivity to temperature displayed a "bell-like" form, with the highest sensitivity around the period 1941–1990. Thus, under these thermal-limited conditions, we could infer that sensitivity to temperature increased with increasing temperature until a physiological threshold. Afterwards, trees did not respond anymore, due to too warm and homogeneous conditions. Concerning these threshold values, the range 20–25 °C for summer appeared to be a threshold for sensitivity to pathogens (Rutherford and Webster, 1987) and growth limitation (Rebetez and Dobbertin, 2004) for *P. sylvestris*. Concerning photosynthesis, previous studies showed that its optimal rate often corresponds to medium temperatures (often between 20 and 30 °C) and that too high temperatures decrease photosynthetic activities (Medlyn et al., 2002). For *Picea glauca* in Alaska, Wilmking et al. (2004) pointed out an increase of the negative sensitivity of tree growth to July temperature above the threshold of 16 °C. In our study, we pointed out that the frequency of "warm" springs (Tmax in June > 23 °C) was 20 % for the first period 1910–1959. Until the 1990s, this frequency increased from 20 to 38 % to reach values up to 45 % during the last decade. Even if these temperatures still remained below values leading to major physiological dysfunctions, we can nevertheless hypothesize that trees began to adjust to new climatic conditions.

In the future, drier and warmer conditions at the onset of the growing season may cause a shift in the growth-climate association and may increase the role of the other summer months or previous conditions as observed by Andreu et al. (2007) and Planells et al. (2009). In these studies, the authors ascribed the upward shift in common variability observed over the twentieth century to the increasing influence of previous autumn conditions. For these authors, the influence of previous conditions indicated that the use of reserves won importance in cellulose synthesis, proving that conditions progressively constrained current growth of trees, and that they had to adapt to the new environment by means of stored carbon consumption. Moreover, no increasing response to previous summer/autumn conditions over the twentieth century was observed in our study. Other studies from coniferous forests mentioned the role of elevated atmospheric CO_2 to explain the decline over time in drought sensitivity (Knapp et al., 2001; Leal et al., 2008; Soulé and Knapp, 2006). Indeed, according to the principles of plant physiology, higher CO_2 concentrations generally increase the ratio between carboxilation and water transpired–water use efficiency (WUE)–decreasing water demand and enhancing primary production (Luo et al., 2006). However, the long-term effect of this ongoing CO_2 fertilization effect is still discussed. A recent study led on both broadleaves and coniferous trees in Ontario concluded that the consistent increase in WUE observed during the past century did not prevent growth decline (Silva et al., 2010). Thus, an acceleration of warming could lead to reduced tree vigour of the most sensitive species and increase mortality risk. Thus, the recent droughts have already caused an increase in forest damage in many regions throughout Europe and particularly for *P. sylvestris* in a Swiss inner-alpine valley (Dobbertin et al., 2005; Rebetez and Dobbertin, 2004) or in stands of the NE Iberian Peninsula (Martinez-Vilalta and Pinol, 2002).

In conclusion, climatic changes led to temporal instability of climate-growth relationships. The most obvious outcome was that spring warming strengthened the positive growth response to temperature for all species, but only at lower sites. Thus, the assumption that sensitivity to temperature will change more strongly at higher altitudes appeared unjustified. The consistency of responses among species also suggested that climate change at regional scale prevailed on ecophysiological features or at least reduced the difference. Higher temperatures in the last decades led to non-linear patterns of tree growth responses to warming and temperature thresholds appeared to be operating. Dynamic forest and carbon storage models should incorporate these temporal instabilities and temperature thresholds to better estimate carbon cycles at regional scale (Wilmking et al., 2004).

3.3.4.6 ACKNOWLEDGMENTS

We would like to express our gratitude to the persons who contributed to this project and more particularly to a technical team of INRA–URFM (Avignon) led by Nicolas Mariotte, for stand measurements, tree coring and soil descriptions. We also thank Romain Vepierre for his helpful technical assistance during the tree-ring width measurements. Thanks are also due to the Research and Development team, the Agencies and the local officers of the French National Forest Service (ONF) for help in choosing the stands and for allowing us to core the trees. This study was funded by the French Public Interest Group on Forest Ecosystems (GIP ECOFOR).

3.3.4.7 REFERENCES

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., et Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. Forest Ecology and Management 259(4): 660-684.

Allen, H.D. (2003). Response of past and present Mediterranean ecosystems to environmental change. Progress in Physical Geography 27(3): 359-377.

Andreu-Hayles, L., Planells, O., Gutiérrez, E., Muntan, E., Helle, G., Anchukaitis, K.J., et Schleser, G.H. (2011). Long tree-ring chronologies reveal 20th century increases in water-use efficiency but no enhancement of tree growth at five Iberian pine forests. Global Change Biology 17(6): 2095-2112.

Andreu, L., Gutiérrez, E., Macias, M., Ribas, M., Bosch, O., et Camarero, J.J. (2007). Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. Global Change Biology 13(4): 804-815.

Aranda, I., Gil, L., et Pardos, J. (1996). Seasonal water relations of three broadleaved species (*Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. and *Quercus pyrenaica* Willd.) in a mixed stand in the centre of the Iberian Peninsula. Forest Ecology and Management 84: 219-229.

Aussenac, G. (2002). Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. Annals of Forest Science 59(8): 823-832.

Gaussen, H., et Bagnouls, F. (1952). L'indice xérothermique. Bulletin de l'Association des géographes français 222-223(jan-fév): 10-16.

Becker, M. (1989). The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of north-eastern France. Canadian Journal of Forest Research 19(9): 1110-1117.

Bert, G.D. (1993). Impact of ecological factors, climatic stresses, and pollution on growth and health of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Jura mountains: an ecological and dendrochronological study. Acta Oecologica-International Journal of Ecology 14(2): 229-246.

Biondi, F., et Waikul, K. (2004). DENDROCLIM2002: a C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. Computers & Geosciences 30(3): 303-311.

Bouriaud, O., et Popa, I. (2009). Comparative dendroclimatic study of Scots pine, Norway spruce, and silver fir in the Vrancea Range, Eastern Carpathian Mountains. Trees-Structure and Function 23(1): 95-106.

Briffa, K.R., Schweingruber, F.H., Jones, P.D., Osborn, T.J., Shiyatov, S.G., et Vaganov, E.A. (1998). Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes. Nature 391(6668): 678-682.

Büntgen, U., Frank, D., Wilson, R., Carrer, M., et Urbinati, C. (2008). Testing for tree-ring divergence in the European Alps. Global Change Biology 14(10): 2443-2453.

Cailleret, M., et Hendrik, D. (2011). Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. Trees-Structure and Function 25(2): 265-276.

Camarero, J.J., Guerrero-Campo, J., et Gutiérrez, E. (1998). Tree-ring growth and structure of *Pinus uncinata* and *Pinus sylvestris* in the Central Spanish Pyrenees. Arctic and Alpine Research 30(1): 1-10.

Carrer, M., Nola, P., Motta, R., et Urbinati, C. (2010). Contrasting tree-ring growth to climate responses of *Abies alba* toward the southern limit of its distribution area. Oikos 119(9): 1515-1525.

Carrer, M., et Urbinati, C. (2006). Long-term change in the sensitivity of tree-ring growth to climate forcing in *Larix decidua*. New Phytologist 170(4): 861-871.

Cook, E.R., et Peters, K. (1981). The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. Tree-Ring Research 41: 45-53.

Cruiziat, P., Cochard, H., et Améglio, T. (2002). Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. Annals of Forest Science 59: 723-752.

D'Arrigo, R., Wilson, R., Liepert, B., et Cherubini, P. (2008). On the 'Divergence Problem' in Northern Forests: A review of the tree-ring evidence and possible causes. Global and Planetary Change 60(3-4): 289-305.

Delpierre, N., Soudani, K., Francois, C., Kostner, B., Pontailler, J.Y., Nikinmaa, E., Misson, L., Aubinet, M., Bernhofer, C., Granier, A., Grunwald, T., Heinesch, B., Longdoz, B., Ourcival, J.M., Rambal, S., Vesala, T., et Dufrene, E. (2009). Exceptional carbon uptake in European forests during the warm spring of 2007: a data-model analysis. Global Change Biology 15(6): 1455-1474.

Desplanque, C., Rolland, C., et Michalet, R. (1998). Comparative dendroecology of the silver fir (*Abies alba*) and the Norway spruce (*Picea abies*) in an Alpine valley of France. Canadian Journal of Forest Research 28(5): 737-748.

Dittmar, C., Zech, W., et Elling, W. (2003). Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe - a dendroecological study. Forest Ecology and Management 173(1-3): 63-78.

Dobbertin, M., Mayer, P., Wohlgemuth, T., Feldmeyer-Christe, E., Graf, U., Zimmermann, N.E., et Rigling, A. (2005). The decline of *Pinus sylvestris* L. forests in the swiss Rhone Valley - a result of drought stress? Phyton-Annales Rei Botanicae 45(4): 153-156.

Dreyfus, P. (2008). Dynamics of Silver fir, Beech and Pines in the Mediterranean mountains: from modelling to decision-making. Revue Forestière Française 60(2): 233-249.

Dreyfus, P., Courdier, F., Bruno, E., et Ladier, J. (2007). 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 ». p. 74 pages.

Fischer, C., et Holl, W. (1991). Food reserves of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) I. Seasonal changes in the carbohydrate and fat reserves of pine needles. Trees-Structure and Function 5(4): 187-195.

Fritts, H.C. (1976). Tree rings and climate. Academic Press, London, New York, San Francisco. p. 567.

Gaucherel, C., Guiot, J., et Misson, L. (2008). Changes of the potential distribution area of French Mediterranean forests under global warming. Biogeosciences 5(6): 1493-1504.

Giorgi, F., et Lionello, P. (2008). Climate change projections for the Mediterranean region. Global and Planetary Change 63(2-3): 90-104.

Goubanova, K., et Li, L. (2007). Extremes in temperature and precipitation around the Mediterranean basin in an ensemble of future climate scenario simulations. Global and Planetary Change 57(1-2): 27-42.

Gruber, A., Strobl, S., Veit, B., et Oberhuber, W. (2010). Impact of drought on the temporal dynamics of wood formation in *Pinus sylvestris*. Tree Physiology 30(4): 490-501.

Gruber, A., Zimmermann, J., Wieser, G., et Oberhuber, W. (2009). Effects of climate variables on intra-annual stem radial increment in *Pinus cembra* (L.) along the alpine treeline ecotone. Annals of Forest Science 66(5).

Guehl, J.M. (1985). Comparative study of the winter photosynthetic potential of three evergreen conifers of the temperate zone (*Pseudotsuga menziesii* Mirb., *Abies alba* Mill. and *Picea excelsa* Link.). Annals of Forest Science 42(1): 23-38.

Gutiérrez, E. (1989). Dendoclimatological study of *Pinus Sylvestris* L. in southern Catalonia (Spain). Tree-Ring Research 49: 1-9.

Jamagne, M., Betremieux, R., Begon, J.C., et Mori, A. (1977). Quelques données sur la variabilité dans le milieu naturel de la réserve en eau des sols. Bulletin d'Information Technique 324-325: 627-641.

Knapp, P.A., Soule, P.T., et Grissino-Mayer, H.D. (2001). Detecting potential regional effects of increased atmospheric CO(2) on growth rates of western juniper. Global Change Biology 7(8): 903-917.

Kozlowski, T.T. (1992). Carbohydrate sources and sinks in woody plants. Botanical Review 58(2): 107-222.

Ladier, J. (2004). Les stations forestières des Pré-Alpes Sèches. Définition, répartition, dynamique et fertilité. Rapport Scientifique, ONF Direction Territoriale Méditerranée. p. 124.

Leal, S., Eamus, D., Grabner, M., Wimmer, R., et Cherubini, P. (2008). Tree rings of *Pinus nigra* from the Vienna basin region (Austria) show evidence of change in climatic sensitivity in the late 20th century. Canadian Journal of Forest Research 38(4): 744-759.

Leal, S., Melvin, T.M., Grabner, M., Wimmer, R., et Briffa, K.R. (2007). Tree-ring growth variability in the Austrian Alps: the influence of site, altitude, tree species and climate. Boreas 36(4): 426-440.

Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., et Granier, A. (2005). Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). Trees-Structure and Function 19(4): 385-401.

Lebourgeois, F., Levy, G., Aussenac, G., Clerc, B., et Willm, F. (1998). Influence of soil drying on leaf water potential, photosynthesis, stomatal conductance and growth in two black pine varieties. Annals of Forest Science 55(3): 287-299.

Lebourgeois, F., Pierrat, J.C., Perez, V., Piedallu, C., Cecchini, S., et Ulrich, E. (2010). Simulating phenological shifts in French temperate forests under two climatic change scenarios and four driving global circulation models. International Journal of Biometeorology 54(5): 563-581.

Lebourgeois, F., Rathgeber, C.B.K., et Ulrich, E. (2010b). Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). Journal of Vegetation Science 21(2): 364-376.

Le Goff, N., et Levy, G. (1984). Productivity of ash (*Fraxinus excelsior*) in the Nord-Picardie region of France. B. Site/productivity relations. Annals of Forest Science 41(2): 135-170.

Leonelli, G., Pelfini, M., Battipaglia, G., et Cherubini, P. (2009). Site-aspect influence on climate sensitivity over time of a high-altitude *Pinus cembra* tree-ring network. Climatic Change 96(1-2): 185-201.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolstrom, M., Lexer, M.J., et Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. Forest Ecology and Management 259(4): 698-709.

Lloyd, A.H., et Bunn, A.G. (2007). Responses of the circumpolar boreal forest to 20th century climate variability. Environmental Research Letters 2(4) : 045013. DOI: 10.1088/1748-9326/2/4/045013.

Luo, Y.Q., Hui, D.F., et Zhang, D.Q. (2006). Elevated CO_2 stimulates net accumulations of carbon and nitrogen in land ecosystems: A meta-analysis. Ecology 87(1): 53-63.

Macias, M., Andreu, L., Bosch, O., Camarero, J.J., et Gutiérrez, E. (2006). Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* mill.) water stress in its south-western distribution limit. Climatic Change 79(3-4): 289-313.

Martin-Benito, D., del Rio, M., et Canellas, I. (2010). Black pine (*Pinus nigra* Arn.) growth divergence along a latitudinal gradient in Western Mediterranean mountains. Annals of Forest Science 67(4). DOI: 10.1051/forest/2009121.

Martinez-Vilalta, J., Lopez, B.C., Adell, N., Badiella, L., et Ninyerola, M. (2008). Twentieth century increase of Scots pine radial growth in NE Spain shows strong climate interactions. Global Change Biology 14(12): 2868-2881.

Martinez-Vilalta, J., et Pinol, J. (2002). Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. Forest Ecology and Management 161(1-3): 247-256.

Medlyn, B.E., Dreyer, E., Ellsworth, D., Forstreuter, M., Harley, P.C., Kirschbaum, M.U.F., Le Roux, X., Montpied, P., Strassemeyer, J., Walcroft, A., Wang, K., et Loustau, D. (2002). Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. Plant Cell and Environment 25(9): 1167-1179.

Mérian, P., et Lebourgeois, F. (2011). Size-mediated climate-growth relationships in temperate forests: a multi-species analysis. Forest Ecology and Management 261(8): 1382-1391.

Mitchell, T.D., Carter, T.R., Jones, P.D., Hulme, M., et New, M. (2004). 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: 1-25.

Myers, J.L., et Well, A.D. (2003). Research Design And Statistical Analysis. 2nd ed. Routledge Academic. p. 736.

Oberhuber, W., Stumbock, M., et Kofler, W. (1998). Climate tree-growth relationships of Scots pine stands (*Pinus sylvestris* L.) exposed to soil dryness. Trees-Structure and Function 13(1): 19-27.

Piovesan, G., Biondi, F., Di Filippo, A., Alessandrini, A., et Maugeri, M. (2008). Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. Global Change Biology 14(6): 1265-1281.

Planells, O., Gutiérrez, E., Helle, G., et Schleser, G.H. (2009). A forced response to twentieth century climate conditions of two Spanish forests inferred from widths and stable isotopes of tree rings. Climatic Change 97(1-2): 229-252.

Rebetez, M., et Dobbertin, M. (2004). Climate change may already threaten Scots pine stands in the Swiss Alps. Theoretical and Applied Climatology 79(1-2): 1-9.

Richter, K., Eckstein, D., et Holmes, R.L. (1991). The dendrochronological signal of pine trees (*Pinus* spp.) in Spain. Tree-Ring Research 51: 1-13.

Ripert, C., et Vennetier, M. (2005). Evaluer la potentialité forestière d'un site sans observer la flore. Présentation d'une méthode développée en région méditerranéenne calcaire. RenDez-Vous Techniques 8: 15-22.

Rolland, C. (2002). Decreasing teleconnections with inter-site distance in monthly climatic data and tree-ring width networks in a mountainous Alpine area. Theoretical and Applied Climatology 71(1-2): 63-75.

Rolland, C., Desplanque, C., Michalet, R., et Schweingruber, F.H. (2000). Extreme tree rings in spruce (*Picea abies* L. Karst.) and fir (*Abies alba* Mill.) stands in relation to climate, site, and space in the southern French and Italian Alps. Arctic Antarctic and Alpine Research 32(1): 1-13.

Rossi, S., Deslauriers, A., Gricar, J., Seo, J.W., Rathgeber, C.B.K., Anfodillo, T., Morin, H., Levanic, T., Oven, P., et Jalkanen, R. (2008). Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. Global Ecology and Biogeography 17(6): 696-707.

Rutherford, T.A., et Webster, J.M. (1987). Distribution of pine wilt disease with respect to temperature in North America, Japan, and Europe. Canadian Journal of Forest Research 17(9): 1050-1059.

Silva, L.C.R., Anand, M., et Leithead, M.D. (2010). Recent widespread tree growth decline despite increasing atmospheric CO_2. Plos One 5(7): e11543.

Soulé, P.T., et Knapp, P.A. (2006). Radial growth rate increases in naturally occurring ponderosa pine trees: a late-20th century CO_2 fertilization effect? New Phytologist 171(2): 379-390.

Sperry, J.S., et Sullivan, J.E.M. (1992). Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water-stress in ring-porous, diffuse-porous and conifer species. Plant Physiology 100(2): 605-613.

Tardif, J., Camarero, J.J., Ribas, M., et Gutiérrez, E. (2003). Spatio-temporal variability in tree growth in the Central Pyrenees: Climatic and site influences. Ecological Monographs 73(2): 241-257.

Vennetier, M., Ripert, C., Maille, E., Blanc, L., Torre, F., Roche, P., Tatoni, T., et Brun, J.J. (2008). A new bioclimatic model calibrated with vegetation for Mediterranean forest areas. Annals of Forest Science 65(7). DOI: 10.1051/forest:2008050.

Vitasse, Y., Porte, A.J., Kremer, A., Michalet, R., et Delzon, S. (2009). Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology. Oecologia 161(1): 187-198.

Weber, P., Bugmann, H., et Rigling, A. (2007). Radial growth responses to drought of *Pinus sylvestris* and *Quercus pubescens* in an inner-Alpine dry valley. Journal of Vegetation Science 18(6): 777-792.

Wilmking, M., Juday, G.P., Barber, V.A., et Zald, H.S.J. (2004). Recent climate warming forces contrasting growth responses of white spruce at treeline in Alaska through temperature thresholds. Global Change Biology 10(10): 1724-1736.

Wilson, R.J.S., Esper, J., et Luckman, B.H. (2004). Utilising historical tree-ring data for dendroclimatology: a case study from the Bavarian Forest, Germany. Dendrochronologia 21(2): 53-68.

3.3.5 CONTEXTE DE MONTAGNE TEMPERE – APPROCHE MULTISPECIFIQUE

Les chapitres précédents ont traité de la réponse des essences sous climat tempéré de plaine (océanique à semi-continental) pour *Quercus petraea*, et sous climat méditerranéen dégradé pour *Abies alba*, *Fagus Sylvatica* et trois espèces de *Pinus*. Nous proposons ici de compléter ces résultats par une étude multispécifique en contexte tempéré continental. Ainsi, la variabilité spatio-temporelle de la sensibilité au climat d'*Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Picea abies* et *Quercus petraea* a été analysée dans le Massif des Vosges, sur de larges gradients de température et de précipitation.

3.3.5.1 PRESENTATION GENERALE DES DONNEES

3.3.5.1.1 ZONE D'ETUDE ET VARIABILITE CLIMATIQUE

La zone d'étude couvre le Massif des Vosges, situé dans le nord-est de la France (**Figure 3.3.5.1**), entre 47,33° et 49,02° de latitude Nord et 5,50° et 7,53° de longitude Est (**Figure 3.3.5.2**). Au sud de la ville de Phalsbourg (**Figure 3.3.5.2**), les limites de la zone ont été définies par Gégout (1995) selon la nature des substrats géologiques. Au nord, les limites suivent celles du parc naturel régional des Vosges du Nord. Ces limites ont permis de définir une région à caractère siliceux présentant une certaine homogénéité géologique (substrats magmatiques ou gréseux non calcaire), géomorphologique et géographique (Gégout, 1995). Les limites géologiques fixées ont exclu les situations de plaines lorraine et alsacienne qui entourent le Massif des Vosges. Spatialement, la région étudiée représente un territoire de 8000 km^2 au relief variant de 250 à 1400 m d'altitude et se caractérisant par une forte variabilité climatique. Le gradient altitudinal est en effet une bonne analogie de la tendance latitudinale de l'évolution de la température, celle-ci diminuant avec l'altitude selon un gradient adiabatique moyen de -0,56 °C par 100 m de dénivelé positif. De même, les précipitations augmentent avec l'altitude, cette tendance présentant de fortes variations locales liées à la topographie (Ebener, 2000). L'extraction des moyennes climatiques trentenaires à partir du modèle spatialisé AURELHY (Bénichou et Le Breton, 1987) pour chaque maille de 1 km^2 de la zone d'étude a révélé que la température moyenne annuelle et le cumul annuel des précipitations variaient respectivement de 5,9 à 9,8 °C, et de 750 à 2300 mm. Les conditions climatiques couvertes s'échelonnent ainsi du collinéen au subalpin inférieur, ce qui permet de couvrir partiellement les conditions climatiques observées en Europe occidentale (**Figure 3.3.5.1**).

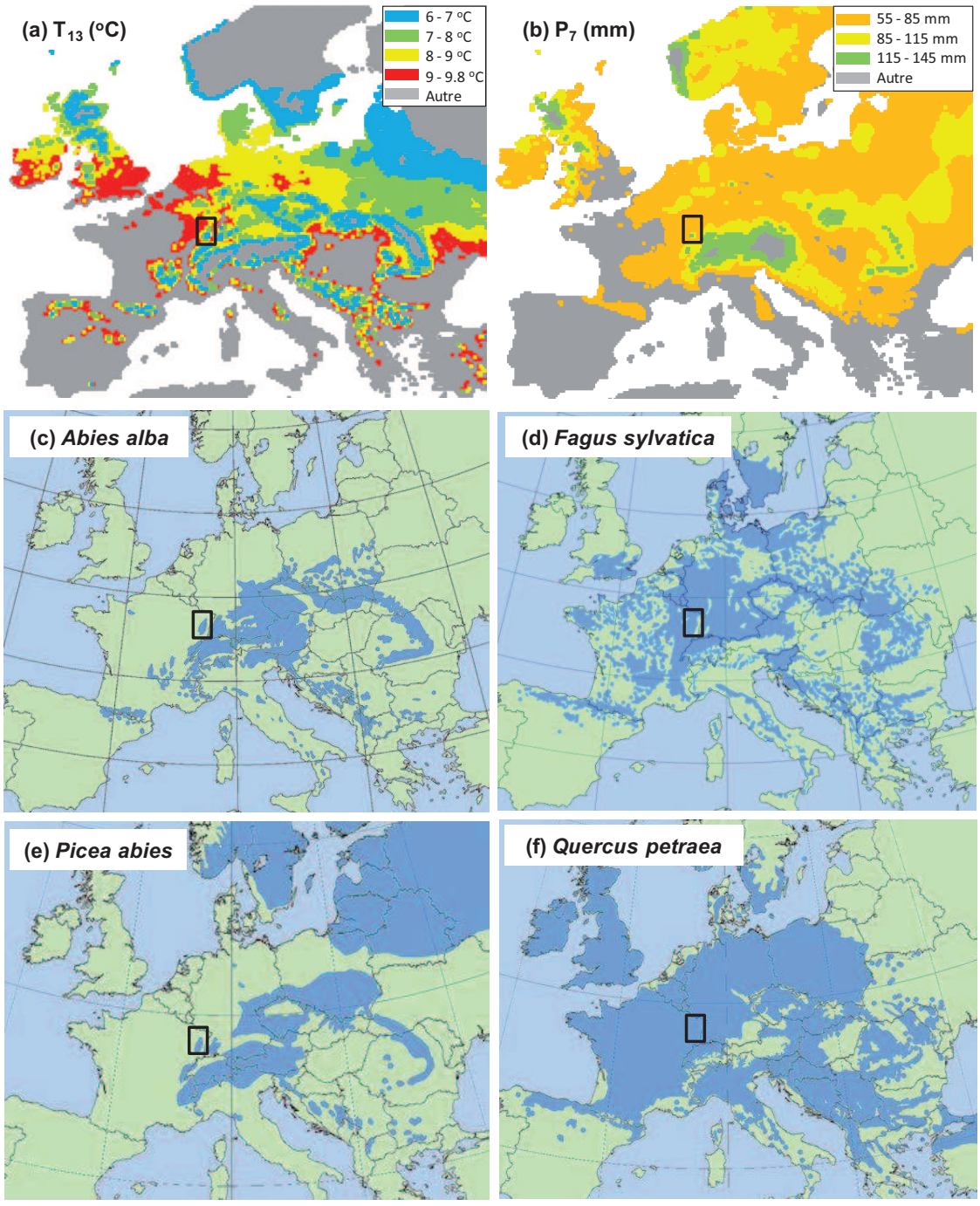


Figure 3.3.5.1 : (a-b) Aires européennes correspondant aux gammes de T_{13} et P_7 couvertes dans la zone d'étude *(Mitchell et al,. 2004) ;* ***(c-f) Aire de répartition des essences étudiées*** *(www.euforgen.org). T_{13} : température moyenne annuelle ; P_7 : précipitation de juillet. Les rectangles noirs correspondent à la zone d'étude.*

3.3.5.1.2 ESSENCES ETUDIEES

Cette étude a porté sur quatre essences européennes majeures (**Figure 3.3.5.1**) présentant des autécologies contrastées : *Abies alba* Mill., *Fagus sylvatica* L., *Picea abies* (L.) Karst., et *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Abies alba* est une essence sciaphile, présentant (i) une sensibilité forte aux froids hivernaux et à la sécheresse estivale, et (ii) un besoin élevé en humidité atmosphérique (Bert, 1993 ; Cailleret et Davi, 2011 ; Carrer et al., 2010 ; Lebourgeois et al., 2010c ; Rolland et al., 1999). *Picea abies* possède une autécologie voisine, bien que sa sensibilité aux froids hivernaux et aux sécheresses estivales soit sensiblement plus faible (Lebourgeois et al., 2010c ; Pinto et Gégout, 2005). *Fagus sylvatica* est également une essence sciaphile, dont la tolérance au stress hydrique estival est supérieure à celle de *P. abies* (Aranda et al., 1996 ; Aranda et al., 2005b ; Cailleret et Davi, 2011 ; Dittmar et al., 2006 ; Pinto et Gégout, 2005). Enfin, *Q. petraea* est une essence post-pionnière thermophile, présentant une forte sensibilité aux froids hivernaux mais une résistance élevée à la sécheresse estivale (Aranda et al., 2005b ; Bréda et al., 1993 ; Bréda et al., 1995 ; Bréda et al., 2006 ; Mérian et al., 2011).

3.3.5.1.3 STRATIFICATION CLIMATIQUE

Si l'analyse des relations cerne-climat en contexte de montagne permet généralement de couvrir une gamme large de conditions climatiques dans une zone géographique restreinte, la corrélation (i) négative entre altitude et température, et (ii) positive entre altitude et précipitation rend difficile l'étude des effets respectifs de ces deux gradients climatiques sur la sensibilité des essences forestières. Une attention particulière a donc été portée lors de l'échantillonnage des peuplements pour décorréler au mieux ces gradients. L'orientation nord-sud du Massif des Vosges se prête à cet objectif de décorrélation, grâce à l'effet de Foehn. En effet, le vent, orienté ouest-est la majeure partie de l'année, rencontre le massif perpendiculairement sur sa partie ouest, où les précipitations sont donc bien plus abondantes. Ainsi, pour une température donnée, le niveau de précipitations est très variable selon que l'on se situe dans la partie ouest (humide) ou dans la partie est du massif (zone plus sèche). De même, à température comparable, la partie sud du massif présente des précipitations plus élevées que le reste de la région (Pinto, 2006).

La variabilité climatique de la zone d'étude a été discrétisée au travers de deux gradients : (i) la température annuelle moyenne ($\mathbf{T_{13}}$) qui ne privilégie ni le froid hivernal ni la chaleur estivale dans la stratification du milieu, et (ii) le cumul des précipitations du mois de juillet ($\mathbf{P_7}$), mois le plus sec de l'année, qui donne une estimation du niveau maximal de contrainte hydrique rencontré par les arbres durant la saison de végétation. Le gradient T_{13} a été divisé en quatre classes d'amplitude 1 °C (<7, 7-8, 8-9 et >9 °C), alors que le gradient P_7 a été scindé en trois modalités d'amplitude 30 mm (<85, 85-115 et >115 mm) (**Figure 3.3.5.2**). Cette stratification a ainsi permis de décorréler au mieux les gradients thermique et hydrique en définissant 12 contextes climatiques, dont seulement 10 sont effectifs dans la zone d'étude (**Figure 3.3.5.2**).

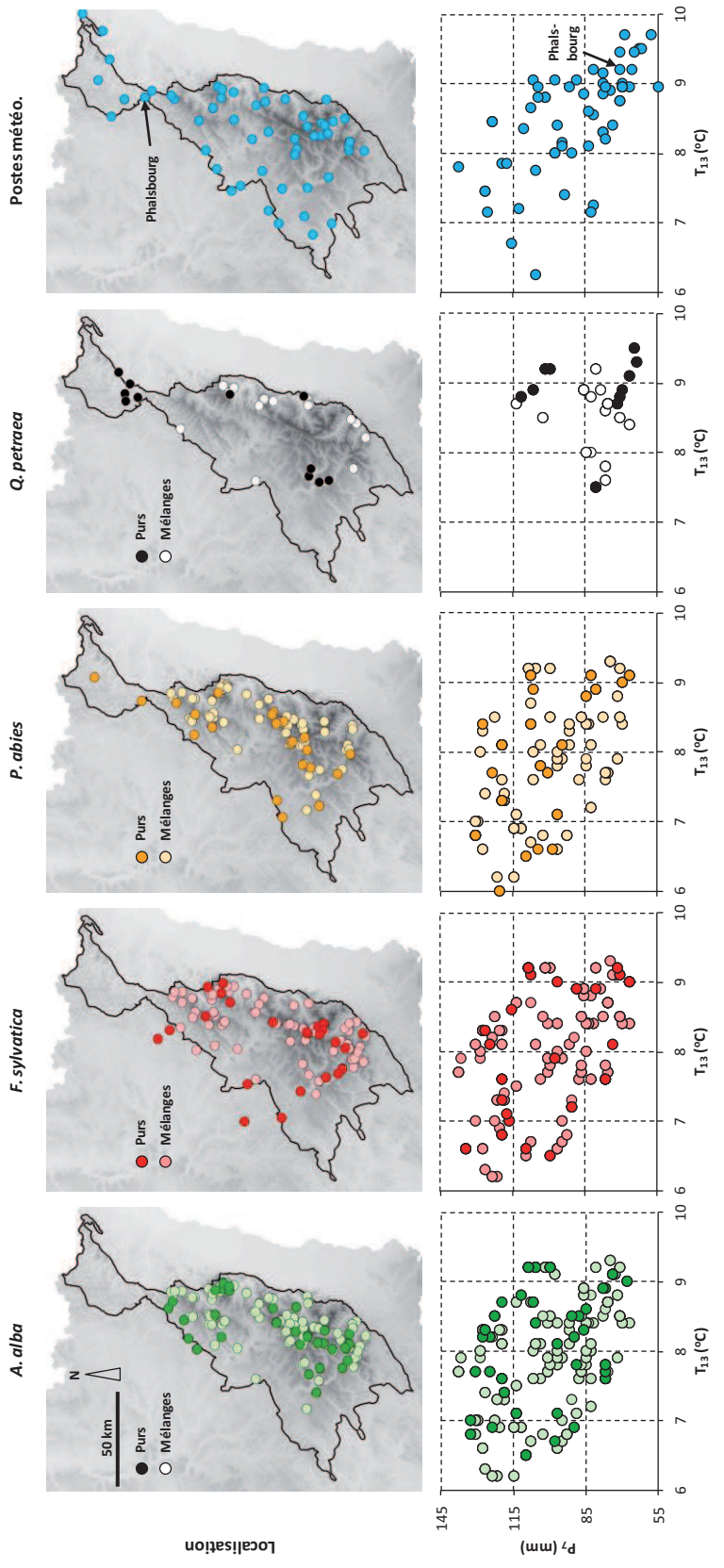


Figure 3.3.5.2 : Distribution géographique et sur les gradients T_{13} et P_7 des placettes pour chaque essence et des postes météorologiques du réseau Météo-France. *P_7 et T_{13} : gradients de stratification de la variabilité climatique de la zone d'étude.*

3.3.5.1.4 ECHANTILLONNAGE DES PEUPLEMENTS ET DES ARBRES

Le jeu de données *croissance* provient de quatre campagnes réalisées entre 1994 et 2009, pour un total de 220 placettes et 917 arbres (**cf. chapitre 2.1**) (Bergès et al., 2000 ; Franceschini et al., 2010 ; Pinto et al., 2007). Environ 35 % des placettes ont été établies en peuplements purs, et ce pour les quatre essences objectives de l'étude. Par conséquent, 65 % des placettes ont été mises en place en peuplements mélangés à deux essences (*Abies-Picea*, *Abies-Fagus*) ou à trois essences (*Abies-Fagus-Picea*, *Abies-Fagus-Quercus*) (Pinto, 2006). A chaque placette de surface 0,1 ha, 2 à 4 arbres dominants de chaque essence objective ont été carottés [une carotte par arbre (Mäkinen et Vanninen, 1999)]. Une valeur mesurée en laboratoire d'acidité (**pH**), de taux de saturation (**S/T**) et de rapport carbone/azote (**C/N**) était également disponible pour chaque placette, tout comme une estimation de la réserve utile maximale en eau du sol (**RUM**) (Bruand et al., 2003) et de la surface terrière du peuplement (**G**).

En raison de l'absence de *Q. petraea* au dessus de 750 m d'altitude dans le Massif des Vosges, l'échantillonnage de cette essence a été limité aux contextes climatiques les plus chauds et les plus secs (**Figure 3.3.5.2**) ; en revanche, l'échantillonnage des trois autres essences a couvert les 10 contextes climatiques. Au final, le plan d'analyse comportait 35 strates, c'est-à-dire 35 couples « essence objective – contexte climatique ». Le nombre d'arbres carottés par strate variait de 8 à 35, avec une majorité d'effectifs supérieurs à 15 (**Tableau 3.3.5.1**).

3.3.5.1.5 RECONSTRUCTION DES SERIES CLIMATIQUES HISTORIQUES

Les données climatiques mensuelles de température moyenne (**T**) et de précipitation (**P**) ont été obtenues à partir (i) de 60 stations Météo-France réparties sur l'ensemble des contextes climatiques et (ii) des séries homogénéisées de Phalsbourg (**Figure 3.3.5.2**). Pour obtenir de séries climatiques à la fois précises et longues, une procédure de reconstruction des séries climatiques a été appliquée pour chacun des 10 contextes climatiques. Dans un premier temps, les séries climatiques issues des postes ont été moyennées par contexte pour obtenir une estimation des conditions sur la période 1960-2000. Dans un second temps, afin de compléter ces séries pour couvrir la période 1901-2000, un modèle linéaire simple a été ajusté entre les séries moyennes issues des postes et les séries homogénéisées de Phalsbourg sur la période 1960-2000 ; ce modèle étant ensuite appliqué aux données de Phalsbourg pour reconstruire les données manquantes entre 1901 et 1959 (**Figure supplémentaire 3.3.5.1**). Cette méthode de reconstruction par équation a permis de corriger d'une part le niveau moyen du paramètre climatique estimé par l'ordonnée à l'origine du modèle linéaire, et d'autre part la variabilité interannuelle de séries estimée par la pente. Il est à noter que les coefficients de corrélation des régressions linéaires entre les séries moyennes issues des postes et les séries homogénéisées de Phalsbourg étaient élevés (en moyenne 0,82 pour les précipitations et 0,87 pour les températures) (Gomez, 2011). Cela met en évidence une forte télé-connexion entre les séries climatiques de la zone d'étude, et confirme que, si les niveaux moyens des séries varient, les signaux *haute fréquence* restent similaires (Rolland, 2002).

Tableau 3.3.5.1 : Caractéristiques d'échantillonnage et statistiques de la chronologie moyenne présentées par strate d'échantillonnage. *Ess. : essence ; r_{wp} : corrélation moyenne intra-placette ; r_{bp} : corrélation moyenne inter-placettes ; EPS :* expressed population signal *; P_7 et T_{13} : gradients de stratification de la variabilité climatique de la zone d'étude. Les cases grisées correspondent aux strates non échantillonnées.*

Ess.	Arbres / Placettes					% d'arbres carottés en peuplements purs			
	$P_7 \setminus T_{13}$	< 7	7-8	8-9	> 9	< 7	7-8	8-9	> 9
A. alba	> 115	35 / 14	35 / 16	35 / 16		20	23	43	
	85-115	35 / 15	35 / 18	35 / 18	31 / 10	26	11	31	39
	< 85		29 / 12	35 / 18	18 / 6		31	14	22
F. sylv.	> 115	28 / 10	28 / 13	33 / 12		54	29	24	
	85-115	28 / 9	35 / 14	35 / 15	23 / 8	25	20	11	30
	< 85		17 / 6	35 / 16	19 / 7		24	17	47
P. abies	> 115	25 / 9	28 / 10	14 / 7		24	29	36	
	85-115	24 / 10	34 / 13	34 / 13	14 / 4	25	26	32	29
	< 85		14 / 5	21 / 7	18 / 6		0	19	50
Q. pet.	> 115								
	85-115			22 / 7	8 / 3			32	88
	< 85		14 / 4	31 / 12	12 / 4		57	26	75

Ess.	r_{wp} / r_{bp}				EPS			
	$P_7 \setminus T_{13}$	< 7	7-8	8-9	> 9	< 7	7-8	8-9	> 9
A. alba	> 115	0.42 / 0.31	0.50 / 0.33	0.50 / 0.34		0.92	0.92	0.93	
	85-115	0.43 / 0.28	0.46 / 0.20	0.42 / 0.27	0.40 / 0.27	0.91	0.86	0.90	0.88
	< 85		0.40 / 0.28	0.43 / 0.30	0.34 / 0.13		0.90	0.92	**0.65**
F. sylv.	> 115	0.52 / 0.38	0.40 / 0.33	0.51 / 0.38		0.92	0.91	0.93	
	85-115	0.44 / 0.32	0.41 / 0.25	0.38 / 0.16	0.41 / 0.27	0.90	0.89	**0.81**	0.86
	< 85		0.40 / 0.32	0.46 / 0.20	0.41 / 0.04		0.86	0.85	**0.31**
P. abies	> 115	0.48 / 0.41	0.42 / 0.24	0.38 / 0.32		0.93	0.86	**0.84**	
	85-115	0.46 / 0.27	0.46 / 0.32	0.43 / 0.20	0.53 / 0.44	0.85	0.91	0.85	0.88
	< 85		0.42 / 0.35	0.47 / 0.31	0.47 / 0.27		0.86	0.86	**0.81**
Q. pet.	> 115								
	85-115			0.55 / 0.29	0.39 / 0.23			**0.83**	**0.58**
	< 85		0.51 / 0.36	0.56 / 0.38	0.59 / 0.38		**0.83**	0.93	**0.81**

3.3.5.1.6 CONSTRUCTION DES CHRONOLOGIES MOYENNES DE CROISSANCE

Le jeu de données *croissance* a été construit suivant la méthode exposée dans le **chapitre 2.3** de ce document. Une chronologie moyenne de croissance, supposée contenir le signal environnemental *haute fréquence* commun à tous les arbres de la strate, a donc été obtenue par contexte climatique et par essence. Les séries individuelles ont été standardisées grâce au logiciel R (R Development Core Team, 2010) et au package dplR (Bunn, 2008). Les statistiques dendrochronologiques classiques ont été calculées pour chaque strate (r_{wp}, r_{bp}, *EPS*, **cf. Encart 2.2 du chapitre 2.3**).

3.3.5.2 VARIABILITE SPATIALE DE LA CROISSANCE ET DE LA REPONSE AU CLIMAT

3.3.5.2.1 RAPPEL DES OBJECTIFS ET DES HYPOTHESES

- Analyser le comportement des quatre essences le long des gradients thermique et hydrique afin de dégager un modèle général de réponse au climat. L'hypothèse a été que la réactivité des essences aux facteurs climatiques était d'autant plus forte que le climat était limitant, avec (i) une baisse de la sensibilité au stress hydrique à mesure que les précipitations augmentaient et la température estivale baissait, et (ii) une baisse de la sensibilité aux froids hivernaux avec l'augmentation des températures ;

- Comparer la réponse au climat entre les essences et relier les différences de comportements aux traits écophysiologiques connus. Les hypothèses ont été qu'une espèce était (i) d'autant plus limitée par le froid et résistante à la chaleur estivale qu'elle était thermophile (cas de *Q. petraea*), et (ii) d'autant plus sensible à la sécheresse estivale que ses besoins en eau étaient importants (cas d'*A. alba*, *F. sylvatica*, puis *P. abies*).

3.3.5.2.2 PRECISIONS METHODOLOGIQUES

La réponse moyenne au climat sur la période 1901-2000 a été évaluée par strate au travers du calcul de fonctions de corrélation de type *Bootstrap* (Blasing et al., 1984 ; Guiot, 1991). Un jeu de 24 coefficients de corrélation *Bootstrap* (**BCC**) a ainsi été obtenu par chronologie moyenne grâce au package BootRes (Zang, 2009). Pour mettre en évidence les différences de sensibilité au climat entre les chronologies moyennes, une analyse en composante principale (ACP) a été réalisée sur les BCC (Lebourgeois et al., 2010c ; Tessier et al., 1994 ; Weber et al., 2007). L'ACP a été calculée sur la matrice de variance-covariance (ACP non-normée) puisque les séries de BCC de chaque régresseur climatique étaient de même nature et de variabilités voisines (Legendre et Legendre, 1998). Enfin, les axes étant orthogonaux, la métrique euclidienne a été retenue pour calculer les distances entre individus.

Tableau 3.3.5.2 : Caractéristiques dendrométriques et pédologiques présentées par strate d'échantillonnage. *Moyenne (écart-type). Ess. : essence ; RUM : réserve utile maximale ; S/T : taux de saturation ; C/N : rapport carbone/azote ; P_7 et T_{13} : gradients climatiques de stratification de la variabilité climatique de la zone d'étude. Les valeurs de pH, S/T et C/N correspondent à l'horizon organo-minéral A. Les cases grisées correspondent aux strates non échantillonnées.*

Ess.		Age (2000)				G				RUM			
	$P_7 \setminus T_{13}$	< 7	7-8	8-9	> 9	< 7	7-8	8-9	> 9	< 7	7-8	8-9	> 9
	> 115	122 (31)	121 (26)	138 (39)		48 (8)	48 (10)	50 (9)		82 (26)	83 (31)	91 (38)	
A. alba	85-115	111 (22)	105 (28)	106 (29)	91 (11)	51 (9)	48 (10)	46 (10)	41 (6)	78 (25)	86 (34)	94 (30)	93 (38)
	< 85		129 (44)	100 (14)	89 (28)		44 (7)	45 (9)	45 (9)		57 (36)	87 (42)	154 (34)
	> 115	169 (30)	148 (41)	149 (31)		40 (9)	42 (11)	44 (10)		75 (19)	80 (32)	73 (37)	
F. sylv.	85-115	127 (32)	103 (26)	126 (37)	119 (25)	43 (10)	43 (8)	41 (9)	35 (8)	77 (26)	87 (28)	93 (30)	106 (32)
	< 85		110 (36)	106 (21)	117 (34)		41 (6)	43 (8)	42 (9)		54 (33)	93 (37)	151 (37)
	> 115	114 (25)	120 (30)	117 (37)		50 (8)	52 (8)	56 (7)		90 (27)	90 (31)	114 (30)	
P. abies	85-115	100 (21)	100 (20)	88 (11)	83 (22)	52 (9)	54 (11)	45 (13)	41 (7)	80 (30)	89 (29)	103 (32)	90 (14)
	< 85		94 (7)	108 (12)	95 (21)		48 (8)	49 (13)	46 (11)		61 (20)	80 (37)	152 (18)
	> 115												
Q. pet.	85-115			127 (36)	157 (26)			36 (7)	39 (5)			78 (37)	45 (31)
	< 85		156 (67)	111 (26)	123 (36)		31 (5)	39 (9)	37 (9)		44 (17)	84 (31)	132 (42)

Ess.		pH				S/T				C/N			
	$P_7 \setminus T_{13}$	< 7	7-8	8-9	> 9	< 7	7-8	8-9	> 9	< 7	7-8	8-9	> 9
	> 115	4.1 (0.4)	4.3 (0.4)	4.2 (0.4)		26 (15)	26 (24)	22 (20)		19 (4)	18 (3)	18 (4)	
A. alba	85-115	4.4 (0.4)	4.3 (0.4)	4.2 (0.5)	4.1 (0.3)	43 (28)	32 (24)	25 (27)	26 (17)	18 (2)	19 (3)	17 (3)	19 (3)
	< 85		4.3 (0.6)	4.1 (0.4)	4.1 (0.2)		35 (24)	23 (18)	25 (15)		17 (1)	18 (3)	18 (3)
	> 115	4.1 (0.3)	4.5 (0.4)	4.1 (0.4)		28 (8)	36 (30)	24 (20)		19 (5)	17 (3)	18 (3)	
F. sylv.	85-115	4.5 (0.5)	4.1 (0.3)	4.2 (0.5)	4.0 (0.2)	49 (30)	25 (13)	25 (28)	25 (18)	18 (1)	18 (3)	17 (3)	18 (2)
	< 85		4.1 (0.6)	4.2 (0.6)	4.2 (0.3)		27 (23)	26 (24)	22 (13)		17 (1)	18 (3)	19 (3)
	> 115	4.1 (0.4)	4.1 (0.3)	4.4 (0.4)		31 (16)	27 (10)	36 (24)		17 (2)	18 (3)	17 (5)	
P. abies	85-115	4.3 (0.4)	4.2 (0.5)	3.9 (0.2)	4.1 (0.3)	50 (24)	32 (24)	15 (8)	27 (20)	18 (2)	19 (3)	19 (3)	19 (4)
	< 85		4.6 (0.5)	3.9 (0.3)	4.1 (0.2)		37 (24)	21 (12)	22 (11)		17 (1)	21 (5)	19 (4)
	> 115												
Q. pet.	85-115			4.3 (0.6)	4.0 (0.2)			25 (14)	20 (7)			17 (2)	21 (3)
	< 85		4.1 (0.3)	4.3 (0.5)	4.4 (0.5)		24 (5)	35 (30)	34 (18)		17 (1)	17 (4)	17 (4)

3.3.5.2.3 RESULTATS

3.3.5.2.3.1 VARIABILITE DES CONDITIONS ECOLOGIQUES ET DENDROMETRIQUES ENTRE LES STRATES

Le **Tableau 3.3.5.2** résume les caractéristiques écologiques et dendrométriques par strate d'échantillonnage (moyenne et écart-type). Pour un contexte climatique donné, les différences entre essences ont été faibles mais significatives sur les variables dendrométriques (test de comparaisons multiples de Scheffé au seuil de 5 % sur des effectifs variables). En effet, les *F. sylvatica* échantillonnés ont été sensiblement plus vieux, notamment sous climats humides (P_7 > 115) ou froids (T_{13} < 7). De même, la surface terrière (**G**) des peuplements de *Q. petraea* était plus faible (35 à 39 $m^2.ha^{-1}$) que celles des résineux *A. alba* et *P. abies* (45 à 50 $m^2.ha^{-1}$). Concernant les variables du sol, les différences ont principalement été observées entre les contextes climatiques pour une essence donnée. Si le pH et le C/N sont très homogènes entre les strates avec des valeurs proches de 4 et 18, des gradients ont été mis en évidence pour la réserve utile maximale (RUM) et le taux de saturation (S/T). La RUM a progressivement diminué des contextes chauds et secs aux contextes froids et humides, avec des valeurs de 150 mm à 80 mm. De même, le S/T était significativement corrélé au gradient de température T_{13}, avec des taux plus élevés en contextes froids (25 à 50 quand T_{13} < 8) qu'en contextes chauds (15 à 35 quand T_{13} > 8).

3.3.5.2.3.2 STATISTIQUES DESCRIPTIVES DES CHRONOLOGIES MOYENNES

Quelle que soit la strate, la corrélation moyenne intra-placette (r_{wp}) a toujours été plus forte que la corrélation moyenne inter-placette (r_{bp}), avec des valeurs de r_{wp} 1,5 à 2 fois supérieures (**Tableau 3.3.5.1**). Pour une essence donnée, aucune tendance significative n'a été trouvée entre r_{wp} et les gradients climatiques T_{13} et P_7. En revanche, *Q. petraea* a montré des r_{wp} plus élevées que les autres essences, avec des valeurs souvent supérieures à 0,55, contre 0,35-0,50 pour *A. alba*, *F. sylvatica* et *P. abies*. Concernant r_{bp}, les quatre essences montrent des gammes de valeurs similaires, variant le plus souvent de 0,25 à 0,38. Aucune tendance avec T_{13} et P_7 n'a été trouvé pour *Q. petraea* et *P. abies*, alors qu'*A. alba* et *F. sylvatica* présentaient des valeurs sensiblement plus faibles en contextes chauds et secs (T_{13} > 8 et P_7 < 115).

La majeure partie des EPS couvrait la gamme 0,85-0,93, avec cependant 9 strates sur 35 (dont 4 sur 5 pour *Q. petraea)* pour lesquelles la valeur était inférieure au seuil de 0,85 (Wigley et al., 1984). Ces faibles EPS ont été rencontrées pour des strates présentant soit un effectif inférieur à 20 arbres (cas de *Q. petraea*), soit une corrélation moyenne inter-placette inférieure à 0,2 (cas de *F. sylvatica* et *P. abies*). Même si les tendances n'ont pas été significatives au seuil de 5 %, les valeurs d'EPS ont sensiblement augmenté pour *F. sylvatica* et *P. abies* entre les contextes chauds et secs et les contextes froids et humides.

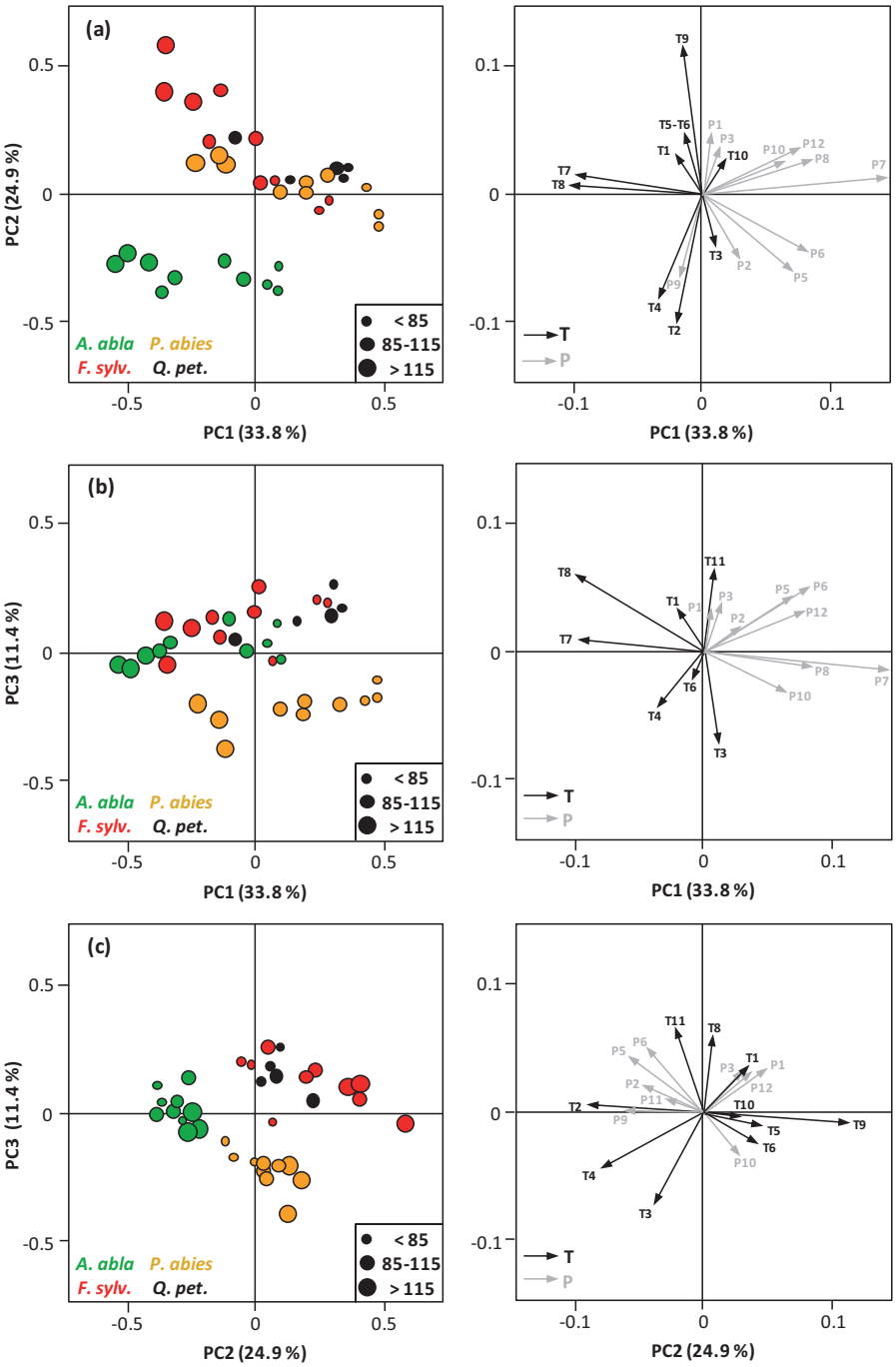


Figure 3.3.5.3 : Projection des 35 strates (gauche) et des 24 régresseurs climatiques (droite) sur les plans PC1-PC2 (a), PC1-PC3 (b) et PC2-PC3 (c) *définis par l'analyse en composantes principales des coefficients de corrélations* Bootstrap *calculés sur la période 1901-2000. La couleur des points dépend de l'essence et le diamètre de la modalité du gradient de stratification* P_7*. Flèches noires : températures (T) ; flèches grises : précipitations (P). Les mois sont indiqués par un numéro (*e.g. *1 : janvier, 2 : février).*

3.3.5.2.3.3 SENSIBILITE AU CLIMAT MOYENNE SUR LE 20EME SIECLE

Les trois premières composantes (PC1, PC2 et PC3) portaient respectivement 33,8, 24,9 et 11,4 % de l'inertie totale du nuage de points (somme : 70,1 %). Le premier axe révèle que la variation de la sensibilité dépendait fortement du niveau de précipitation quelle que soit l'essence, exceptée *Q. petraea* qui couvrait une gamme réduite de climats (**Figure 3.3.5.3a-b**). Les chronologies moyennes établies en conditions humides (P_7 > 115 mm) avaient des coordonnées factorielles négatives, à l'inverse de celles établies en contextes secs (P_7 < 85 mm) qui présentaient des coordonnées positives. Aucune organisation des points selon le gradient thermique T_{13} n'a été mise en évidence. Les principales variables climatiques corrélées à PC1 ont été les précipitations de mai à août, et d'octobre et décembre (corrélations positives). Pour ces régresseurs, les BCC augmentaient avec la baisse de P_7 : (i) les corrélations ont été de moins en moins négatives pour P10, (ii) sont passées de valeurs négatives à positives pour P12, P5, P7 et P8 (P8 : *A. alba* et *F. sylvatica* uniquement), et (iii) se sont renforcées positivement pour P6 et P8 (P8 : *P. abies* et *Q. petraea* uniquement) (**Figure supplémentaire 3.3.5.2**). A l'inverse, les températures de juillet et août sont négativement corrélées à cet axe : les BCC ont baissé conjointement au niveau de P_7 pour passer de valeurs positives à négatives en juillet, et devenir de moins en moins positives en août.

Les trois axes PC1, PC2 et PC3 ont montré que la sensibilité au climat variait également entre les essences. Sur l'axe PC1, *A. alba* présentait systématiquement des coordonnées factorielles plus négatives que *F. sylvatica*, suivi par *P. abies* et *Q. petraea* (**Figure 3.3.5.3a-b**). Ainsi, pour une modalité de P_7 donnée, les BCC de P12, P5, P6, P7 et P8 ont été sensiblement inférieurs (*i.e.* moins positives ou plus négatives) pour *A. alba* par rapport à *F. sylvatica*, puis à *P. abies* et *Q. petraea* (**Figure supplémentaire 3.3.5.2**). La tendance inverse a été observée pour les températures de juillet et août, avec des corrélations supérieures pour *A. alba*. Le second axe était corrélé positivement à T9 et négativement à P9, T2 et T4 (**Figure 3.3.5.3b-c**). Celui-ci discriminait nettement *A. alba* qui est apparu très sensible aux conditions de septembre de l'année précédente, avec des corrélations négatives à la température et positives aux précipitations. Cette essence s'est aussi distinguée par une croissance radiale positivement corrélée aux températures de février et d'avril, alors que les autres espèces montraient des BCC proches de 0 (*P. abies*) ou sensiblement négatifs (*F. sylvatica* et *Q. petraea*). Le plan PC2-PC3 a permis de séparer les résineux des feuillus, cette différence étant principalement portée par la réponse aux températures de mars et d'avril. Les résineux ont été caractérisés par des BCC majoritairement positifs bien que non significatifs, alors que les corrélations des feuillus ont été strictement négatives, et parfois significatives en mars pour *Q. petraea* et en avril pour *F. sylvatica*. Enfin, l'axe PC3 a isolé *P. abies* des autres essences, cette espèce présentant un comportement particulier en octobre, avec des BCC négatifs.

3.3.5.2.4 DISCUSSION

3.3.5.2.4.1 PERTINENCE DU JEU DE DONNEES UTILISE

Les relations cerne-climat apparaissent sensibles aux variations de statut social (Martin-Benito et al., 2008 ; Mérian et Lebourgeois, 2011b ; Piutti et Cescatti, 1997 ; Rathgeber et al., 2011), d'âge (Carrer et Urbinati, 2004 ; Penuelas, 2005 ; Vieira et al., 2009) et de densité de peuplement

(Kohler et al., 2010 ; Martin-Benito et al., 2010 ; Misson et al., 2003 ; Perez-de-Lis et al., 2011). Le protocole de sélection des placettes échantillonnées (peuplements matures et réguliers) et des arbres carottés (dominants) a permis de contrôler au mieux l'effet « âge », *i.e.* les changements de physiologie des arbres (Bert et al., 1997 ; Rossi et al., 2008), ainsi que les variations microclimatiques inter-arbre liées à la stratification de la canopée (Aussenac, 2000 ; Thomas, 2010). Dans le jeu de données utilisé, l'homogénéité des âges et des surfaces terrières des peuplements entre les strates d'échantillonnage (**Tableau 3.3.5.2**) a limité la confusion des effets climatiques avec les effets précédemment exposés. Il est cependant nécessaire de rappeler ici que les caractéristiques dendrométriques des peuplements (surface terrière) et des arbres (dominance) sont instables dans le temps (Seynave, 1999), et que l'homogénéité observée en 2000 ne vaut certainement pas pour l'ensemble du 20ème siècle.

De même, la croissance radiale et la réponse des essences forestières au climat peuvent être modulées par les conditions écologiques locales, et notamment pédologiques (Bergès et al., 2008 ; Lebourgeois et al., 2000 ; Lebourgeois et al., 2005 ; Moir et al., 2011 ; Rozas et al., 2011). Dans notre étude, environ 70 % des arbres ont été carottés en peuplements mélangés (**Tableau 3.3.5.1**), ce qui a permis de fixer les conditions de sol et de limiter les confusions des facteurs « fertilité » et « espèce ». De plus, les descriptions pédologiques et les analyses de sol en laboratoire ont permis de quantifier finement la variabilité de la fertilité (pH, S/T et C/N) et de la réserve utile maximale (RUM) entre les contextes climatiques pour une essence donnée. Si le pH et le C/N présentaient des valeurs stables, le S/T et la RUM était d'autant plus élevée que le climat était chaud et sec (**Tableau 3.3.5.2**).

Enfin, la variation du nombre d'arbres carottés entre les strates introduit un biais dans l'estimation de la force (i) du signal commun contenu dans la chronologie maîtresse (Cook et Kairiukstis, 1990 ; Fritts, 1976 ; Mäkinen et Vanninen, 1999) et (ii) des relations cerne-climat, avec des corrélations d'autant plus élevées que le nombre d'arbres est important (Mérian et Lebourgeois, 2011a). Notre jeu de données présentait des effectifs variables entre les strates (entre 14 et 35 majoritairement), avec des valeurs plus faibles pour (i) les contextes climatiques chauds et secs et (ii) *Q. petraea* (**Tableau 3.3.5.1**). En contexte tempéré, Mérian et Lebourgeois (2011a) ont mis en évidence que ce biais était limité pour des tailles d'échantillon supérieures à 15. De plus, dans la présente étude, la magnitude du biais a été réduite au sein de chaque strate par la répartition des arbres carottés dans plusieurs placettes (**Tableau 3.3.5.1**) (Mérian et al., soumis).

3.3.5.2.4.2 COHERENCE DES SERIES INDIVIDUELLES DE CROISSANCE ET DU SIGNAL DE LA CHRONOLOGIE MOYENNE

L'estimation des corrélations moyennes intra-placette (r_{wp}) et inter-placette (r_{bp}) n'est pas biaisée par la taille de l'échantillon (Mérian et al., soumis) et sont donc des informations directement interprétables sur la force du signal commun aux arbres d'une strate donnée. r_{wp} a toujours été supérieur à r_{bp}, confirmant que le signal commun aux chronologies de deux arbres d'une même placette est plus fort que le signal commun à deux arbres de placette différentes (Briffa et Jones, 1990 ; Fritts, 1976). Pour une essence donnée, r_{wp} ne présentait pas de corrélation significative avec les gradients climatiques T_{13} et P_7, (**Tableau 3.3.5.1**). Ce résultat est inattendu car de précédentes études ont mis en évidence que la force du signal commun augmentait sous climat

limitant (Andreu et al., 2007 ; Briffa et Jones, 1990 ; Douglass, 1939 ; Schulman, 1937). De tels résultats tendent à conclure que, sur la gamme de conditions couverte, l'intensité de la contrainte environnementale est restée stable dans l'espace ; l'analyse du r_{wp} ne permettant cependant pas de définir précisément les causes de cette variation commune de croissance (Mäkinen et Vanninen, 1999). En revanche, *Q. petraea* a montré des r_{wp} plus élevés que les autres essences, le signal inter-arbre étant généralement plus cohérent pour les espèces héliophiles que les espèces sciaphiles (Mérian et Lebourgeois, 2011a, 2011b ; Piutti et Cescatti, 1997). Concernant r_{bp}, les quatre essences ont montré des gammes de valeurs similaires, sans relation avec T_{13} et P_7. La valeur particulièrement faible en contexte chaud et sec pour *F. sylvatica* (0,04) peut être reliée à l'éloignement géographique des placettes et à leur échantillonnage en dehors de la zone d'étude (**Figure 3.3.5.2**). De telles distances entre les peuplements peuvent impliquer des différences fortes dans la gestion sylvicole et de patrimoine génétique (Petit et al., 2002).

La plupart des EPS était supérieure au seuil de 0,85 défini par Wigley et al. (1984), indiquant que le signal contenu dans les chronologies moyennes était suffisamment proche du signal théorique de la population échantillonnée pour que celles-ci puissent être utilisées pour des analyses dendroécologiques (Cook et Kairiukstis, 1990 ; Wigley et al., 1984). Malgré tout, l'EPS ne dépassait pas ce seuil dans neuf strates pour lesquelles (i) le signal commun inter-placette était faible (*A. alba* et *F. sylvatica*), ou (ii) le faible effectif ne permettait pas de réduire le bruit de la chronologie moyenne (*P. abies* et *Q. petraea*) (Briffa et Jones, 1990 ; Mérian et Lebourgeois, 2011a).

3.3.5.2.4.3 REPONSE MOYENNE AU CLIMAT

3.3.5.2.4.3.1 UNE FORTE MODULATION PAR LE NIVEAU DE PRECIPITATION

Quelle que soit l'essence considérée (exceptée *Q. petraea* pour laquelle seulement 5 contextes climatiques ont été échantillonnés), la sensibilité au climat sur la période 1901-2000 a plus fortement varié le long du gradient hydrique P_7 que du gradient thermique T_{13} (**Figure 3.3.5.3a**). Ces résultats confirment qu'en contexte tempéré, même si les froids hivernaux exceptionnels jouent un rôle important sur la largeur de cerne (*e.g.* 1956, 1985, 1995), la variation spatiale ou temporelle de la réponse au climat des arbres dépend davantage des caractéristiques du régime hydrique que de celles des températures (Friedrichs et al., 2009 ; Lebourgeois et al., 2005 ; Lebourgeois et al., 2010c ; Mérian et al., 2010 ; Mérian et al., 2011 ; Pinto et Gégout, 2005 ; Scharnweber et al., 2011). Pour un contexte hydrique donné, l'absence de variations de sensibilité au climat le long du gradient thermique T_{13} semble difficile à expliquer (**Figure 3.3.5.3**). En effet, l'effet négatif des froids hivernaux sur la croissance radiale est supposé augmenter avec la baisse des températures moyennes (Cailleret et Davi, 2011 ; D'Arrigo et al., 2008 ; Neuwirth et al., 2007). Dans notre analyse, les corrélations cerne-température en hiver étaient généralement non-significatives, notamment d'octobre à février (**Figure supplémentaire 3.3.5.2**). Ces résultats tendent à conclure que le froid hivernal n'est pas, en moyenne, un facteur limitant la croissance des arbres dans le Massif des Vosges, même dans les contextes les plus contraignants (T_{13} < 7 °C).

La variation de la sensibilité au climat le long du gradient hydrique P_7 s'est principalement exprimée en été (juillet et août), mais aussi en mai et juin pour *F. sylvatica*, confirmant le rôle central du bilan hydrique de fin de printemps pour cette essence (Dittmar et al., 2003 ; Lebourgeois

et al., 2005 ; Piutti et Cescatti, 1997 ; Scharnweber et al., 2011). La baisse des précipitations a entrainé des corrélations cerne-climat (i) de plus en plus positives avec les précipitations et (ii) de plus en plus négatives (ou de moins en moins positives) avec les températures, impliquant une plus forte régulation de la croissance par le stress hydrique durant la saison de végétation (Bréda et Badeau, 2008 ; Bréda et al., 2006 ; Dobbertin, 2005 ; Rennenberg et al., 2006). En effet, la plupart des années caractéristiques observées en Europe coïncide avec des anomalies hydriques estivales (Cufar et al., 2008 ; Kelly et al., 2002 ; Kelly et al., 1989 ; Lebourgeois, 1996 ; Lebourgeois et al., 2010c ; Mérian et al., 2010 ; Popa et Kern, 2009). D'un point de vue écophysiologique, les stress hydriques estivaux impliquent une baisse de la turgescence cellulaire (Aranda et al., 2005a ; Leuschner et al., 2001 ; Thomas et Gausling, 2000), un hausse de l'embolie du xylème (Cochard et al., 1992 ; Cruiziat et al., 2002 ; Köcher et al., 2009 ; Rice et al., 2004), et au final une baisse de l'activité photosynthétique et de la croissance (Bréda et Badeau, 2008 ; Bréda et al., 2006 ; Granier et al., 2007).

Dans les contextes humides (P_7 > 85 mm), *A. alba*, *F. sylvatica* et *P. abies* ont cependant présenté des corrélations négatives avec les précipitations de juillet et août. L'inversion de signe des BCC avec l'augmentation des apports en eau a été fréquemment observée à travers l'Europe (Dittmar et Elling, 1999 ; Dittmar et al., 2003 ; Mäkinen et al., 2002 ; Toromani et al., 2011). Dittmar et Elling (1999) ont d'ailleurs mis en évidence le rôle positif du rayonnement direct sur la croissance radiale de *F. sylvatica* à haute altitude (*i.e.* sous climat humide mais également froid), ce qui pourrait expliquer l'effet négatif des précipitations estivales souvent associées à de fortes couvertures nuageuses et à une diminution de l'activité photosynthétique (Rozas et al., 2011). De même, les corrélations avec les précipitations automnales et hivernales (octobre à mars) sont passées de valeurs généralement positives en contextes secs à négatives en contextes humides. En contexte sec, ces résultats confirment l'importance des apports en eau précédant la saison de végétation (Andreu-Hayles et al., 2011 ; Andreu et al., 2007 ; Cedro, 2007 ; Dittmar et al., 2003 ; Martin-Benito et al., 2008 ; Martin-Benito et al., 2010 ; Mérian et al., 2011) pour reconstituer les réserves hydriques du sol et retarder le stress hydrique estival (Lebourgeois et al., 2005). En contexte humide, ils peuvent révéler une baisse du taux de photosynthèse hivernale chez les résineux en lien avec une forte couverture nuageuse (Guehl, 1985 ; Lebourgeois, 2000 ; Piao et al., 2008).

3.3.5.2.4.3.2 VARIABILITE INTERSPECIFIQUE

Les trois axes retenus dans l'ACP ont souligné de fortes différences de réponse au climat entre les essences (**Figure 3.3.5.3a**). Le premier axe a révélé que, pour une modalité de P_7 donnée, les corrélations aux précipitations durant la saison de végétation étaient moins positives (ou plus négatives) pour *A. alba*, suivi par *F. sylvatica*, *Q. petraea* et *P. abies* (**Figure supplémentaire 3.3.5.2**). A l'inverse, *A. alba* a montré systématiquement les corrélations les plus positives (ou moins négatives) avec les températures de juillet et août. Ainsi, en contexte sec (P_7 < 85 mm), *A. alba* semble être l'essence la moins sensible au stress hydrique, suivie par les deux feuillus et enfin *P. abies*. En contexte humide (P_7 > 115 mm), la croissance radiale de *P. abies* et *F. sylvatica* est nettement moins affectée par l'effet négatif des précipitations automnales, hivernales et de fin de saison de végétation (juillet et août) que celle d'*A. alba*. Ces résultats tendent à conclure que (i) *A. alba* serait une essence moins exigeante en eau que *F. sylvatica* et *Q. petraea*, et que (ii) *P. abies*

serait l'espèce la plus sensible au déficit hydrique. Ce dernier point est généralement confirmé par la bibliographie (Guehl, 1985 ; Lebourgeois, 2007 ; Piedallu et al., 2009 ; Pinto et Gégout, 2005), même si une étude multispécifique a mis en évidence que la vulnérabilité à la cavitation de *P. abies* lors de fortes sécheresses était moins élevée que celles de *Q. petraea* et *F. sylvatica* (Bréda et al., 2006). De plus, *P. abies* semble être moins économe en eau qu'*A. alba* du fait d'une régulation plus tardive de la transpiration (Desplanque et al., 1998 ; Guehl, 1985), ce qui rendrait cette essence plus sensible aux faibles précipitations. En revanche, la moindre sensibilité d'*A. alba* au stress hydrique estival par rapport aux deux feuillus est surprenante et contradictoire avec de précédentes études (Badeau et al., 2007 ; Bouriaud et Popa, 2009 ; Cailleret et Davi, 2011 ; Kern et Popa, 2007 ; Lebourgeois et al., 2011 ; Lebourgeois et al., 2010c ; Piedallu et al., 2009). Une piste envisageable pour expliquer ce résultat serait que la plupart des arbres de notre étude ont été carottés en peuplements mélangés (**Tableau 3.3.5.1**). En effet, de récentes analyses ont montré que la production d'un peuplement pouvait être supérieure en peuplements mélangés (Kelty et al., 1992 ; Pinto et al., 2008 ; Pretzsch et al., 2010 ; Rio et Sterba, 2009 ; Vallet et Perot, 2011), en lien avec une meilleure utilisation des ressources du milieu (*i.e.* soit des besoins différents entre essences, soit des zones de prospection différentes notamment pour la lumière et l'eau du sol) (Ellern et al., 1970 ; Nishimura et al., 2003 ; Rothe et Binkley, 2001 ; Tilman, 2004 ; Vandermeer, 1989 ; Wilson et Tilman, 1995). Cette hypothèse a été testée en construisant une chronologie de croissance par contexte climatique pour les peuplements purs et mélangés (**Figure 3.3.5.2**). Les relations cerne-climat ont effectivement révélé une sensibilité plus faible au stress hydrique estival pour *A. alba* en peuplement mélangé, alors qu'aucun comportement général n'a pu être mis en évidence pour les autres essences (**Figures supplémentaires 3.3.5.3 et 3.3.5.4**). Par exemple, sur l'ensemble des contextes climatiques, la corrélation entre la croissance et les précipitations de juin était en moyenne de 0,22 en peuplement pur, contre 0,15 en mélange (**Figure supplémentaire 3.3.5.4**). **Mais le faible nombre d'arbres utilisés pour construire la chronologie moyenne de croissance par contexte climatique et type de peuplement (7 à 9 arbres répartis dans 3 placettes) ne permet pas le contrôle fin des facteurs environnementaux (notamment ceux relatifs au sol et à l'exposition) ni une estimation fiable du signal climatique** (Mérian et Lebourgeois, 2011a ; Mérian et al., soumis). Pour ces raisons, ces différences doivent être interprétées avec prudence, car il n'est pas à exclure qu'elles soient dépendantes d'un biais d'échantillonnage (Mérian et al., en préparation).

Le second axe de l'ACP a discriminé *A. alba* des autres essences (**Figure 3.3.5.3a**), cette espèce présentant une croissance fortement dépendante des conditions du mois de septembre de l'année précédente (**Figure supplémentaire 3.3.5.2**). L'importance des arrière-effets climatiques chez *A. alba* dans la formation du cerne, et notamment du bois initial, est connue (Bert, 1993 ; Bronisz et al., 2010 ; Carrer et al., 2010 ; Elling et al., 2009 ; Lebourgeois, 2007 ; Lebourgeois et al., 2010c ; Macias et al., 2006 ; Rolland et al., 1999) et souvent mise en relation avec les dynamiques saisonnières de mises en réserve d'hydrates de carbone et d'élongation racinaires (Barbaroux et Bréda, 2002). Ainsi, un mois de septembre frais et pluvieux pourrait mettre fin au stress hydrique estival et favoriser la reprise de l'activité photosynthétique et la production / stockage de composés carbonés (Dickson et Tomlinson, 1996 ; Sanz Perez et al., 2007 ; Siam et al., 2009). Enfin, le plan PC2-PC3 a nettement discriminé les feuillus des résineux (**Figure 3.3.5.3c**), ces derniers présentant des corrélations positives aux températures de février à avril. La stimulation de la

croissance radiale par la chaleur hivernale peut s'expliquer par la possible reprise d'une activité photosynthétique chez les résineux sempervirents, et notamment *A. alba* (Guehl, 1985). La chaleur hivernale permet également de réduire l'embolie (Cochard et al., 2001 ; Maherali et al., 2004), d'avancer le début de la saison de végétation (Ducousso et al., 1996 ; Lebourgeois et al., 2010b ; Vitasse et al., 2009), et au final de favoriser la production d'un cerne large.

3.3.5.3 INSTABILITE TEMPORELLE DE LA SENSIBILITE AU CLIMAT

3.3.5.3.1 RAPPEL DES OBJECTIFS ET DES HYPOTHESES

- Mettre en évidence d'éventuelles dérives sur le siècle dernier de la sensibilité au climat et analyser la stabilité de ces tendances le long des gradients climatiques. Les hypothèses ont été que la hausse progressive des températures au cours du 20ème siècle s'était traduite par (i) une levée de contrainte thermique hivernale dans les contextes les plus froids, et (ii) un renforcement de la contrainte thermique estivale en contexte chaud, accompagné d'une hausse de la sensibilité aux précipitations, en lien avec une plus forte demande en eau des arbres ;

- Relier l'instabilité des relations cerne-climat à l'instabilité climatique. L'hypothèse a été que la principale cause de la variation temporelle de sensibilité au climat était la variation du climat, laissant présager un fort synchronisme entre les tendances climatiques et les tendances des corrélations cerne-climat.

3.3.5.3.2 PRECISIONS METHODOLOGIQUES

La variation temporelle des relations cerne-climat a été quantifiée par le calcul de fonctions de corrélation mobiles avec une largeur de fenêtre de 50 ans (Biondi, 1997 ; Biondi et Waikul, 2004), soit 51 périodes (de 1901-1950 à 1951-2000). Pour chacune d'elles, les caractéristiques climatiques moyennes ont été calculées : la valeur moyenne du paramètre climatique (**MV**) et son écart-type (**SD**) (Lebourgeois et al., 2011 ; Mérian et al., 2011). La significativité des tendances des séries temporelles de BCC, MV et SD ont été évalués par un test des rangs de Spearman (Myers et Well, 2003). Le décalage dans le temps d'une année implique que deux périodes successives possèdent 49 années communes, induisant une forte auto-corrélation des séries. Pour limiter le risque de conclure à des tendances significatives qui seraient principalement liées à cette dépendance élevée, la probabilité critique a été fixée à 10^{-4}. Ce seuil de *p*-value semble être un bon compromis entre limiter les tendances faussement significatives et appliquer un test trop strict (**Figure supplémentaire 3.3.5.6**).

La cohérence entre l'instabilité climatique et l'instabilité de la sensibilité au climat a été quantifiée en ajustant une régression linéaire simple entre la série de BCC et les séries de MV et SD. Suite au fort synchronisme des tendances climatiques observées dans la moitié nord de la France par Mérian et al. (2011), une attention particulière a été portée à la quantification de la force du signal commun des séries de BCC, MV et SD entre les contextes climatiques. Pour cela, des statistiques dendrochronologies « classiques » de description du signal des chronologies d'indices de croissance ont été appliquées à ces séries. Les valeurs de $\boldsymbol{r_{tot}}$ et d'**EPS** [**cf. chapitre 2.3**, Briffa et

Jones(1990)] ont donc été calculées pour les séries de BCC (r_{totBCC}, EPS_{BCC}), MV (r_{totMV}, EPS_{MV}) et SD (r_{totSD}, EPS_{SD}). Ces valeurs sont présentées dans le **Tableau 3.3.5.3**.

Régresseur	MV	SD	*A. alba*	*F. sylv.*	*P. abies*	*Q. pet.*
T9	0,87 / 0,98	0,85 / 0,98	0,51 / 0,90	0,51 / 0,90	0,43 / 0,87	**0,50 / 0,80**
T10	0,92 / 0,99	0,77 / 0,97	0,94 / 0,99	0,67 / 0,95	0,87 / 0,98	**0,54 / 0,82**
T11	0,96 / 1,00	0,72 / 0,96	0,71 / 0,96	0,72 / 0,96	0,75 / 0,96	0,82 / 0,95
T12	0,99 / 1,00	0,66 / 0,95	0,60 / 0,93	0,63 / 0,94	0,64 / 0,94	0,89 / 0,97
T1	0,98 / 1,00	0,63 / 0,94	*0,96 / 1,00*	0,51 / 0,90	0,54 / 0,91	0,71 / 0,91
T2	0,90 / 0,99	0,97 / 1,00	0,75 / 0,96	0,78 / 0,97	0,47 / 0,89	0,62 / 0,87
T3	0,75 / 0,96	0,99 / 1,00	0,67 / 0,95	0,68 / 0,95	0,88 / 0,99	0,68 / 0,89
T4	0,93 / 0,99	0,60 / 0,93	0,46 / 0,88	0,39 / 0,85	0,40 / 0,86	**0,54 / 0,82**
T5	*0,98 / 1,00*	0,75 / 0,96	0,91 / 0,99	0,79 / 0,97	0,75 / 0,96	**0,53 / 0,82**
T6	0,88 / 0,99	0,97 / 1,00	0,63 / 0,94	0,85 / 0,98	0,64 / 0,94	0,81 / 0,95
T7	0,97 / 1,00	0,78 / 0,97	0,55 / 0,92	0,45 / 0,88	0,78 / 0,97	0,78 / 0,94
T8	0,79 / 0,97	0,63 / 0,94	0,65 / 0,94	0,68 / 0,95	0,48 / 0,89	**0,47 / 0,78**
P9	0,92 / 0,99	0,64 / 0,94	0,75 / 0,96	0,40 / 0,86	0,54 / 0,91	**0,51 / 0,80**
P10	0,80 / 0,97	0,60 / 0,93	0,50 / 0,90	0,75 / 0,96	0,52 / 0,91	0,68 / 0,90
P11	0,63 / 0,94	0,59 / 0,93	0,55 / 0,92	0,77 / 0,97	0,56 / 0,92	0,80 / 0,94
P12	0,86 / 0,98	0,63 / 0,94	0,82 / 0,98	0,77 / 0,97	0,74 / 0,96	0,76 / 0,93
P1	0,53 / 0,91	*0,54 / 0,91*	0,73 / 0,96	0,55 / 0,92	0,38 / 0,85	**0,46 / 0,77**
P2	0,76 / 0,97	0,89 / 0,99	0,56 / 0,92	0,65 / 0,94	0,75 / 0,96	0,69 / 0,90
P3	0,76 / 0,97	0,67 / 0,95	0,66 / 0,95	*0,43 / 0,87*	0,60 / 0,93	0,66 / 0,89
P4	0,82 / 0,98	0,59 / 0,93	0,81 / 0,97	0,55 / 0,92	0,53 / 0,91	0,85 / 0,96
P5	0,67 / 0,95	0,70 / 0,96	0,39 / 0,85	0,58 / 0,93	0,51 / 0,90	**0,46 / 0,77**
P6	0,61 / 0,93	0,73 / 0,96	0,58 / 0,92	0,52 / 0,91	0,72 / 0,96	0,63 / 0,87
P7	0,92 / 0,99	0,81 / 0,97	0,71 / 0,96	0,60 / 0,93	0,71 / 0,96	0,85 / 0,96
P8	0,81 / 0,97	0,57 / 0,92	0,70 / 0,95	0,46 / 0,89	0,42 / 0,87	**0,52 / 0,82**
Moy. T	0,91 / 0,99	0,78 / 0,97	0,70 / 0,95	0,64 / 0,93	0,64 / 0,93	0,66 / 0,88
Moy. P	0,76 / 0,96	0,66 / 0,94	0,65 / 0,94	0,59 / 0,92	0,58 / 0,92	0,66 / 0,88

Tableau 3.3.5.3 : Statistiques dendrochronologies « classiques » de description du signal appliquées aux séries climatiques (MV et SD) et séries de BCC présentées par essence*. Les valeurs sont présentées comme r_{tot} / EPS. r_{tot} : corrélation moyenne inter-série ; EPS :* expressed population signal *; MV : séries de valeurs moyennes des régresseurs climatiques ; SD : séries des écart-types des régresseurs climatiques ; T : température ; P : précipitation. Les mois sont indiqués par un numéro (*e.g. *1 : janvier, 2 : février). Les valeurs sont en gras quand l'EPS est inférieur à 0,85. Les valeurs en italiques indiquent les cas détaillés dans la* ***Figure supplémentaire 3.3.5.5****.*

3.3.5.3.3 RESULTATS

3.3.5.3.3.1 INSTABILITE CLIMATIQUE (MV ET SD)

L'analyse de la force du signal commun aux séries de MV et SD a révélé une cohérence élevée entre les contextes climatiques (**Tableau 3.3.5.3**, **Figure supplémentaire 3.3.5.5a-b**). La corrélation moyenne inter-série (r_{tot}) variait de 0,53 à 0,99, avec des valeurs plus fortes pour les températures que pour les précipitations (moyennes respectives de 0,85 et 0,71). De même, r_{tot} a été plus élevé pour MV que pour SD (0,84 contre 0,72). Les EPS étaient ainsi très proches de 1, avec une valeur minimale de 0,91 observée pour les précipitations de janvier (**Figure supplémentaire 3.3.5.5a-b**). Le sens et l'intensité des variations du climat étant ainsi hautement similaires entre les contextes, les tendances ont été présentées à l'échelle du Massif des Vosges dans la suite de ce travail.

MV et SD ont évolué significativement pour respectivement 17 et 19 régresseurs climatiques sur 24 (**Figure 3.3.5.4**). Que ce soit pour MV ou SD, la majorité des instabilités au cours du 20ème siècle n'a pas dépassé 0,6 °C pour les températures, et 30 mm pour les précipitations. Pour un mois donné, une hausse des températures a souvent été accompagnée d'une baisse des précipitations, et inversement (**Figure 3.3.5.4**). De plus, le signe des tendances significatives de MV et SD ont été identiques pour les précipitations, et cohérents pour les températures de mai à août. D'une façon générale, le climat est devenu plus chaud et sec en automne (septembre à novembre ; +0,1 à 0,3 °C, -9 à -18 mm), avec une baisse de la variabilité interannuelle de la température et de pluviométrie (**Figure 3.3.5.4**). De décembre à mars, la tendance inverse a été observée, avec une baisse significative des températures (janvier et mars) et une hausse des précipitations (**Figure 3.3.5.5**). Durant cette période, la variabilité des précipitations a plutôt augmenté, alors que celle des températures a sensiblement baissé en janvier (-0,05 °C) et fortement augmenté en mars (+0,5 °C). Notons que le mois de décembre a présenté une évolution climatique particulière, avec des séries de MV en forme de « U » (**Figure 3.3.5.5a**). En effet, bien que les tendances aient été rarement significatives (**Figure 3.3.5.4**), de fortes instabilités ont été observées, avec des baisses de 0,5 °C et 20 mm entre les périodes 1901-1950 et 1926-1975, suivies de fortes augmentations jusqu'à la période 1951-2000 (+0,8 °C et +40 mm). Avril n'a pas montré de tendances pour la température, mais une diminution significative du niveau moyen et de la variabilité des précipitations (-20 et -7 mm respectivement). Enfin, durant la saison de végétation, deux périodes ont pu être distinguées (**Figure 3.3.5.6**) : (i) mai et juin, avec des températures devenues plus fraiches (-0,2 °C) et homogènes (-0,07 et -0,24 °C), et des précipitations plus abondantes et variables ; (ii) juillet et août, avec des tendances strictement opposées (MV : +0,35 °C et -18 mm ; SD : +0,2 °C et -14 mm).

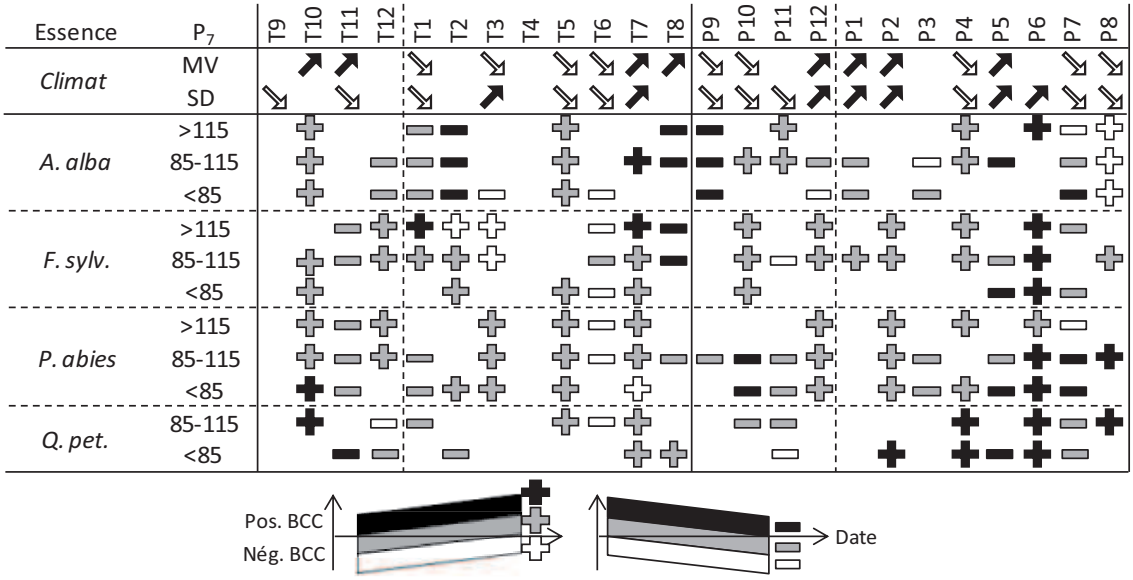


Figure 3.3.5.4 : Tendances temporelles significatives des MV, SD et BCC*. Les BCC sont présentés par essence, modalité de P_7 et régresseur climatique. Les symboles "+" et "-" correspondent respectivement aux évolutions positives et négatives des BCC. La couleur indique le signe des BCC : noir pour positif, blanc pour négatif et gris pour des changements de signe dans le temps. P_7 : gradient de stratification de la variabilité hydrique de la zone d'étude. T : température ; P : précipitation ; BCC : coefficients de corrélation* Bootstrap *; MV : séries de valeurs moyennes des régresseurs climatiques ; SD : séries des écart-types des régresseurs climatiques. Les mois sont indiqués par un numéro (*e.g. *1 : janvier, 2 : février).*

3.3.5.3.3.2 INSTABILITE DES RELATIONS CERNE-CLIMAT (BCC)

Tout comme les séries climatiques, les séries de BCC ont présenté une forte cohérence entre les contextes climatiques, quelle que soit l'essence considérée (**Tableau 3.3.5.3**, **Figure supplémentaire 3.3.5.5c-d**). La grande majorité des r_{totBCC} et EPS_{BCC} était supérieure à 0,50 et 0,90 respectivement. *Q. petraea* a cependant montré des EPS sensiblement plus faibles que les autres essences, avec 9 valeurs inférieures au seuil de 0.85. La cohérence entre les séries a été légèrement supérieure pour les températures (r_{totBCC} entre 0,64 et 0,70) que pour les précipitations (0,58 à 0,66). De fait de la plus forte hétérogénéité des réponses entre modalités du gradient hydrique P_7 qu'entre modalités du gradient thermique T_{13}, les tendances des BCC ont été présentées par essence et niveau de P_7 (**Figure 3.3.5.4**). Celles-ci étaient significatives au seuil de 0,01 % dans 60 % des cas, cette proportion étant stable entre températures et précipitations, mais aussi entre essences. Pour un régresseur climatique et une essence donnés, le sens des tendances significatives est resté constant entre les modalités de P_7, en relation avec les valeurs élevées de r_{totBCC} et EPS_{BCC}. La plupart des instabilités significatives ont indiqué un changement de signe des BCC dans le temps, *i.e.* des corrélations passant de valeurs positives à négatives et inversement (**Figure 3.3.5.4 - sigles gris**). En revanche, les renforcements ou les levées de contrainte ont été rares (**Figure 3.3.5.4 - sigles blancs ou noirs**).

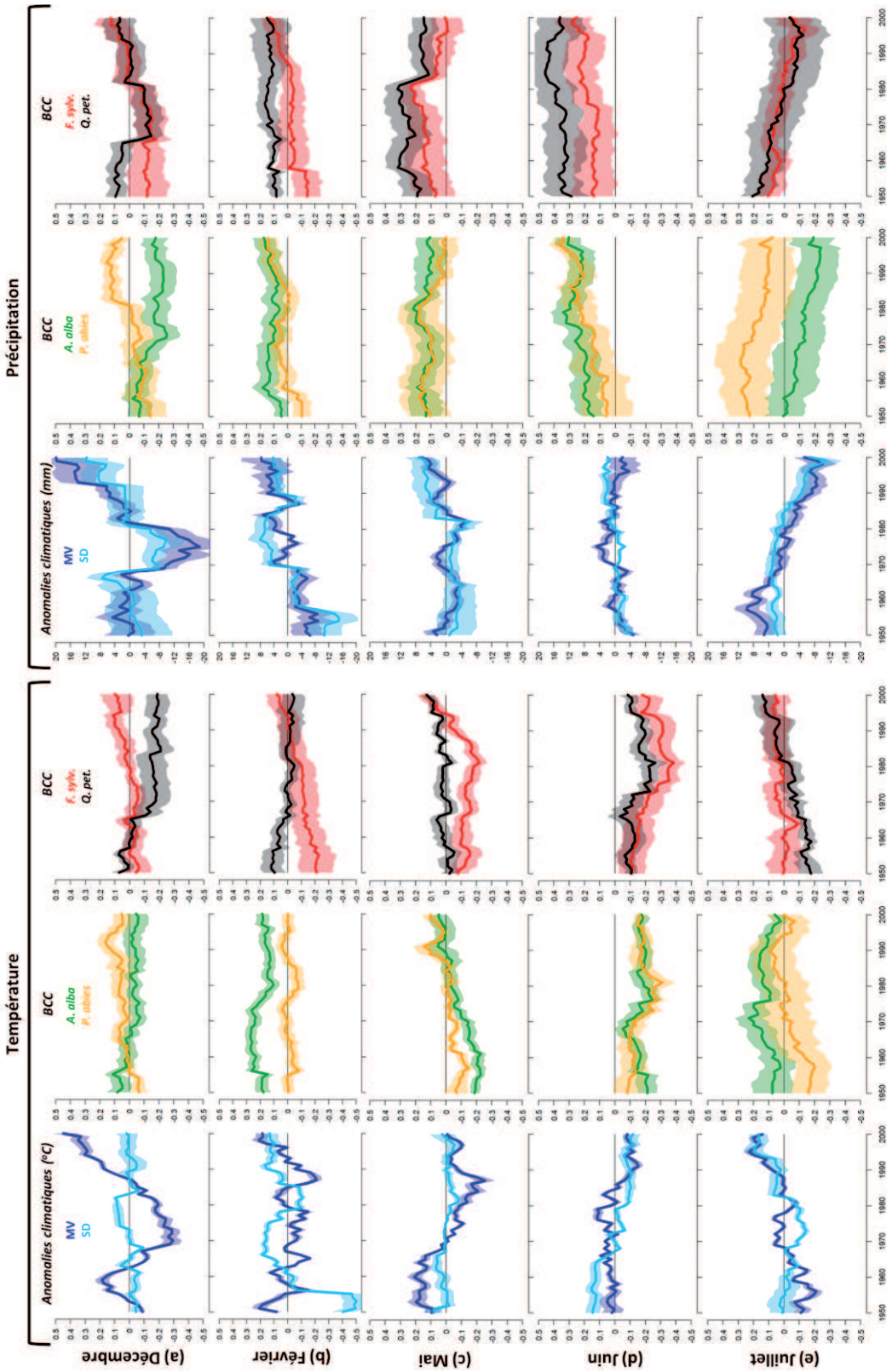


Figure 3.3.5.5 : Illustration de l'instabilité temporelle des séries de BCC, MV et SD pour les mois de décembre (a), février (b), mai (c), juin (d) et juillet (e). *Gauche : température (°C) ; droite : précipitation (mm). L'année en abscisse correspond à la dernière année de la période de 50 ans (e.g. 1950 pour la période 1901-1950). Les séries présentées correspondent à la moyenne par essence et régresseur climatique des séries de BCC et d'anomalies climatiques (valeurs annuelles - valeur moyenne sur 1901-2000). La plage colorée correspond à l'écart-type des séries moyennes.*

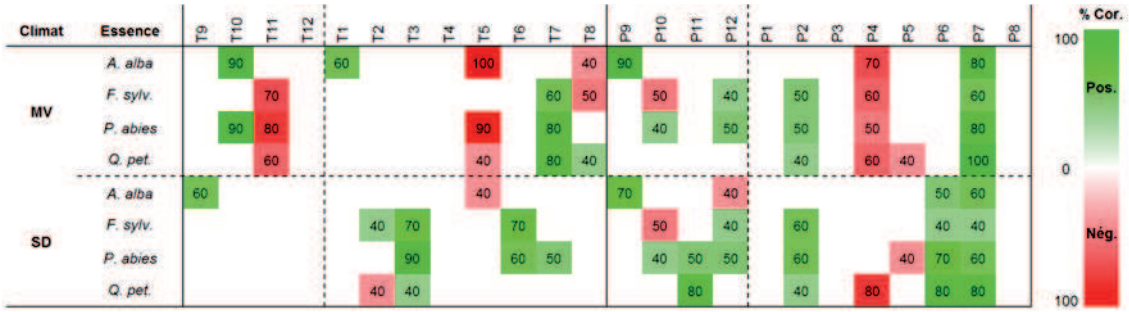


Figure 3.3.5.6 : Présentation par essence du pourcentage de corrélations significatives entre les séries de BCC et les séries climatiques (MV et SD) sur les 10 contextes climatiques *(5 pour* Q. petraea*). Seules les valeurs supérieures à 30 % sont exposées. Le chiffre indique le pourcentage de corrélations significatives ; la couleur dépend du signe (rouge : négatif, vert : positif) et du pourcentage de corrélations significatives (pâle : proche de 0, intense : 100). MV : séries de valeurs moyennes des régresseurs climatiques ; SD : séries des écart-types des régresseurs climatiques ; T : température ; P : précipitation. Les mois sont indiqués par un numéro (*e.g. *1 : janvier, 2 : février).*

La comparaison des réponses entre les essences a permis de distinguer clairement plusieurs périodes. Concernant les températures, les essences ont présenté des tendances significatives de sens différents de décembre à mars, et de même sens les autres mois. Aucune tendance significative n'a été mise en évidence en septembre, alors que des instabilités massives ont été observées en octobre (hausse des BCC) et en novembre (baisse sauf pour *A. alba*). Durant l'hiver, les réponses d'*A. alba* et *Q. petraea* se sont opposées à celles de *F. sylvatica* et *P. abies*. En effet, les deux premières essences ont présenté des corrélations en baisse, contre des corrélations majoritairement en hausse pour les secondes (**Figure 3.3.5.5a-b**). Entre avril et août, les instabilités ont été cohérentes entre essences mais très hétérogènes entre les mois. En avril, aucune tendance significative n'a été trouvée contrairement aux autres mois, avec une hausse des BCC en mai et juillet, et une baisse en juin et août (**Figure 3.3.5.5c-e**). Plus particulièrement en juin, les séries de BCC ont indiqué une augmentation de la contrainte thermique avec des corrélations de plus en plus négatives, même si la réponse a semblé se stabiliser après la période 1931-1980 (**Figure 3.3.5.5d**).

Concernant les précipitations, le sens des instabilités est resté constant entre les essences de février à août, alors que des différences ont été mises en évidence de septembre à janvier (**Figure 3.3.5.4**). En septembre, seul *A. alba* a présenté une instabilité massive, avec des corrélations positives se rapprochant peu à peu de zéro. Entre octobre et janvier, la cohérence des séries entre les mois et les essences a été relativement faible. Les BCC de *F. sylvatica* tendaient à augmenter (excepté en novembre), alors que les autres essences présentaient des changements de sens de variation entre les mois. Les BCC ont diminué en octobre et novembre pour *Q. petraea* et *P. abies*, puis augmenté en décembre notamment pour *P. abies* (**Figure 3.3.5.5a-b**). *A. alba* a présenté des instabilités strictement opposées, avec une hausse des BCC en automne et une baisse en hiver sauf dans les contextes les plus humides (P_7 > 115 mm). Entre février et août, le signe des tendances des BCC alternait d'un mois à l'autre, avec des hausses en février, avril, juin et août, et des baisses en mars, mai et juillet. Les plus fortes instabilités ont été observées entre mai et juillet

(**Figure 3.3.5.5c-e**). En mai, la sensibilité aux précipitations a diminué, notamment pour *F. sylvatica* et *P. abies* (**Figure 3.3.5.5c**). En juin, la réponse positive à la pluviométrie a légèrement mais régulièrement augmenté dans le temps, notamment pour les résineux (**Figure 3.3.5.5d**). Enfin, l'instabilité en juillet a été fortement cohérente entre les essences, avec une baisse systématique de 0,25 points de corrélation sur la période d'étude (**Figure 3.3.5.5e**). Cette baisse a entraîné une hausse de sensibilité pour *A. alba*, un changement de signe de corrélation pour *F. sylvatica* et *Q. petraea*, et une levée de contrainte pour *P. abies*.

3.3.5.3.3.3 COHERENCE ENTRE INSTABILITE DU CLIMAT ET INSTABILITE DES RELATIONS CERNE-CLIMAT

Les tendances climatiques ont été plus fréquemment corrélées aux tendances de sensibilité au climat pour les précipitations que pour les températures (**Figure 3.3.5.6, Figure supplémentaire 3.3.5.7**). Pour les précipitations, les séries de BCC corrélées aux séries de MV l'ont également été avec les séries de SD. A l'inverse, pour les températures, les BCC ont été corrélés soit à MV (automne et de mai à août) soit à SD (plutôt en hiver). Les pourcentages les plus élevés de corrélations significatives sur les 10 contextes climatiques ont été observés d'avril à juillet, mais aussi en octobre et novembre pour les températures, avec des valeurs souvent supérieures à 60 %. Climat et sensibilité au climat ont présenté des corrélations strictement négatives en novembre (T11), avril (P4) et mai (T5 et P5), et positives dans la majorité des autres cas.

3.3.5.3.4 DISCUSSION

3.3.5.3.4.1 DES TENDANCES CLIMATIQUES HOMOGENES ENTRE CONTEXTES CLIMATIQUES ET CONTRASTEES ENTRE MOIS

L'instabilité des tendances climatiques a été analysée par le calcul, sur les 10 contextes et les 51 intervalles successifs de 50 ans, de la valeur moyenne MV et de l'écart-type SD de chaque régresseur climatique. Cette analyse a révélé une forte similitude des tendances climatiques entre les contextes climatiques, avec des valeurs EPS_{MV} et d'EPS_{SD} rarement inférieures à 0,95 (**Tableau 3.3.5.3**). Ces EPS ont été sensiblement supérieurs pour les températures par rapport aux précipitations, en lien avec des variations spatiales de pluviométrie plus localisées que celles de températures (Briffa et al., 2002 ; Garcia-Suarez et al., 2009). Nos résultats confirment ainsi que les signaux *haute fréquence* des séries climatiques sont similaires sur de vastes gradients climatiques (Mäkinen et al., 2003 ; Mérian et al., 2011 ; Rolland, 2002). Dans notre étude, cette forte homogénéité a pu cependant être artificiellement induite par la méthode de reconstruction des séries climatiques. En effet, bien que la méthode par « équation » a permis de corriger le niveau moyen du paramètre climatique et partiellement la variabilité interannuelle, les corrélations entre les séries moyennes issues des postes et les séries homogénéisées de Phalsbourg avoisinaient 0,85, témoignant d'une perte d'information lors de la reconstruction (Gomez, 2011). Pour vérifier cette hypothèse, l'EPS_{SD} a été calculé sur les séries annuelles climatiques pour les périodes 1901-1960 (données reconstruites) et 1961-2000 (données observées) (**Figure supplémentaire 3.3.5.8**). Cette analyse a révélé des valeurs d'EPS légèrement (i) plus élevées pour les données reconstruites des températures (0.998 sur 1901-1960 contre 0,989 sur 1961-2000), et (ii) plus faibles pour les données reconstruites des précipitations (0,982 sur 1901-1960 contre 0,991 sur 1961-2000). La

non-systématicité du sens de la variation de l'EPS_{SD} entre les deux périodes a permis de rejeter l'hypothèse d'une homogénéité climatique inter-contexte induite artificiellement au début du siècle par la reconstruction. De plus, les faibles différences d'EPS_{SD} ont témoigné d'une homogénéité forte du signal climatique dans le temps.

Si les tendances climatiques étaient spatialement très homogènes, de fortes différences ont été observées entre les mois (**Figure 3.3.5.4**). Ainsi, le climat est devenu sensiblement plus froid de décembre à juin, même si une forte hausse de +0,7 °C a été observée en décembre à partir de la période 1926-1975, cette hausse faisant suite à une baisse de -0,5 °C. Sur cette même période, la pluviométrie a généralement augmenté 5 à 30 mm (excepté en mars et en avril). A l'inverse, entre juillet et novembre, le climat s'est plutôt réchauffé (+0,1 à +0,4 °C) et asséché (-10 à -25 mm), avec une baisse systématique de la variabilité interannuelle des précipitations. Ces tendances sont apparues relativement cohérentes avec l'analyse de Mérian et al. (2011) menée en plaine, même si cette dernière ne mettait pas en avant de réchauffement significatif entre juillet et octobre. En revanche, les tendances de notre étude ont été contradictoires avec celles de Lebourgeois et al. (2011) calculées en contexte montagnard méditerranéen à partir de séries extraites du modèle spatialisé Tyndall (Mitchell et al., 2004) puis corrigées selon la méthode par équation décrite le présent chapitre. Outre un biais possible relatif à l'origine des données (Tyndall *versus* Météo-France), ces différences rappellent que le réchauffement climatique est hétérogène à large échelle spatiale (Déqué et al., 2005 ; Moisselin et al., 2002) et se prononce plus fortement en contextes méditerranéen et de montagne (Déqué, 2007 ; Giorgi et al., 2004 ; Giorgi et Lionello, 2008 ; Goubanova et Li, 2007).

3.3.5.3.4.2 DES TENDANCES DE SENSIBILITE PEU COHERENTES AVEC LES TENDANCES CLIMATIQUES

Comme pour les tendances climatiques, les tendances des BCC ont été très proches d'un contexte climatique à un autre, avec des valeurs d'EPS rarement inférieures à 0,90 (**Tableau 3.3.5.3**). Les précédentes études menées en Europe tempérée sur de larges échelles spatiales ou écologiques ont également mis en évidence un fort synchronisme dans l'instabilité des relations cerne-climat entre les contextes écologiques (D'Arrigo et al., 2008 ; Friedrichs et al., 2009 ; Mérian et al., 2011). Ces résultats tendent à conclure que l'instabilité temporelle des relations cerne-climat en conditions tempérées est un phénomène à large échelle spatiale, faiblement modulé par les variations des caractéristiques climatiques moyennes. Cependant, dans une seconde étude menée dans l'ouest de l'Allemagne, Friedrichs et al. (2009b) ont mis en évidence une sensibilité croissante à la sécheresse estivale avec la baisse de la disponibilité en eau pour *Q. petraea*, *F. sylvatica* et *P. sylvestris* ; cette étude a également révélé que, pour ces trois essences, la sensibilité au stress hydrique avait augmenté au cours du 20ème siècle suite à une hausse progressive des températures. Les résultats de cet article sont néanmoins à interpréter avec précautions car les auteurs n'ont présenté que le niveau de significativité des corrélations croissance-climat. Le caractère binaire de cette approche ne permet pas visualiser les variations d'intensité des corrélations ; en effet, de fortes instabilités peuvent être mises en évidence, sans que les BCC passent les seuils de significativité (**Figure 3.3.5.5**) (Carrer et al., 2010 ; Friedrichs et al., 2009 ; Garcia-Suarez et al., 2009 ; Lebourgeois et al., 2011 ; Mérian et al., 2011 ; Wilmking et Myers-Smith, 2008). Sous des climats plus limitants, tels que les contextes méditerranéens, de

faibles variations des caractéristiques écologiques peuvent en revanche conduire à des instabilités contrastées pour une essence donnée (Carrer et al., 2010 ; Gea-Izquierdo et al., 2011 ; Martin-Benito et al., 2010) ; seuls Lebourgeois et al. (2011) ont montré un fort synchronisme de l'instabilité climatique sur des gradients larges d'altitude et de disponibilité en eau du sol.

L'instabilité de la réponse au climat a été cohérente entre les strates et les essences durant la saison de végétation (avril à août), mais aussi durant l'automne de l'année précédente pour les températures (**Figure 3.3.5.4**). Ces tendances étaient également fortement corrélées aux variations climatiques (**Figure 3.3.5.6**), bien que le sens de ces corrélations soit surprenant. Par exemple, le climat de juin est devenu plus froid et plus humide dans le temps, ce qui aurait pu laisser croire à une baisse de la sensibilité au stress hydrique. Pourtant, la réponse inverse a été observée quelle que soit l'essence, avec des BCC de plus en plus négatifs pour les températures et de plus en plus positifs pour les précipitations (**Figure 3.3.5.5d**). De même, en juillet, le stress hydrique a augmenté au cours du siècle dernier (climat plus sec et plus chaud) alors que les BCC sont passés de valeurs négatives à positives pour la température et de valeurs positives à négatives pour les précipitations (cas des feuillus) (**Figure 3.3.5.5e**). Ces tendances de juillet ne pouvaient également pas être reliées aux variations de SD puisque les corrélations croissance-climat ont changé de signe et sont ainsi passées par une valeur nulle alors que la variabilité climatique interannuelle augmentait. Ainsi, durant la saison de végétation, les différences écophysiologiques entre essences et les différences de climat moyen (modalités de T_{13} et P_7) n'ont que très peu joué sur l'instabilité de la réponse au climat (sens et intensité). De plus, ces instabilités sont allées à l'encontre de l'effet espéré des évolutions climatiques, ce qui tend à conclure que la variation temporelle de la sensibilité au climat a été très peu dépendante des variations climatiques dans notre zone d'étude. De telles conclusions avaient déjà été énoncées sous climat tempéré de plaine (Friedrichs et al., 2009 ; Mérian et al., 2011), la cause la plus fréquemment évoquée étant l'absence d'une contrainte majeure de croissance induisant des phénomènes complexes de compensation de contrainte environnementale (Carrer et al., 2007 ; Mérian et al., 2011). D'autres auteurs ont également souligné l'effet possible de facteurs environnementaux non pris en compte dans les analyses dendroécologiques, tels que la variation du CO_2 dans le temps ou du nombre d'arbres pris en compte pour calculer les indices moyens annuels (Carrer et al., 2007 ; Carrer et al., 2010 ; Garcia-Suarez et al., 2009). Sur ce dernier point, nos 35 chronologies présentaient une taille d'échantillon constante entre 1906 et 2000, impliquant une faible instabilité de la variance au sein des chronologies de croissance et donc un faible biais dans l'estimation de la force des corrélations cerne-climat (Mérian et al., en préparation ; Shiyatov et al., 1990).

Les instabilités observées durant l'automne précédent (octobre et novembre) étaient cohérentes avec l'analyse de Mérian et al. (2011) dans le moitié nord de la France, même si les mécanismes écophysiologiques sous-jacents sont une nouvelle fois difficiles à appréhender (Carrer et al., 2007 ; D'Arrigo et al., 2008 ; Garcia-Suarez et al., 2009). Cependant, un mois d'octobre plus chaud pourrait prolonger l'activité physiologique des arbres en fin de saison de végétation et favoriser la production et le stockage de molécules carbonées qui seraient remobilisées en début de saison de végétation suivante pour la mise en place du cerne et des feuilles (Barbaroux et Bréda, 2002 ; Gruber et al., 2011 ; Piao et al., 2008). A l'inverse, un mois de novembre trop chaud pourrait retarder la mise en dormance des arbres et les soumettre à un risque plus élevé de dommages liés

aux gelées hivernales. De plus, le maintien d'une activité physiologie automnale et hivernale par des températures élevées pourrait également entraîner une consommation partielle des réserves carbonée stockées plus tôt dans l'année (Guehl, 1985 ; Ögren, 2000).

Les différences interspécifiques ont été observées de décembre à mars (**Figure 3.3.5.4**). Quelle que soit l'essence, ces instabilités étaient d'intensité réduite par rapport aux variations climatiques (**Figure 3.3.5.5a-b**). De plus, les corrélations significatives entre les séries de BCC et du climat (MV et SD) ont été peu fréquentes, notamment pour les températures (**Figure 3.3.5.6**). Ces résultats impliquent que les variations temporelles de sensibilité au climat hivernales étaient elles aussi peu en lien avec les variations climatiques. Comme le soulignent de précédentes études (Carrer et al., 2007 ; Garcia-Suarez et al., 2009 ; Wilmking et Myers-Smith, 2008), ces fortes instabilités observées hors saison de végétation sont rarement cohérentes avec les instabilités climatiques et difficilement interprétables. Carrer et al. (2007) soulignent d'ailleurs la nécessité d'approfondir les recherches sous un angle écophysiologique, afin d'évaluer les mécanismes complexes de *feedback* responsables de telles instabilités. Mäkinen et al. (2003) mettent également en garde contre le calcul massif de corrélations entre croissance et climat, qui augmente le risque de trouver « par chance » des tendances significatives. Malgré cela, les fortes différences observées entre les essences laissent penser que l'instabilité de l'environnement (climatique ou autre) durant cette période peut avoir des répercussions contrastées sur la croissance des arbres. En effet, de nombreuses études ont montré le rôle clef des températures hivernales dans la reprise printanière de l'activité physiologique, des hivers chauds induisant un débourrement plus précoces et une saison de végétation plus longue (Chuine et al., 2010 ; Lebourgeois et al., 2010a ; Morin et al., 2010 ; Vitasse et al., 2011). De même, les conditions hivernales thermiques et hydriques influencent fortement la mise en place du cerne au printemps (Eilmann et al., 2009 ; Eilmann et al., 2011), en lien avec des variations de sensibilité du cambium aux régulations hormonales (Fonti et al., 2007).

3.3.5.4 CONCLUSION

Notre étude avait pour objectif d'analyser et comprendre la variabilité spatio-temporelle de la sensibilité au climat de quatre essences européennes majeures sur de vastes gradients thermique et hydrique. Ce travail a révélé que, quelle que soit l'essence, la variabilité spatiale de la réponse au climat dépendait plus fortement du gradient hydrique que du gradient thermique. La sensibilité aux stress hydriques estival et automnal augmente avec la baisse des précipitations. L'analyse spatiale a également montrée que les relations cerne-climat changeaient entre les essences. *Abies alba* est apparue comme l'espèce la moins sensible au stress hydrique estival, mais ce résultat surprenant pourrait être lié à un effet bénéfique des peuplements mélangés qui tendraient à réduire la compétition inter-arbre pour l'eau ; des recherches sur la modulation de la contrainte climatique par la composition du peuplement doivent être considérées. Suivaient ensuite *F. sylvatica*, *P. abies* et *Q. petraea*. Les différences interspécifiques de réponse au climat se sont exprimées principalement hors saison de végétation, même si les corrélations n'étaient presque jamais significatives. La croissance des résineux était positivement corrélée aux températures de février à avril, alors que celle des feuillus était limitée par les hivers chauds et stimulées par de fortes précipitations en décembre et janvier. Ces différences entre essences se

sont avérées plutôt stables le long des gradients hydrique et thermique. L'analyse de la réponse moyenne au cours du 20ème siècle tend vers la conclusion que, sous l'hypothèse d'une accélération du réchauffement climatique, la croissance de *F. sylvatica*, *P. abies* et *Q. petraea* serait affectée négativement, ces essences présentant aujourd'hui une largeur de cerne limitée par la contrainte hydrique de mai à août. Un réchauffement hivernal et printanier serait plus profitable (ou moins défavorable) aux résineux (notamment à *P. abies*) qu'aux feuillus, ces derniers présentant une corrélation négative avec les températures de février à avril. Quant à *A. alba*, rappelons ici que notre analyse portait sur la réponse au climat moyen et non aux évènements extrêmes connus pour affecter particulièrement la croissance de cette essence. Les études menées en Europe sur cette essence concluent toutes à un impact fort et négatif du réchauffement climatique sur sa croissance et sa distribution. La faible sensibilité observée dans notre étude est exceptionnelle et doit être interprétée avec prudence.

Les fonctions de corrélation mobiles ont mis en évidence de fortes instabilités temporelles, et ce pour la plupart des régresseurs climatiques. Pour chaque essence, le sens et l'intensité de ces variations étaient homogènes le long des gradients thermique et hydrique. En revanche, le synchronisme entre les variations de sensibilité et les variations climatiques était faible (automne, hiver, printemps) ou écophysiologiquement peu logique (été). Ces résultats questionnent sur la capacité de l'approche dendroécologique à étudier l'impact des changements environnementaux en contexte tempéré, où la largeur de cerne est sous le contrôle de facteurs climatiques multiples. La forte cohérence intra-spécifique des tendances et leur faible synchronisme avec les variations climatiques pourraient laisser penser que l'instabilité des relations cerne-climat dépendrait (i) de phénomènes complexes, tels que des compensations de facteurs limitants, ou (ii) de phénomènes non climatiques, tels que l'effet biologique lié au vieillissement ou l'évolution des pratiques de gestion forestière.

3.3.5.5 REFERENCES

Andreu-Hayles, L., Planells, O., Gutierrez, E., Muntan, E., Helle, G., Anchukaitis, K.J., et Schleser, G.H. (2011). Long tree-ring chronologies reveal 20th century increases in water-use efficiency but no enhancement of tree growth at five Iberian pine forests. Global Change Biology 17(6): 2095-2112.

Andreu, L., Gutiérrez, E., Macias, M., Ribas, M., Bosch, O., et Camarero, J.J. (2007). Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. Global Change Biology 13(4): 804-815.

Aranda, I., Castro, L., Pardos, M., Gil, L., et Pardos, J.A. (2005a). Effects of the interaction between drought and shade on water relations, gas exchange and morphological traits in cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. Forest Ecology and Management 210(1-3): 117-129.

Aranda, I., Gil, L., et Pardos, J. (1996). Seasonal water relations of three broadleaved species (*Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. and *Quercus pyrenaica* Willd.) in a mixed stand in the centre of the Iberian Peninsula. Forest Ecology and Management 84: 219-229.

Aranda, I., Gil, L., et Pardos, J.A. (2005b). Seasonal changes in apparent hydraulic conductance and their implications for water use of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl) in South Europe. Plant Ecology 179(2): 155-167.

Aussenac, G. (2000). Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. Annals of Forest Science 57(3): 287-301.

Badeau, V., Dupouey, J.L., Cluzeau, C., et Drapier, J. (2007). Potential areas of distribution of forest trees by 2100. RenDez-Vous Techniques(hors-serie 3): 62-66.

Barbaroux, C., et Bréda, N. (2002). Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. Tree Physiology 22(17): 1201-1210.

Bénichou, P., et Le Breton, O. (1987). Taking account of topography to produce maps of rainfall zones: the Aurelhy method. Colloques de l'INRA(39).

Bergès, L., Dupouey, J.L., et Franc, A. (2000). Long-term changes in wood density and radial growth of *Quercus petraea* Liebl. in northern France since the middle of the nineteenth century. Trees-Structure and Function 14(7): 398-408.

Bergès, L., Nepveu, G., et Franc, A. (2008). Effects of ecological factors on radial growth and wood density components of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in Northern France. Forest Ecology and Management 255(3-4): 567-579.

Bert, D., Leavitt, S.W., et Dupouey, J.L. (1997). Variations of wood delta C-13 and water-use efficiency of *Abies alba* during the last century. Ecology 78(5): 1588-1596.

Bert, G.D. (1993). Impact of ecological factors, climatic stresses, and pollution on growth and health of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Jura mountains: an ecological and dendrochronological study. Acta Oecologica-International Journal of Ecology 14(2): 229-246.

Biondi, F. (1997). Evolutionary and moving response functions in dendroclimatology. Dendrochronologia 15: 139-150.

Biondi, F., et Waikul, K. (2004). DENDROCLIM2002: a C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. Computers & Geosciences 30(3): 303-311.

Blasing, T.J., Solomon, A.M., et Duvick, D.N. (1984). Response functions revisited. Tree-Ring Research 44: 1-15.

Bouriaud, O., et Popa, I. (2009). Comparative dendroclimatic study of Scots pine, Norway spruce, and silver fir in the Vrancea Range, Eastern Carpathian Mountains. Trees-Structure and Function 23(1): 95-106.

Bréda, N., et Badeau, V. (2008). Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? Comptes Rendus Geoscience 340(9-10): 651-662.

Bréda, N., Cochard, H., Dreyer, E., et Granier, A. (1993). Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*): seasonal evolution and effects of a severe drought. Canadian Journal of Forest Research 23(6): 1136-1143.

Bréda, N., Granier, A., et Aussenac, G. (1995). Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). Tree Physiology 15(5): 295-306.

Bréda, N., Huc, R., Granier, A., et Dreyer, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Annals of Forest Science 63(6): 625-644.

Briffa, K.R., et Jones, P.D. (1990). Basic chronology statistics and assessment. *Dans* Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences. *Edité par* E.R. Cook, and L.A.E. Kairiukstis. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 137-152.

Briffa, K.R., Osborn, T.J., Schweingruber, F.H., Jones, P.D., Shiyatov, S.G., et Vaganov, E.A. (2002). Tree-ring width and density data around the Northern Hemisphere: Part 1, local and regional climate signals. Holocene 12(6): 737-757.

Bronisz, A., Bronisz, K., Bijak, S., Tomusiak, R., Wojtan, R., et Zasada, M. (2010). Dendroclimatological investigation on radial growth of silver fir from inside and outside distribution range in Poland. *Dans* TRACE - Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology. pp. 6-13.

Bruand, A., Perez Fernandez, P., et Duval, O. (2003). Use of class pedotransfer functions based on texture and bulk density of clods to generate water retention curves. Soil Use and Management 19(3): 232-242.

Bunn, A.G. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). Dendrochronologia 26(2): 115-124.

Cailleret, M., et Davi, H. (2011). Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. Trees-Structure and Function 25(2): 265-276.

Carrer, M., Nola, P., Eduard, J.L., Motta, R., et Urbinati, C. (2007). Regional variability of climate-growth relationships in *Pinus cembra* high elevation forests in the Alps. Journal of Ecology 95(5): 1072-1083.

Carrer, M., Nola, P., Motta, R., et Urbinati, C. (2010). Contrasting tree-ring growth to climate responses of *Abies alba* toward the southern limit of its distribution area. Oikos 119(9): 1515-1525.

Carrer, M., et Urbinati, C. (2004). Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra*. Ecology 85(3): 730-740.

Cedro, A. (2007). Tree-ring chronologies of downy oak (*Quercus pubescens*), pedunculate oak (*Q-robur*) and sessile oak (*Q-petraea*) in the Bielinek Nature Reserve: Comparison of the climatic determinants of tree-ring width. Geochronometria 26: 39-45.

Chuine, I., Morin, X., et Bugmann, H. (2010). Warming, Photoperiods, and Tree Phenology. Science 329(5989): 277-278.

Cochard, H., Bréda, N., Granier, A., et Aussenac, G. (1992). Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q. pubescens* Willd, *Q. robur* L). Annals of Forest Science 49(3): 225-233.

Cochard, H., Lemoine, D., Améglio, T., et Granier, A. (2001). Mechanisms of xylem recovery from winter embolism in *Fagus sylvatica*. Tree Physiology 21(1): 27-33.

Cook, E.R., et Kairiukstis, L.A.E. (1990). Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. p. 408.

Cruiziat, P., Cochard, H., et Améglio, T. (2002). Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. Annals of Forest Science 59: 723-752.

Cufar, K., De Luis, M., Eckstein, D., et Kajfez-Bogataj, L. (2008). Reconstructing dry and wet summers in SE Slovenia from oak tree-ring series. International Journal of Biometeorology 52(7): 607-615.

D'Arrigo, R., Wilson, R., Liepert, B., et Cherubini, P. (2008). On the 'Divergence Problem' in Northern Forests: A review of the tree-ring evidence and possible causes. Global and Planetary Change 60(3-4): 289-305.

Déqué, M. (2007). Frequency of precipitation and temperature extremes over France in an anthropogenic scenario: Model results and statistical correction according to observed values. Global and Planetary Change 57(1-2): 16-26.

Déqué, M., Jones, R.G., Wild, M., Giorgi, F., Christensen, J.H., Hassell, D.C., Vidale, P.L., Rockel, B., Jacob, D., Kjellstrom, E., de Castro, M., Kucharski, F., et van den Hurk, B. (2005). Global high resolution versus Limited Area Model climate change projections over Europe: quantifying confidence level from PRUDENCE results. Climate Dynamics 25(6): 653-670.

Desplanque, C., Rolland, C., et Michalet, R. (1998). Comparative dendroecology of the silver fir (*Abies alba*) and the Norway spruce (*Picea abies*) in an Alpine valley of France. Canadian Journal of Forest Research 28(5): 737-748.

Dickson, R.E., et Tomlinson, P.T. (1996). Oak growth, development and carbon metabolism in response to water stress. Annals of Forest Science 53(2-3): 181-196.

Dittmar, C., et Elling, W. (1999). Radial growth of Norway spruce and European beech in relation to weather and altitude. Forstwissenschaftliches Centralblatt 118(4): 251-270.

Dittmar, C., Fricke, W., et Elling, W. (2006). Impact of late frost events on radial growth of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Germany. European Journal of Forest Research 125(3): 249-259.

Dittmar, C., Zech, W., et Elling, W. (2003). Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe - a dendroecological study. Forest Ecology and Management 173(1-3): 63-78.

Dobbertin, M. (2005). Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. European Journal of Forest Research 124(4): 319-333.

Douglass, A.E. (1939). Typical site of trees producing the best crossdating. Tree-Ring Research 6(2): 10-11.

Ducousso, A., Guyon, J.P., et Kremer, A. (1996). Latitudinal and altitudinal variation of bud burst in western populations of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt) Liebl). Annals of Forest Science 53(2-3): 775-782.

Ebener, S. (2000). Utilisation d'un SIG en mode raster pour la spatialisation du bilan hydrique à l'échelle mensuelle : application au bassin versant de l'Allondon (France, Suisse). *Dans* , Genève. p. 267.

Eilmann, B., Zweifel, R., Buchmann, N., Fonti, P., et Rigling, A. (2009). Drought-induced adaptation of the xylem in Scots pine and pubescent oak. Tree Physiology 29(8): 1011-1020.

Eilmann, B., Zweifel, R., Buchmann, N., Pannatier, E.G., et Rigling, A. (2011). Drought alters timing, quantity, and quality of wood formation in Scots pine. Journal of Experimental Botany 62(8): 2763-2771.

Ellern, S.J., Harper, J.L., et Sagar, G.R. (1970). A comparative study of the distribution of the roots of Avena fatura and *A. strigosa* in mixed stands using a 14C-labelling technique. Journal of Ecology 58: 865-868.

Elling, W., Dittmar, C., Pfaffelmoser, K., et Rotzer, T. (2009). Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. Forest Ecology and Management 257(4): 1175-1187.

Fonti, P., Solomonoff, N., et Garcia-Gonzalez, I. (2007). Earlywood vessels of Castanea sativa record temperature before their formation. New Phytologist 173(3): 562-570.

Franceschini, T., Bontemps, J.D., Gelhaye, P., Rittie, D., Herve, J.C., Gegout, J.C., et Leban, J.M. (2010). Decreasing trend and fluctuations in the mean ring density of Norway spruce through the twentieth century. Annals of Forest Science 67(8).

Friedrichs, D.A., Büntgen, U., Frank, D.C., Esper, J., Neuwirth, B., et Loffler, J. (2009). Complex climate controls on 20th century oak growth in Central-West Germany. Tree Physiology 29(1): 39-51.

Fritts, H.C. (1976). Tree rings and climate. Academic Press, London, New York, San Francisco. p. 567.

Garcia-Suarez, A.M., Butler, C.J., et Baillie, M.G.L. (2009). Climate signal in tree-ring chronologies in a temperate climate: A multi-species approach. Dendrochronologia 27(3): 183-198.

Gea-Izquierdo, G., Cherubini, P., et Canellas, I. (2011). Tree-rings reflect the impact of climate change on *Quercus ilex* L. along a temperature gradient in Spain over the last 100 years. Forest Ecology and Management 262(9): 1807-1816.

Gégout, J.C. (1995). Etude des relations entre les ressources minérales du sol et la végétation forestière dans les Vosges. Université de Nancy I, Nancy. p. 215.

Giorgi, F., Bi, X., et Pal, J.S. (2004). Mean, interannual variability and trends in a regional climate change experiment over Europe. I. Present-day climate (1961-1990). Climate Dynamics 22(6-7): 733-756.

Giorgi, F., et Lionello, P. (2008). Climate change projections for the Mediterranean region. Global and Planetary Change 63(2-3): 90-104.

Gomez, N. (2011). Spatio-temprail variability in sensitivity to climate of Sessile oak, Common beech, Norway spruce and Silver fir in the Vosges Mountains in pure and mixed stands. Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Nancy (France). p. 49.

Goubanova, K., et Li, L. (2007). Extremes in temperature and precipitation around the Mediterranean basin in an ensemble of future climate scenario simulations. Global and Planetary Change 57(1-2): 27-42.

Granier, A., Reichstein, M., Bréda, N., Janssens, I.A., Falge, E., Ciais, P., Grünwald, T., Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Facini, O., Grassi, G., Heinesch, B., Ilvesniemi, H., Keronen, P., Knohl, A., Köstner, B., Lagergren, F., Lindroth, A., Longdoz, B., Loustau, D., Mateus, J., Montagnani, L., Nys, C., et Moors, E. (2007). Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. Agricultural and Forest Meteorology 143(1/2): 123-145.

Gruber, A., Pirkebner, D., Oberhuber, W., et Wieser, G. (2011). Spatial and seasonal variations in mobile carbohydrates in Pinus cembra in the timberline ecotone of the Central Austrian Alps. European Journal of Forest Research 130(2): 173-179.

Guehl, J.M. (1985). Comparative study of the winter photosynthetic potential of three evergreen conifers of the temperate zone (*Pseudotsuga menziesii* Mirb., *Abies alba* Mill. and *Picea excelsa* Link.). Annals of Forest Science 42(1): 23-38.

Guiot, J. (1991). The bootstrapped response function. Tree-Ring Research 51: 39-41.

Kelly, P.M., Leuschner, H.H., Briffa, K.R., et Harris, I.C. (2002). The climatic interpretation of pan-European signature years in oak ring-width series. Holocene 12(6): 689-694.

Kelly, P.M., Munro, M.A.R., Hughes, M.K., et Goodess, C.M. (1989). Climate and signature years in west European oaks. Nature 340(6228): 57-60.

Kelty, M.J., Larson, B.C., et Oliver, C.D. (1992). The ecology and silviculture of mixed-species forests. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London. p. 287.

Kern, Z., et Popa, I. (2007). Climate-growth relationship of tree species from a mixed stand of Apuseni Mts., Romania. Dendrochronologia 24(2/3): 109-115.

Köcher, P., Gebauer, T., Horna, V., et Leuschner, C. (2009). Leaf water status and stem xylem flux in relation to soil drought in five temperate broad-leaved tree species with contrasting water use strategies. Annals of Forest Science 66(1).

Kohler, M., Sohn, J., Nagele, G., et Bauhus, J. (2010). Can drought tolerance of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) be increased through thinning? European Journal of Forest Research 129(6): 1109-1118.

Lebourgeois, F. (1996). Années caractéristiques. Synthése de 21 études dendroécologiques. Document interne INRA.

Lebourgeois, F. (2000). Climatic signals in earlywood, latewood and total ring width of Corsican pine from western France. Annals of Forest Science 57(2): 155-164.

Lebourgeois, F. (2007). Climatic signal in annual growth variation of silver fir (*Abies alba* Mill.) and spruce (*Picea abies* Karst.) from the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). Annals of Forest Science 64(3): 333-343.

Lebourgeois, F., Becker, M., Chevalier, R., Dupouey, J.L., et Gilbert, J.M. (2000). Height and radial growth trends of Corsican pine in western France. Canadian Journal of Forest Research 30(5): 712-724.

Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., et Granier, A. (2005). Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). Trees-Structure and Function 19(4): 385-401.

Lebourgeois, F., Mérian, P., Courdier, F., Ladier, J., et Dreyfus, P. (2011). Instability of climate signal in tree-ring width in Mediterranean mountains: a multi-species analysis. Trees-Structure and Function.

Lebourgeois, F., Pierrat, J.C., Perez, V., Piedallu, C., Cecchini, S., et Ulrich, E. (2010a). Changement des dates de debourrement et de jaunissement des chenaies et des hetraies Francaises au cours du XXIe siecle. Revue Forestière Française 62(6): 607-624.

Lebourgeois, F., Pierrat, J.C., Perez, V., Piedallu, C., Cecchini, S., et Ulrich, E. (2010b). Simulating phenological shifts in French temperate forests under two climatic change scenarios and four driving global circulation models. International Journal of Biometeorology 54(5): 563-581.

Lebourgeois, F., Rathgeber, C.B.K., et Ulrich, E. (2010c). Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). Journal of Vegetation Science 21(2): 364-376.

Legendre, P., et Legendre, L. (1998). Numerical ecology. Elsevier, New York, USA. p. 870.

Leuschner, C., Backes, K., Hertel, D., Schipka, F., Schmitt, U., Terborg, O., et Runge, M. (2001). Drought responses at leaf, stem and fine root levels of competitive *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. trees in dry and wet years. Forest Ecology and Management 149(1-3): 33-46.

Macias, M., Andreu, L., Bosch, O., Camarero, J.J., et Gutiérrez, E. (2006). Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* mill.) water stress in its south-western distribution limit. Climatic Change 79(3-4): 289-313.

Maherali, H., Pockman, W.T., et Jackson, R.B. (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. Ecology 85(8).

Mäkinen, H., Nojd, P., Kahle, H.P., Neumann, U., Tveite, B., Mielikainen, K., Rohle, H., et Spiecker, H. (2002). Radial growth variation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) across latitudinal

and altitudinal gradients in central and northern Europe. Forest Ecology and Management 171(3): 243-259.

Mäkinen, H., Nojd, P., Kahle, H.P., Neumann, U., Tveite, B., Mielikainen, K., Rohle, H., et Spiecker, H. (2003). Large-scale climatic variability and radial increment variation of *Picea abies* (L.) Karst. in central and northern Europe. Trees-Structure and Function 17(2): 173-184.

Mäkinen, H., et Vanninen, P. (1999). Effect of sample selection on the environmental signal derived from tree-ring series. Forest Ecology and Management 113(1): 83-89.

Martin-Benito, D., Cherubini, P., del Rio, M., et Canellas, I. (2008). Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes. Trees-Structure and Function 22(3): 363-373.

Martin-Benito, D., Del Rio, M., Heinrich, I., Helle, G., et Canellas, I. (2010). Response of climate-growth relationships and water use efficiency to thinning in a *Pinus nigra* afforestation. Forest Ecology and Management 259(5): 967-975.

Mérian, P., Bert, D., et Lebourgeois, F. (en préparation). A mathematical formulation of the sample-size-related bias in the climate-growth relationships estimation.

Mérian, P., Bontemps, J.D., Berges, L., et Lebourgeois, F. (2010). Extreme tree-ring in sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) in northern France: a dendroclimatic approach. *Dans* Panorama de la dendrochronologie en France. *Edité par* Edytem, Dignes-les-Bains. pp. 37-44.

Mérian, P., Bontemps, J.D., Bergès, L., et Lebourgeois, F. (2011). Spatial variation and temporal instability in climate-growth relationships of sessile oak (*Quercus petraea* Matt. Liebl.) under temperate conditions. Plant Ecology 212(11): 1855-1871.

Mérian, P., et Lebourgeois, F. (2011a). Consequences of the decreasing 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 41: 2413–2422.

Mérian, P., et Lebourgeois, F. (2011b). Size-mediated climate-growth relationships in temperate forests: a multi-species analysis. Forest Ecology and Management 261(8): 1382-1391.

Mérian, P., Pierrat, J.C., et Lebourgeois, F. (soumis). Effect of sampling effort on the regional chronology statistics and climate-growth relationships estimation. Dendrochronologia.

Misson, L., Nicault, A., et Guiot, J. (2003). Effects of different thinning intensities on drought response in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). Forest Ecology and Management 183(1-3): 47-60.

Mitchell, T.D., Carter, T.R., Jones, P.D., Hulme, M., et New, M. (2004). 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: 1-25.

Moir, A.K., Leroy, S.A.G., et Helama, S. (2011). Role of substrate on the dendroclimatic response of Scots pine from varying elevations in northern Scotland. Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere 41(4): 822-838.

Moisselin, J.M., Schneider, M., Canellas, C., et Mestre, O. (2002). Les changements climatiques en France au 20ème siècle. Etude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. La Météorologie 38: 45-56.

Morin, X., Roy, J., Sonie, L., et Chuine, I. (2010). Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. New Phytologist 186(4): 900-910.

Myers, J.L., et Well, A.D. (2003). Research Design And Statistical Analysis. 2nd ed. Routledge Academic. p. 736.

Neuwirth, B., Schweingruber, F.H., et Winiger, M. (2007). Spatial patterns of central European pointer years from 1901 to 1971. Dendrochronologia 24(2/3): 79-89.

Nishimura, N., Hara, T., Miura, M., Manabe, T., et Yamamoto, S. (2003). Tree competition and species coexistence in a warm-temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in Japan. Plant Ecology 164(2): 235-248.

Ögren, E. (2000). Maintenance respiration correlates with sugar but not nitrogen concentration in dormant plants. Physiologia Plantarum 108(3): 295-299.

Penuelas, J. (2005). Plant physiology - A big issue for trees. Nature 437(7061): 965-966.

Perez-de-Lis, G., Garcia-Gonzalez, I., Rozas, V., et Arevalo, J.R. (2011). Effects of thinning intensity on radial growth patterns and temperature sensitivity in Pinus canariensis afforestations on Tenerife Island, Spain. Annals of Forest Science 68(6): 1093-1104.

Petit, R.J., Csaikl, U.M., Bordacs, S., Burg, K., Coart, E., Cottrell, J., van Dam, B., Deans, J.D., Dumolin-Lapegue, S., Fineschi, S., Finkeldey, R., Gillies, A., Glaz, I., Goicoechea, P.G., Jensen, J.S., Konig, A.O., Lowe, A.J., Madsen, S.F., Matyas, G., Munro, R.C., Olalde, M., Pemonge, M.H., Popescu, F., Slade, D., Tabbener, H., Taurchini, D., de Vries, S.G.M., Ziegenhagen, B., et Kremer, A. (2002). Chloroplast DNA variation in European white oaks - Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. Forest Ecology and Management 156(1-3): 5-26.

Piao, S.L., Ciais, P., Friedlingstein, P., Peylin, P., Reichstein, M., Luyssaert, S., Margolis, H., Fang, J.Y., Barr, A., Chen, A.P., Grelle, A., Hollinger, D.Y., Laurila, T., Lindroth, A., Richardson, A.D., et Vesala, T. (2008). Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming. Nature 451(7174): 49-52.

Piedallu, C., Perez, V., Gégout, J.C., lebourgeois, F., et Bertrand, R. (2009). Potential impact of global warming on the range of spruce, fir, beech, and sessile oak in France. Revue Forestière Française 61(6): 567-593.

Pinto, P.E. (2006). Ecologie et croissance de *Abies alba* Mill. en peuplements purs et mélangés dans le Massif Vosgien (Nord-est de la France). *Dans* Sciences forestières. Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Nancy (France). p. 146.

Pinto, P.E., et Gégout, J.C. (2005). Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains. Annals of Forest Science 62(7): 761-770.

Pinto, P.E., Gégout, J.C., Hervé, J.C., et Dhôte, J.F. (2007). Changes in environmental controls on the growth of *Abies alba* Mill. in the Vosges Mountains, north-eastern France, during the 20th century. Global Ecology and Biogeography 16(4): 472-484.

Pinto, P.E., Gégout, J.C., Hervé, J.C., et Dhôte, J.F. (2008). Respective importance of ecological conditions and stand composition on *Abies alba* Mill. dominant height growth. Forest Ecology and Management 255(3-4): 619-629.

Piutti, E., et Cescatti, A. (1997). A quantitative analysis of the interactions between climatic response and intraspecific competition in European beech. Canadian Journal of Forest Research 27(3): 277-284.

Popa, I., et Kern, Z. (2009). Long-term summer temperature reconstruction inferred from tree-ring records from the Eastern Carpathians. Climate Dynamics 32(7-8): 1107-1117.

Pretzsch, H., Block, J., Dieler, J., Dong, P.H., Kohnle, U., Nagel, J., Spellmann, H., et Zingg, A. (2010). Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. Annals of Forest Science 67(7).

R Development Core Team. (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN: 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.

Rathgeber, C.B.K., Rossi, S., et Bontemps, J.D. (2011). Cambial activity related to tree size in a mature silver-fir plantation. Annals of Botany 108(3): 429-438.

Rennenberg, H., Loreto, F., Polle, A., Brilli, F., Fares, S., Beniwal, R.S., et Gessler, A. (2006). Physiological responses of forest trees to heat and drought. Plant Biology 8(5): 556-571.

Rice, K.J., Matzner, S.L., Byer, W., et Brown, J.R. (2004). Patterns of tree dieback in Queensland, Australia: the importance of drought stress and the role of resistance to cavitation. Oecologia 139(2): 190-198.

Rio, M.d., et Sterba, H. (2009). Comparing volume growth in pure and mixed stands of *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica*. Annals of Forest Science 66(5): 502-512.

Rolland, C. (2002). Decreasing teleconnections with inter-site distance in monthly climatic data and tree-ring width networks in a mountainous Alpine area. Theoretical and Applied Climatology 71(1-2): 63-75.

Rolland, C., Michalet, R., Desplanque, C., Petetin, A., et Aime, S. (1999). Ecological requirements of *Abies alba* in the French Alps derived from dendro-ecological analysis. Journal of Vegetation Science 10(3): 297-306.

Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., et Carrer, M. (2008). Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. New Phytologist 177(1): 199-208.

Rothe, A., et Binkley, D. (2001). Nutritional interactions in mixed species forests: a synthesis. Canadian Journal of Forest Research 31(11): 1855-1870.

Rozas, V., Zas, R., et Garcia-Gonzalez, I. (2011). Contrasting effects of water availability on Pinus pinaster radial growth near the transition between the Atlantic and Mediterranean biogeographical regions in NW Spain. European Journal of Forest Research 130(6): 959-970.

Sanz Perez, V., Castro Diez, P., et Valladares, F. (2007). Growth versus storage: responses of Mediterranean oak seedlings to changes in nutrient and water availabilities. Annals of Forest Science 64(2): 201-210.

Scharnweber, T., Manthey, M., Criegee, C., Bauwe, A., Schroder, C., et Wilmking, M. (2011). Drought matters - Declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. Forest Ecology and Management 262(6): 947-961.

Schulman, E. (1937). Selection of trees for climatic study. Tree-Ring Research 3(3): 22-23.

Seynave, I. (1999). Analyse de la structure de deux peuplements mélangés équiennes : la sapinière-hêtraie et la chênaie-hêtraie dans le Nord-Est de la France. Analyse de la dynamique de la structure de la sapinière hêtraie. *Dans* Sciences Forestières et du Bois. Ecole Narionale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Nancy. p. 197.

Shiyatov, S., Mazepa, V., et E.R., C. (1990). Correcting for trend in variance du to changing sample size. *Dans* Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences. *Edité par* E.R. Cook, and L.A.E. Kairiukstis. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 133-137.

Siam, A.M.J., Radoglou, K.M., Noitsakis, B., et Smiris, P. (2009). Differences in ecophysiological responses to summer drought between seedlings of three deciduous oak species. Forest Ecology and Management 258(1): 35-42.

Tessier, L., Nola, P., et Serre-Bachet, F. (1994). Deciduous *Quercus* in the Mediterranean region: tree-ring/climate relationships. New Phytologist 126(2): 355-367.

Thomas, F.M., et Gausling, T. (2000). Morphological and physiological responses of oak seedlings (Quercus petraea and Q-robur) to moderate drought. Annals of Forest Science 57(4): 325-333.

Thomas, S.C. (2010). Photosynthetic capacity peaks at intermediate size in temperate deciduous trees. Tree Physiology 30(5): 555-573.

Tilman, D. (2004). Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 101(30): 10854-10861.

Toromani, E., Sanxhaku, M., et Pasho, E. (2011). Growth responses to climate and drought in silver fir (*Abies alba*) along an altitudinal gradient in southern Kosovo. Canadian Journal of Forest Research 41(9): 1795-1807.

Vallet, P., et Perot, T. (2011). Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. Journal of Vegetation Science 22(5): 932-942.

Vandermeer, J.H. (1989). The Ecology of Intercropping. Cambridge University Press, Cambridge. p. 237.

Vieira, J., Campelo, F., et Nabais, C. (2009). Age-dependent responses of tree-ring growth and intra-annual density fluctuations of *Pinus pinaster* to Mediterranean climate. Trees-Structure and Function 23(2): 257-265.

Vitasse, Y., Delzon, S., Bresson, C.C., Michalet, R., et Kremer, A. (2009). Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. Canadian Journal of Forest Research 39(7): 1259-1269.

Vitasse, Y., Francois, C., Delpierre, N., Dufrene, E., Kremer, A., Chuine, I., et Delzon, S. (2011). Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees. Agricultural and Forest Meteorology 151(7): 969-980.

Weber, P., Bugmann, H., et Rigling, A. (2007). Radial growth responses to drought of *Pinus sylvestris* and *Quercus pubescens* in an inner-Alpine dry valley. Journal of Vegetation Science 18(6): 777-792.

Wigley, T.M., Briffa, K.R., et Jones, P.D. (1984). On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. Journal of Climate and Applied Meteorology 23: 201–213.

Wilmking, M., et Myers-Smith, I. (2008). Changing climate sensitivity of black spruce (Picea mariana Mill.) in a peatland-forest landscape in Interior Alaska. Dendrochronologia 25(3): 167-175.

Wilson, S.D., et Tilman, D. (1995). Competitive Responses of 8 Old-Field Plant-Species in 4 Environments. Ecology 76(4): 1169-1180.

Zang, C. (2009). bootRes: Bootstrapped Response and Correlation Functions. R package version 0.2, http://CRAN.R-project.org/package=bootRes.

4 AMELIORATION DE L'ESTIMATION DES RELATIONS CERNE-CLIMAT

Table des matières du chapitre 4

4.1 Les sources d'erreur de l'estimation d'un coefficient de corrélation *Bootstrap* 251
4.1.1 Trois termes d'erreur 251
4.1.2 Application à un coefficient de corrélation *Bootstrap* 252
4.1.3 Objectifs des articles scientifiques 254

4.2 Synthèse des résultats 255
4.2.1 Effet général des caractéristiques de l'échantillon sur l'estimation des relations cerne-climat 256
4.2.1.1 Force de la corrélation 256
4.2.1.2 Significativité de la corrélation 257
4.2.2 Modulations entre espèces et contextes environnementaux 257
4.2.2.1 Effet « espèce » 258
4.2.2.2 Effet « environnement » 260
4.2.2.3 Implications pour les analyses dendrochronologiques 260
4.2.3 Amélioration de la méthode d'évaluation des relations cerne-climat 261
4.2.3.1 Principe général 261
4.2.3.2 Avantages 264
4.2.3.3 Limites 265
4.2.3.4 Dispersion et EPS 266
4.2.4 Conclusion 266

4.3 Contributions scientifiques 269
4.3.1 Une sensibilité au climat dépendante de la taille de l'arbre – approche multispécifique 269
4.3.2 Effet du nombre d'arbres échantillonnés par placette sur la précision de l'estimation des relations cerne-climat – approche multispécifique 291
4.3.3 Effet de l'effort d'échantillonnage sur l'estimation des relations cerne-climat : cas du Pin laricio de Corse (*Pinus nigra laricio corsicana*) en contexte de plaine tempéré 311
4.3.4 Une formulation mathématique du biais d'estimation des relations cerne-climat relatif à la taille de l'échantillon 333

4.1 LES SOURCES D'ERREUR DE L'ESTIMATION D'UN COEFFICIENT DE CORRELATION *BOOTSTRAP*

L'erreur ***E*** d'un résultat numérique se définit comme la différence entre la valeur vraie (valeur exacte ou valeur de la population) et la valeur obtenue lors d'une analyse (valeur estimée ou valeur de l'échantillon). *E* est la résultante des erreurs des différentes étapes d'une analyse, et est souhaitée la plus faible possible. Il s'agit donc de trouver un compromis acceptable entre le coût de l'analyse (temps, personnel, matériel) et l'erreur d'estimation.

4.1.1 TROIS TERMES D'ERREUR

La différence entre la valeur exacte et la valeur estimée peut être décomposée en trois termes (**Figure 4.1.1**) :

- La **dispersion *D*** : mesure la **variabilité inter-échantillon** de l'estimation. L'objectif de l'échantillonnage d'une population est d'estimer à partir d'un nombre réduit d'individus la réponse de cette population à un facteur étudié. La dispersion répond à la question suivante : **pour une population et un protocole d'échantillonnage donnés**, quelle serait la différence moyenne entre deux estimations obtenues à partir d'échantillons différents ?

- La **précision *P*** : mesure la **variabilité intra-échantillon** de l'estimation. Elle répond à la question suivante : **pour un échantillon et un protocole de mesure/d'analyse donnés**, quelle serait la différence moyenne entre deux estimations obtenues par répétition des mesures/analyses ? La précision quantifie le bruit introduit par les erreurs aléatoires et les résolutions de mesure des appareils et techniques choisies. Elle concerne donc l'ensemble des étapes de l'analyse.

- Le **biais *B*** : mesure la systématicité de l'erreur. Elle répond à la question suivante : **est-ce que les estimations présentent un décalage systématique par rapport à la valeur exacte de la population ?** Le biais quantifie la justesse de l'estimation, et comprend des phénomènes comme l'erreur d'échantillonnage (échantillon non représentatif de la population objective), l'erreur systématique de mesure (appareil de mesure non étalonné, effet « opérateur »), ou encore l'erreur d'analyse statistiques (méthodologie non appropriée, estimateurs biaisés).

Remarque : la nomenclature des termes d'erreur varie entre le français et l'anglais. La dispersion *D* se traduit *precision*, la précision *P resolution*, et le biais *B bias*. Ainsi, le terme *precision* employé dans les articles [6], [7] et [8] fait référence à la dispersion des estimations, *i.e.* à la différence de résultat entre deux échantillons d'une population donnée.

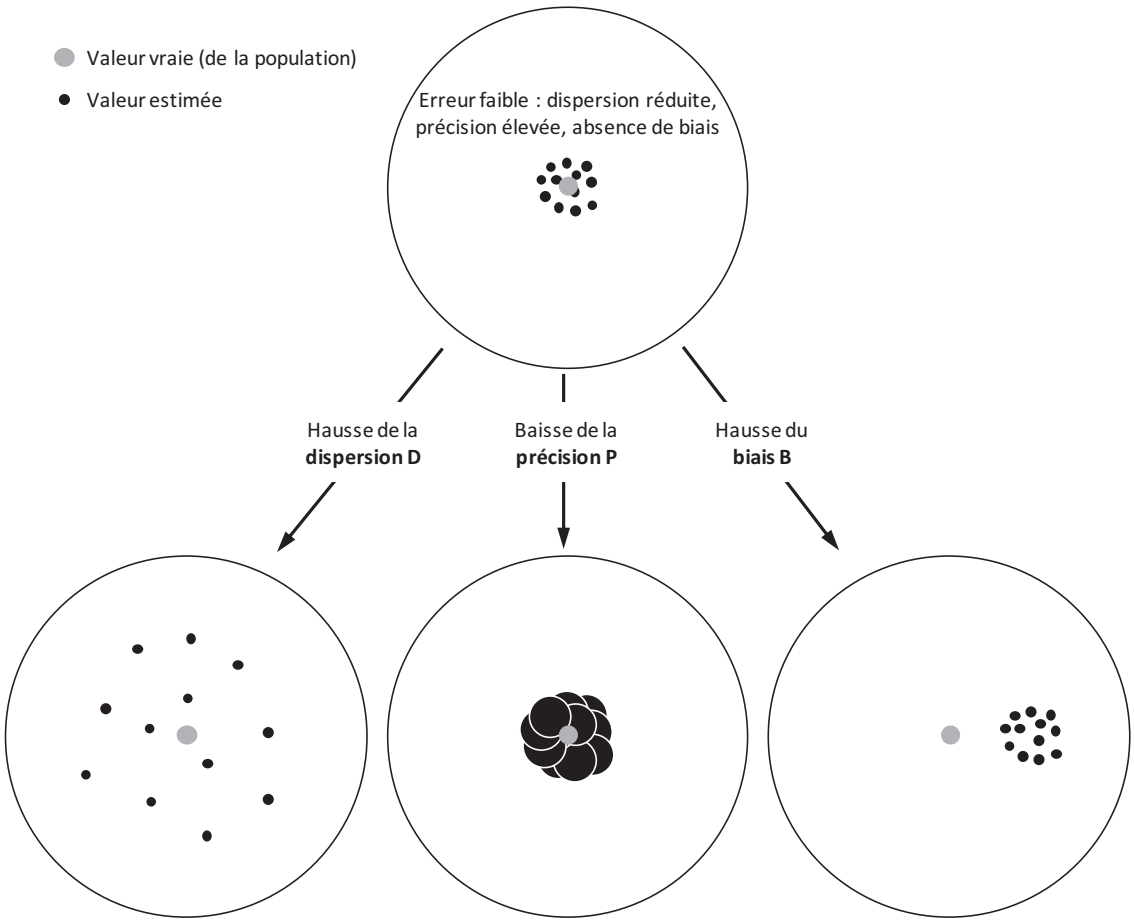


Figure 4.1.1 : Illustration des trois sources d'erreur d'estimation.

4.1.2 APPLICATION A UN COEFFICIENT DE CORRELATION *BOOTSTRAP*

Remarque 1 : on s'intéresse ici à l'erreur d'estimation de la **valeur moyenne** de la corrélation cerne-climat, obtenue en moyennant les 1000 estimations *Bootstrap*.

Remarque 2 : pour faciliter la présentation des termes d'erreur, les coefficients de corrélation *Bootstrap* de la **validation** ont été assimilés aux coefficients de **calibration**. Cette approximation apparaît pertinente à la vue de la forte cohérence entre les coefficients de calibration et de validation (cf. **article [8], Figure 4.3.4.1**).

Dans le cas précis du BCC, le **biais** correspond à une déviation systématique de la valeur estimée par rapport à la valeur de la population, la **dispersion** correspond à la variation de la valeur estimée entre deux échantillons obtenus par le même protocole, et la **précision** correspond à la variabilité des 1000 estimations *Bootstrap* pour un échantillon donné (*i.e.* pour une chronologie moyenne donnée).

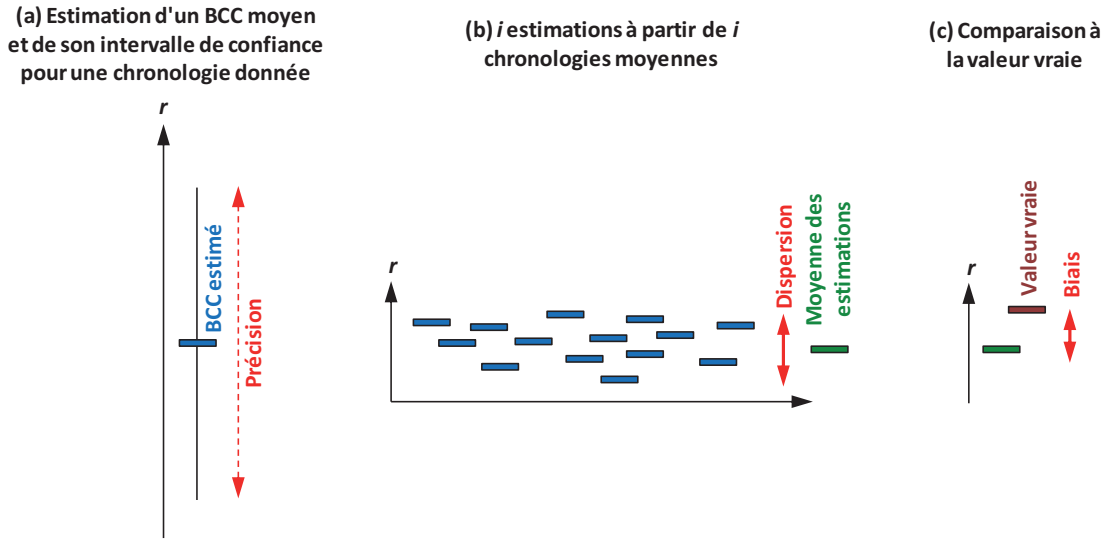


***Figure 4.1.2 : Présentation des trois termes d'erreur de l'estimation d'un coefficient de corrélation* Bootstrap**. *(a) Précision ; (b) Dispersion ; (c) Biais.*

La **précision** de la corrélation *Bootstrap* est classiquement estimée par le calcul de l'intervalle de confiance du BCC (**Figure 4.1.2a**). Cette précision est d'autant plus forte que le synchronisme entre les indices de croissance et les valeurs climatiques est stable entre les années des séries de données ; un synchronisme parfait impliquant que la valeur de la corrélation est indépendante des jeux de calibration/validation issus du tirage aléatoire avec remise des années. La **dispersion** des valeurs moyennes peut être estimée par le calcul d'indicateurs classiques (écart-type, variance, intervalle de confiance) sur *i* valeurs moyennes estimées à partir de *i* chronologies moyennes (**Figure 4.1.2b**) ; cette dispersion sera d'autant plus faible que le signal des chronologies moyennes est stable entre les chronologies. Enfin, le **biais** peut être estimé par simulation, selon la procédure présentée dans les **articles [6], [7]** et **[8]** (**Figure 4.1.2c**). Ainsi, ce biais est d'autant plus faible que le signal de la chronologie est proche de celui de la population, *i.e.* que le ratio « *signal* / (*signal* + *bruit*) » tend vers 1.

Le chapitre 4 de ce travail de thèse se repose sur quatre chapitres présentés sous forme d'articles scientifiques, dont deux sont acceptés, un soumis et le dernier en préparation. L'objectif général de ces articles est d'améliorer la précision de l'estimation des relations cerne-climat, *i.e.* de réduire certains termes de l'erreur et d'en quantifier d'autres.

4.1.3 OBJECTIFS DES ARTICLES SCIENTIFIQUES

- **Article [5]** (**chapitre 4.3.1**) : la population dominante est classiquement échantillonnée en dendroécologie. Cette population objective est supposée plus réactive aux variations climatiques interannuelles car moins soumise à la compétition inter-individu. L'article [5] teste (i) l'homogénéité de la réponse au climat de cette population en fonction de la taille des individus, ainsi que (ii) la stabilité interspécifique de cette homogénéité. Les objectifs sont donc de savoir (i) si la population dominante peut être considérée comme une population objective ou bien s'il est nécessaire de la diviser en sous-populations présentant des réponses au climat distinctes, et (ii) s'il est juste de comparer la réponse de populations dominantes issues d'un même protocole d'échantillonnage entre des essences à autécologies contrastées. Cet article fournit ainsi des pistes pour affiner l'estimation de la réponse d'un peuplement au climat et adapter la stratégie d'échantillonnage selon l'espèce étudiée.

- **Article [6]** (**chapitre 4.3.2**) : la taille de l'échantillon résulte d'un compromis entre la quantité de travail et la qualité de l'estimation de la réponse de la population. L'article [6] teste l'évolution de la dispersion et du biais des coefficients de corrélations *Bootstrap* lorsque la taille de l'échantillon de la population dominante diminue de 28 à 3 arbres par placette, cette analyse portant sur cinq essences à autécologies contrastées. Les objectifs sont donc (i) d'estimer l'erreur du BCC en fonction de la taille de l'échantillon, et (ii) de mettre en évidence des différences interspécifiques dans la magnitude de cette erreur. Cet article fournit ainsi des pistes pour trouver un compromis acceptable entre taille d'échantillon et erreur d'estimation selon l'essence étudiée.

- **Article [7]** (**chapitre 4.3.3**) : de plus en plus d'études dendroécologiques menées sur de grands gradients écologiques ou spatiaux estiment une réponse au climat d'une essence à l'échelle régionale en construisant une chronologie moyenne à partir d'arbres issus de placettes différentes. L'article [7] teste le bénéfice respectif de l'augmentation du nombre de placettes et du nombre d'arbres par placette sur la baisse de la dispersion et du biais des coefficients de corrélations *Bootstrap*. Les objectifs sont donc d'estimer l'erreur du BCC en fonction (i) de la taille de l'échantillon, et (ii) de ses caractéristiques (nombre de placettes et nombre d'arbres par placette). Cet article fournit ainsi des pistes sur l'optimisation de la stratégie d'échantillonnage d'une population cible à l'échelle d'une région climatiquement homogène.

- **Article [8]** (**chapitre 4.3.4**) : le biais relatif à la taille de l'échantillon mis en évidence dans les articles [6] et [7] est formalisé afin de proposer un facteur de correction des valeurs estimées. L'intérêt et les limites de cette correction sont illustrés sur trois chronologies régionales moyennes d'*Abies alba* distribuées le long d'un gradient altitudinal (*i.e.* sur un gradient croissant de limitation climatique de la croissance).

4.2 SYNTHESE DES RESULTATS

Hors contexte tropical, la variation du climat au cours de l'année impose à la végétation une période de croissance (saison de végétation) et une période de repos. Ainsi, les arbres produisent chaque année un cerne de croissance, dont la largeur résulte des variations interannuelles des conditions environnementales et des processus physiologiques qui lui sont propres (Cook, 1985 ; Fritts, 1976). Cette propriété intégratrice et la longévité des espèces arborées font de la largeur de cerne un *proxy* largement utilisé pour analyser l'impact de l'environnement sur la croissance et la vitalité des forêts. **L'objectif général des études dendroécologiques est donc d'estimer le signal environnemental commun à tous les arbres d'une population objective à partir d'un nombre fini d'individus carottés au sein de cette population**. Ce signal environnemental contient lui-même l'ensemble des signaux dits à « larges échelles », c'est-à-dire les signaux qui affectent l'ensemble des arbres de la population. Ceux-ci s'opposent aux signaux « locaux », *i.e.* propres à chaque individu et relatifs aux caractéristiques génétiques, et aux variations micro-stationnelles et de compétition (stratification de couvert, effet de la sylviculture, attaques de parasites).

L'enjeu principal de la dendrochronologie est d'extraire le plus proprement possible le signal objectif (signal que l'on souhaite étudier) parmi l'ensemble des signaux contenus dans les chronologies individuelles de largeurs de cerne. Le plus souvent, celui-ci correspond à l'enregistrement des variations interannuelles du climat. La construction d'une chronologie de croissance moyenne à partir des chronologies individuelles (détails dans le **chapitre 2.3**) est supposée permettre l'estimation du signal objectif de la population en réduisant le poids des signaux indésirables (*bruit*). Cette chronologie moyenne est par la suite confrontée à des séries climatiques pour évaluer la sensibilité au climat de la population au travers du calcul des coefficients de corrélation *Bootstrap* (BCC). Pour que l'erreur d'estimation des BCC soit la plus faible possible, le dendrochronologue dispose de trois leviers : (1) le choix de la population objective ; (2) le choix de l'effort d'échantillonnage ; (3) le choix de la méthode de traitement du signal. Dans le contexte actuel de comparaison des BCC entre essences, contextes environnementaux et périodes temporelles, il apparaît essentiel de fournir des conseils méthodologiques pour améliorer l'estimation des relations cerne-climat et ainsi mettre en évidence des différences effectives de sensibilité au climat. L'analyse des effets du choix de la méthode de traitement du signal étant abondamment abordée dans la littérature (*e.g.* Bontemps et Esper, 2011 ; Carrer, 2011 ; Esper et al., 2003 ; Gunnarson et al., 2011 ; Treydte et al., 2007 ; Visser et al., 2010), les articles [5] à [8] se sont concentrés sur les conséquences des choix de la population objective et de l'effort d'échantillonnage sur la justesse de l'estimation des BCC.

Ce travail présente trois originalités importantes :

- l'analyse des conséquences des choix d'échantillonnage sur les coefficients de corrélation *Bootstrap* en plus de celles sur la qualité du signal de la chronologie moyenne de croissance ;

- l'approche multispécifique et multi-contexte visant à mettre en évidence d'éventuelles modulations de ces conséquences par des différences de traits écophysiologiques et de caractéristiques environnementales ;
- la distinction et la quantification des différentes sources d'erreur de l'estimation d'un BCC (*i.e.* précision, dispersion et biais), avec à terme la proposition d'une amélioration de la méthode d'évaluation des relations cerne-climat.

4.2.1 EFFET GENERAL DES CARACTERISTIQUES DE L'ECHANTILLON SUR L'ESTIMATION DES RELATIONS CERNE-CLIMAT

4.2.1.1 FORCE DE LA CORRELATION

Sous l'hypothèse que l'échantillon réalisé soit représentatif de la population objective, la baisse du nombre d'arbres carottés (*N*) utilisés pour construire la chronologie moyenne conduit à une sous-estimation de la force des corrélations cerne-climat (articles [6] et [7]). Cette baisse systématique confirme que le signal commun à tous les arbres correspond à l'influence des variations environnementales à « large échelle », telles que celles du climat. Ce **biais** s'explique donc par une estimation de plus en plus bruitée du signal commun à tous les arbres (Briffa et Jones, 1990 ; Mäkinen et Vanninen, 1999 ; Wigley et al., 1984a). En d'autres termes, construire une chronologie moyenne à partir d'un nombre limité d'arbres entraine une baisse du rapport *signal*/(*bruit*+*signal*) car la réduction de la variance du bruit contenu dans la chronologie moyenne suit un facteur 1/*N*. Le biais est équivalent à $\sqrt{EPS}$ (article [8]) et est ainsi réduit lorsque la population échantillonnée est homogène (r_{tot} élevé) et l'effectif de l'échantillon grand. Dans le cas complexe de la construction d'une chronologie moyenne à partir de *t* arbres carottés dans *p* placettes (*N*=*p*×*t*), la réduction du bruit se fait en deux étapes : la première consiste à réduire la variance du bruit intra-placette par un facteur 1/*t* ; la seconde repose sur la réduction de la variance du bruit inter-placette par un facteur 1/*p* (article [7]). Ainsi, l'augmentation du nombre *t* d'arbres carottés par placette permet de réduire la variance inter-arbre de la placette, alors que l'augmentation de *p* conduit à la réduction à la fois des variances inter-arbre et inter-placette (cf. **chapitre 2.3, Encart 2.2**) (Briffa et Jones, 1990 ; Fritts, 1976 ; Snedecor et Cochran, 1980). Pour un *N* donné, l'erreur d'estimation des BCC est donc d'autant plus réduite que *p* est élevé et *t* faible.

La diminution de la taille de l'échantillon donne également un poids croissant à chaque chronologie individuelle dans le calcul de la chronologie moyenne. Celle-ci devient alors sensible aux signaux individuels, la substitution d'un des arbres par un autre pouvant conduire à de fortes modifications des caractéristiques du bruit réduit et de l'estimation des BCC. Diminuer le nombre d'arbres augmente aussi le risque de ne couvrir que partiellement la variabilité de la population objective (article [8]) (Gray et al., 1981). En d'autres termes, la population échantillonnée ne reflète pas la population objective, ce qui implique que le signal environnemental commun est biaisé en plus d'être bruité. L'estimation des BCC est alors doublement biaisée :

- un biais relatif à la **taille de l'échantillon** qui induit une baisse systématique de la force des corrélations d'un facteur $\sqrt{EPS}$ (article [8]);

- un biais relatif à la **représentativité de l'échantillon** qui introduit un écart entre la réponse à estimer (*i.e.* la réponse de la population objective) et la réponse estimable (*i.e.* la réponse de la population échantillonnée).

4.2.1.2 SIGNIFICATIVITE DE LA CORRELATION

Une conséquence directe de ce double biais d'estimation est le risque de mésestimer la significativité des coefficients de corrélation (articles [6] et [7]). En effet, puisque les BCC se rapprochent de zéro avec la baisse de *N*, le biais relatif à la taille de l'échantillon conduit systématiquement à l'estimation de BCC non-significatifs alors que ceux-ci peuvent l'être à l'échelle de la population. Les conséquences du biais relatif à la représentativité de l'échantillon sont plus complexes car la différence de signal entre la chronologie obtenue et la chronologie théorique objective regroupe les variations à la fois des signaux parasites (bruit réduit) et du signal objectif. Ainsi, l'évaluation des relations cerne-climat à partir d'un échantillon réduit augmente le risque d'estimer :

- des BCC non-significatifs qui le sont à l'échelle de la population car le biais relatif à la **taille de l'échantillon** tend à diminuer le ratio *signal*/(*bruit*+*signal*) (articles [6] et [7])

- des BCC significatifs qui ne le sont pas à l'échelle de la population car la non-représentativité de l'échantillon peut introduire un bruit présentant, par hasard, une covariance avec le signal climatique (article [7]). La seconde possibilité est l'échantillonnage d'une population dont la variabilité inter-arbre est plus faible que celle de la population objective (article [8]). Ce cas précis conduit à sous-estimer le *bruit*, et donc à augmenter artificiellement les BCC.

4.2.2 MODULATIONS ENTRE ESPECES ET CONTEXTES ENVIRONNEMENTAUX

La force du signal commun aux arbres de la population objective varie fortement entre les essences et les contextes environnementaux. Dans les années 1930, les premières publications en dendrochronologie mettaient en évidence que le comportement de croissance était plus homogène entre des arbres (i) d'espèces réactives aux variations environnementales, (ii) issus d'une population dominante et (iii) ayant poussés en contexte limitant (Douglass, 1939 ; Schulman, 1937, 1945). A cette époque, ces populations réactives à un facteur environnemental particulier étaient recherchées parce qu'elles fournissaient des chronologies individuelles plus facile à interdater. Aujourd'hui, de nombreuses études dendrochronologiques confirment que la sensibilité de la croissance radiale à l'environnement et à ses variations est exacerbée en contexte limitant ; limitant par le froid (*e.g.* D'arrigo et al., 2008 ; Kharuk et al., 2010 ; Lloyd et al., 2011 ; Oberhuber, 2004), par la sécheresse estivale (*e.g.* Andreu et al., 2007 ; Gea-Izquierdo et al., 2011 ; Macias et al., 2006) ou bien par les conditions écologiques locales (*e.g.* Cedro et Lamentowicz, 2011 ; Helama et al., 2009 ; Lebourgeois et al., 2010 ; Moir et al., 2011 ; Trindade et al., 2011). Les analyses multispécifiques et les travaux comparatifs sur l'aptitude des essences à fournir des chronologies

fiables pour les reconstructions climatiques à long terme confirment également que, dans un contexte donné, des essences aux écophysiologies contrastées peuvent présenter des différences fortes d'intensité de réponse au climat (*e.g.* Büntgen et al., 2008 ; Garcia-Suarez et al., 2009 ; Hurteau et al., 2007 ; Reynolds-Henne et al., 2009). Ainsi, les conséquences de la variation de la taille et des caractéristiques de l'échantillon sur l'estimation des relations cerne-climat peuvent être fortement modulées par l'espèce et le contexte environnemental.

4.2.2.1 EFFET « ESPECE »

Nos résultats mettent clairement en évidence que la baisse de la justesse de l'estimation des relations cerne-climat avec la diminution du nombre d'arbres dominants carottés par placette varie selon l'essence considérée (article [6]). Pour mémoire, cette étude porte sur cinq essences aux traits écophysiologiques contrastés : *A. alba*, *F. sylvatica*, *P. abies*, *Q. petraea* et *P. sylvestris*. Il en ressort que, pour un même protocole de sélection d'arbres dominants et une baisse donnée de *N*, le biais est plus fort pour les essences sciaphiles *A. alba*, *F. sylvatica* et *Picea abies* que pour les essences héliophiles *Q. petraea* et *P. sylvestris*. Cette forte sensibilité à la variation de *N* pour les essences tolérantes à l'ombrage s'explique par une plus forte hétérogénéité inter-arbre des comportements de croissance. En d'autres termes, la baisse de *N* induit un biais d'autant plus fort que le rapport *signal*/(*bruit*+*signal*) est faible. Dans le cas d'un rapport proche de 1, la substitution ou le retrait d'un arbre ne modifiera que très peu les caractéristiques du bruit réduit et du signal de la chronologie moyenne. Cette conclusion rejoint le concept de saturation de la chronologie rappelé dans Boucher et al. (2009) : le signal d'une chronologie moyenne est d'autant plus saturé que les signaux individuels sont homogènes ou que le poids de chaque individu est faible (échantillon large). Une seconde analyse menée sur le même jeu de données (article [5]) révèle en effet que le signal climatique contenu dans les séries de croissance des arbres dominants échantillonnés est plus instable chez les essences sciaphiles que chez les essences héliophiles, cette instabilité étant reliée au diamètre des arbres. Pour *A. alba* et *F. sylvatica*, les individus de petit diamètre (*small diameter* : SD) présentent une sensibilité plus faible aux conditions hydriques et thermiques estivales (mai à août principalement) que les individus de gros diamètre (*big diameter* : BD). Rappelons ici que l'écart moyen entre les petits et les gros diamètres est stable entre les essences (9 à 12 cm, **Cf. Table 5.1**) et que les différences observées entre les essences ne peuvent pas être liées à des variations de gammes de diamètres échantillonnées. Ainsi, pour un même protocole et une même gamme de diamètres, les populations échantillonnées présentent des signaux individuels plus hétérogènes chez les essences sciaphiles et donc un rapport *signal*/(*bruit*+*signal*) plus faible. Ces résultats expliquent ainsi la plus forte sensibilité de l'estimation des BCC aux variations de *N* chez ces essences.

L'hypothèse émise pour expliquer de telles différences d'homogénéité des réponses individuelles entre essences 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 sensiblement dominés puissent maintenir une croissance radiale soutenue. 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 4.2.1**). Ces différences de stratification des houppiers induisent de

fortes variations microclimatiques au sein même du peuplement (Aussenac, 2000 ; Ma et al., 2010), les petits diamètres bénéficiant d'une ambiance plus forestière et d'un tamponnage des contraintes climatiques, notamment durant la période estivale. En effet, Aussenac et Ducrey (1977) ont mis en évidence dans un peuplement adulte de *F. sylvatica* une baisse de température de l'air dans la canopée de 4 °C entre les hauteurs de 23 et 18 m. Ces résultats impliquent que les individus sensiblement dominés bénéficient de températures estivales plus fraiches et donc d'un stress hydrique moins fort (**Figure 4.2.2**), en accord avec nos résultats.

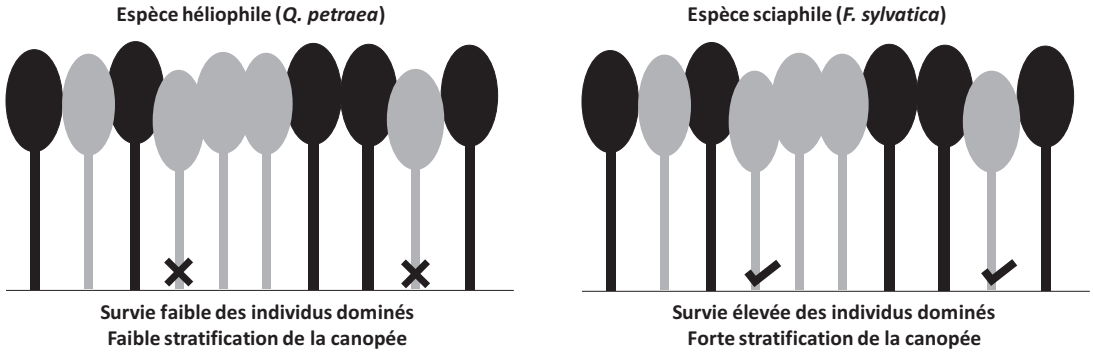


***Figure 4.2.1** : **Illustration de l'hypothèse de différences de stratification de la canopée** entre un peuplement de* Q. petraea *(essence héliophile) et un peuplement de* F. sylvatica *(essence sciaphile). Noir : gros diamètres ; gris : petits diamètres. La faible capacité des essences héliophiles 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.*

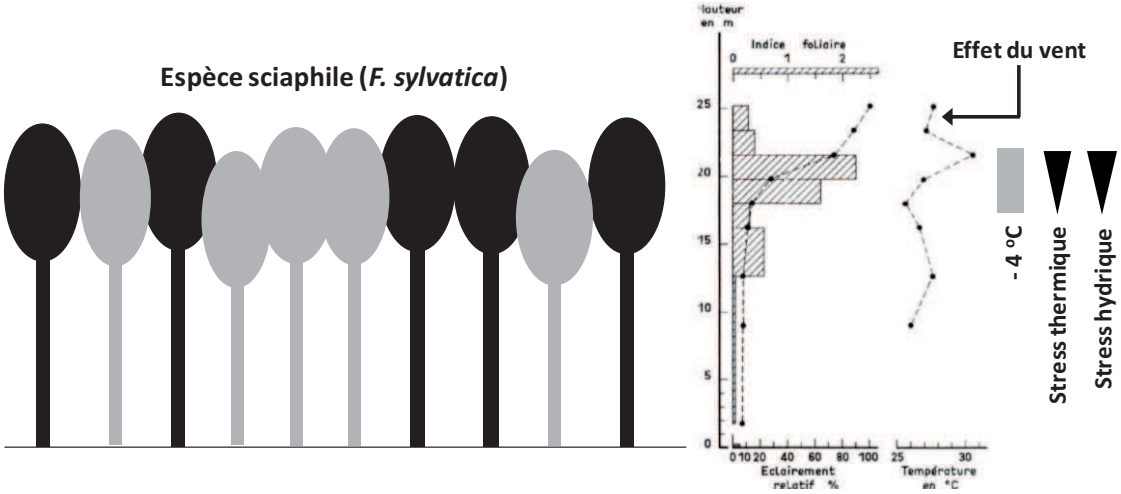


***Figure 4.2.2** : **Illustration de la micro-variation des conditions climatiques au sein de la canopée** d'un peuplement de* F. sylvatica*. Les évolutions d'indice foliaire, d'éclairement relatif et de température en fonction de la hauteur dans le canopée sont extraites d'Aussenac et Ducrey (1977). Noir : gros diamètres ; gris : petits diamètres.*

4.2.2.2 EFFET « ENVIRONNEMENT »

La modulation de la force du signal commun aux arbres échantillonnés par les conditions environnementales a été abordée dans les articles [5] et [8]. La forte homogénéité des comportements de croissance des arbres des essences héliophiles n'a pas permis d'observer des instabilités du rapport *signal*/(*signal*+*bruit*) sur la gamme de conditions écologiques couvertes (articles [5] et [6]). Pour *A. alba* et *F. sylvatica*, nos résultats mettent en évidence un signal environnemental plus fort entre les arbres lorsque les conditions de croissance sont limitantes. Les différences de sensibilité au climat entre les arbres de gros et de petits diamètres de *F. sylvatica* s'estompent avec la diminution de la réserve utile maximale en eau du sol, notamment pour la réponse aux bilans hydriques estivaux (article [5]). De même, bien que des écarts significatifs de réponse aux températures soient toujours observés, les différences de BCC entre BD et SD chez *A. alba* se réduisent avec la hausse de la xéricité du climat (*i.e.* des températures élevées et des bilans hydriques faibles, article [5]). En contexte de montagne, le rapport *signal*/(*signal*+*bruit*) augmente également avec l'altitude, qui est elle-même corrélée positivement aux bilans hydriques et négativement aux températures (article [8]). Par exemple, pour une taille d'échantillon donnée, les chronologies individuelles présentent en moyenne une corrélation effective (**cf. chapitre 2.3, encart 2.2, équation [2.15]**) 26 % plus faible à basse altitude comparée à la haute altitude (écart type : 1,2 %). Cette hausse du signal commun peut être rattachée au reforment de la contrainte thermique, puisque la température annuelle moyenne diminue de 8,9 à 5,8 °C entre la basse et la haute altitude (cf. **article [8], Table 4.3.4.1**).

Ainsi, un milieu contraignant réduit la variabilité de la réponse entre les arbres d'un échantillon. Pour une essence donnée (dans notre analyse, *A. alba* ou *F. sylvatica*), le signal de la chronologie moyenne est « saturée » avec un nombre d'arbres carottés d'autant plus faible que les conditions de croissance sont limitantes. A ce titre, les ouvrages de référence en dendrochronologie et dendroécologie confirment tous que le synchronisme des séries individuelles de croissance est plus élevé en contexte limitant (Cook et Kairiukstis, 1990 ; Fritts, 1976 ; Payette et Filion, 2011), en lien avec la **loi du facteur limitant** détaillée et discutée dans Fritts (1976). Nos résultats sont également en accord avec les études de l'impact de la hausse de la contrainte hydrique estivale sur la sensibilité des essences au climat en contexte méditerranéen. Ces travaux montrent en effet une hausse de la force du signal commun au cours du siècle dernier, ces tendances étant largement attribuées à l'augmentation des températures et de l'aridité estivales, principales contraintes de croissance (Andreu et al., 2007 ; Macias et al., 2006 ; Tardif et al., 2003).

4.2.2.3 IMPLICATIONS POUR LES ANALYSES DENDROCHRONOLOGIQUES

La variation du rapport *signal*/(*signal*+*bruit*) entre essences et contextes climatiques implique que des échantillons issus d'un même protocole fournissent des estimations du signal de la population de qualités variables. En effet, les biais relatifs à la taille de l'échantillon et à sa représentativité seront d'autant plus faibles que le contexte est limitant ; le signal objectif y étant alors plus justement estimé. Trois conséquences peuvent être distinguées. En contexte limitant ou pour une essence héliophile :

- La sous-estimation de la force des corrélations est moins prononcée ;
- Le risque de mésestimer la significativité d'un BCC diminue ;
- L'écart entre la réponse à estimer (*i.e.* la réponse de la population objective) et la réponse estimable (*i.e.* la réponse de la population échantillonnée) est réduit.

Ces résultats ont une importance majeure car les études multispécifiques menées sur de vastes échelles spatiale et temporelle fondent leurs analyses sur la comparaison des fonctions de corrélation établies sur différentes chronologies moyennes. **Une erreur d'estimation dépendante des traits écophysiologiques des essences et de la limitation climatique conduite à confondre la variation réelle de la réponse des populations au climat et les conséquences des biais d'échantillonnage (taille et représentativité) dans l'interprétation des résultats.** Pour garantir que les différences entre les fonctions de corrélation soient strictement liées à des différences de sensibilité au climat, il serait nécessaire de construire des chronologies moyennes pour lesquelles la qualité d'estimation du signal de la population objective, *i.e.* le rapport *signal*/(*signal*+*bruit*), serait constante. Cela impliquerait de connaître, *a priori* de la phase de carottage, la variabilité de chaque population objective afin d'adapter la taille de l'échantillon et de maximiser sa représentativité. Même si les articles [6], [7] et [8] fournissent des pistes pour comprendre la variabilité interspécifique et inter-contexte de la force du signal commun à tous les arbres, les interactions complexes « espèce – contexte climatique – contexte écologique local » ne permettent pas une quantification fine *a priori* de la phase de carottage. Nous proposons donc ici une amélioration de la méthode d'analyse des relations cerne-climat, qui vise à quantifier la dispersion *a posteriori* de l'échantillonnage et de corriger le biais d'estimation des BCC lié à la taille de l'échantillon.

4.2.3 AMELIORATION DE LA METHODE D'EVALUATION DES RELATIONS CERNE-CLIMAT

4.2.3.1 PRINCIPE GENERAL

Cette amélioration de la méthode a pour objectif de réduire l'erreur d'estimation de la réponse au climat d'une population objective à partir d'un échantillon fini *N*. L'erreur totale **E** se décompose en trois termes : la précision **P**, la dispersion **D** et le biais **B** (**cf. chapitre 4.1, Figure 4.1.2c**). La méthode actuelle de calcul d'une fonction de corrélation par chronologie moyenne permet d'évaluer la précision **P** de l'estimation au travers de l'intervalle de confiance obtenu à partir du ré-échantillonnage *Bootstrap* sur les années des chronologies (Guiot, 1991). En revanche, elle ne fournit pas d'information sur la dispersion **D** des estimations du BCC, c'est-à-dire sur la sensibilité de la corrélation à la substitution d'un des *N* arbres. Enfin, elle ne permet pas de quantifier le biais **B** relatif à la taille *N* de l'échantillon. Cette nouvelle méthode a donc un double objectif (i) d'estimation de la stabilité du signal au sein de la population échantillonnée et (ii) de correction du biais d'échantillonnage. Le premier objectif vise à quantifier la robustesse de la valeur du BCC à la substitution d'un ou plusieurs arbres de l'échantillon. Le second objectif correspond à la pondération de la valeur du BCC par le facteur $1/\sqrt{EPS}$ (article [8]) afin de compenser la hausse artificielle de la variance de la chronologie moyenne liée à la moindre réduction du bruit lors de sa construction.

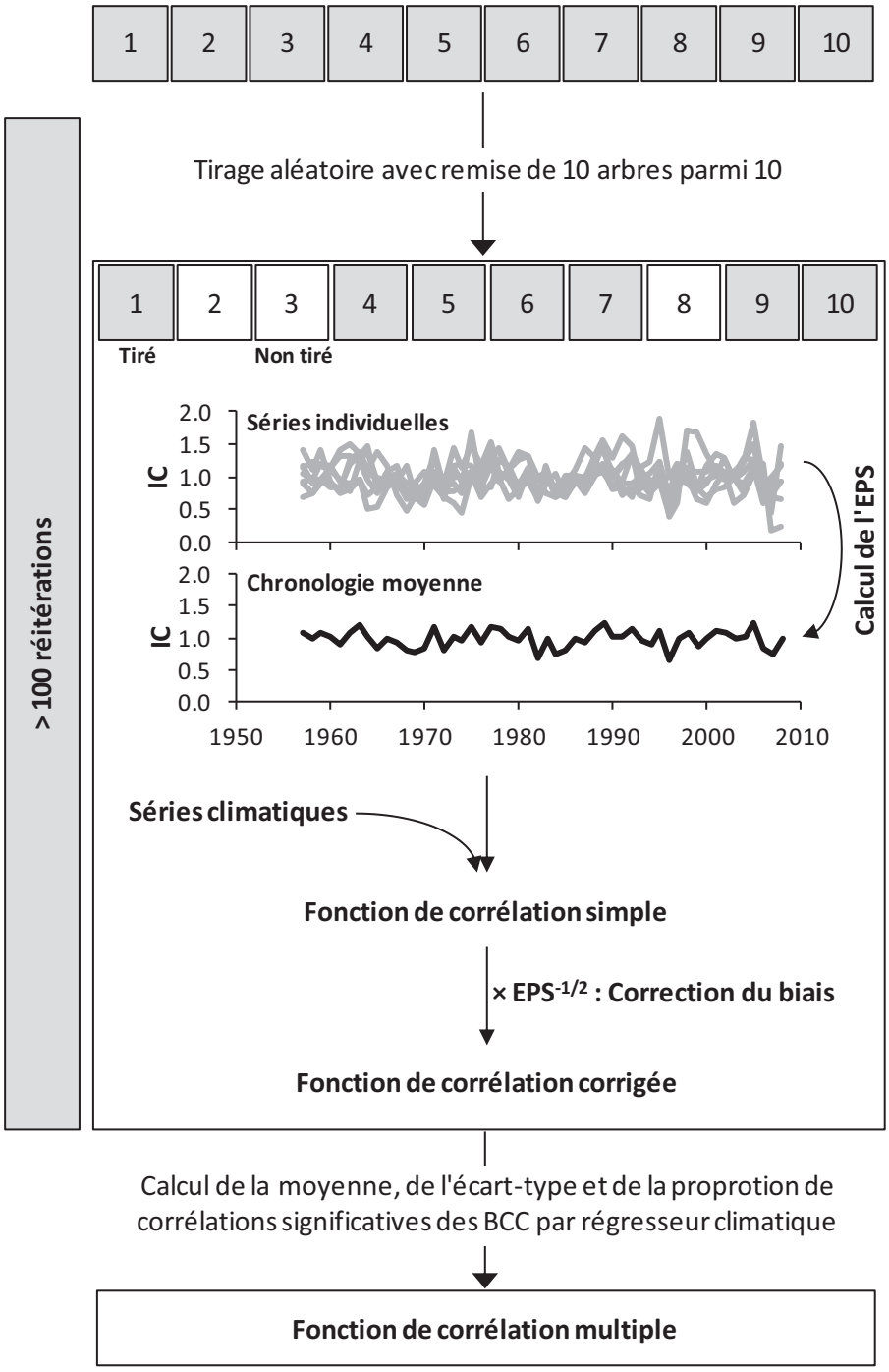


Figure 4.2.3 : Schéma général du calcul d'une fonction de corrélation multiple.

La **Figure 4.2.3** expose la méthode proposée pour améliorer l'estimation des relations cerne-climat. Nous présentons ici le cas « simple » d'une estimation à partir de *N* arbres carottés dans une même placette (*N*=10). La procédure de ré-échantillonnage consiste à tirer aléatoirement avec remise *N* arbres parmi *N*. Les séries individuelles des arbres sélectionnés servent à construire la chronologie moyenne de croissance et calculer l'EPS. La chronologie est ensuite utilisée pour le calcul de la **fonction de corrélation simple** (**FCS**). Les BCC sont alors corrigés par le facteur $1/\sqrt{EPS}$ afin d'éliminer le biais relatif à la taille de l'échantillon et obtenir la **fonction de corrélation corrigée** (**FCC**). Cette procédure doit être réitérée *k* fois (*k* > 100) afin d'obtenir *k* FCC**.** Pour chaque régresseur climatique, la moyenne, l'écart-type et la proportion de corrélations significatives sont calculés à partir des *k* estimations des BCC ; il s'agit de la **fonction de corrélation multiple** (**FCM**). La valeur moyenne des *k* corrélations est corrigée du biais et sa dispersion est estimée par l'écart-type des estimations. Dans le cas complexe d'une chronologie moyenne construite à partir d'arbres carottés dans plusieurs placettes, la procédure de ré-échantillonnage consiste à tirer aléatoirement avec remise *p* placettes parmi *p* puis *t* arbres parmi *t*. La chronologie moyenne est ensuite calculée en moyennant les *p*×*t* séries individuelles de croissance.

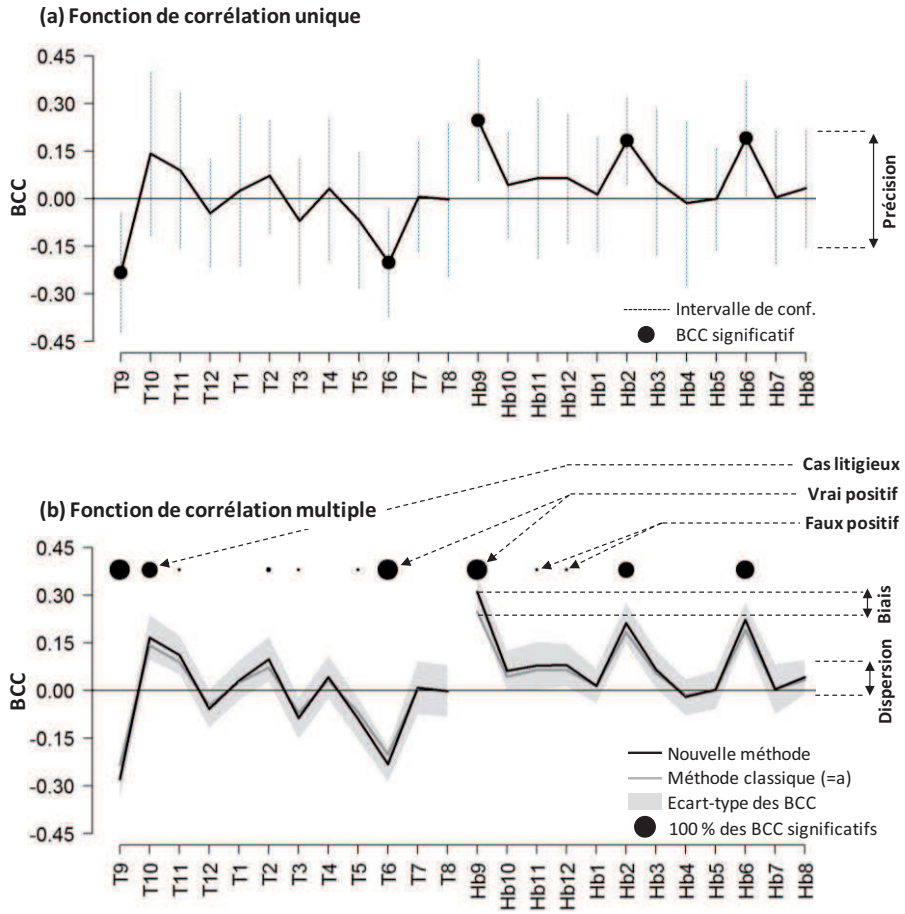


Figure 4.2.4 : Comparaisons des sorties obtenues avec les calculs d'une fonction de corrélation simple (a) et d'une fonction de corrélation multiple (b).

4.2.3.2 AVANTAGES

La fonction de corrélation multiple possède plusieurs avantages par rapport à la fonction de corrélation simple (**Figure 4.2.4**) :

- La force des corrélations cerne-climat n'est pas **biaisée** par la hausse artificielle de la variance de la chronologie moyenne liée à la taille de l'échantillon ;
- La **dispersion** de l'estimation permet de tester, par régresseur climatique, la significativité de la différence entre les BCC des populations échantillonnées grâce à un test *t* de comparaison de moyennes ;
- Les informations sur la **précision** de l'estimation de chaque fonction de corrélation simple sont synthétisées dans le pourcentage de BCC significatifs obtenus sur les *k* réitérations. Ainsi, la FCM donne une approche « continue » de la significativité des corrélations cerne-climat alors que la FCS donne une vision binaire liée à l'estimation unique. L'approche « continue » permet de réduire le risque d'une mauvaise estimation de la significativité des corrélations à l'échelle de la population. En effet, trois cas peuvent se rencontrer (article [7]) :
  - *Le vrai positif* : une corrélation significative à l'échelle de la population est estimée significative à partir de l'échantillon. Dans ce cas, le pourcentage de BCC significatifs est élevé (**Figure 4.2.4b**), même si l'article [7] met en évidence que ce pourcentage peut descendre en dessous de 40 % pour les effectifs très faibles (cf. Figure 7.6c). Bien que les *k* estimations ne soient pas significatives, il est juste de conclure qu'à l'échelle de la population (*i.e.* si on avait carotté l'ensemble des arbres) la corrélation est significative.
  - *Le faux positif* : un BCC non-significatif à l'échelle de la population est estimé significatif à partir de l'échantillon. Dans ce cas, le pourcentage de BCC significatifs est faible (**Figure 4.2.4b**), le plus souvent inférieur à 25 % (cf. Figure 7.6b). A l'inverse du cas précédent, même si quelques unes des *k* estimations sont significatives, il est juste de conclure qu'à l'échelle de la population la corrélation est non-significative.
  - *Le cas litigieux* : le pourcentage de corrélations significatives varie entre 25 et 40 %. Dans ce cas, il est essentiel de savoir si le pourcentage va augmenter avec la taille de l'échantillon (présence d'un vrai positif) ou bien s'il va diminuer (présence d'un faux positif) (**Figure 4.2.5**). Le sens de variation du pourcentage peut être connu en calculant des fonctions de corrélation multiples à partir d'effectifs *N'* inférieurs à *N*, c'est-à-dire en tirant aléatoirement avec remise *N'* arbres parmi *N* pour construire les chronologies moyennes. Cette tendance est d'autant plus évidente à estimer que *N* est grand (> 5 arbres).

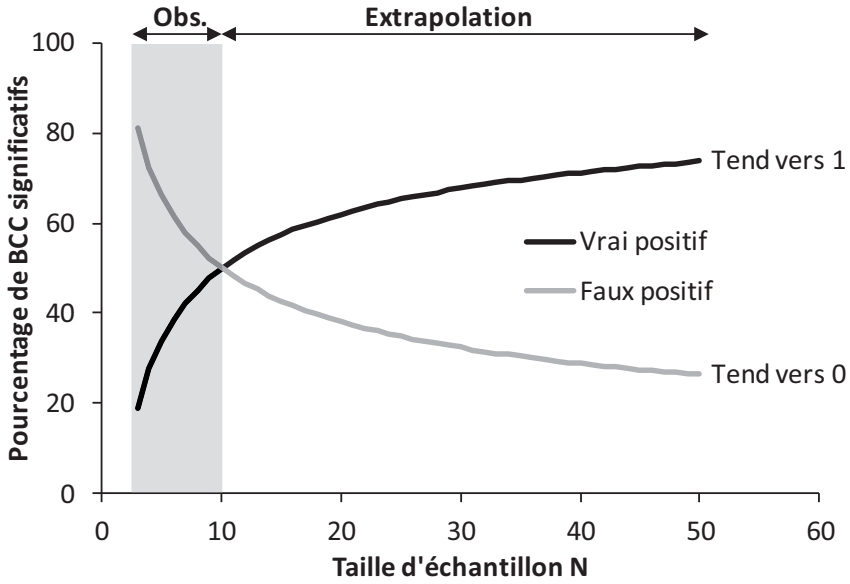


Figure 4.2.5 : Evaluation du sens de variation du pourcentage de BCC significatifs*. La tendance est estimée en faisant varier la taille de l'échantillon de 3 à 10, permettant une extrapolation pour des valeurs de N plus élevées.*

4.2.3.3 LIMITES

La principale limite des fonctions de corrélation multiples est que la correction des corrélations par le facteur $1/\sqrt{EPS}$ permet d'éliminer le biais relatif à la taille de l'échantillon mais pas celui lié à sa représentativité (article [8]). En d'autres termes, les FCM reposent sur l'hypothèse forte que l'échantillon est représentatif de la population objective impliquant que le signal environnemental commun n'est que bruité et non biaisé. Cette limite est également présente lors du calcul des fonctions de corrélation simples. Ce biais d'échantillonnage est d'autant plus réduit que (i) *N* est grand, et que (ii) les arbres échantillonnés sont soigneusement choisis pour couvrir au mieux la variabilité pressentie de la population. Sur ce dernier point, la stratégie d'échantillonnage peut être optimisée par des approches sophistiquées de sélection d'arbres : échantillonnage par stratification ou suivant une loi de probabilité (Garcia, 1992).

La seconde limite concerne le temps de calcul. En effet, comme la fonction de corrélation multiple résulte du calcul de *k* fonctions de corrélation simples, le temps de calcul est multiplié par un facteur *k*. Une automatisation des procédures de sélection des arbres puis du calcul des fonctions de corrélation multiples devient alors nécessaire. A titre informatif, en utilisant le logiciel libre R (R Development Core Team, 2010) et les package « dplR » (Bunn, 2008) et « bootRes » (Zang, 2009), la standardisation de 10 chronologies individuelles suivie du calcul d'une fonction de corrélation (24 régresseurs climatiques) prend environ 20 secondes, dont 13 pour le calcul de la FCS. Avec la puissance de calcul actuelle, l'obtention des résultats des articles [6] et [7] ont nécessité en tout 700 heures de calcul, soit 30 jours complets.

4.2.3.4 DISPERSION ET EPS

Une conséquence indirecte du calcul des fonctions de corrélation multiples est la possibilité de relier une dispersion de BCC à une valeur d'EPS. La relation entre les deux variables est supposée indépendante de l'espèce et du contexte climatique puisqu'il s'agit de deux estimateurs de la stabilité du signal commun aux arbres échantillonnés (article [6]). Cette relation met en évidence que le seuil d'EPS de 0,85 suggéré dans Wigley et al. (1984) pour considérer que le signal estimé est proche du signal de la population correspond à une dispersion d'environ 0,06 (article [6], Figure 6.6b). Ainsi, la différence moyenne entre deux estimations de BCC obtenues à partir d'échantillons de même taille d'une population donnée et présentant des EPS de 0,85 est de 0,06. Cette dispersion peut être, à titre de comparaison, convertie en distance de déplacement le long d'un gradient géographique. Par exemple, une variation de 0,06 points de la corrélation entre la croissance et les précipitations de juin pour *Q. petraea* dans la moitié nord de la France correspond à un déplacement d'environ 200 km sur le gradient de continentalité (article [3], Figure 3.5c). Sur *Pinus nigra* ssp. *laricio* var. *corsicana*, nos analyses révèlent également qu'une fonction de corrélation établie avec une échantillon présentant un EPS de 0,85 fournit une réponse à mi-chemin entre la réponse établie sur 3 arbres et celle obtenue à l'échelle de la population (840 arbres, article [7], Figure 7.8a).

De tels résultats questionnent sur la pertinence de ce seuil pour des analyses dendroécologiques, car la dispersion associée à cet EPS peut être du même ordre de grandeur qu'une différence de réponse que l'on cherche à mettre en évidence. Ainsi, pour éviter de confondre une différence réelle de sensibilité entre deux populations avec une différence liée à deux échantillons, il serait recommandé de relever la valeur du seuil. Les résultats de l'article [7] tendent à conclure que la valeur de 0,95 serait acceptable ; cette valeur correspondant à une dispersion d'environ 0,03 (article [6], Figure 6.6b).

4.2.4 CONCLUSION

Notre analyse révèle que l'estimation de la réponse d'une population objective par le calcul d'une fonction de corrélation simple peut être améliorée. Le premier point concerne une hausse artificielle de la variance de la chronologie moyenne avec la baisse de la taille de l'échantillon qui conduit à une sous-estimation de la force des corrélations cerne-climat. Le second point est relatif à la stabilité du signal de la chronologie ; en cas de signal non saturé, le retrait ou la substitution d'un arbre dans l'échantillon peut induire de fortes variations des BCC. Une conséquence de cela est le risque de mal estimer la significativité des corrélations. L'utilisation de grand échantillon pour la construction de la chronologie moyenne utilisée dans le calcul de la fonction de corrélation simple limite les problèmes précédemment énoncés. En effet, la sous-estimation de la force des corrélations baisse avec l'augmentation du nombre d'arbres carottés, de même que le poids de chacun d'entre eux dans le signal de la chronologie moyenne qui est ainsi saturé.

La majeure partie des études dendroécologiques conduisent leurs analyses sur des échantillons de tailles faibles (N<20-30 arbres par chronologie moyenne), ou de tailles variables entre les placettes, essences ou contextes, ce qui peut introduire des variations de qualité

d'estimation du signal environnemental commun. De plus, pour des échantillons issus d'un même protocole, le signal environnemental commun sera plus justement estimé pour les essences héliophiles et en contexte limitant. La principale conséquence de ces différences de qualité d'estimation est l'obtention de coefficients de corrélation biaisés, le biais dépendant en plus de l'essence, du contexte environnemental et des caractéristiques de l'échantillon (taille et représentativité).

Nous proposons ici une amélioration de la méthode d'évaluation des relations cerne-climat : la **fonction de corrélation multiple**. Cette méthode est fondée sur le calcul successif de *k* fonctions de corrélation simples issues de *k* sous-échantillons obtenus par une procédure de ré-échantillonnage des arbres avec remise. Cette procédure permet d'estimer la robustesse des coefficients de corrélation *Bootstrap* (BCC) à la substitution d'un des arbres de l'échantillon. Une approche par simulation a également permis de mettre en évidence que le biais d'estimation des BCC lié à la taille de l'échantillon était équivalent à $\sqrt{EPS}$. Lors du calcul de la **fonction de corrélation multiple**, les BCC sont donc corrigés par le facteur $1/\sqrt{EPS}$ afin de compenser la hausse artificielle de la variance de la chronologie moyenne liée à une réduction dépendant de *N*.

4.3 CONTRIBUTIONS SCIENTIFIQUES

4.3.1 UNE SENSIBILITE AU CLIMAT DEPENDANTE DE LA TAILLE DE L'ARBRE – APPROCHE MULTISPECIFIQUE

Article [5] Size-mediated climate–growth relationships in temperate forests: A multi-species analysis

Pierre Mérian, François Lebourgeois

Forest Ecology and Management 261-8 (2011) 1382–1391. DOI: 10.1016/j.foreco.2011.01.019.

4.3.1.1 ABSTRACT

In most dendrochronological studies, climate-growth relationships are established on dominant trees to minimize non-climatic signals. However, response to environmental factors may be affected by tree-size, which begs the question of the representativeness of dominant trees on the stand level. To highlight the variations in climate-growth relationships among sizes and species, under a wide range of ecological conditions (climate and soil properties), 61 pure even-aged stands were sampled across France. At each stand, two tree-ring chronologies were established from 10 big- to 10 small-diameter trees. Our objectives were, (1) to assess variations in climate sensitivity between the two size-diameter classes, and (2) to investigate the role of species and ecological conditions on these variations. The climate-growth relationships were evaluated from 122 tree-ring chronologies (1 220 trees) through extreme growth years and correlation function analyses. Sensitivity to climate of shade-intolerant and moderately shade-tolerant species (*Picea abies* (L.) Karst., *Pinus sylvestris* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) remained constant between the size-diameter classes for both temperature and hydric balance, while the shade-tolerant species *Abies alba* Mill. and *Fagus sylvatica* L. displayed significant differences, with larger trees being more sensitive to summer drought than smaller trees. This difference increased with increasing climatic xericity. Our results suggest that, for shade-tolerant species, (1) big trees could be more sensitive to climatic change especially under xeric climate, and (2) future tree-ring studies should include trees stratified by size to produce unbiased estimation of sensitivity to climate.

Key words: Tree-size; Dendroecology; Climate-growth relationships; Temperate forests; Multi-species.

4.3.1.2 INTRODUCTION

In dendroclimatology, sampling procedures have been developed to minimize non-climatic signals through the selection of trees not affected by severe competition, such as isolated or dominant trees (Fritts, 1976; Schweingruber, 1990). However, ecophysiological studies have shown that functional processes vary as tree age and size increase (Mencuccini et al., 2005; Rossi et al., 2008). The photosynthetic performance generally decreases with increasing size and age (Thomas and Winner, 2002) due to a decreasing light capture efficiency (Niinemets, 2010) and increasing path length for water transport (Becker et al., 2000; Niinemets, 2002). Size and age also affect stomatal conductance (Hubbard et al., 1999) and thus water-use efficiency (Bert et al., 1997). Despite the difficulty to clearly separate the effects of both factors, tree-size seems to account for more in tree vigor than age (Penuelas, 2005). Such size-related changes in tree physiology could induce a heterogeneous sensitivity to climate between trees.

Tree-ring width has been the most frequently proxy used to assess climate–growth relationships and the effect of the global warming on forest growth and vitality (D'Arrigo et al., 2008). Significant links between current climatic trends and changes in sensitivity to climate have been pointed out under temperate (Friedrichs et al., 2009) and Mediterranean contexts (Andreu et al., 2007; Macias et al., 2006). Increase in drought frequency and severity profoundly altered the growth and vigor of tree populations under dry climate during the last decades (Jump et al., 2006; Sarris et al., 2007) and recently under temperate regions (Charru et al., 2010). Drought-induced dieback of trees also increased with the global warming, but only few studies analyzed the effect of tree-size on the ability of trees to cope with increases in drought frequency and severity (Bigler et al., 2007; Koepke et al., 2010). However, Galiano et al. (2010) highlighted the key role of stand structure on mortality, and tree-size has been found to modulate the magnitude of growth decline and release in North America (Gavin et al., 2008) and in Southern Europe (Martin-Benito et al., 2008): big trees undergo more severe decline than small trees, but the causes still remained unclear. Thus, testing the hypothesis of size-mediated sensitivity to climate could give valuable information on the ability of trees to cope with climate change. Such insights may have important consequences on sampling strategies and validity of observed changes in growth sensitivity and vitality.

Trees of different sizes compete differently for resources (Niinemets, 2010; Orwig and Abrams, 1997), and are also affected by micro-climatic variations at the canopy level (Aussenac, 2000). Studies on size-modulation of climate–growth relationships in deciduous species are scarce and contradictory (Orwig and Abrams, 1997; Piutti and Cescatti, 1997). In coniferous species, results are more consistent, especially on drought, with higher sensitivity in small-diameter trees (De Luis et al., 2009; Linares et al., 2010; Pichler and Oberhuber, 2007). Under cold climate, conifers were found to respond in the same way among size-diameter classes (Chhin et al., 2008; Meyer and Braker, 2001). This tends to prove that tree-size effect on sensitivity to climate is complex and probably modulated by species-specific ecological patterns (Dekker et al., 2009; Wright et al., 1998) and local conditions (Orwig and Abrams, 1997). Most of these studies were led at small regional scales, on one or two species, and on restricted ecological gradients, leading to a partial

understanding of the variation of response to climate with tree-size. A multi-species analysis on a wide range of ecological conditions could be relevant for verifying the accuracy of the general implicit extrapolation from climatic sensitivity of dominant trees to stand-level sensitivity.

In this study, we seek to highlight how climate affects radial growth of trees for two size-diameter classes. The analysis was led on five temperate species with contrasting ecological patterns, widely spread in Europe (distribution maps EUFORGEN 2009, www.euforgen.org): *Abies alba* Mill., *Fagus sylvatica* L., *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus sylvestris* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *A. alba* and *F. sylvatica* are shade-tolerant species, with a high need of precipitation or atmospheric humidity, and rather sensitive to summer drought (Becker, 1970; Pinto and Gégout, 2005). In contrast, *Q. petraea* and *P. sylvestris* are shade-intolerant and more xerophytic. Lastly, *P. abies* presents an intermediate shade tolerance and response to summer drought (Lebourgeois et al., 2010b; Pinto and Gégout, 2005). Forests were sampled across France under a wide range of climatic and pedological conditions. The starting hypotheses were that (1) contrasting diameter-sizes contribute to the occurrence of differing tree-growth responses to climate, (2) ecophysiological traits lead to significant differences between species in response to size variation, and (3) contrasting ecological conditions (climate, acidity, soil water capacity) modulate these species-specific relationships. Climatic factors influencing tree-growth were identified with two complementary methods: (1) the identification of tree-growth response to extreme climatic events using the calculation of pointer years (Schweingruber and Nogler, 2003) and, (2) the establishment of mean relationships between tree-ring and climate using correlation function analysis (Fritts, 1976; Guiot, 1991).

4.3.1.3 MATERIALS AND METHODS

4.3.1.3.1 STUDY AREA AND VARIABILITY OF ECOLOGICAL CONDITIONS

The 61 stands were sampled between 42.51 °N and 49.42 °N, and 3.32 °W and 7.43 °E (**Fig. 4.3.1.1**) in the French permanent plot network for the monitoring of forest ecosystems (RENECOFOR). The sampled forest stands covered a wide range of bioclimatic conditions: oceanic climate in the western part of the area (n = 17 stands), semi-continental in the North-East (n = 21), temperate Mediterranean in the South (n = 3) and mountain (n = 20). Oceanic climate is firstly characterized by medium mean annual temperature with low thermal amplitude due to mild winters and fresh summers, and intermediate precipitation level, with rather dry summers (**Fig. 4.3.1.2a**). Semi-continental climate corresponds to higher precipitation, lower mean annual temperature, and higher thermal amplitude with cold winters (**Fig. 4.3.1.2b**). Temperate Mediterranean climate is defined by dry and warm conditions, especially in summer (**Fig. 4.3.1.2d**), and mountain climate by low temperature and high precipitation, especially in winter (**Fig. 4.3.1.2c**).

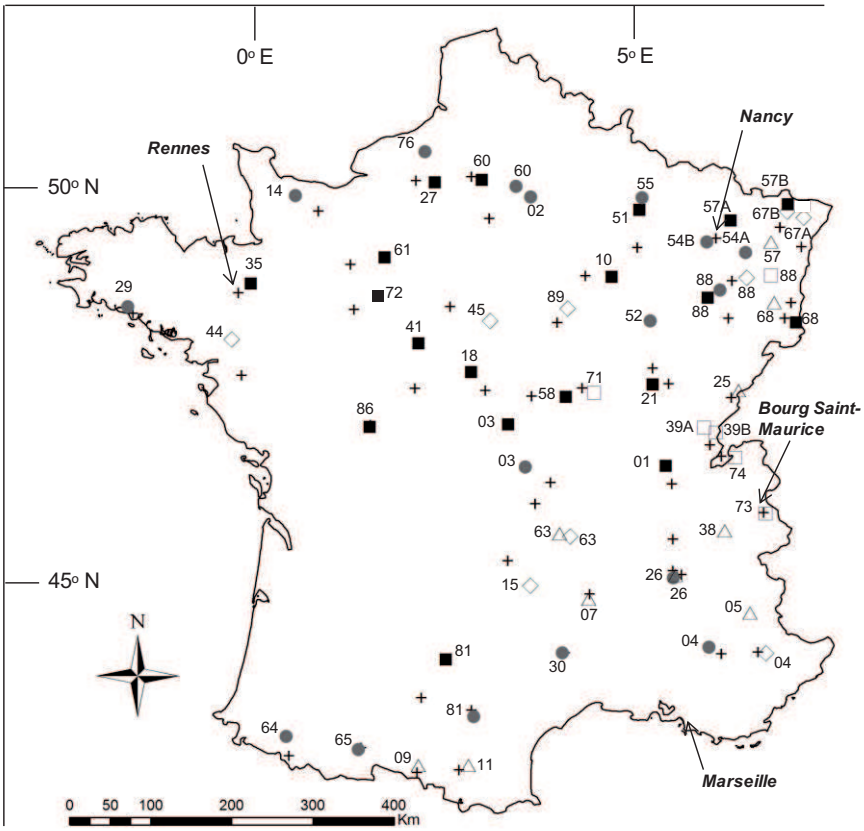


Figure 4.3.1.1: Geographical location of the 61 stands of the French network RENECOFOR and the 61 meteorological stations of Météo-France*. Black squares:* Q. petraea*; grey circles:* F. sylvatica*; open triangles*: A. alba*; open squares:* P. abies*; open diamonds:* P. sylvestris*. Each number indicates the administrative French department in which sampling was done. Black crosses: meteorological stations of Météo-France. Black arrows indicate the location of meteorological stations presented in* ***Figure 5.2****.*

The slope of the stands ranged from 0 to 66 %, and elevation from 38 to 1 700 m above sea level. Stands sampled above the altitude of 800 m were mainly *A. alba* (n = 8), *P. abies* (n = 4) and *F. sylvatica* stands (n = 4) (**Table 4.3.1.1**). *Q. petraea* and *P. sylvestris* were mostly sampled in the lowlands. Soil properties were observed through two trenches per stand. According to textural properties (Bruand et al., 2003), depth and coarse element percentages of each soil horizon, we calculated the soil water capacity (SWC) (Lebourgeois et al., 2005). Soil fertility was estimated through the pH of the organo-mineral horizon (pH). SWC ranged from 25 to 200 mm (mean value: 102), and pH from 3.7 to 6.7 (mean value: 4.7). *Q. petraea* stands generally presented high SWC (mean: 130), while SWC of other species averaged from 73 to 98 mm (**Table 4.3.1.1**).

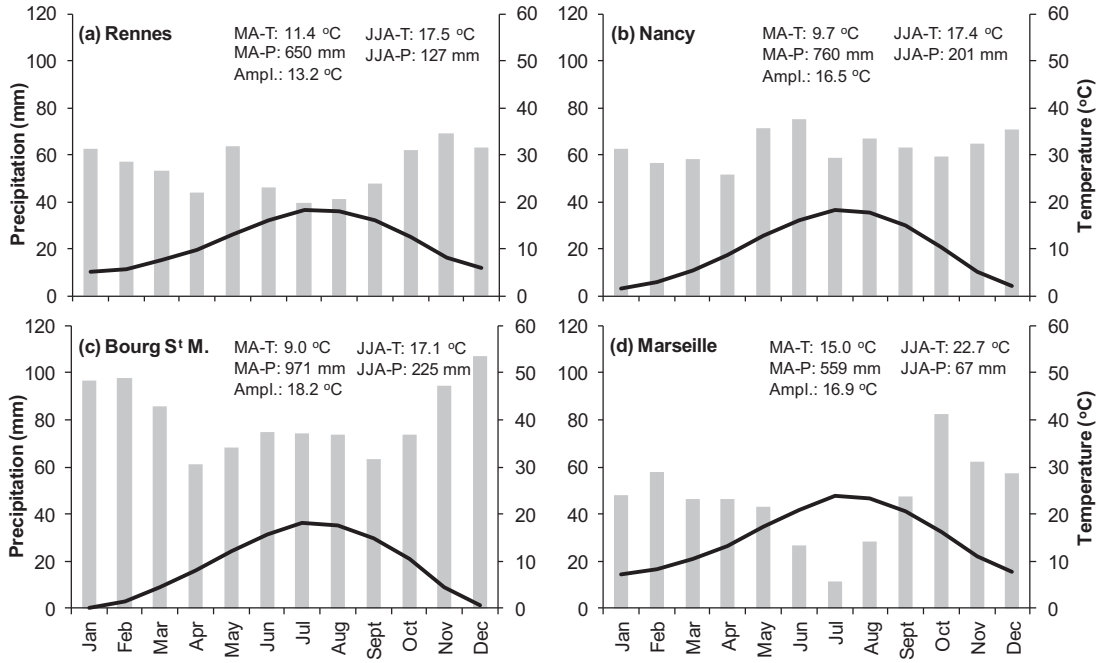


***Figure 4.3.1.2: Climatic diagrams of the studied area**. Rennes (a: 48.04 °N, 01.44 °W, alt.: 36 m), Nancy (b: 48.41 °N, 06.13 °E, alt.: 212 m), Bourg Saint-Maurice (c: 45.36 °N, 06.45 °E, alt.: 865m) and Marseille (d: 43.18 °N, 05.23 °E, alt.: 108 m). Mean monthly temperatures (°C; black lines) and precipitations (mm; grey histograms) were calculated for the period 1961–1990. MA: mean annual; JJA: June–July–August; T: temperature; P: precipitation; ampl.: annual thermal amplitude.*

4.3.1.3.2 SELECTED TREES, RING WIDTH MEASUREMENTS AND ANALYSIS

At each stand, 23–30 trees were cored at breast height as close as possible to the pith with an incremental borer in 1995 (one core per tree). The sampled forests were composed of pure and even-aged stands. To highlight the variations in sensitivity to climate depending on size, two groups of trees were defined, reflecting two levels of competition within stand. As diameter growth is closely linked with the canopy position (Klopcic and Boncina, 2010), we selected the 10 biggest and 10 smallest trees at each stand, respectively called big- and small-diameter classes (BD and SD). The age difference between BD and SD was not significant at the level of 5 %, except for 2 stands with BD older than SD (**Table 4.3.1.1**). The diameters of BD were from 18 to 49 % higher than those of SD (mean: 28) (**Table 4.3.1.2**).

The ring widths of the 1 220 trees were measured with a stereomicroscope connected to a micro-computer and the tree-ring program SAISIE (Becker, 1989), to the nearest 0.01 mm. We carefully cross-dated the individual ring widths series by progressively detecting regional pointer years, which were defined as those calendar years when at least 75 % of the cross-dated trees presented an absolute value of radial growth variation higher than 10 % (Becker et al., 1994;

Lebourgeois et al., 2005). The radial growth variation expresses to which extend the ring of the current year is narrower (negative value) or wider (positive value) than the previous one. The radial growth variation was calculated using the following equation:

$$RGV_n = 100 \times (RW_n - RW_{n-1}) / RW_{n-1} \quad [4.3.1.1]$$

where RW_n is the ring width of the year n, and RW_{n-1} the ring width of the previous year.

Absolute dating was checked by the application INTERDAT (Becker and Dupouey unpublished) which identifies locations within each ring series that may have erroneous cross-dating. Using the program ARSTAN v6.05P (Cook, 1985), we computed and standardized the tree-ring chronologies on the maximum period common to all chronologies (1948–1994; 47 years) to remove non-climatic and tree-age-related growth trends in each individual ring widths series. A double-detrending process based on an initial negative exponential or linear regression, followed by a fitting of a 30-year cubic smoothing spline with 50 % frequency response cut-off was applied for each raw measurement series (Cook and Peters, 1981). Then, for each stand and population, the growth indexes were averaged by year using a bi-weighted robust mean to develop a stand chronology which represented the common high frequency variation of the individual series (Cook, 1985). The mean sensitivity and the first-order auto-correlation coefficient were calculated on the detrended data for each tree and averaged to measure, respectively, the year-to-year variability and the influence of growth of the previous year on the current year growth (Fritts, 1976). Chronologies statistics and pointer years are summarized in **Table 4.3.1.2**.

4.3.1.3.3 CLIMATIC DATA

For each stand, climatic data was obtained from nearest meteorological stations of the French national climatic network (Météo-France) to be as representative as possible of the stand weather conditions (**Fig. 4.3.1.1**). The mean distance between sampled stands and meteorological stations was 24 km (standard deviation: 13). For altitude, the difference was inferior to 150 m for 69 % of the cases, and averaged 205 m.

Mean monthly temperature (T) and climatic hydric balance (Hb) were computed on the 1947–1994 period. The climatic hydric balance (mm) was calculated using the following equation:

$$Hb = P - PET \quad [4.3.1.2]$$

where P is the sum of monthly precipitation and PET the potential evapo-transpiration calculated using Turc's formula (Lebourgeois and Piedallu, 2005; Turc, 1961). Negative value indicates a water stress, *i.e.* a demand for evapo-transpiration higher than the amount of precipitation, which leads to a decrease of soil moisture (Becker, 1989).

Species	Ring width (mm)		Statistics				Positive pointer years				Negative pointer years			
			Mean sensitivity		Auto-correlation		Nb.		RGV (%)		Nb.		RGV (%)	
	BD	SD	BD	SD	BD	SD	BD	SD	BD	SD	BD	SD	BD	SD
Q. petraea (*n* = 19)	2.26 (0.51)	1.86 (0.39)	0.22 (0.02)	0.24 (0.03)	0.47 (0.10)	0.47 (0.11)	6.8 (1.8)	8.3 (2.2)	48 (18.3)	49 (18.2)	7.1 (2.2)	7.3 (2.1)	−30 (6.2)	−30 (6.3)
	1.25/3.13	1.11/2.35	0.18/0.26	0.20/0.33	0.22/0.66	0.18/0.60	4/12	3/12	36/60	39/65	4/11	4/11	−35/−26	−37/−26
F. sylvatica (*n* = 17)	2.45 (0.77)	2.00 (0.59)	0.26 (0.05)	0.26 (0.05)	0.50 (0.12)	0.51 (0.12)	8.0 (2.6)	7.8 (3.4)	59 (31.0)	63 (34.5)	7.1 (2.1)	6.8 (2.9)	−34 (9.3)	−36 (9.6)
	1.04/4.23	0.81/3.16	0.18/0.35	0.19/0.37	0.30/0.70	0.25/0.66	3/11	4/15	35/127	36/147	3/10	3/12	−47/−25	−43/−29
A. alba (*n* = 10)	3.00 (1.00)	2.42 (0.84)	0.19 (0.02)	0.21 (0.03)	0.70 (0.03)	0.69 (0.04)	5.2 (2.7)	5.6 (1.0)	41 (14.6)	41 (13.3)	6.7 (1.9)	6.7 (1.9)	−28 (7.1)	−28 (7.1)
	1.04/4.48	0.92/3.95	0.17/0.26	0.18/0.28	0.62/0.75	0.59/0.77	1/11	4/7	33/67	29/69	4/10	4/10	−35/−22	−36/−24
P. abies (*n* = 6)	2.62 (1.13)	2.30 (0.95)	0.21 (0.04)	0.21 (0.03)	0.67 (0.09)	0.67 (0.08)	6.0 (2.6)	5.7 (2.4)	42 (14.2)	44 (14.7)	6.0 (4.6)	6.2 (1.4)	−28 (4.5)	−30 (6.3)
	1.30/4.40	0.99/3.53	0.17/0.28	0.17/0.26	0.57/0.82	0.58/0.79	4/11	4/10	32/52	34/52	2/14	4/8	−33/−20	−35/−24
P. sylvestris (*n* = 9)	2.47 (0.55)	2.00 (0.39)	0.22 (0.04)	0.24 (0.04)	0.63 (0.09)	0.64 (0.10)	4.6 (3.7)	6.1 (3.6)	48 (14.4)	50 (22.1)	5.7 (2.7)	6.2 (2.5)	−32 (6.8)	−31 (7.9)
	1.52/3.35	1.29/2.49	0.15/0.31	0.18/0.33	0.46/0.73	0.46/0.78	0/12	3/15	35/66	37/96	3/11	4/12	−39/−25	−37/−24

Table 4.3.1.1: Summarized stands characteristics per species. *Mean (standard-deviation), minimum/maximum. Alt.: altitude (m). pH: pH of the organo-mineral horizon. SWC: soil water capacity (in mm) calculated according to textural properties, depth and coarse element percentages. DBH: diameter at breast height. Age, height, density and DHB in 1994. BD: big diameters. SD: small diameters. Climatic means from 1961 to 1990. JJA: June–July–August. Characteristics are detailed per plot in the* ***Supplementary table 4.3.1.1***.

Species	Alt.	pH	SWC (mm)	Height (m)	N (n/ha)	DBH (cm)		Age		Temperature (°C)			Hydric balance (mm)	
						BD	SD	BD	SD	Year	Jan	Jul	Year	JJA
Q. petraea (*n* = 19)	210 (82)	4.4 (0.2)	130 (45)	26.2 (2.4)	551 (169)	46.0 (7.1)	36.0 (5.0)	94 (29)	89 (24)	10.1 (0.7)	2.2 (1.3)	18.4 (0.8)	123 (111)	−163 (33)
	55/330	4.0/4.8	55/200	21.6/30.4	296/892	35/62	26/46	54/154	53/130	9.0/11.3	0.3/5.0	17.3/20.3	−37/325	−217/−114
F. sylvatica (*n* = 17)	528 (441)	5.0 (0.8)	98 (40)	27.0 (3.0)	405 (185)	45.9 (5.7)	35.2 (4.9)	96 (32)	94 (31)	9.3 (1.8)	2.0 (2.3)	17.2 (1.4)	423 (355)	−123 (40)
	50/1400	4.2/6.7	45/200	19.4/30.2	203/811	35/56	24/44	51/158	53/157	4.5/12.8	−2.0/6.6	12.8/19.8	47/1520	−208/−50
A. alba (*n* = 10)	1008 (284)	4.8 (0.7)	85 (24)	26.9 (2.0)	384 (76)	56.5 (6.5)	43.9 (5.7)	100 (29)	93 (30)	7.8 (1.4)	0.2 (1.8)	16.3 (1.2)	673 (194)	−54 (65)
	400/1360	4.2/5.8	52/120	22.4/29.3	225/523	44/64	33/53	55/167	52/164	5.8/10.3	−1.4/4.0	14.2/18.1	331/896	−163/64
P. abies (*n* = 6)	1057 (408)	4.8 (0.5)	73 (35)	27.9 (4.7)	482 (137)	52.3 (6.3)	42.3 (5.0)	94 (50)	89 (47)	7.3 (1.4)	−1.0 (1.3)	15.8 (1.5)	866 (384)	4 (89)
	600/1700	4.3/5.4	25/125	22.0/34.8	369/746	45/63	37/50	48/186	46/176	4.9/9.1	−3.2/0.8	13.1/17.6	460/1466	−93/134
P. sylvestris (*n* = 9)	521 (537)	4.3 (0.4)	86 (43)	23.7 (2.4)	487 (160)	42.4 (4.1)	33.4 (2.2)	65 (12)	63 (10)	9.4 (1.3)	1.5 (1.8)	17.8 (1.0)	211 (188)	−143 (64)
	38/1670	3.7/5.0	42/160	19.9/26.9	284/811	36/48	30/36	52/92	54/87	7.6/11.6	−0.7/5.1	16.0/19.0	2/544	−232/−26

Table 4.3.1.2: Summarized pointer years and chronology statistics of the detrended tree-ring series for the 5 species on the period 1948–1994. *Mean (standard-deviation), minimum/maximum. RGV: relative growth variation (%). BD: big diameters. SD: small diameters. Nb.: number of pointer years. Characteristics are detailed per plot in the* ***Supplementary table 4.3.1.2***.

4.3.1.3.4 STATISTICAL ANALYSIS

Climate–growth relationships over the 47-year period were investigated for BD and SD through the calculation of bootstrapped correlation functions using stand chronologies as dependent variables (Guiot, 1991) and 24 monthly climatic regressors: 12T and 12Hb values, organized from September of the previous growing season to August of the year in which the ring was formed. Per species and climatic variables, the difference between the BD and SD sets of bootstrapped correlation coefficients (BCC) was tested with a paired t-test of Student at the level of 5 %. BCC were calculated with R freeware (R Development Core Team 2010) using the package "dplR" package (Bunn 2008).

To detect to which extent climate–growth relationships differ between BD and SD, we performed a principal component analysis (PCA) on the BCC of BD, and then included SD as supplementary individuals. PCA was calculated from a variance–covariance matrix since descriptors (sets of BCC) were of the same kind and shared the same order of magnitude (Legendre and Legendre, 1998). Each stand was thus characterized by its positions on the two axes. The shift between the BD and SD positions was used as an indication of the intensity of changes in sensitivity to environment (Thimonier et al., 1994). For each axis, the shift was defined as:

$$\Delta_i = X_{SDi} - X_{BDi} \qquad [4.3.1.3]$$

where i is the number of PCA axis, and X_{BDi} and X_{SDi} the coordinates of respectively BD and SD on the axis i. These shifts were then related to soil (pH, SWC) and climatic characteristics (mean temperature and hydric balance on the period 1961–1990). The correlations between these environmental variables and Δ_i were tested through simple linear regressions at the level of 5 %. PCA analysis was performed with the "FactoMineR" package (Husson et al., 2010).

4.3.1.4 RESULTS

4.3.1.4.1 RESPONSES TO EXTREME EVENTS AND DESCRIPTIVE STATISTICS

Broadleaved species had a higher number of pointer years compared with conifers. The number of positive pointer years was significantly higher for SD than for BD for *Q. petraea* and *P. sylvestris* (paired *t*-test run on each species) (**Table 4.3.1.2**). None of the species displayed significant differences in radial growth variations. Considering descriptive statistics, *Q. petraea* and *P. sylvestris* displayed significantly higher value of mean sensitivity for BD than for SD, and no differences were found for the first-order autocorrelation coefficient regardless of the species.

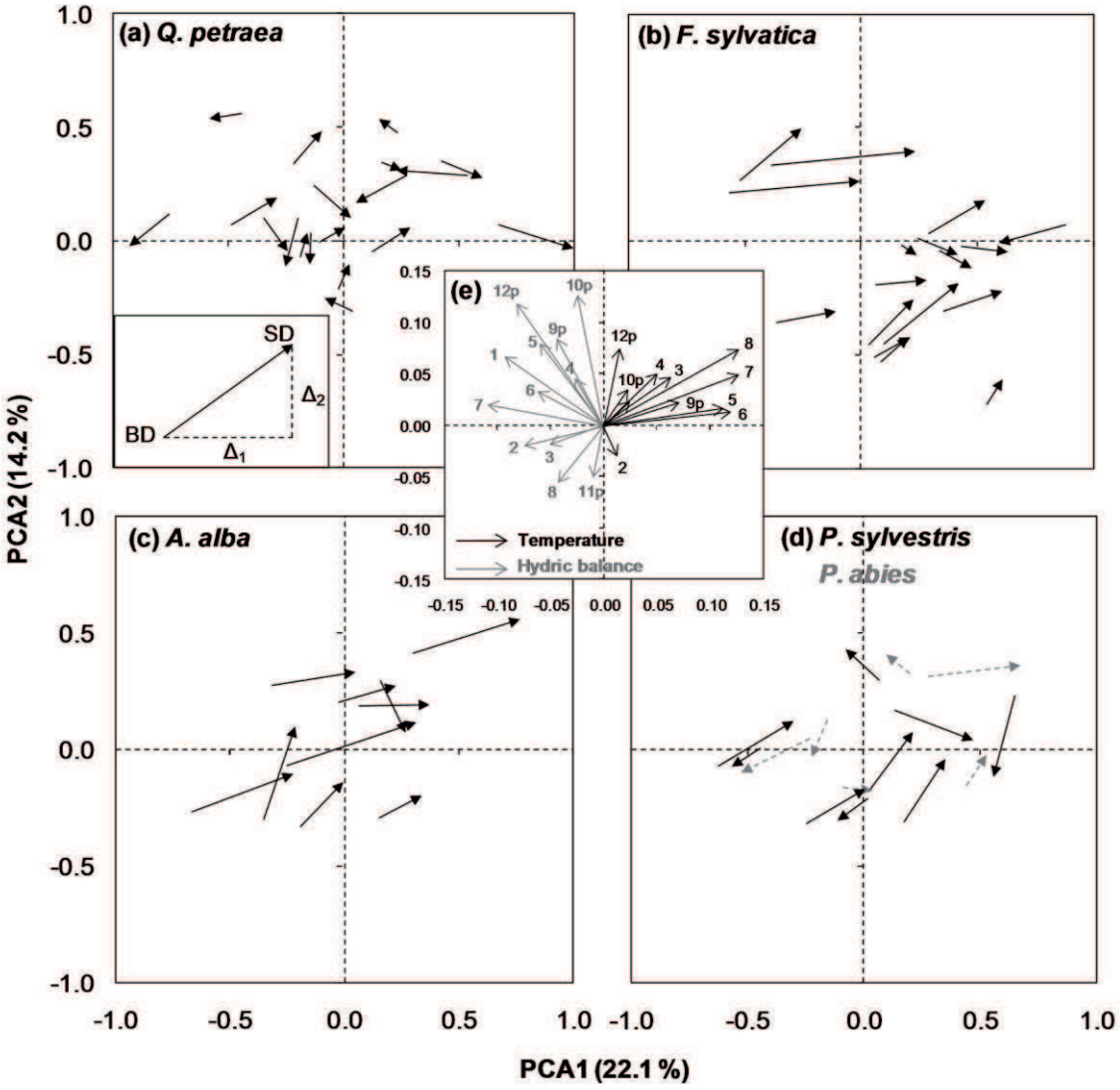


Figure 4.3.1.3: Evolution of stand coordinates between big and small diameters (a–d) and scores of climatic factors (e). *PCA was loaded on the 61 BCC sets calculated on the big diameters (BD). Small diameters (SD) were then projected as supplementary individuals. (a–d): arrows show the changes for each stand between BD (origin) and SD (head). (e): month is represented by a number (e.g., 1: January); p: year before ring formation (year n – 1); black arrows: temperatures; grey arrows: hydric balance. The first axis corresponds to an increasing gradient of positive correlation to temperature, the second axis to an increasing gradient of positive correlation to hydric balance.*

4.3.1.4.2 CLIMATIC SIGNIFICANCE OF THE PCA AXES AND CHANGES IN COORDINATES BETWEEN SIZE-DIAMETER CLASSES

The first two axes of the PCA (PCA1 and PCA2) represented 22.1 and 14.2 % of the total inertia (sum: 36.3 %) (**Fig. 4.3.1.3**). On PCA1, the main structuring climatic variables were the temperatures, especially from May to August. On PCA2, the discriminant variables were the hydric balances, particularly in previous autumn (September–December) and current spring (April–May). Using climatic interpretations of the first two axes, shifts of the stands between their BD and SD positions could be interpreted in terms of variations in sensitivity to climate. A positive shift on PCA1 ($\Delta_1 > 0$) implied higher values of BCC for SD compared with BD, and thus a higher sensitivity to temperature of SD if positive BCC, or a lower sensitivity if negative BCC. In a same way, a positive shift on PCA2 ($\Delta_2 > 0$) could be interpreted as an increase in sensitivity to hydric balance between BD and SD if positive BCC, or a decrease if negative BCC.

The shifts on the plane PCA1–PCA2 highlighted species-specific patterns (**Fig. 4.3.1.3**). *F. sylvatica* and *A. alba* displayed positive values of Δ_1 and Δ_2 (**Fig. 4.3.1.3b and c**). For these two species, shifts between BD and SD were more important on PCA1 than on PCA2, with absolute values of Δ_1 reaching 0.63, against 0.40 for Δ_2. On the other hand, *Q. petraea*, *P. abies* and *P. sylvestris* did not show clear changes on both axes, with an equal repartition between positive and negative values of Δ, ranging from −0.35 to 0.41 (mean: 0.02) (**Fig. 4.3.1.3a–d**).

4.3.1.4.3 SIZE-MEDIATED SENSITIVITY TO CLIMATE AND ITS MODULATION BY ECOLOGICAL CONDITION

Whatever the species, Δ_1 was not significantly correlated to the environmental variables. In contrast, Δ_2 was positively correlated to SWC for *F. sylvatica* (**Fig. 4.3.1.4a**), and to mean annual climatic xericity for *A. alba*: Δ_2 increased with increasing hydric balance and decreasing temperature (**Fig. 4.3.1.4b-c**). These two latter climatic variables were not significantly correlated (R^2 = 0.15, p = 0.27).None of environmental variables significantly influenced Δ_2 of *Q. petraea*, *P. abies* and *P. sylvestris*.

Q. petraea, *P. abies* and *P. sylvestris* showed few significant differences in BCC between the two sizes. These differences concerned hydric balance of previous autumn, with more positive BCC for BD in September (*P. sylvestris*), October (*P. abies*) and November (*Q. petraea* and *P. sylvestris*) (**Supplementary table 4.3.1.3**). Conversely, *F. sylvatica* and *A. alba* presented many differences in BCC between the two size-diameter classes (**Fig. 4.3.1.5**). For both species, the main changes concerned the sensitivity to climate during the growing season (from May to August, **Fig. 4.3.1.5a–c**). The general trend is more negative BCC for temperature and more positive for hydric balance for BD. Similar trend is also observed in March for *F. sylvatica* and in February for *A. alba*. During previous autumn, a significant difference was found for temperature of November for *F. sylvatica*, with less positive BCC for BD.

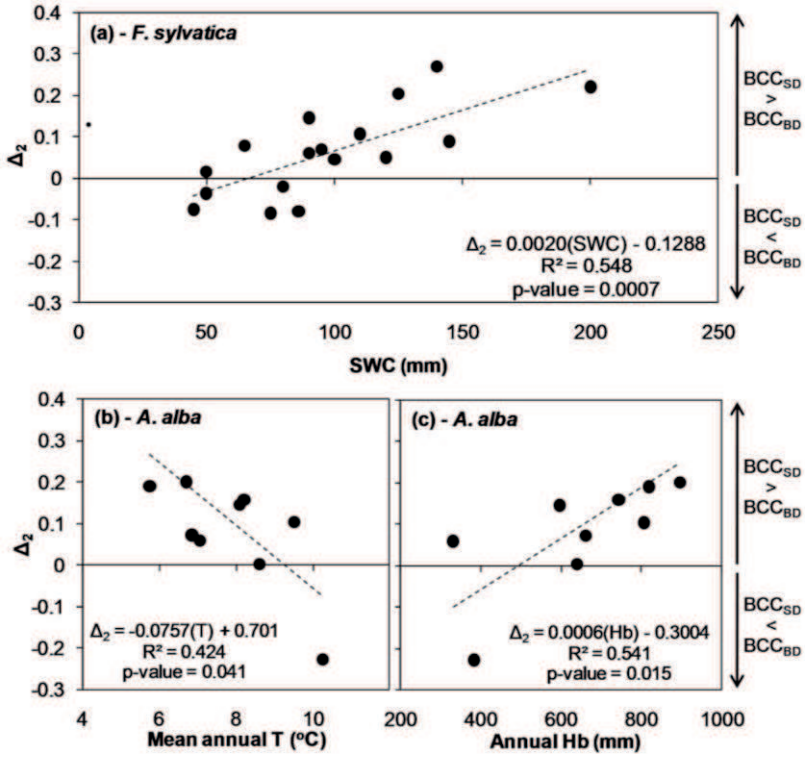


***Figure 4.3.1.4: Significant relationships between Δ_2** (cf. equation [4.3.1.3]) **and environmental characteristics for F. sylvatica (a) and A. alba (b, c)**. BCC: bootstrapped correlation coefficients; BD: big diameters; SD: small diameters; SWC: soil water capacity; T: temperature; Hb: hydric balance. Mean annual T and Hb are calculated on the period 1961–1990.*

To highlight the effect of SWC and climate on BCC of respectively *F. sylvatica* and *A. alba*, we split the sampled stands into two sub-samples for each of these two species. To find the most relevant thresholds, we tested several combinations of sub-samples. We then kept the thresholds which led to point out the highest differences of sensitivity to climate between the two sub-samples. The SWC threshold was set at 90 mm for *F. sylvatica* and at 8 °C and 700 mm for *A. alba*. BCC of BD were lower for temperature during the growing season, whatever the species and the ecological context (**Fig. 4.3.1.5b, c, e and f**). However, these differences were higher on high SWC for *F. sylvatica* (**Fig. 4.3.1.5b**) and under "cold and wet" climate (T < 8 °C and Hb > 700 mm, **Fig. 4.3.1.5f**) for *A. alba*. In contrast, response to hydric balance during the growing season as highly dependent on ecological conditions for both species, with more positive BCC for BD on high SWC for *F. sylvatica* (**Fig. 4.3.1.5c**) and under "warm and dry" climate for *A. alba* (T > 8 °C and Hb < 700 mm, **Fig. 4.3.1.5e**). In February and March, BD displayed more negative BCC for temperature and more positive for hydric balance on high SWC for *F. sylvatica* and under "cold and wet" climate for *A. alba*. Besides, under "warm and dry" conditions, SD of *Abies* were more positively correlated to winter temperature. Lastly, size-mediated sensitivity of *A. alba* to previous autumn temperature was modulated by climatic xericity, with more positive BCC for SD under "cold and wet" climate (**Fig. 4.3.1.5f**).

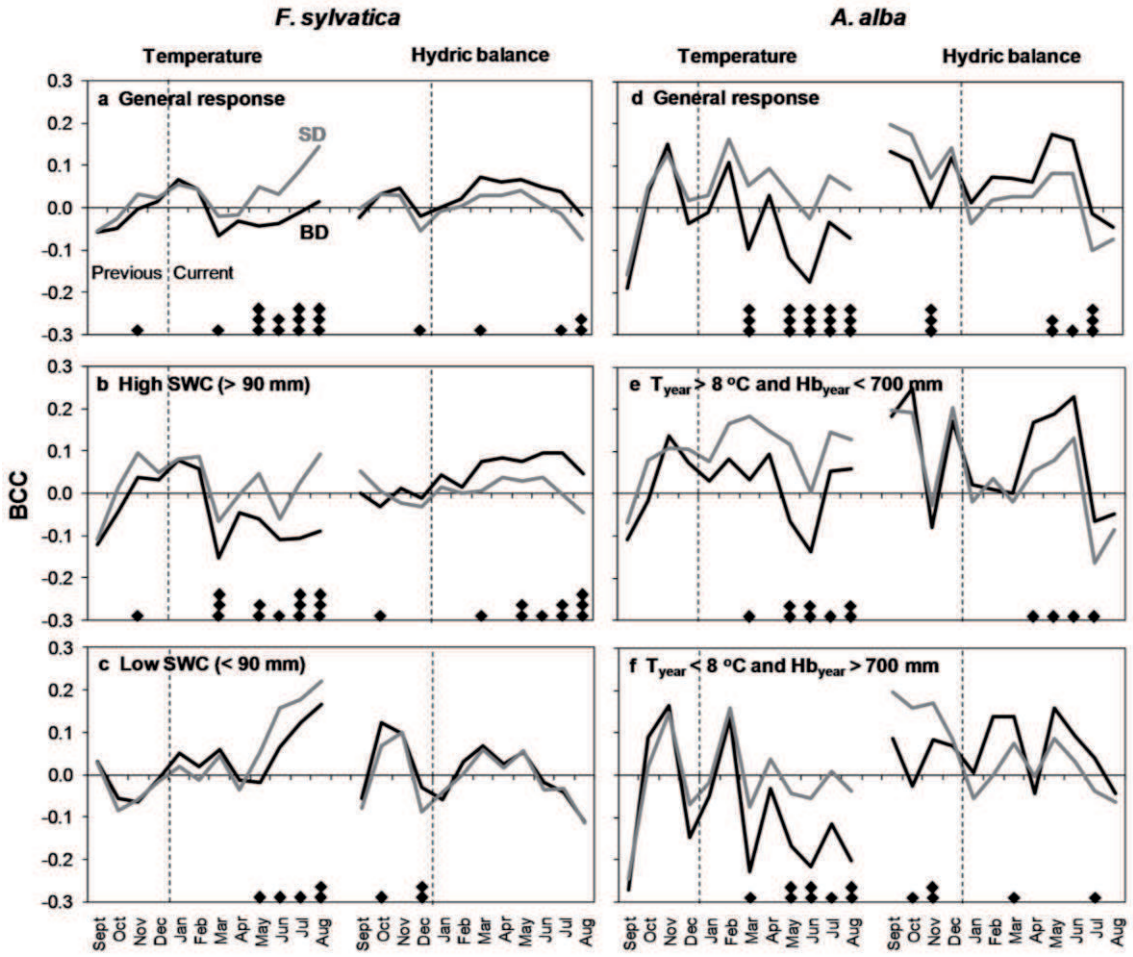


Figure 4.3.1.5: Mean bootstrapped correlation coefficients (BCC) per species and size. *Black lines: big diameters (SD). Grey lines: small diameters (BD). Left side*, F. sylvatica*: general response (a, n = 17 stands), response on soil water capacity < 90 mm (b, n = 7), response on soil water capacity > 90 mm (c, n = 10). Right side,* A. alba*: general response (d, n = 10 stands), response under "warm and dry" climate (e, n = 5, T_{year} > 8 °C and Hb_{year} < 700 mm), response under "cold and wet" climate (f, n = 5, T_{year} < 8 °C and Hb_{year} > 700 mm). Black diamonds indicate significant differences between bootstrapped correlation coefficients of big and small diameters. ◆: p-value < 0.1; ◆◆: p-value < 0.05; ◆◆◆: p-value < 0.01.*

4.3.1.5 DISCUSSION

The species-specific sensitivity to climate in the French permanent plot network for the monitoring of forest ecosystem has been largely discussed in previous publications (Lebourgeois, 2006; Lebourgeois et al., 2005, 2010b; Mérian et al., 2010). In our study, we assessed the variations of climate sensitivity between two size-diameter classes and five species.

4.3.1.5.1 RELIABILITY OF RENECOFOR DATA

As age and size are known to potentially modulate sensitivity to climate and tend to increase together, it might be difficult to separate their respective influences. Thus, even-aged stands are pertinent for this purpose since they give the advantage of controlling the age effect, *i.e.* changes in tree physiology (Carrer and Urbinati, 2004; Rossi et al., 2008). However, even-aged stands often imply even-sized trees. In our study, the diameters of BD were 18–49 % higher than those of SD, allowing us to investigate responses to climate on two clear-separated size-diameter classes, with differentiated levels of stand competition.

4.3.1.5.2 RESPONSES TO EXTREME EVENTS AND DESCRIPTIVE STATISTICS

Size seemed to affect the mean sensitivity of shade-intolerant species (*Q. petraea* and *P. sylvestris*), with higher values for SD. Similar results have been found on *Pinus* genus (De Luis et al., 2009; Martin-Benito et al., 2008). In our study, as climate–growth relationships of BD and SD remained similar for *Q. petraea* and *P. sylvestris*, the variations of the mean sensitivity between size-diameter classes could be interpreted as a higher sensitivity to positive climatic events in SD.

4.3.1.5.3 SIZE-MEDIATED SENSITIVITY TO CLIMATE AMONG SPECIES: SHADE-TOLERANCE *VERSUS* SHADE-INTOLERANCE

Our findings clearly drew two patterns considering the variation of sensitivity to climate among size-diameter classes. Climate–growth relationships of shade-tolerant species *F. sylvatica* and *A. alba* are mediated by size-diameter: BD showed higher sensitivity to drought during the growing season, *i.e.* more negative BCC for temperature and more positive for hydric balance (**Fig. 4.3.1.4**). No such differences were found for shade-intolerant species *Q. petraea* and *P. sylvestris*. *P. abies*, with its intermediate shade-tolerance, reacted as the shade-intolerant species. The absence of significant differences in sensitivity to climate between the size-classes for *P. abies* has been previously observed on subalpine and lower montane forests in Switzerland (Meyer and Braker, 2001). The shade-tolerance/shade-intolerance opposition could be attributed to variations in canopy heterogeneity between species: shade-tolerant species are able to grow and survive in moderate or high level of shade, while shade-intolerant species grow under low levels of competition for light (Wright et al., 1998). Thus, we might expect that canopy structure is more heterogeneous for *F. sylvatica* and *A. alba* than for *Q. petraea*, *P. sylvestris* and *P. abies*. This implies that the differences between the levels of competition of the two size-diameter classes could be higher for shade-tolerant species, so that SD could benefit from micro-climatic variations

in the canopy, such as buffered temperature variations (Aussenac, 2000; Ma et al., 2010). Such importance in variations of sensitivity to temperatures between levels of competition has been previously observed on deciduous species (Liu and Muller, 1993; Piutti and Cescatti, 1997) and *Pinus nigra* (Martin-Benito et al., 2008).

Considering variation of sensitivity to hydric balance, literature gives contradictory results, with higher sensitivity for dominant trees (Chhin et al., 2008; Martin-Benito et al., 2008; Piutti and Cescatti, 1997), for suppressed trees (De Luis et al., 2009; Linares et al., 2010; Pichler and Oberhuber, 2007; Orwig and Abrams, 1997), or no significant differences (Chhin et al., 2008; Meyer and Braker, 2001). Our study pointed out a higher sensitivity to hydric balance for BD during the growing season. Findings on root systems might contradict such results: with more expanded and deeper rooting, BD could be expected to access to a higher soil water reserve than for SD (Bolte et al., 2004; Drexhage and Colin, 2001), leading to a lower sensitivity to water stress. One explanation could be that our two size-diameter classes are not sufficiently differentiated to give evidence of variations in drought limitation in connection with root biomass and prospection (Le Goff and Ottorini, 2001), or ecophysiological processes such as hydraulic resistance and photosynthetic rates associated with tree-size (Bréda et al., 2006; Mencuccini et al., 2005). The higher sensitivity of BD may be related to the heterogeneity of the canopy structure (Niinemets, 2010): SD takes advantage of canopy atmosphere relative to the cover of BD, which reduces thermal stress and transpiration during summer, and thus sensitivity to hydric balance. This hypothesis is in line with results on a higher limitation of summer warmth and low precipitation on radial growth of faster growing trees (Barber et al., 2000).

In February and March, BD of both *F. sylvatica* and *A. alba* showed a more negative BCC for temperature and more positive for hydric balance (**Fig. 4.3.1.5**). This result could be related to tree phenology. The late winter climate, especially temperature, is known to highly modulate the timing of spring bud-burst: warmer conditions induce an earlier bud-burst (Lebourgeois et al., 2010a) and a higher risk of frost damage (Rigby and Porporato, 2008) which might reduce the annual growth. In spite of the difficulty of interpreting these results, it would appear that the lower sensitivity of SD to late winter drought could also be attributed to the canopy atmosphere, which might buffer temperature and delay bud-burst of SD.

4.3.1.5.4 DIFFERENCES IN SENSITIVITY TO CLIMATE BETWEEN SIZE-CLASSES ARE MODULATED BY LOCAL CONDITIONS

Little is known about the size-mediated sensitivity to climate along ecological gradients, since most of previous investigations were led on a low number of stands or at small regional scales (De Luis et al., 2009; Linares et al., 2010; Martin-Benito et al., 2008; Piutti and Cescatti, 1997). However, some studies showed that ecological conditions did not significantly modulate the difference in sensitivity between size classes. In Chhin et al. (2008), the growth response to climate of *Pinus contorta* was always stronger in big trees whatever the ecological regions. In a same way, the social status was found of less importance for tree-ring growth compared to site elevation on *P. abies* in Switzerland (Meyer and Braker, 2001), or for sensitivity to drought in a multi-species study in North America (Orwig and Abrams, 1997).

Our study gives evidence of interactions between local conditions and variations in sensitivity to climate among size-diameter classes for shade-tolerant species (**Fig. 4.3.1.4**, **Fig. 4.3.1.5**). BD are more sensitive to summer drought than SD, differences increasing with (1) increasing SWC for *F. sylvatica*, and (2) increasing climatic xericity for *A. alba* (*i.e.* increasing temperature and decreasing hydric balance).

Findings on *A. alba* could be linked to an increasing demand of water supply with increasing xericity of climate for BD exposed to direct radiations and high temperatures (Bréda et al., 2006; Carrer et al., 2010; Macias et al., 2006), while demand of SD remained rather stable, due to the canopy atmosphere, which reduces thermal stress and transpiration. Under "cold and wet" climate, SD displayed a more positive correlation to hydric balance during the previous autumn. The key role of lag-effects on ring width has been widely pointed out on *A. alba* (Becker, 1989; Macias et al., 2006; Lebourgeois et al., 2010b) and were related to seasonal dynamics of carbohydrates, root elongation (Barbaroux and Bréda, 2002) and bud formation (Weber et al., 2007). The observed difference between SD and BD under "cold and wet" conditions could be explained by the relative importance of previous year and current year climate in the ring formation. As growth of SD is less limited by current summer drought due to fresher conditions relative to the cover of BD, the year-to-year variability of ring width could be more dependent of previous year conditions: unfavorable conditions during this period can become the main limiting factor of ring formation by decreasing carbon assimilation in the following growing season (Barbaroux and Bréda, 2002). Under more limiting climate (*i.e.* "warm and dry"), no differences were pointed out between the two size-diameter classes concerning the response to previous year conditions. Increasing growth synchrony with increasing water stress in *A. alba* during the previous growth year has been observed under Mediterranean conditions (Macias et al., 2006; Tardif et al., 2003) and agrees with the "drought-avoidance" strategy of this species (Becker, 1970).

Results on sensitivity to summer drought of *F. sylvatica* were much more surprising. During the growing season, we could have expected similar trends to those of *A. alba*, with a stronger effect of size-classes under more restrictive environment, *i.e.* on low SWC. One explanation could be that, in our study, SWC is correlated with climatic means on the period 1961–1990 for *F. sylvatica* stands: SWC increases with increasing mean annual temperature ($R^2 = 0.254$, p-value < 0.01) and decreasing annual hydric balance ($R^2 = 0.143$, p-value < 0.05) (**Supplementary table 4.3.1.1**). Thus, higher sensitivity of BD to summer drought on high SWC may be related to climatic xericity, *i.e.* warmer and drier conditions. This trend is consistent with our findings on *A. alba* and confirms the hypothesis that an increasing demand of summer water stress leads to an increasing difference in sensitivity to summer drought between the size-diameter classes, with higher sensitivity for big-diameter trees.

In the context of projected increase of drought frequency and intensity under temperate and Mediterranean conditions (Déqué, 2007; Giorgi et al., 2004; Giorgi and Lionello, 2008), evidence of variation in sensitivity to climate among tree-sizes may suggest variation in sensitivity to dieback and mortality (Gavin et al., 2008). Smallest trees would probably take advantage of canopy atmosphere and better cope with future drought episodes, especially under warm and dry climate. As a consequence of this heterogeneous sensitivity to climate between sizes, climatic changes may affect differently the trees and modify the stand structure in the next decades.

4.3.1.6 CONCLUSION

Our results demonstrate that climate–growth relationships are modulated by tree-size, species and ecological conditions. Contrasting diameter-sizes contribute to the occurrence of differing tree-growth responses, but only for shade-tolerant species (*F. sylvatica* and *A. Alba*). In this case, the main changes concerned the relationship between growth and current summer drought, with a higher sensitivity for big trees. These differences increase with increasing xericity of climate. Such changes in sensitivity might be attributed to canopy stratification, which reduces thermal stress and transpiration of small trees, and thus sensitivity to climate, especially to summer drought.

As a consequence, species-specific precautions must be taken considering sampling strategies and dendrochronological interpretations under the range climatic conditions of the study. Results on shade-intolerant and moderately shade-tolerant species (*Q. petraea*, *P. sylvestris* and *P. abies*) indicate that it is sufficient to sample only the largest diameter trees to provide insight into climate–growth relationships. In contrast, restricted sampling to the biggest trees for shade-tolerant species could lead to an over-estimation of sensitivity to summer temperature and hydric balance, especially under warm and dry conditions.

4.3.1.7 ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the European Commission, the French Agricultural Ministry, the French National Institute of Forest Research and the French National Forest Office for providing funds to conduct this research (contract DG VI, n19760FR0030), and Météo France for their helpful technical assistance in selection of the meteorological stations. We wish to thank Marie Charru and Romain Bertrand for their helpful discussions. We acknowledge the editor's and reviewers' remarks which helped improving the paper.

4.3.1.8 REFERENCES

Andreu, L., Gutiérrez, E., Macias, M., Ribas, M., Bosch, O., et Camarero, J.J. (2007). Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. Global Change Biology 13(4): 804-815.

Aussenac, G. (2000). Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. Annals of Forest Science 57(3): 287-301.

Barbaroux, C., et Bréda, N. (2002). Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. Tree Physiology 22(17): 1201-1210.

Barber, V.A., Juday, G.P., et Finney, B.P. (2000). Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. Nature 405: 668-673.

Becker, M. (1970). Transpiration and drought behavior of some forest seedlings (*Abies alba* Mill., *Picea abies* (L.) Karsten., *Pinus nigra* Arn. ssp. *laricio* Poir., *Pinus strobus* L.). Annals of Forest Science 27(4): 401-420.

Becker, M. (1989). The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. Canadian Journal of Forest Research 19(9): 1110-1117.

Becker, M., Nieminen, T.M., et Gérémia, F. (1994). Short-term variations and long-term changes in oak productivity in Northeastern France - the role of climate and atmospheric CO_2. Annals of Forest Science 51(5): 477-492.

Becker, P., Meinzer, F.C., et Wullschleger, S.D. (2000). Hydraulic limitation of tree height: a critique. Functional Ecology 14(1): 4-11.

Bert, D., Leavitt, S.W., et Dupouey, J.L. (1997). Variations of wood delta C-13 and water-use efficiency of *Abies alba* during the last century. Ecology 78(5): 1588-1596.

Bigler, C., Gavin, D.G., Gunning, C., et Veblen, T.T. (2007). Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the Rocky Mountains. Oikos 116(12): 1983-1994.

Bolte, A., Rahmann, T., Kuhr, M., Pogoda, P., Murach, D., et Von Gadow, K. (2004). 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 264(1-2): 1-11.

Bréda, N., Huc, R., Granier, A., et Dreyer, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Annals of Forest Science 63(6): 625-644.

Bruand, A., Perez Fernandez, P., et Duval, O. (2003). Use of class pedotransfer functions based on texture and bulk density of clods to generate water retention curves. Soil Use and Management 19(3): 232-242.

Bunn, A.G. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). Dendrochronologia 26(2): 115-124.

Carrer, M., Nola, P., Motta, R., et Urbinati, C. (2010). Contrasting tree-ring growth to climate responses of *Abies alba* toward the southern limit of its distribution area. Oikos 119(9): 1515-1525.

Carrer, M., et Urbinati, C. (2004). Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra*. Ecology 85(3): 730-740.

Charru, M., Seynave, I., Morneau, F., et Bontemps, J.D. (2010). 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 260(5): 864-874.

Chhin, S., Hogg, E.H.T., Lieffers, V.J., et Huang, S. (2008). Potential effects of climate change on the growth of lodgepole pine across diameter size classes and ecological regions. Forest Ecology and Management 256(10): 1692-1703.

Cook, E.R. (1985). A time series analysis approach to tree ring standardization. Faculty of the School of Renewable Natural Ressources, University of Arizona. University of Arizona. p. 171.

Cook, E.R., et Kairiukstis, L.A.E. (1990). Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. p. 408.

D'Arrigo, R., Wilson, R., Liepert, B., et Cherubini, P. (2008). On the 'Divergence Problem' in Northern Forests: A review of the tree-ring evidence and possible causes. Global and Planetary Change 60(3-4): 289-305.

De Luis, M., Novak, K., Cufar, K., et Raventos, J. (2009). Size mediated climate-growth relationships in *Pinus halepensis* and *Pinus pinea*. Trees-Structure and Function 23(5): 1065-1073.

Dekker, M., Sass-Klaassen, U., den Ouden, J., et Goedhart, P.W. (2009). The effect of canopy position on growth and mortality in mixed sapling communities during self-thinning. European Journal of Forest Research 128(5): 455-466.

Déqué, M. (2007). Frequency of precipitation and temperature extremes over France in an anthropogenic scenario: Model results and statistical correction according to observed values. Global and Planetary Change 57(1-2): 16-26.

Drexhage, M., et Colin, F. (2001). Estimating root system biomass from breast-height diameters. Forestry 74(5): 491-497.

Friedrichs, D.A., Büntgen, U., Frank, D.C., Esper, J., Neuwirth, B., et Loffler, J. (2009). Complex climate controls on 20th century oak growth in Central-West Germany. Tree Physiology 29(1): 39-51.

Fritts, H.C. (1976). Tree rings and climate. Academic Press, London, New York, San Francisco. p. 567.

Galiano, L., Martinez-Vilalta, J., et Lloret, F. (2010). Drought-Induced Multifactor Decline of Scots Pine in the Pyrenees and Potential Vegetation Change by the Expansion of Co-occurring Oak Species. Ecosystems 13(7): 978-991.

Gavin, D.G., Beckage, B., et Osborne, B. (2008). Forest dynamics and the growth decline of red spruce and sugar maple on Bolton Mountain, Vermont: a comparison of modeling methods. Canadian Journal of Forest Research 38(10): 2635-2649.

Giorgi, F., Bi, X.Q., et Pal, J. (2004). Mean, interannual variability and trends in a regional climate change experiment over Europe. II: climate change scenarios (2071-2100). Climate Dynamics 23(7-8): 839-858.

Giorgi, F., et Lionello, P. (2008). Climate change projections for the Mediterranean region. Global and Planetary Change 63(2-3): 90-104.

Guiot, J. (1991). The bootstrapped response function. Tree-Ring Research 51: 39-41.

Hubbard, R.M., Bond, B.J., et Ryan, M.G. (1999). Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. Tree Physiology 19(3): 165-172.

Husson, F., Josse, J., Le, S., et Mazet, J. (2010). FactoMineR: Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining with R. R package version 1.14. http://CRAN.R-project.org/package=FactoMineR

Jump, A.S., Hunt, J.M., et Penuelas, J. (2006). Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. Global Change Biology 12(11): 2163-2174.

Klopcic, M., et Boncina, A. (2010). Patterns of tree growth in a single tree selection silver fir-European beech forest. Journal of Forest Research 15(1): 21-30.

Koepke, D.F., Kolb, T.E., et Adams, H.D. (2010). Variation in woody plant mortality and dieback from severe drought among soils, plant groups, and species within a northern Arizona ecotone. Oecologia 163(4): 1079-1090.

Le Goff, N., et Ottorini, J.M. (2001). Root biomass and biomass increment in a beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in North-East France. Annals of Forest Science 58(1): 1-13.

Lebourgeois, F. (2006). Sensibilité au climat des Chênes sessile et pédonculé dans le réseau RENECOFOR. Comparaison avec les hêtraies. Revue Forestière Française 53(1): 29-44.

Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., et Granier, A. (2005). Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). Trees-Structure and Function 19(4): 385-401.

Lebourgeois, F., et Piedallu, C. (2005). Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière à partir d'indices bioclimatiques. Revue Forestière Française 57(4): 331-356.

Lebourgeois, F., Pierrat, J.C., Perez, V., Piedallu, C., Cecchini, S., et Ulrich, E. (2010a). Simulating phenological shifts in French temperate forests under two climatic change scenarios and four driving global circulation models. International Journal of Biometeorology 54(5): 563-581.

Lebourgeois, F., Rathgeber, C.B.K., et Ulrich, E. (2010b). Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). Journal of Vegetation Science 21(2): 364-376.

Legendre, P., et Legendre, L. (1998). Numerical ecology. Elsevier, New York, USA. p. 870.

Linares, J.C., Camarero, J.J., et Carreira, J.A. (2010). Competition modulates the adaptation capacity of forests to climatic stress: insights from recent growth decline and death in relict stands of the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. Journal of Ecology 98(3): 592-603.

Liu, Y., et Muller, R.N. (1993). Effect of drought and frost on radial growth of overstory and understory stems in a deciduous forest. American Midland Naturalist 129(1): 19-25.

Ma, S.Y., Concilio, A., Oakley, B., North, M., et Chen, J.Q. (2010). Spatial variability in microclimate in a mixed-conifer forest before and after thinning and burning treatments. Forest Ecology and Management 259(5): 904-915.

Macias, M., Andreu, L., Bosch, O., Camarero, J.J., et Gutiérrez, E. (2006). Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* mill.) water stress in its south-western distribution limit. Climatic Change 79(3-4): 289-313.

Martin-Benito, D., Cherubini, P., del Rio, M., et Canellas, I. (2008). Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes. Trees-Structure and Function 22(3): 363-373.

Mencuccini, M., Martinez-Vilalta, J., Vanderklein, D., Hamid, H.A., Korakaki, E., Lee, S., et Michiels, B. (2005). Size-mediated ageing reduces vigor in trees. Ecology Letters 8(11): 1183-1190.

Mérian, P., Bontemps, J.D., Bergès, L., et Lebourgeois, F. (2010). Extreme tree-ring in sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) in northern France: a dendroclimatic approach. *Dans* Panorama de la dendrochronologie en France. *Edité par* Edytem, Digne-les-Bains. pp. 37-44.

Meyer, F.D., et Braker, O.U. (2001). Climate response in dominant and suppressed spruce trees, *Picea abies* (L.) Karst., on a subalpine and lower montane site in Switzerland. Ecoscience 8(1): 105-114.

Niinemets, U. (2002). Stomatal conductance alone does not explain the decline in foliar photosynthetic rates with increasing tree age and size in *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. Tree Physiology 22(8): 515-535.

Niinemets, U. (2010). 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 25(4): 693-714.

Orwig, D.A., et Abrams, M.D. (1997). Variation in radial growth responses to drought among species, site, and canopy strata. Trees-Structure and Function 11(8): 474-484.

Penuelas, J. (2005). Plant physiology - A big issue for trees. Nature 437(7061): 965-966.

Pichler, P., et Oberhuber, W. (2007). Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003. Forest Ecology and Management 242(2-3): 688-699.

Pinto, P.E., et Gégout, J.C. (2005). Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains. Annals of Forest Science 62(7): 761-770.

Piutti, E., et Cescatti, A. (1997). A quantitative analysis of the interactions between climatic response and intraspecific competition in European beech. Canadian Journal of Forest Research 27(3): 277-284.

R Development Core Team. (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN: 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.

Rigby, J.R., et Porporato, A. (2008). Spring frost risk in a changing climate. Geophysical Research Letters 35(12).

Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., et Carrer, M. (2008). Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. New Phytologist 177(1): 199-208.

Sarris, D., Christodoulakis, D., et Korner, C. (2007). Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. Global Change Biology 13(6): 1187-1200.

Schweingruber, F.H. (1990). Tree rings and environment. Dendroecology. Haupt, Berne, Stuttgart, Vienna. p. 609.

Schweingruber, F.H., et Nogler, P. (2003). Synopsis and climatological interpretation of Central European tree-ring sequences. Botanica Helvetica 113(2): 125-143.

Tardif, J., Camarero, J.J., Ribas, M., et Gutiérrez, E. (2003). Spatio-temporal variability in tree growth in the Central Pyrenees: Climatic and site influences. Ecological Monographs 73(2): 241-257.

Thimonier, A., Dupouey, J.L., Bost, F., et Becker, M. (1994). Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in North-East France. New Phytologist 126(3): 533-539.

Thomas, S.C., et Winner, W.E. (2002). Photosynthetic differences between saplings and adult trees: an integration of field results by meta-analysis. Tree Physiology 22(2-3): 117-127.

Turc, L. (1961). Evaluation des besoins en eau d'irrigation. Evapotranspiration potentielle. Annales Agronomiques 12(1): 13-49.

Weber, P., Bugmann, H., et Rigling, A. (2007). Radial growth responses to drought of *Pinus sylvestris* and *Quercus pubescens* in an inner-Alpine dry valley. Journal of Vegetation Science 18(6): 777-792.

Wright, E.F., Coates, K.D., Canham, C.D., et Bartemucci, P. (1998). Species variability in growth response to light across climatic regions in northwestern British Columbia. Canadian Journal of Forest Research 28(6): 871-886.

4.3.2 EFFET DU NOMBRE D'ARBRES ECHANTILLONNES PAR PLACETTE SUR LA PRECISION DE L'ESTIMATION DES RELATIONS CERNE-CLIMAT – APPROCHE MULTISPECIFIQUE

Article [6] Consequences of decreasing the number of cored trees per plot on chronology statistics and climate-growth relationships: a multispecies analysis in a temperate climate

Mérian Pierre, Lebourgeois François

Canadian Journal of Forest Research 41 (2011) 2413–2422. DOI: 10.1139/X11-149.

4.3.2.1 ABSTRACT

Existing literature investigates the effect of the number of cored trees per plot (N) on the chronology statistics. The present study sought to highlight (i) the N-effect on the reliability of both the chronology and the climate-growth relationships, and (ii) its variability across five European tree species with differentiate ecophysiological patterns. Fifty-eight pure even-aged forests were sampled across France. For each plot, dendroecological investigations were carried out using chronologies built from 28 to three trees. Chronology reliability was studied using the mean intertree correlation (rbt) and the expressed population signal (EPS), whereas the climate-growth relationships were evaluated through the bootstrapped correlation coefficients (BCC). The accuracy of the dendroecological investigations decreased with decreasing N: EPS and BCC approached zero, implying that the signal common to all trees weakened. Thus, most of the significant correlations became nonsignificant when the sample size decreased from 28 to 3 trees per plot. Differences were found between species. For a given sample size, the shade-intolerant species *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* displayed lower intertree differences in growth–index series (higher rbt) and higher EPS than the shade-tolerant species *Abies alba*, *Fagus sylvatica* and *Picea abies*. These latter species also displayed a greater sensitivity to sample size decrease, with a stronger BCC weakening and a higher proportion of changes in correlations significance. The EPS threshold of 0.85 was reached for around six to 10 trees for shade-intolerant species *versus* 20–30 for the shade-tolerant ones, and generally corresponded to a mean correlation precision of around 0.06. We finally propose a general method to estimate this precision.

4.3.2.2 INTRODUCTION

In temperate and northern ecosystems, tree-ring width has been widely used to investigate the environmental influence on tree-growth because it easily provides quantitative and annual retrospective information (Fritts, 1976). During the last two decades, there has been a revival of interest in this proxy with the need to clearly assess the climate-growth relationship instability in the context of climatic change (Briffa et al., 2009; D'Arrigo et al., 2008; Moberg and Jones, 2005). Incorrect estimation may reduce the validity of projected forest carbon uptake, growth and vitality (Lindner et al., 2010). Thus, providing methodological advice to improve the assessment of tree-growth response to climate appears to be a crucial aspect in the field of dendroecological studies.

The variation of ring width results from interannual changes in environmental conditions and tree physiological processes. Cook (1985) proposed a theoretical linear model classifying the numerous signals influencing ring width into five groups: the age-related growth trend namely A in Cook (1985), climatic variations (C), disturbances within a forest community (D1), disturbances originating from outside the community (D2), and residual variations related to other signals (E). In even-aged and pure forests, A, C and D2 are assumed to be broad-scale signals (*i.e.* of the same magnitude for all trees), whereas signal D1 is expected to vary among tree due to small-scale heterogeneities in the environmental conditions. At the plot scale (generally less than 1 ha), these local variations are mainly related to stand characteristics such as the canopy stratification (Mäkinen and Vanninen, 1999; Martin-Benito et al., 2008; Mérian and Lebourgeois, 2011) and proximity to the closest stems (Martin-Benito et al., 2010; Misson et al., 2003). As a consequence, it is generally recommended to sample many trees per plot to minimize the strength of the tree-specific signals (D1 and E) and thus emphasize the broad-scale climatic signal (C) when building the growth chronology.

As the chronology accuracy increases with the sample size (Briffa and Jones, 1990; Mäkinen and Vanninen, 1999), one of the main goals of the sampling strategy is to find the best compromise between limiting the amount of fieldwork and building a reliable chronology, with the level of reliability depending upon the purpose of the study and the error margin that researchers are willing to accept. Previous works in this direction provided useful statistics that are routinely used to quantify the robustness of the chronology, such as the mean intertree correlation (rbt) and the expressed population signal (EPS) (Wigley et al., 1984; Cook, 1985; Cook and Kairiukstis, 1990).

The quality of the climatic signal (C) contained in the rings of trees is expected to increase when coring trees likely to yield good climatic records (Cook, 1985; Douglass, 1939; Fritts, 1976). The most common strategy consists of sampling forest stands growing under limiting climatic conditions, as it permits an accurate chronology to be built from a reduced sample size (Cook and Kairiukstis, 1990; Douglass, 1939; Fritts, 1976; Schulman, 1937). For that matter, under temperate climate, a total of 20–30 trees per plot is usually recommended, but this number can be reduced to five to 10 in regions and plots where tree-growth depends very much on one limiting factor (Cook and Kairiukstis, 1990; Fritts, 1976). However, the strength of the climatic signal recorded in the tree-rings (C) may also vary among species in relation to differences in their ecophysiological pattern. Species displaying great ability to cope with various local environmental conditions could

be assumed to show greater intertree heterogeneity in ring width series. In a recent plot-scale multispecies analysis, Mérian and Lebourgeois (2011) pointed out that this intertree heterogeneity was related to the ability of tree species to cope with differentiated light levels. Shade-tolerant species are able to grow and survive in low to high levels of shade, whereas shade-intolerant species grow under low levels of competition for light (Wright et al., 1998). As a consequence, it has been hypothesized that the sample size required to reach a given level of chronology reliability could be lower when studying shade-intolerant species, due to a greater homogeneity of canopy structure (Niinemets, 2010; Wright et al., 1998). Such specific differences may have strong implications on the sampling strategy, which would have to be adapted to the ecophysiological pattern of the objective species.

This study sought to quantify how the decrease of sample size influenced (i) the chronology reliability and (ii) the assessment of climate-growth relationships for five major European forest tree species characterized by different ecophysiological patterns and growing under temperate conditions. The five studied species were silver fir (*Abies alba* Mill.), European beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). A*bies alba* and *F. sylvatica* are shade-tolerant species with high sensitivity to summer drought, precipitation, and atmospheric humidity (Becker, 1970; Pinto and Gégout, 2005). In contrast, *Q. petraea* and *P. sylvestris* are more xerophytic, shade-intolerant species (Misson et al., 2004). Lastly, *P. abies* presents an intermediate shade tolerance and response to summer drought (Lebourgeois et al., 2010; Pinto and Gégout, 2005). Previous dendrochronological studies pointed out higher expressed population signal for the shade-intolerant species *Q. petraea* and *P. sylvestris* (Lebourgeois et al., 2005, 2010; Mérian and Lebourgeois, 2011; Mérian et al., 2011). The starting hypotheses were that (i) decreasing sample size led to a less accurate estimation of both the climatic signal contained in the chronology and the climate-growth correlations, and (ii) ecophysiological traits induced significant differences between species, with a lesser effect of the sample size variation for the shade-intolerant species *Q. petraea* and *P. sylvestris*.

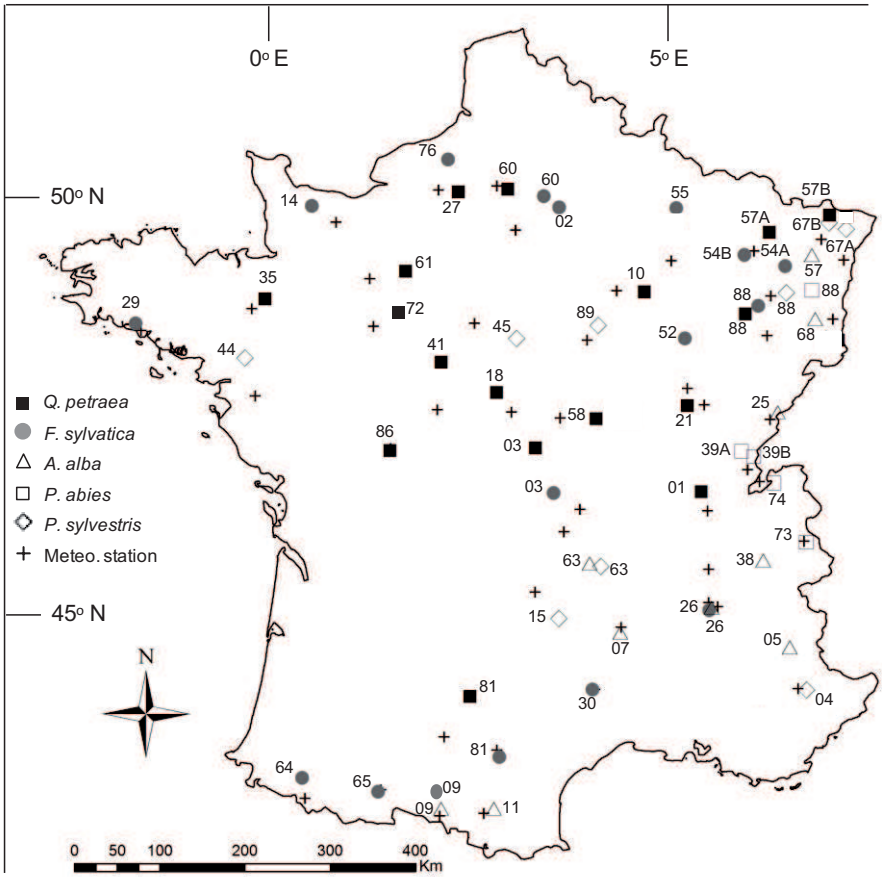


Figure 4.3.2.1: Geographical location of the 58 stands of the French network RENECOFOR and the 57 meteorological stations of Météo-France*. Black squares:* Q. petraea*; grey circles:* F. sylvatica*; open triangles:* A. alba*; open squares:* P. abies*; open diamonds:* P. sylvestris*. Each number indicates the administrative French department in which sampling was done. Black crosses: meteorological stations of Météo-France.*

4.3.2.3 MATERIALS AND METHODS

4.3.2.3.1 STUDY AREA AND CLIMATIC DATA

The 58 plots were sampled between 42.51 °N and 49.42 °N and 3.32 °W and 7.43 °E in the French Permanent Plot Network for the Monitoring of Forest Ecosystems (RENECOFOR) (**Fig. 4.3.2.1**). The forests were composed of pure, even-aged, healthy stands. The sample covered a wide range of bioclimatic conditions: oceanic climate in the west (n = 16 plots), semicontinental climate in the north-east (n = 19), temperate Mediterranean climate in the south (n = 3) and mountainous climate (n = 21). The variability of climatic conditions and soil properties as previously detailed in Mérian and Lebourgeois (2011) (**Supplementary table 4.3.2.1**) are summarized in **Table 4.3.2.1**. For each stand, climatic data obtained from the nearest meteorological stations of the French National Climatic Network (Météo-France) were considered as representative as

Species	Alt. (m)	pH	SWC (mm)	Height (m)	Density (n/ha)	Age	Diameter (cm)	Temperature (°C)			Precipitation (mm)		Hydric bal. (mm)	
								Year	Jan	Jul	Year	Jul	Year	Jul
Quercus petraea (n = 17)	209 (86)	4.4 (0.2)	137 (42)	26.6 (2.2)	561 (175)	85 (22)	39 (6.9)	10.2 (0.7)	2.4 (1.3)	18.4 (0.8)	803 (113)	55 (8)	114 (112)	-69 (10)
	55/330	4/4.8	75/200	22.9/30.4	296/892	53/126	22/70	9/11.3	0.3/5	17.3/20.3	608/1047	46/70	-37/325	-87/-51
Fagus sylvatica (n = 17)	526 (436)	4.9 (0.8)	97 (40)	26.8 (3.4)	408 (185)	91 (29)	40 (7.2)	9.4 (1.8)	2.2 (2.2)	17.2 (1.4)	1085 (346)	65 (11)	419 (353)	-57 (10)
	50/1400	4.2/6.7	45/200	19.4/30.2	203/811	51/157	23/67	4.5/12.8	-2/6.6	12.8/19.8	696/2068	43/85	47/1520	-82/-43
Abies alba (n = 10)	1008 (284)	4.8 (0.6)	85 (24)	26.8 (2.1)	460 (77)	97 (30)	50 (8.2)	7.8 (1.4)	0.2 (1.8)	16.3 (1.2)	1268 (197)	80 (17)	673 (194)	-41 (20)
	400/1360	4.2/5.8	53/120	22.4/29.3	364/578	53/166	29/73	5.8/10.3	-1.4/4	14.2/18.1	865/1524	55/108	331/896	-70/-10
Picea abies (n = 5)	1148 (381)	4.9 (0.5)	70 (39)	28.1 (5.2)	499 (174)	101 (48)	48 (6.8)	7 (1.2)	-1.3 (1.1)	15.4 (1.4)	1493 (393)	108 (21)	897 (421)	-12 (23)
	660/1700	4.3/5.4	25/125	22/34.8	369/798	57/179	37/67	4.9/7.7	-3.2/-0.6	13.1/16.4	1070/1980	82/130	460/1466	-41/18
Pinus sylvestris (n = 9)	521 (537)	4.3 (0.4)	86 (43)	22.9 (3.2)	649 (194)	64 (12)	37 (5.1)	9.4 (1.3)	1.5 (1.8)	17.8 (1)	868 (161)	60 (15)	211 (188)	-63 (21)
	38/1670	3.7/5	43/160	17/26.9	337/997	52/92	28/54	7.6/11.6	-0.7/5.1	16/19	687/1170	39/92	2/544	-89/-27

Table 4.3.2.1: Summarized plots characteristics per species. *Values are expressed as mean (standard deviation), minimum/maximum; Alt.: altitude (m); pH: pH of the organo-mineral horizon; SWC: soil water capacity (in mm) calculated according to textural properties, depth and coarse element percentages. Height, density, age and diameter are from 1994. Climatic means are from 1961 to 1990. Characteristics are detailed per plot in* ***Supplementary table 4.3.2.2****.*

Species	rbt_N			EPS_N					EPS_N model		
	rbt_1	rbt_{10}	rbt_{28}	EPS_1	EPS_{10}	EPS_{28}	$N_{0.85}$	N_{95}	a	b	c
Quercus petraea (n = 17)	0.54 (0.07)	0.54 (0.07)	0.54 (0.07)	0.77 (0.05)	0.92 (0.02)	0.97 (0.01)	5.6 (1.4)	7.6 (1.9)	-0.252 (0.292)	-0.94 (0.024)	7.697 (5.451)
	0.4/0.7	0.41/0.7	0.41/0.7	0.65/0.87	0.87/0.96	0.95/0.98	3/9	4/12	-1.086/-0.032	-0.976/-0.896	0.504/12.847
Fagus sylvatica (n = 17)	0.22 (0.08)	0.22 (0.08)	0.22 (0.08)	0.41 (0.12)	0.71 (0.09)	0.85 (0.08)	26.2 (11.9)	NA	-0.173 (0.046)	-0.847 (0.037)	13.634 (0.487)
	0.1/0.45	0.11/0.44	0.12/0.45	0.2/0.7	0.54/0.89	0.78/0.96	7/50	NA	-0.255/-0.078	-0.934/-0.794	12.692/14.539
Abies alba (n = 10)	0.27 (0.07)	0.27 (0.06)	0.27 (0.06)	0.49 (0.1)	0.77 (0.06)	0.93 (0.02)	18 (6.8)	NA	-0.271 (0.276)	-0.864 (0.041)	10.64 (4.516)
	0.17/0.41	0.16/0.39	0.16/0.39	0.32/0.66	0.65/0.86	0.84/0.95	9/33	NA	-0.881/-0.094	-0.929/-0.8	2.505/13.881
Picea abies (n = 5)	0.2 (0.05)	0.2 (0.05)	0.2 (0.05)	0.37 (0.09)	0.69 (0.07)	0.83 (0.05)	27 (9.1)	NA	-0.182 (0.035)	-0.841 (0.029)	13.632 (0.339)
	0.15/0.28	0.14/0.27	0.14/0.28	0.26/0.51	0.6/0.78	0.81/0.91	16/41	NA	-0.231/-0.133	-0.875/-0.812	13.217/14.158
Pinus sylvestris (n = 9)	0.39 (0.1)	0.39 (0.1)	0.39 (0.1)	0.63 (0.09)	0.85 (0.05)	0.95 (0.02)	10.9 (3.8)	14.3 (4.4)	-0.101 (0.026)	-0.927 (0.042)	12.884 (0.202)
	0.27/0.6	0.26/0.6	0.27/0.6	0.48/0.81	0.77/0.94	0.91/0.98	5/16	7/22	-0.142/-0.051	-0.982/-0.858	12.546/13.226

Table 4.3.2.2: Summarized master chronology statistics and EPS_N model parameters per species*. Values are expressed as mean (standard deviation), minimum/maximum; N: number of trees per plot (17 modalities); rbt: mean intertree correlation; EPS: expressed population signal; $N_{0.85}$: sample size that yielded the EPS value of 0.85 on average; N_{95}: sample size that yielded the EPS value of 0.85 for 95 % of the estimates; a, b and c: parameters of equation [6.4] (see text for details); NA when N_{95} was > 28 trees per plot. Characteristics are detailed per plot in* ***Supplementary table 4.3.2.2****.*

possible of the stand weather conditions (**Fig. 4.3.2.1**). The mean distance between sampled plots and meteorological stations was 23.5 km (standard deviation: 13). The difference in altitude was less than 150 m for 71 % of the cases and averaged 200 m.

Mean monthly temperature (T) and climatic hydric balance (Hb) were computed for the period 1947–1994. Hb was calculated using the following equation:

$$Hb = P - PET \quad [4.3.2.1]$$

where P is the sum of monthly precipitation and PET the potential evapo-transpiration calculated using Turc's formula (Lebourgeois and Piedallu, 2005; Turc, 1961), defined as:

$$PET = d \times 0.013 \times (Rg+50) \times T / (T+50) \quad [4.3.2.2]$$

where d is the number of days of the considered month (28, 29, 30, or 31), Rg is the mean daily solar radiation of the considered month (in calories.cm^{-2}), and T is the mean monthly temperature.

4.3.2.3.2 TREE-RING MEASUREMENT AND STANDARDIZATION

The plot size was 0.5 ha. In 1995, at each plot, 28 dominant trees were cored to the pith at breast height with an incremental borer (one core per tree of 5 cm in diameter; Mäkinen and Vanninen, 1999). The ring widths of the 1 624 trees were measured to the nearest 0.01 mm using a stereo-microscope connected to a micro-computer and the tree-ring program SAISIE (Becker, 1989). The individual ring width series were carefully cross-dated by progressively detecting regional pointer years, defined as those calendar years in which at least 75 % of the cross-dated trees presented at least 10 % narrower or wider rings than the previous one (Becker, 1989; Lebourgeois et al., 2000; Mérian and Lebourgeois, 2011). Absolute dating was checked by the application INTERDAT (Becker, 1989; M. Becker and J. L. Dupouey, unpublished) which identifies locations within each ring series that may have erroneous cross-dating.

Using the R freeware (R Development Core Team, 2010) and the dplR package (Bunn, 2008), tree-ring chronologies were computed and standardized on the maximum period common to all chronologies (1948–1994; 47 years) to emphasize the interannual climatic signal in each individual series. A double-detrending process was thus applied based on an initial negative exponential or linear regression followed by a fitting of a 31–year cubic smoothing spline with 50 % frequency response cutoff (Blasing and Duvick, 1983; Cook and Peters, 1981).

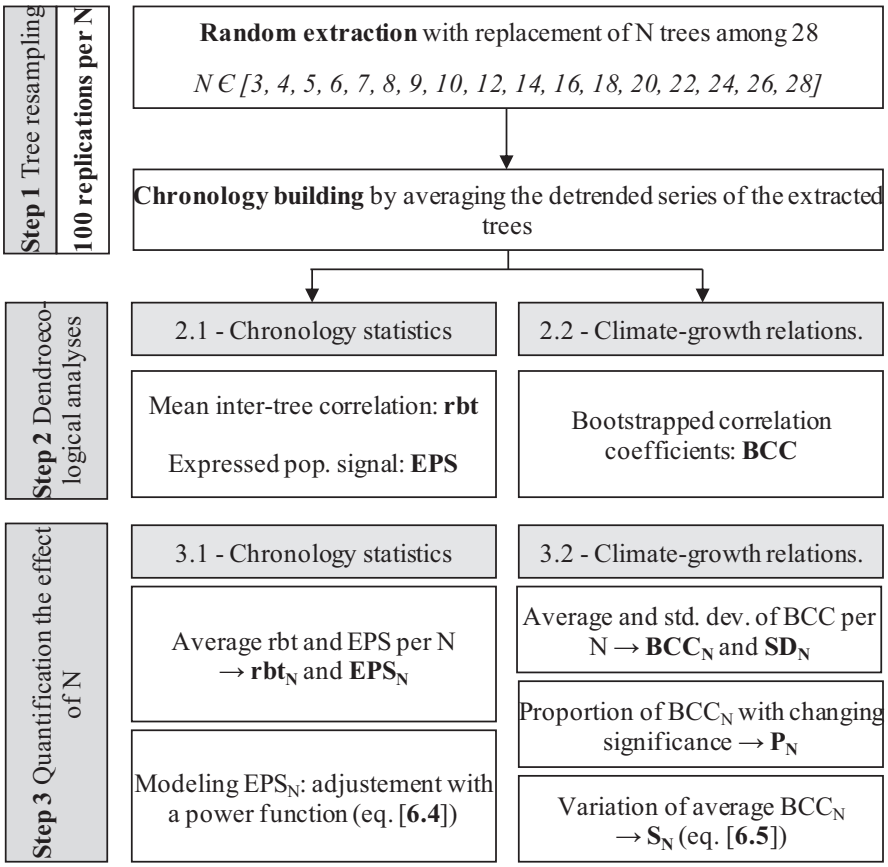


Figure 4.3.2.2: Flowchart of the methodological process.

4.3.2.3.3 TREE RESAMPLING AND CHRONOLOGY BUILDING

To investigate the effect of the number of cored trees per plot (N), 17 sample sizes were defined, ranging from 28 to three trees (**Fig. 4.3.2.2 – Step 1**). For each plot and N modality, the tree resampling consisted of a random extraction with replacement of N trees among 28 (Efron, 1979). The detrended series of the extracted trees were averaged by year using a biweighted robust mean to develop a chronology that represented the common high-frequency variation of the individual series (Cook, 1985; Fritts, 1976). The resampling procedure was replicated 100 times per sample size modality to obtain a great number of estimates. This method was based on the concept of "chronology saturation" developed in Boucher et al., (2009), which aims to quantify the stability of the objective signal contained in the chronology along with the sample size decrease.

4.3.2.3.4 QUANTIFICATION OF THE SAMPLE SIZE EFFECT

4.3.2.3.4.1 CHRONOLOGY STATISTICS

For each chronology, rbt and EPS were calculated to quantify respectively the strength of the signal common to all trees (Briffa and Jones, 1990) and the degree to which the chronology

expressed the population chronology (Wigley et al., 1984) (**Fig. 4.3.2.2 – Step 2.1**). The EPS was defined as:

$$EPS = \frac{rbt}{rbt + \frac{1 - rbt}{N}} \quad [4.3.2.3]$$

where N is the number of cored trees per plot and rbt is the mean intertree correlation. EPS estimates the proximity between the theorical population chronology and the chronology obtained by averaging the N sampled individual chronologies by reducing the uncommon variability of the N chronologies from (1-rbt) to (1-rbt)/N (Briffa and Jones, 1990). Thus, EPS ranges from 0 to 1 and yields 1 when the chronology mirrors the population signal.

For each plot and sample size, average rbt and EPS were calculated from the 100 estimates, namely rtb_N and EPS_N (**Fig. 4.3.2.2 – Step 3.1**). To provide EPS values for sample sizes greater than 28, EPS_N was modeled per plot as a function N using the following power function:

$$EPS_N = (a \times N^b + 1)^c \quad [4.3.2.4]$$

The EPS values were then predicted for each plot up to 80 trees (**Fig. 4.3.2.2 – Step 3.1**), because greater sample sizes were not found in the literature. Because of the progressive EPS increase with sample size, any threshold must be a subjective choice. However, the value of 0.85 suggested in Wigley et al., (1984) has been and is still widely used by the dendroecologists to assume the chronology reliability. Thus, the minimum sample size that rated an EPS value of 0.85 (i) on average over the 100 estimates ($N_{0.85}$) and (ii) for 95 % of the estimates (N_{95}) was determined for each plot (**Table 4.3.2.2**).

4.3.2.3.4.2 CLIMATE-GROWTH RELATIONSHIPS

Climate-growth relationships were investigated over the period 1948–1994 using the calculation of bootstrapped correlation coefficients (BCC) with chronologies as dependant variables (Guiot, 1991) and using the 24 monthly climatic regressors (12 T and 12 Hb values) organized from September of the previous growing season to August of the current year (**Fig. 4.3.2.2 – Step 2.2**). The statistical significance of the BCC was assessed with the package "bootRes" (Zang, 2009) by calculating the 95 % confidence level based on 1000 bootstrap resamples of the data (Guiot, 1991). For each plot and sample size, climate-growth relationships statistics were calculated per climatic regressor from the 100 estimates of BCC (**Fig. 4.3.2.2 – Step 3.2**): mean value (BCC_N) and standard deviation (SD_N). SD_N quantified the mean difference between two sets of BCC obtained from two samples of N trees and thus was used as an indicator of the precision of the BCC estimation. BCC_N was considered significant when at least 50 % of the estimates were significant.

The effect of decreasing N on BCC_N was refined per species by the calculation of the proportion of BCC_N with changing significance between 28 and N trees (P_N). Two cases were observed: (i) from significant to non-significant value (**Fig. 4.3.2.3 – areas 1**), and (ii) from non-significant to significant value (**Fig. 4.3.2.3 – areas 2**). The sample-size-related bias in the BCC_N estimation was quantified with the slope S_N of the linear regression defined as:

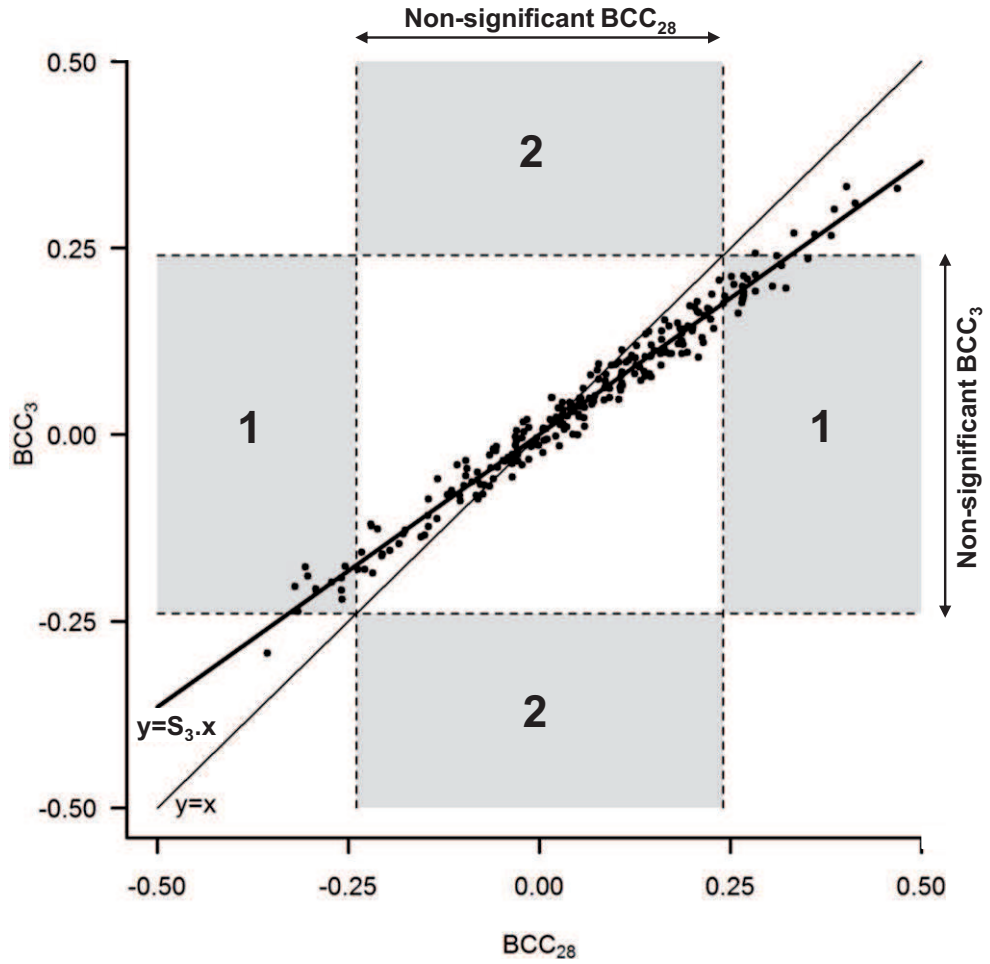


***Figure 4.3.2.3: Illustration of the sample-size-related bias on the average bootstrapped correlation coefficients (BCC) for* Abies alba**. *The thresholds of correlation significance for BBC_3 and BCC_{28} are indicated by the horizontal and vertical dashed lines respectively; the non-significant BCC are located between the dashed lines. The grey areas highlight BCC for which the significance changed when the sample size (N) diminished from 28 to 3 trees: from significant to non-significant value in areas 1, and the inverse trend in areas 2. The magnitude of the bias is estimated through the slope S_N of the linear regression $BCC_N = S_N \times BCC_{28}$ (equation [4.3.2.5], see text for details); a slope lower than 1 indicates that BCC got closer to zero with decreasing N.*

$$BCC_N = S_N \times BCC_{28} \qquad [4.3.2.5]$$

S_N values lower than 1 indicate that BCC approached zero with decreasing N (**Fig. 4.3.2.3**). The y–intercept was non-significant regardless of the species and was thus voluntarily omitted in equation **[6.5]** and the analysis.

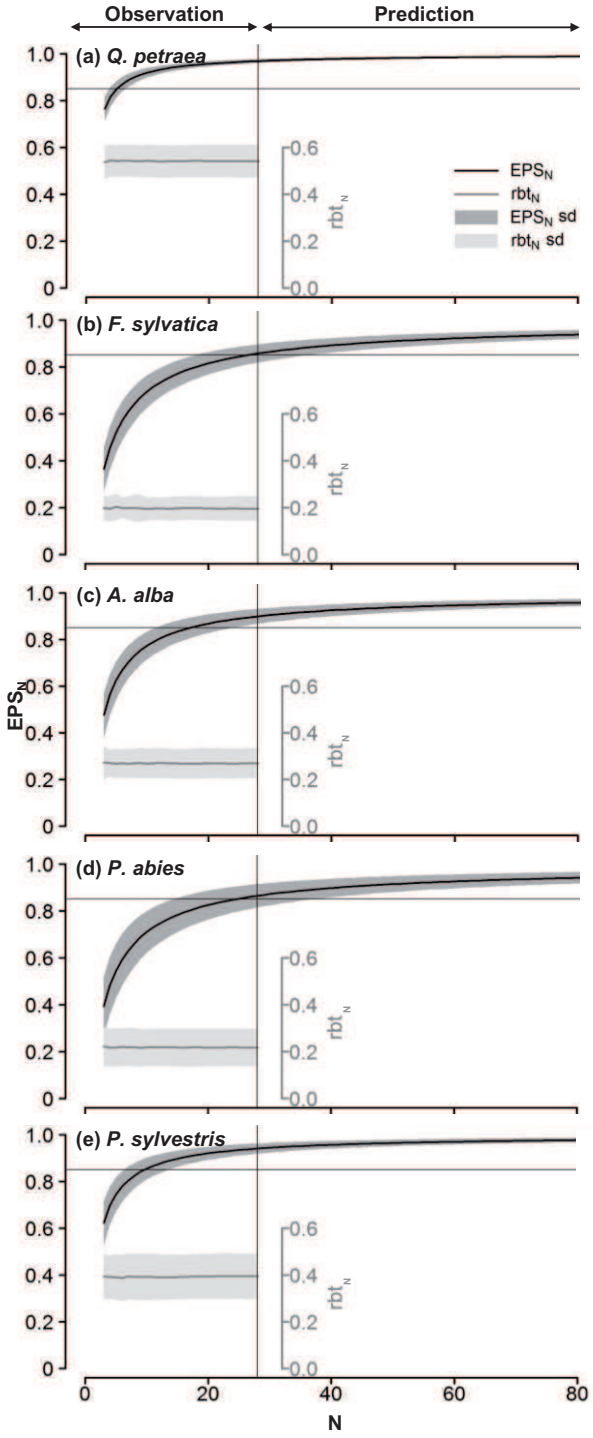


Figure 4.3.2.4: Mean trends in chronologies statistics per species. *N: number of cored trees per plot; rbt: mean inter-tree correlation; EPS: expressed population signal; black curve: mean predicted EPS_N per species; dark-grey area: standard deviation (sd) of the mean predicted EPS_N; grey curve: mean observed rbt_N per species; light-grey area: standard deviation of the mean observed rbt_N. The horizontal line denotes the EPS threshold of 0.85. The vertical line denotes the maximum number of trees observed per plot (28 trees).*

4.3.2.4 RESULTS

4.3.2.4.1 SAMPLE SIZE EFFECT ON CHRONOLOGY STATISTICS

Regardless of the species, the mean intertree correlation (rbt_N) was estimated without sample-size-related bias, whereas the expressed population signal (EPS_N) decreased exponentially with decreasing N (**Table 4.3.2.2**, **Fig. 4.3.2.4**). This weakening was more rapid with small sample size and low rbt_N. Strong differences were evident among the five species. *Quercus petraea* and *P. sylvestris* showed the highest rbt_N, with respective values of 0.54 and 0.39, *versus* 0.20 to 0.27 for the three other species (*A. alba*, *F. sylvatica*, and *P. abies*). As a consequence of the EPS formula (equation **[4.3.2.3]**), *Q. petraea* and *P. sylvestris* also displayed the highest EPS_N, with for example an EPS_{10} of 0.92 and 0.85, whereas *A. alba*, *F. sylvatica*, and *P. abies* rated 0.77, 0.71 and 0.69 (**Table 4.3.2.2**).

To provide EPS values for sample sizes greater than 28, EPS_N was modeled as a function of N (equation **[4.3.2.4]**). Regardless of the plots, R^2 was above 0.995 (**Table 4.3.2.2**, **Supplementary table 4.3.2.2**) and the parameters *a*, *b*, and *c* were highly significant (p-value < 10^{-7}, data not shown), which tended to prove that a power function was accurate in describing EPS_N trends. The sample size that yielded the EPS threshold of 0.85 on average ($N_{0.85}$) was always below 28 trees for *Q. petraea* and *P. sylvestris*, but above this value in 1 case out of 10 for *A. alba*, 4/17 for *F. sylvatica* and 2/5 for *P. abies* (**Table 4.3.2.2**). Nevertheless, $N_{0.85}$ was systematically reached before 50 trees, and was set around 6 for *Q. petraea*, 11 for *P. sylvestris*, 18 for *A. alba* and 27 for both *F. sylvatica* and *P. abies*. In the same way, the sample size that rated an EPS of 0.85 for 95 % of the estimates (N_{95}) was above 28 trees in 2 cases out of 10 for *A. alba*, 9/17 for *F. sylvatica* and 4/5 for *P. abies*. When both $N_{0.85}$ and N_{95} were available (*i.e.* when they were both below 28 trees), N_{95} was around 25 % greater than $N_{0.85}$.

4.3.2.4.2 SAMPLE SIZE EFFECT ON CLIMATE-GROWTH RELATIONSHIPS STATISTICS

4.3.2.4.2.1 STRENGTH AND SIGNIFICANCE OF THE CORRELATIONS

The general effect of decreasing sample size consisted in a weakening of the climate-growth correlations. Indeed, S_N (*i.e.* the slope of the linear regression defined in equation **[4.3.2.5]** that quantified the sample-size-related bias in the BCC estimation when the sample size decreased from 28 to N trees) was systematically below 1, which implied that BCC approached zero (**Fig. 4.3.2.3**). At the same time, the proportion of BCC with changing significance between 28 and N trees (P_N) increased with decreasing N (**Fig. 4.3.2.5b**). Because of the BCC weakening, these changes were observed strictly from significant to non-significant values (**Fig. 4.3.2.3**). Both the BCC weakening and the P_N increase were more rapid with small sample size. Focusing on P_N, the augmentation was particularly strong when N was below 10 trees (**Fig. 4.3.2.5b**).

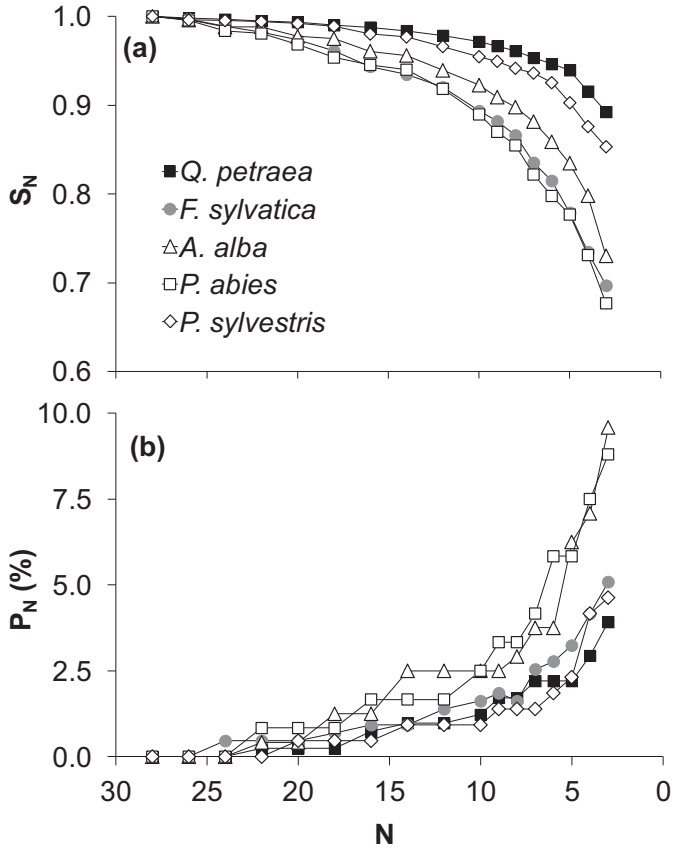


Figure 4.3.2.5: Effect of decreasing sample size on bootstrapped correlation coefficient (BCC) statistics per species. *S_N: slope of the linear regression $BCC_N = S_N \times BCC_{28}$ (equation [4.3.2.5], see text for details); P_N: proportion of changes in BCC significance between 28 and N trees (in %).*

S_N and P_N trends differed among the five species. Two groups were evidenced: *Q. petraea* and *P. sylvestris* displayed a rather low sensitivity to the sample size decrease, with S_N values of 0.89 and 0.85 when coring three trees (**Fig. 4.3.2.5a**). In contrast, *A. alba*, *F. sylvatica* and *P. abies* showed greater weakenings, with S_N values around 0.7. This species-specific pattern was also pointed out for P_N, albeit the response of *F. sylvatica* was closer to those of *Q. petraea* and *P. sylvestris* (**Fig. 4.3.2.5b**). For a given sample size, P_N for *A. alba* and *P. abies* was generally twice that for the three other species. For example, P_3 reached around 9 % for *A. alba* and *P. abies versus* 4 % for the others.

4.3.2.4.2.2 PRECISION OF THE CORRELATIONS

The 100 replications of the tree resampling procedure allowed calculating the standard deviation of the average BCC value from the 100 estimations (SD_N). Decreasing sample size from 28 to three trees led to a SD_N increase of around 0.05 for the five species (**Fig. 4.3.2.6a**). SD_N ranged from 0.03 to 0.06 when coring 28 trees, and increased exponentially up to 0.07-0.11 for three trees. Although the SD_N increase was rather similar among the five species, *A. alba*, *F. sylvatica* and *P. abies* displayed consistently higher values than *Q. petraea* and *P. sylvestris*. For instance, SD_3 reached 0.110 for *Abies-Fagus-Picea versus* 0.073 for *Q. petraea* and 0.082 for *P. sylvestris*.

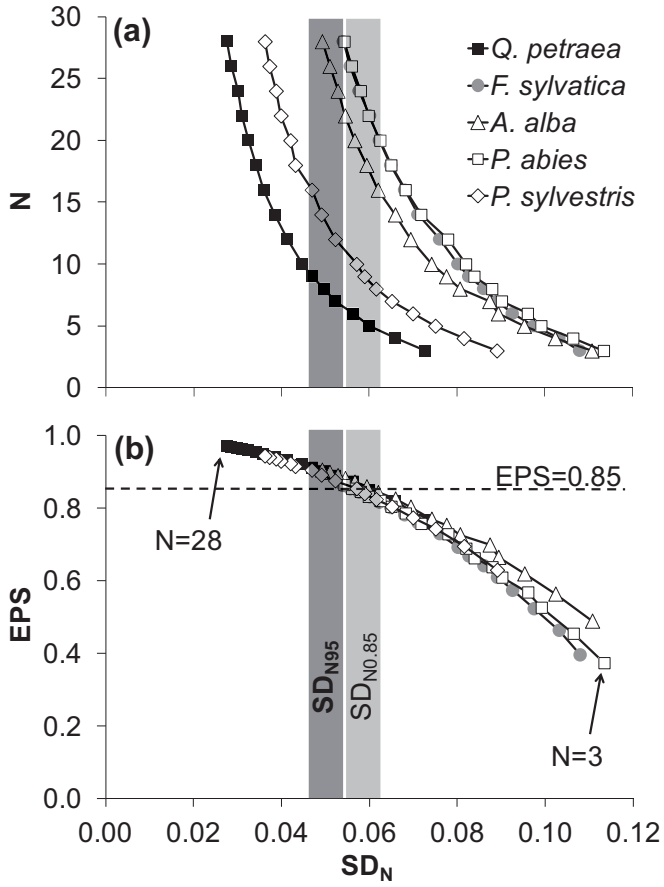


Figure 4.3.2.6: Relationships between the standard deviation of BCC among the 100 replications (SDN) and (a) sample size (N), and (b) expressed population signal (EPS)*. $SD_{N0.85}$ and SD_{N95}: standard deviations of BCC among the 100 replications when $N=N_{0.85}$ and $N=N_{95}$ respectively.*

Because of the positive relationship between N and EPS, SD_N increased with decreasing EPS (**Fig. 4.3.2.6b**). For a given EPS, all of the species displayed very similar SD_N values. The precision of the climate-growth correlations established from chronologies rating an EPS of 0.85 on average ($SD_{N0.85}$) varied between 0.056 and 0.062. SD_{N95} corresponded to slightly lower values, ranging from 0.049 to 0.056 (**Fig. 4.3.2.6b**).

4.3.2.5 Discussion

The interannual ring width variation depends on numerous environmental signals and tree physiological processes (Cook, 1985; Fritts, 1976; Schulman, 1937). The aim of this study was to analyze the effect of decreasing the number of cored trees per plot on the strength of the signal common to all trees. This signal strength, estimated through the calculation of EPS and rbt, was assumed to be linked to climatic factors (Briffa and Jones, 1990; Cook, 1985; Mäkinen and Vanninen, 1999), and thus was related to the sample-size-related variations in the climate-growth relationships assessment. However, Mäkinen and Vanninen (1999) reminded us that EPS and rbt "are not capable of providing any information about the real reasons for this [common] variability".

4.3.2.5.1 GENERAL SAMPLE SIZE EFFECT ON ACCURACY OF DENDROECOLOGICAL INVESTIGATIONS

As expected, decreasing sample size affected the strength of the common signal contained in the chronology (Wigley et al., 1984; Cook and Kairiukstis 1990; Mäkinen and Vanninen, 1999). Estimation of rbt was not biased by sample size, which could be expected as the similarity between two trees depended directly on the variability of the biotic and abiotic conditions within the plot. EPS decreased with decreasing N, with a very rapid diminution below 10–15 trees. Thus, the chronologies established from 28 trees per plot gave the most accurate estimation of the common signal (**Fig. 4.3.2.4**, **Table 4.3.2.2**) and were considered as the reference to quantify the effect of decreasing N on climate-growth relationships. However, the analysis provided evidence that the chronologies were not always saturated for a sample size of 28 trees, especially for the shade-tolerant species *A. alba*, *F. sylvatica* and *P. abies* which displayed EPS_{28} values below the threshold of 0.85 suggested in Wigley et al. (1984) (**Table 4.3.2.2**, **Supplementary table 4.3.2.2**).

Systematic variations in climate-growth relationships statistics were reported throughout the five species. Decreasing sample size led to a weakening of the correlation coefficients (**Fig. 4.3.2.3**, **Fig. 4.3.2.5a**). BCC approached zero, explaining that the changes in significance were strictly observed from significant to non-significant values (**Fig. 4.3.2.5b**, **Supplementary figure 4.3.2.1**). The slope of the linear regression defined in equation **[4.3.2.5]** (S_N) and the proportion of BCC with changing significance (P_N) exponentially increased with decreasing N, with a rather clear threshold around 10 trees for P_N. In relation to the EPS trends, these results tended to confirm that the signal common to all trees was mainly attributable to climate forcing (Briffa and Jones, 1990; Fritts, 1976). Such sample-size-related bias might have important consequences when assessing the role of climate on tree growth and vitality. The main implications of dendroecological investigations from small sample sizes are (i) a general underestimation of the climate sensitivity, and (ii) a risk of estimating "false" non-significant correlations.

4.3.2.5.2 SPECIES-SPECIFIC MODULATIONS OF THE SAMPLE SIZE EFFECT

This analysis clearly defined two groups of species. Dendroecological investigations were less sensitive to sample size variations for the shade-intolerant species *Q. petraea* and *P. sylvestris* than for the shade-tolerant species *F. sylvatica*, *A. alba*, and *P. abies*. Indeed, *Q. petraea* and *P. sylvestris* displayed higher rbt and EPS than *F. sylvatica*, *A. alba* and *P. abies*, which suggested a stronger common signal for the two first species (**Fig. 4.3.2.4**, **Table 4.3.2.1**). This lower intertree variability certainly explained that the chronology signal was less affected by trees removal. As a consequence, the climate-growth relationships were also more stable among the sample size modalities for *Q. petraea* and *P. sylvestris* than for *F. sylvatica*, *A. alba* and *P. abies* (**Fig. 4.3.2.5**).

Such shade tolerance – shade intolerance opposition in climate-growth relationships stability has already been observed when focusing on tree size (Mérian and Lebourgeois, 2011; Niinemets, 2010). Size-mediated sensitivity to climate was evidenced for shade-tolerant species (Mérian and Lebourgeois, 2011; Piutti and Cescatti, 1997) whereas literature gave contradictory results on shade-intolerant species (Chhin et al., 2008; De Luis et al., 2009). In a previous study (Mérian and Lebourgeois, 2011), these greater intertree differences in growth pattern for the shade-tolerant

species *F. sylvatica*, *A. alba*, and *P. abies* were related to higher canopy stratification and variability in levels of shade. The canopy heterogeneity was assumed to induce micro-climatic variations from one tree to another (Leuzinger and Korner, 2007; Ma et al., 2010) and decrease the signal to noise ratio. For instance, the most dominant trees, which did not benefit from temperature buffering of the canopy (Aussenac, 2000), often displayed a higher sensitivity to summer water under temperate conditions (Martin-Benito et al., 2008; Mérian and Lebourgeois, 2011; Piutti and Cescatti, 1997). As a conclusion, such interspecific differences in the sample size effect on dendroecological investigations imply that (i) for a given number of trees per plot, the accuracy of the climate sensitivity estimation might strongly vary from one species to another, and (ii) the sampling effort has to be adapted to the species autecology.

4.3.2.5.3 SAMPLE-SIZE-RELATED PRECISION IN THE ASSESSMENT OF BOOTSTRAPPED CORRELATION COEFFICIENTS (BCC)

The 100 consecutive random extractions of N trees per plot (Efron 1979; Boucher et al., 2009) allowed estimation of the mean absolute difference between BCC established from two samples of N trees (SD_N). As expected, SD_N increased with decreasing sample size (**Fig. 4.3.2.6a**) and EPS (**Fig. 4.3.2.6b**). This resampling method provided evidence that the EPS threshold of 0.85 suggested in Wigley et al., (1984) corresponded to a SD_N of around 0.06, regardless of the species ($SD_{N0.85}$, **Fig. 4.3.2.6b**). This implied that, for a given even-aged, pure stand, two chronologies built from independent samples and rating an EPS of 0.85 would give rather consistent patterns of BCC but would not allow clear assessment the strength of the climate-growth correlations, with potential changes in BCC significance (**Supplementary figure 4.3.2.1**). Such sample-size-related precision in the assessment of BCC should be taken into account when performing comparisons of climate-growth relationships (among species, climatic contexts, periods, etc.). The dendroecologists must carefully question the minimum number of trees to core per plot to ensure that sample-size-related imprecisions will be below the expected differences among the compared climate-growth relationships; as a consequence, the SD_N threshold depends greatly on the purpose of the study. The present analysis gave the relationships between this precision and both sample size and EPS for five major European species growing under temperate conditions (**Fig. 4.3.2.6**). Such curves might help in estimating the minimum sample size required for a given level of precision.

Nevertheless, it has to be kept in mind that (i) these curves were established on individual chronologies of 47-year length and (ii) the sample size can also be questioned in terms of chronology length. For a given number of trees per plot, the precision of the climate-growth relationships estimations can be expected to increase with chronology length. The standard error diminishes with increasing chronology length, leading to significant BCC despite low values. Because of the interannual correlation over a long growth-index series, the correlation significance would be reached for lower BCC values than those observed when the values in the sample are statistical independent.

If the number of cored trees per plot is imposed by others constraints (financial, temporal, etc), then the precision of the BCC estimation can be assessed with a bootstrap procedure applied on the sampled trees (Efron, 1979). The size of each subsample has to be the same as that of the

initial sample to avoid bias (Efron, 1983). Replicated T times, this resampling procedure yields T sets of BCC from which the mean of the climate-growth relationship and its SD (*i.e.* the precision) will be estimated. Even if the estimations of both the BCC and the SD did not change significantly beyond 30 replications (data not shown), increasing the number of estimations to ensure the robustness of the findings is recommended. As this method also provides confidence limits for each BCC, statistical significance tests can be applied to explore differences in response to climate among plots.

4.3.2.6 ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the European Commission, the French Agricultural Ministry, the French National Institute of Forest Research and the French National Forest Office for providing funds to conduct this research (contract DG VI, n19760FR0030), and Météo France for their helpful technical assistance in selection of the meteorological stations. We sincerely thank the foresters of the French Permanent Plot Network for the Monitoring of Forest Ecosystems (RENECOFOR) who collected and made available the data used in this study.

4.3.2.7 REFERENCES

Aussenac, G. (2000). Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. Annals of Forest Science 57(3): 287-301.

Becker, M. (1970). Transpiration and drought behaviour of some forest seedlings (*Abies alba* Mill., *Picea abies* (L.) Karsten., *Pinus nigra* Arn. ssp. *laricio* Poir., *Pinus strobus* L.). Annals of Forest Science 27(4): 401-420.

Becker, M. (1989). The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges Mountains of north-eastern France. Canadian Journal of Forest Research 19(9): 1110-1117.

Blasing, T.J., et Duvick, D.N. (1983). Filtering the effects of competition from ring width series. Tree-Ring Research 43: 19-30.

Boucher, E., Begin, Y., et Arseneault, D. (2009). Hydro-climatic analysis of mechanical breakups reconstructed from tree-rings, Necopastic watershed, northern Quebec, Canada. Journal of Hydrology 375(3-4): 373-382.

Briffa, K.R., et Jones, P.D. (1990). Basic chronology statistics and assessment. Dans Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences. Edité par E.R. Cook, and L.A.E. Kairiukstis. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 137-152.

Briffa, K.R., Van Der Schrier, G., et Jones, P.D. (2009). Wet and dry summers in Europe since 1750: evidence of increasing drought. International Journal of Climatology 29(13): 1894-1905.

Bunn, A.G. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). Dendrochronologia 26(2): 115-124.

Chhin, S., Hogg, E.H.T., Lieffers, V.J., et Huang, S. (2008). Potential effects of climate change on the growth of lodgepole pine across diameter size classes and ecological regions. Forest Ecology and Management 256(10): 1692-1703.

Cook, E.R. (1985). A time series analysis approach to tree ring standardization. Dans Faculty of the School of Renewable Natural Ressources, University of Arizona. University of Arizona. p. 171.

Cook, E.R., et Kairiukstis, L.A.E. (1990). Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. p. 408.

Cook, E.R., et Peters, K. (1981). The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. Tree-Ring Research 41: 45-53.

D'Arrigo, R., Wilson, R., Liepert, B., et Cherubini, P. (2008). On the 'Divergence Problem' in Northern Forests: A review of the tree-ring evidence and possible causes. Global and Planetary Change 60(3-4): 289-305.

De Luis, M., Novak, K., Cufar, K., et Raventos, J. (2009). Size mediated climate-growth relationships in *Pinus halepensis* and *Pinus pinea*. Trees-Structure and Function 23(5): 1065-1073.

Douglass, A.E. (1939). Typical site of trees producing the best cross dating. Tree-Ring Research 6(2): 10-11.

Efron, B. (1979). Bootstrap methods - Another look at the jack-knife. Annals of Statistics 7(1): 1-26.

Efron, B. (1983). Model selection and the bootstrap. Mathematical Social Sciences 5(2): 236.

Fritts, H.C. (1976). Tree rings and climate. Academic Press, London, New York, San Francisco. p. 567.

Guiot, J. (1991). The bootstrapped response function. Tree-Ring Research 51: 39-41.

Lebourgeois, F., Becker, M., Chevalier, R., Dupouey, J.L., et Gilbert, J.M. (2000). Height and radial growth trends of Corsican pine in western France. Canadian Journal of Forest Research 30(5): 712-724.

Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., et Granier, A. (2005). Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). Trees-Structure and Function 19(4): 385-401.

Lebourgeois, F., et Piedallu, C. (2005). Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière à partir d'indices bioclimatiques. Revue Forestière Française 57(4): 331-356.

Lebourgeois, F., Rathgeber, C.B.K., et Ulrich, E. (2010). Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). Journal of Vegetation Science 21(2): 364-376.

Leuzinger, S., et Körner, C. (2007). Tree species diversity affects canopy leaf temperatures in a mature temperate forest. Agricultural and Forest Meteorology 146(1-2): 29-37.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolstrom, M., Lexer, M.J., et Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. Forest Ecology and Management 259(4): 698-709.

Ma, S.Y., Concilio, A., Oakley, B., North, M., et Chen, J.Q. (2010). Spatial variability in microclimate in a mixed-conifer forest before and after thinning and burning treatments. Forest Ecology and Management 259(5): 904-915.

Mäkinen, H., et Vanninen, P. (1999). Effect of sample selection on the environmental signal derived from tree-ring series. Forest Ecology and Management 113(1): 83-89.

Martin-Benito, D., Cherubini, P., del Rio, M., et Canellas, I. (2008). Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes. Trees-Structure and Function 22(3): 363-373.

Martin-Benito, D., Del Rio, M., Heinrich, I., Helle, G., et Canellas, I. (2010). Response of climate-growth relationships and water use efficiency to thinning in a *Pinus nigra* afforestation. Forest Ecology and Management 259(5): 967-975.

Mérian, P., Bontemps, J.D., Bergès, L., et Lebourgeois, F. (2011). Spatial variation and temporal instability in climate-growth relationships of sessile oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) under temperate conditions. Plant Ecology 212(11): 1855-1871.

Mérian, P., et Lebourgeois, F. (2011). Size-mediated climate-growth relationships in temperate forests: a multi-species analysis. Forest Ecology and Management 261(8): 1382-1391.

Misson, L., Rathgeber, C., et Guiot, J. (2004). Dendroecological analysis of climatic effects on *Quercus petraea* and *Pinus halepensis* radial growth using the process-based MAIDEN model. Canadian Journal of Forest Research 34(4): 888-898.

Misson, L., Vincke, C., et Devillez, F. (2003). Frequency responses of radial growth series after different thinning intensities in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands. Forest Ecology and Management 177(1-3): 51-63.

Moberg, A., et Jones, P.D. (2005). Trends in indices for extremes in daily temperature and precipitation in central and Western Europe, 1901-99. International Journal of Climatology 25(9): 1149-1171.

Niinemets, U. (2010). 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 25(4): 693-714.

Pinto, P.E., et Gégout, J.C. (2005). Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains. Annals of Forest Science 62(7): 761-770.

Piutti, E., et Cescatti, A. (1997). A quantitative analysis of the interactions between climatic response and intra-specific competition in European beech. Canadian Journal of Forest Research 27(3): 277-284.

R Development Core Team. (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN: 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.

Schulman, E. (1937). Selection of trees for climatic study. Tree-Ring Research 3(3): 22-23.

Turc, L. (1961). Evaluation des besoins en eau d'irrigation. Evapotranspiration potentielle. Annales Agronomiques 12(1): 13-49.

Wigley, T.M., Briffa, K.R., et Jones, P.D. (1984). On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. Journal of Climate and Applied Meteorology 23: 201–213.

Wright, E.F., Coates, K.D., Canham, C.D., et Bartemucci, P. (1998). Species variability in growth response to light across climatic regions in north-western British Columbia. Canadian Journal of Forest Research 28(6): 871-886.

Zang, C. (2009). bootRes: Bootstrapped Response and Correlation Functions. R package version 0.2, http://CRAN.R-project.org/package=bootRes.

4.3.3 Effet de l'effort d'échantillonnage sur l'estimation des relations cerne-climat : cas du Pin laricio de Corse (*Pinus nigra laricio corsicana*) en contexte de plaine tempere

Article [7] Effect of sampling effort on the regional chronology statistics and climate-growth relationships estimation

Mérian Pierre, Pierrat Jean-Claude, Lebourgeois François

Dendrochronologia (soumis le 10 octobre 2011)

4.3.3.1 Abstract

Regional chronology and climate-growth relationships assessment are known to be sensitive to sampling effort. To disentangle the respective benefits of increasing whether the number of plots or the number of trees per plot when investigating climate-growth relationships under temperate conditions, we propose to simulate samples from a set of 84 plots established in plantations of Corsican pine (*Pinus nigra* Arnold ssp *laricio* Poiret var *Corsicana*), within which 10 dominant trees were cored to the pith in 1992. The effect of sampling effort was investigated through 20 modalities of sampled plots (from 3 to 84) and 10 modalities of sampled trees per plot (from 1 to 10). Regional chronology was studied using the mean effective correlation and the expressed population signal, while climate-growth relationships were evaluated through correlation functions. The calculation of the correlation functions also allowed testing the effect of sampling effort on various climatic regressors presenting different climate-growth correlation strengths. The accuracy of the dendroecological investigations increased with increasing sample size: estimating climate sensitivity with a regional chronology built from a small sample led to a general under-estimation of the climate-growth correlations. Decreasing sample size also increased the risk of estimating i) "false" non-significant correlations for the most influencing climatic regressors, and ii) "false" significant correlations for the less influencing ones. Increasing the number of plots was found of a greater interest than increasing the number of trees per plot to improve the climate-growth relationships assessment. Finally, the analysis revealed that the improvement of the expressed population signal with increasing sampling effort did not lineary mirror the bettering in the climate-growth correlations assessment.

Key words: Sampling; Dendrochronology; Climate-growth relationships; EPS; Corsican pine.

4.3.3.2 INTRODUCTION

In temperate ecosystems, ring width is extensively used to study the environmental determinism of tree-growth since it easily provides quantitative and annual retrospective information. As ring width integrates numerous environmental and biological signals (Cook, 1985; Fritts, 1976), dendrochronology is based on building reliable tree-ring data from which the common signal to all trees, generally attributed to broad-scale environmental forcing, can be extracted to accurately assess climate-growth relationships (Cook and Kairiukstis, 1990; Schulman, 1937). In the context of climatic change (Briffa et al., 2009), mis-estimating climate sensitivity of forest trees species would have important implications on the validity of projected forest carbon uptake (Piao et al., 2008), growth and vitality (Lindner et al., 2010).

Dendroecological investigations consist in estimating the population growth pattern from a sample of trees. Individual tree-ring series are standardized to remove, among others, the aged-related trend and tree-specific growth pattern induced by local environmental variations, considered as noise. Growth indexes series are then averaged to build a mean chronology, which is assumed to contain the broad-scale environmental signal common to all trees, *i.e.* the population signal (Cook and Kairiukstis, 1990; Douglass, 1939; Fritts, 1976). Thus, increasing sample size allows decreasing the strength of tree-specific signals (noise) and emphasizing the broad-scale signal. In others words, a chronology more precisely expresses the population signal when the sample is large (Briffa and Jones, 1990; Mérian and Lebourgeois, 2011b). As a consequence, a major objective of dendroecological sampling strategy is to find the best compromise between isolating broad-scale environmental signal and limiting the amount of field work.

The sample size effect on the chronology reliability has been studied at the plot scale (less than one hectare), in even-aged and pure forests (Mäkinen and Vanninen, 1999; Mérian and Lebourgeois, 2011b). In this context, the inter-tree variability in growth patterns was mainly attributable to local disturbances within the forest community which induced variations in stand characteristics (*e.g.* canopy stratification, proximity with the closest stems) (Cook, 1985; Cook and Kairiukstis, 1990; Mérian and Lebourgeois, 2011b). Nevertheless, during the last decade, there has been growing interest in large-scale investigations, which provided a comprehensive overview of climatic growth controls and their modulation by local ecological conditions (*e.g.* Andreu et al., 2007; Carrer et al., 2010; Di Filippo et al., 2007; Dittmar et al., 2003; Friedrichs et al., 2009; Lebourgeois et al., in press; Mérian et al., in press). To analyse this large-scale variability in climate sensitivity, most of these studies regrouped trees cored in several nearby plots to build a regional chronology for each climatically homogeneous zone defined within the study area. This two-stage sampling of individual time-series (trees within a plot and plots within a region) raises questions on i) the reliability of the regional chronology, which was thus assumed to be free from signals related to both disturbances within a forest community and disturbances originating from outside of the community (Cook, 1985), and ii) the best sampling strategy to clearly assess the population signal. As the similarity between two cores from the same plot could be expected to be greater than that between two cores from different plots (Cook, 1985; Cook and Kairiukstis, 1990; Schweingruber, 1990), it might be hypothesized that giving priority to the increase of sampled plots over the increase of sampled trees per plot would lead to a more accurate estimation of the population signal, but would be more expensive.

Studies dealing with the sampling effort effect focused strictly on the chronology reliability through the calculation of basic statistics, such as the expressed population signal (EPS) (Wigley et al., 1984). EPS was used to estimate the strength of the signal common to all trees, generally attributed to shared growth limiting conditions, especially climate forcing. Thus, increasing EPS was tacitly associated to a more accurate estimation of the climate-growth relationships, values exceeding the suggested threshold of 0.85 leading to the conclusions of i) a strong climate signal in plot or regional chronologies, and ii) an accurate climate sensitivity assesment. Direct investigations of the sampling effort effect on climate-growth relationships assessment were scarcer (Carrer, 2011; Mérian and Lebourgeois, 2011b), but gave evidence of a weakening of the climate-growth correlations with decreasing sample size, logically related to the EPS decrease. However, the consistency of the EPS and climate-growth relationships improvements has never been evidenced. This relationship would provide valuable information about the relevancy of EPS as an estimator of the quality of the climate-growth relationships assessment.

This study sought to quantify the influence of increasing number of i) sampled plots and ii) sampled trees per plot on the regional chronology quality and the climate-growth relationships assessment. The sampling effort effect appeared difficult to describe by analytical expressions, because of i) its assumed non-linearity (Briffa and Jones, 1990; Mäkinen and Vanninen, 1999; Mérian and Lebourgeois, 2011b), ii) the spatial correlations among the ring width series, and iii) the temporal correlations among ring widths within each series. As a consequence, simulation-sampling techniques were applied to quantify such effects on dendroecological investigations. The starting hypotheses were that (1) a general increase of the sampling effort would allow better estimating the population signal, leading to a more accurate climate-growth relationships assessment, (2) increasing the number of plots should be of a greater interest than increasing the number of trees per plots to approximate the population signal, and (3) the improvement of the regional chronology statistics with increasing sample size mirrored the bettering of climate-growth relationships assessment. Regional chronology was described by the mean effective correlation and the expressed population signal, while climate-growth relationships were evaluated with correlation functions.

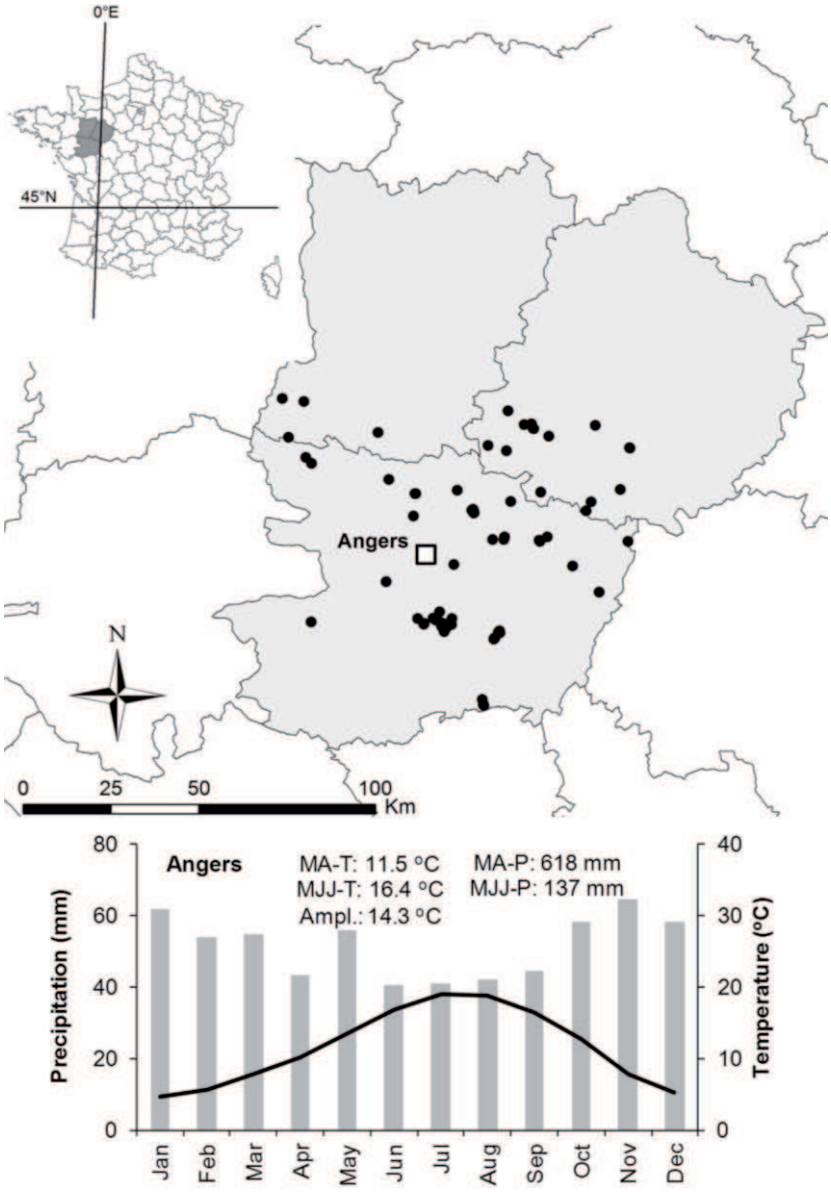


Figure 4.3.3.1: Geographical location of the 84 plots (black circles) and the meteorological station of Météo-France of Angers *(white square; 47.29 °N, 00.33 °W, alt.: 44m)* ***together with its climatic diagram****. Mean monthly temperature (°C; black lines) and precipitation (mm; gray histograms) were calculated for the period 1961-1990. MA: Mean Annual; MJJ: May-June-July-August; T: temperature; P: precipitation; Ampl.: annual thermal amplitude.*

4.3.3.3 MATERIALS AND METHODS

4.3.3.3.1 STUDY AREA AND CLIMATIC DATA

The analysis was conducted in Western France (**Fig. 4.3.3.1**) and on Corsican pine (*Pinus nigra* Arnold ssp *laricio* Poiret var *Corsicana*), which is one of the four local races of the black pine (*P. nigra* Arnold). This species displays a light-demanding character, a high tolerance to drought and a low exigency in soil fertility (Lebourgeois et al., 2000). The regional climatic data was obtained at the meteorological station of the French National Climatic Network (Météo-France) of Angers, which was the only source of long term weather data within the studied area. Due to the central location of this station (**Fig. 4.3.3.1**) and the very flat topography of the region (Lebourgeois, 1995), climatic data were highly representative of the regional context, which consisted in semi-oceanic conditions. Annual sum of precipitation reached 618 mm with unequal distribution over the year, the summer months (June-July-August) being substantially drier (**Fig. 4.3.3.1**). Annual temperature averaged 11.5 °C, with a minimum of 4.7 °C in January and a maximum of 19.0 °C in July.

Considering dendroecological investigations, mean monthly temperature (**T**) and climatic hydric balance (**Hb**) were computed for the period 1946–1991. The climatic hydric balance was calculated using the following equation:

$$Hb = P - PET \qquad [4.3.3.1]$$

where P is the sum of monthly precipitation and PET the potential evapo-transpiration calculated using Turc's formula (Lebourgeois and Piedallu, 2005; Mérian and Lebourgeois, 2011b; Turc, 1961).

4.3.3.3.2 TREE-RING MEASUREMENT AND STANDARDIZATION

As the aim of the study was to investigate the sample size effect on the dendroecological procedures, a particular attention has been paid to the plots selection to control as finely as possible the variability of ecological and stand structure characteristics. The 84 sampled plots consisted plantations, within which 10 dominant trees were cored to the pith at breast height with an incremental borer in 1992 [one core per tree, Makinen and Vanninen (1999)]. Plantations minimized between-trees differences within a plot (*e.g.* same ages and provenances, and similar heights and crown sizes), which were expected to modulate the intra-annual growth pattern (Rathgeber et al., 2011) and the climate sensitivity (Copenheaver et al., 2011; Martin-Benito et al., 2008; Mérian and Lebourgeois, 2011a). To minimize the between-plots variability, the sampled stands were selected to cover a restricted range of pedological conditions (**Supplementary table 4.3.3.1**); soils were mainly acidic with low nitrogen availability (Lebourgeois, 2000).

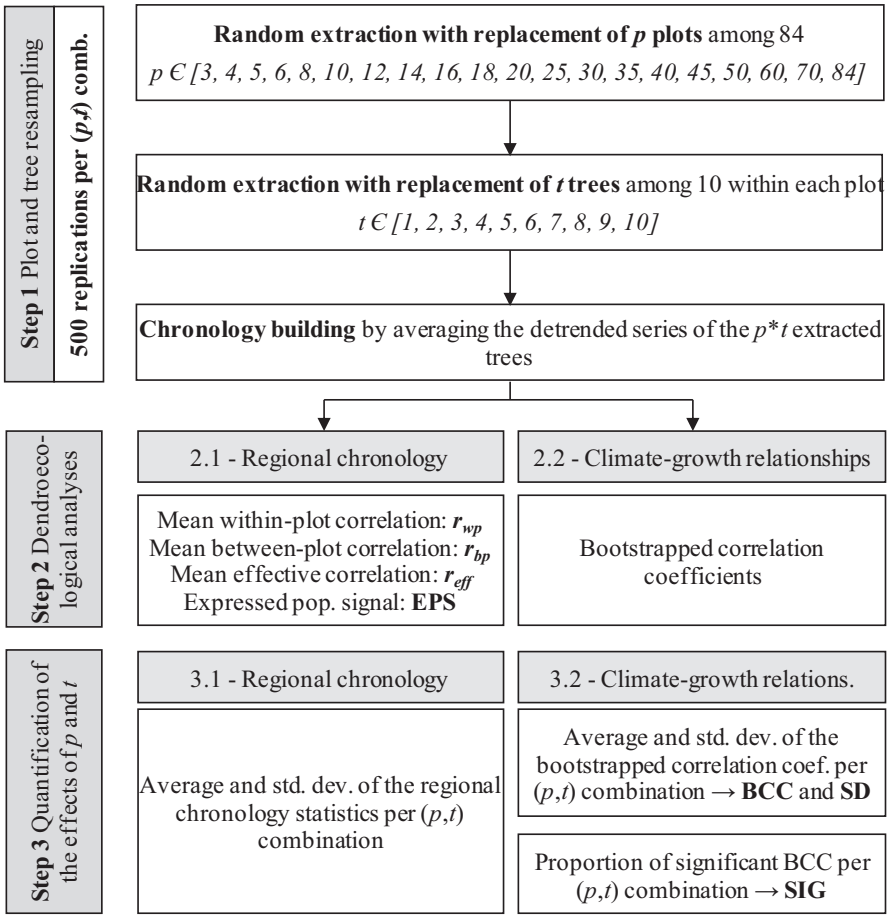


Figure 4.3.3.2: Flowchart of the methodological process.

4.3.3.3.3 RESAMPLING PROCEDURE AND REGIONAL CHRONOLOGY BUILDING

The ring widths of the 840 trees were measured with a stereo-microscope connected to a micro-computer and the tree-ring program SAISIE (Becker, 1989), to the nearest 0.01 mm. The individual series were carefully cross-dated by progressively detecting regional pointer years, defined as those calendar years when at least 75 % of the cross-dated trees presented at least 10 % narrower or wider ring than the previous one (Becker, 1989; Mérian and Lebourgeois, 2011a). Absolute dating was checked by the application INTERDAT (Becker, 1989; Mérian and Lebourgeois, 2011a) which identifies locations within each series that may have erroneous cross-dating. Using the R freeware (R Development Core Team, 2010) and the "dplR" package (Bunn, 2008), tree-ring chronologies were computed and standardized to emphasize the interannual climatic signal in each individual series. A double-detrending process was thus applied, based on an initial negative exponential or linear regression followed by a fitting of a cubic smoothing spline with 50 % frequency response cut-off and with a rigidity of 20 years (Cook and Peters, 1981; Blasing and Duvick, 1983). Dimensionless indices were obtained by dividing the observed ring width by the predicted value.

4.3.3.3.4 DENDROECOLOGICAL ANALYSES

The effect of the number of sampled plots (***p***) and trees per plot (***t***) was investigated through 20 modalities of *p* (3 to 84 plots) and 10 modalities of *t* (1 to 10 trees), for a total of 200 combinations (*p*,*t*). For each combination, the sampling procedure consisted in a random extraction with replacement of *p* plots among 84, followed by a random extraction with replacement of *t* trees among 10 within each plot (**Fig. 4.3.3.2 – Step 1**). The detrended series of the extracted trees were averaged by year using a bi-weighted robust mean to develop a chronology which represented the common high-frequency variation of the individual series (Cook, 1985; Cook and Peters, 1981; Fritts, 1976). The resampling procedure was replicated 500 times per combination to obtain a great number of estimates. This method was based on the concept of "chronology saturation" developed in Boucher et al. (2009), which aims to quantify the stability of the objective signal contained in the chronology along with the sample size variation. All the regional chronologies covered the period 1947-1991 (45 years).

4.3.3.3.5 REGIONAL CHRONOLOGY STATISTICS

4.3.3.3.5.1 REGIONAL CHRONOLOGY STATISTICS

The signal strength of a regional chronology built from trees cored in several plots cannot be assessed with the mean of correlations among different cores [namely r_{tot}, see Briffa and Jones (1990)]. Indeed, the similarity between two cores from the same plot and two cores from different plots cannot be considered of the same magnitude. This logical thought was previously set at the plot scale when more than one core per tree was used to establish the plot chronology (Briffa and Jones, 1990). The equations presented by the above-mentioned authors were substantially modified to obtain the within- and between-plots signals (**Fig. 4.3.3.2 – Step 2.1**). The strength of the within-plot signal (r_{wp}) was estimated by averaging the correlation coefficients between series from the same plot over all plots as:

$$r_{wp} = \frac{1}{N_{wp}} \left(\sum_{i=1}^{p} \sum_{j=1}^{t-1} \sum_{\substack{k=1 \\ k>j}}^{t} r_{ijk} \right) \qquad [4.3.3.2]$$

where *p* is the number of plots, *t* the number of cored trees per plot (*t* > 1), and N_{wp} the number of core pairs within plot calculated as:

$$N_{wp} = \frac{1}{2} p \times t \times (t-1) \qquad [4.3.3.3]$$

The strength of the between-plots signal (r_{bp}) was defined as the mean inter-plot correlation calculated between all possible pairs of series from different plots:

$$r_{bp} = \frac{1}{N_{bp}} \left(\sum_{i=1}^{p-1} \sum_{\substack{j=2 \\ j>i}}^{p} \sum_{k=1}^{t} \sum_{l=1}^{t} r_{ijkl} \right) \qquad [4.3.3.4]$$

where N_{bp} the number of core pairs between plots calculated as:

$$N_{bp} = \frac{1}{2} p \times (p-1) \times t^2 \quad [4.3.3.5]$$

Besides, a regional chronology signal estimate that incorporated both within- and between-plots signals, called the mean effective correlation (r_{eff}), was defined as:

$$r_{eff} = \frac{r_{bp}}{r_{wp} + \frac{1 - r_{wp}}{t}} \quad [4.3.3.6]$$

This formula is valid only when r_{wp} is greater than r_{bp}; otherwise, the mean effective correlation exceeds the maximum value of 1. Finally, the expressed population signal (**EPS**), which quantified the degree to which the regional chronology expressed the population chronology (Wigley et al., 1984), was defined as:

$$EPS = \frac{r_{eff}}{r_{eff} + \frac{1 - r_{eff}}{p}} \quad [4.3.3.7]$$

For each combination (*p*,*t*), average and standard deviation of the regional chronology statistics (r_{wp}, r_{bp}, r_{eff} and EPS) were calculated from the 500 estimates (**Fig. 4.3.3.2 – Step 3.1**).

4.3.3.3.5.2 CLIMATE-GROWTH RELATIONSHIPS

Climate-growth relationships were investigated over the 45-year period through the calculation of bootstrapped correlation coefficients using regional chronologies as dependant variables (Guiot, 1991) and 24 successive monthly climatic regressors: 12 T and 12 Hb values, organized from September of the previous growing season to August of the year during which the ring was formed (**Fig. 4.3.3.2 – Step 2.2**). The statistical significance of the coefficients was assessed by calculating 95 % confidence level based on 1000 bootstrap resamples of the data (Guiot, 1991; Zang, 2009). These analyses were achieved with the "bootRes" package (Zang, 2009). Climate-growth relationships statistics were calculated per climatic regressor from the 500 estimates of the bootstrapped correlation coefficients (**Fig. 4.3.3.2 – Step 3.2**): mean value (**BCC**), standard deviation (**SD**), and proportion of significant BCC (**SIG**). SIG reached 1 when the 500 BCC were significant.

4.3.3.3.6 EFFICIENCY ON INCREASING SAMPLE SIZE

Based on previous investigations (Briffa and Jones, 1990; Mäkinen and Vanninen, 1999; Mérian and Lebourgeois, 2011b), regional chronology and climate-growth relationships statistics established from the combinations (*3*,*1*) and (*84*,*10*) were considered as the "**basic**" and the "**reference**" responses, *i.e.* the less and the most accurate estimations of the population pattern respectively. Also, the efficiency calculation relied on quantifying the degree to which the statistics diverged from the basic response and got close to the reference one with sample size increase.

These calculations were done for EPS, BCC, SD and SIG, and allowed depicting the respective advantage of increasing *p* and *t* on the statistics improvements. As the equations displayed the same form for all of them, the following formulae were only presented for EPS. Firstly, the deviation between the basic response and the response obtained with the combination (*p*,*t*) was defined as:

$$\Delta_{EPS}(p,t) = EPS_{(p,t)} - EPS_{(3,1)} \quad [4.3.3.8]$$

where $EPS_{(p,t)}$ and $EPS_{(3,1)}$ are the values obtained from the combinations (*p*,*t*) and (*3*,*1*). Then, the efficiency of increasing sampling effort was calculated as:

$$\varphi_{EPS} = \frac{|\Delta_{EPS}(p,t)|}{|\Delta_{EPS}(84,10)|} \quad [4.3.3.9]$$

where $|\Delta_{EPS}(p,t)|$ and $|\Delta_{EPS}(84,10)|$ are the absolute deviations of the combinations (*p*,*t*) and (*84*,*10*) from the combination (*3*,*1*). Thus, φ rated 0 when the response obtained with the combination (*p*,*t*) was similar to that of the combination (*3*,*1*), and reached 1 when it equaled that of the combination (*84*,*10*). Finally, the consistency of the EPS and climate-growth relationships improvements with increasing sampling effort was investigated through the comparision of the φ_{EPS} trends to those of φ_{BCC}, φ_{SD} and φ_{BCC}.

4.3.3.4 RESULTS

4.3.3.4.1 SAMPLING EFFORT EFFECT ON REGIONAL CHRONOLOGY STATISTICS

r_{wp} and r_{bp} were estimated without sample-size-related bias, with constant and respective values of 0.56 and 0.29 (**Supplementary table 4.3.3.2**). The correlation between two trees from the same plot was twice higher than that between two trees from different plots. r_{eff} increased asymptotically with *t* up to the ratio r_{bp}/r_{wp}, and ranged from 0.29 to 0.49 (**Fig. 4.3.3.3a**). EPS also increased asymptotically up to 1 along with *p* and r_{eff} (**Fig. 4.3.3.3b**). The r_{eff} and EPS improvements were all the greater when the sample size was small (**Fig. 4.3.3.3**). For example, sampling 10 plots instead of 3 led to an EPS increase of 53 % when *t* = 1, against only 28 % when *t* = 10. The standard deviation of both r_{eff} and EPS decreased with sample size, the number of plots displaying a stronger influence than the number of trees per plot.

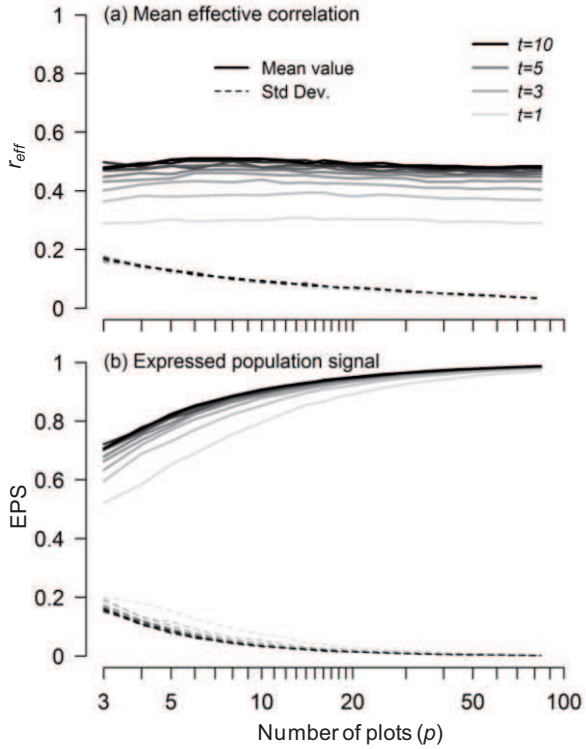


Figure 4.3.3.3: Trends in mean effective correlation (a, r_{eff}) and expressed population signal (b, EPS) as a function of the number of plots (p)*. Bold and dashed lines represent the mean value and the standard deviation calculated over the 500 estimates (see* ***Fig. 4.3.3.2 - Step 3.1*** *for details). The 10 modalities of the number of trees per plot (t) are highlighted with the colored lines, the grey being darker when t increases from 1 to 10.*

4.3.3.4.2 SAMPLING EFFORT EFFECT ON CLIMATE-GROWTH RELATIONSHIPS STATISTICS

The general pattern of BCC consisted in an increase of the absolute values with sampling effort, *i.e.* positive BCC becoming more positive and negative ones more negative (**Fig. 4.3.3.4**). The standard deviation of BCC (**SD**) decreased with sample size, with values ranging from 0.08 to 0.12 for the combination (*3*,*1*), against 0.01 to 0.03 for (*84*,*10*). The proportion of significant BCC among the 500 estimations (**SIG**) increased with sampling effort for the most influencing climatic regressors (*e.g.* T1, T8, Hb5, Hb6, Hb7), while the inverse trend was evidenced for the others regressors, with values decreasing from around 0.15 to 0.

The differences between the BCC of the combinations (*3*,*1*) and (*84*,*10*), namely $\Delta_{BCC}(84,10)$, was correlated to BCC values of the reference (*84*,*10*) (**Fig. 4.3.3.5a**). On the contrary, $\Delta_{SD}(84,10)$ remained rather constant among climatic regressors, with values ranging from -0.10 to -0.07 (**Fig. 4.3.3.5b**). Finally, two clear patterns were drawn for Δ_{SIG}. For $BCC_{(84,10)}$ below -0.27 or above 0.27, SIG highly increased with sample size ($\Delta_{SIG} > 0$, **Fig. 4.3.3.5c – Areas 1**), while the opposite trend was found when $BCC_{(84,10)}$ ranged from -0.27 to 0.27 ($\Delta_{SIG} < 0$, **Fig. 4.3.3.5c – Area 2**).

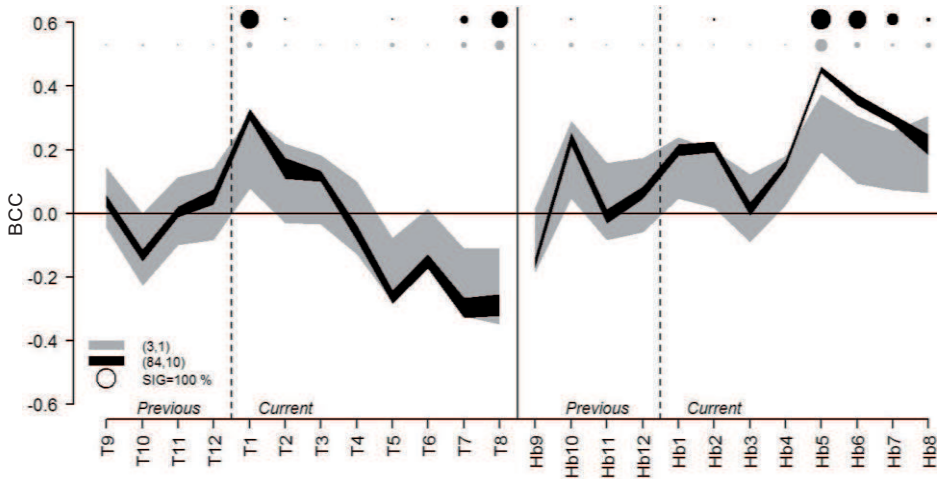


Figure 4.3.3.4: Illustration of the variations in BCC among the 500 estimates for the two combinations (3,1) in grey and (84,10) in dark*. The colored areas indicate the range [BCC +/-SD] obtained from the 500 estimates. Colored circles highlight proportion of significant BCC for each climatic parameter and combination (SIG); the diameter increases with SIG. p: number of plots. t: number of trees per plot. BCC: bootstrapped correlation coefficients. SD: standard deviation of the BCC. T: mean monthly temperature. Hb: monthly hydric balance. Month is represented by a number (*e.g. *1: January).*

To depict the sampling effort effect on BCC, SD and SIG, the analysis was focused on three representative climatic regressors: i) temperature in November (T11) with a BCC close to zero; ii) hydric balance in October (Hb10) with a correlation different from zero but non-significant at the population level; and iii) temperature in January (T1) with a correlation different from zero and significant at the population level (**Fig. 4.3.3.5a**). Increasing sampling effort did not affect BCC for T11 (**Fig. 4.3.3.6a**), while correlations strengthened asymptotically for the two others climatic regressors (**Fig. 4.3.3.6b-c**). The BCC differences among the modalities of *t* decreased with increasing *p*. Regardless of the regressor, SD decreased linearly with the logarithm of *p*, the slope being rather constant among the modalities of *t* and the y-intercept decreasing with increasing *t*. Finally, SIG trends highly differed among regressors. The statistic remained very close to zero for T11, decreased from 20 to 5 % for Hb10 and strongly increased for T1 (from 30 to 95 %). As observed for SD, SIG trends were linear with the logarithm of *p*, the y-intercept depending on *t*, especially for T1. Regardless of the regressor and the statistic, the effect of the sample size was particularly strong when increasing the size of small samples, especially from one to two trees per plot.

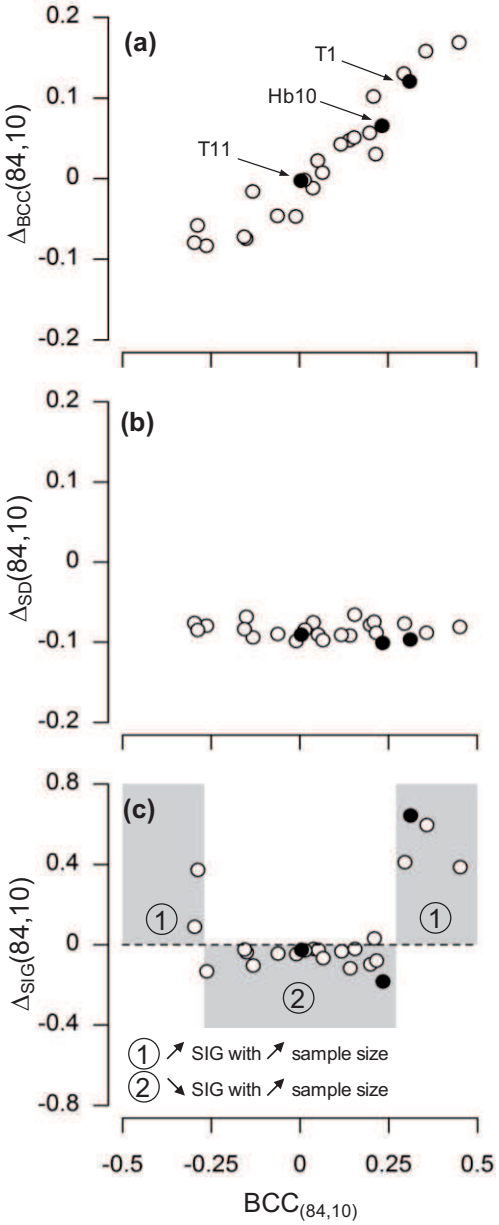


Figure 4.3.3.5: Deviation of BCC (a), SD (b) and SIG (c) for the combination (84,10) plotted as a function of the $BCC_{(84,10)}$. *See equation [4.3.3.7] for details of the deviation calculation. Black circles highlight the three regressors that are presented in* ***Fig. 4.3.3.6****. BCC: bootstrapped correlation coefficients. SD: standard deviation of the BCC. SIG: proportion of significant BCC over the 500 estimates. T1: temperature in January. T11: temperature in November. Hb10: hydric balance in October.*

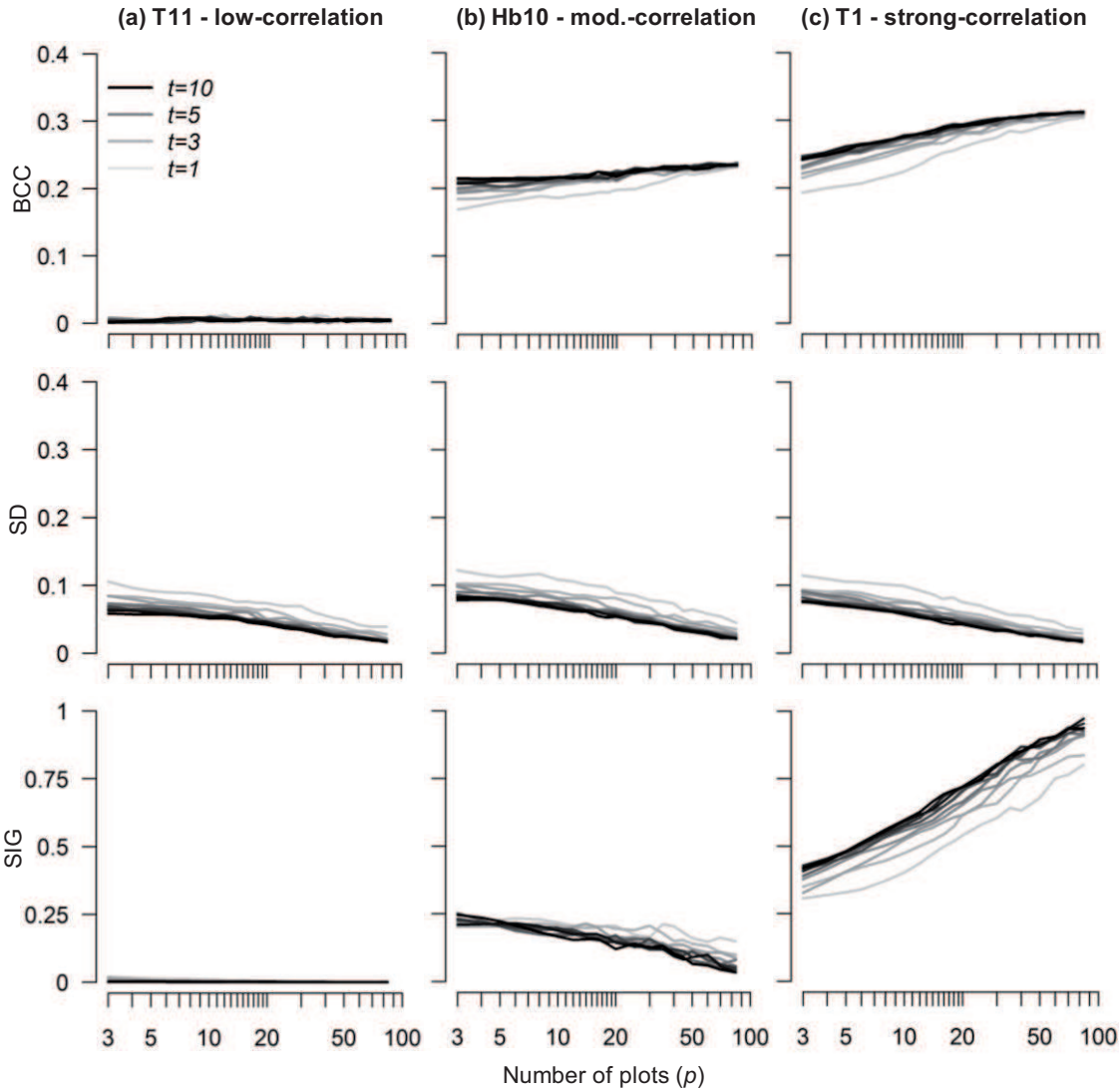


Figure 4.3.3.6: Trends in climate-growth relationships statistics (BCC, SD and SIG) plotted as a function of the number of plots (p) for three climatic parameter with contrasted responses*, i.e. temperature in November with low correlation (a; T11), hydric balance in October with a moderate correlation (b; Hb10), and temperature in January with a strong correlation (c; T1). The 10 modalities of the number of trees per plot (*t*) are highlighted with the colored lines, the grey being darker when* t *increases from 1 to 10. BCC: bootstrapped correlation coefficients. SD: standard deviation of the BCC. SIG: proportion of significant BCC over the 500 estimates.*

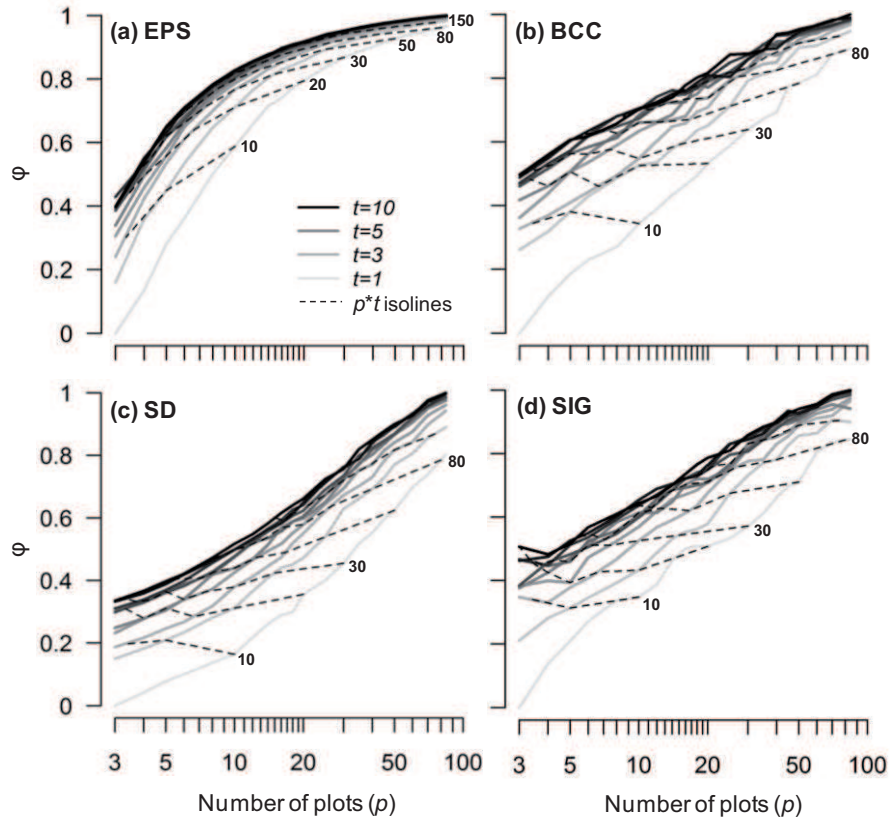


Figure 4.3.3.7: Trends in the efficiency of increasing sample size (φ) plotted as a function of the number of plots (p) for EPS (a), BCC (b), SD (c) and SIG (d)*. The 10 modalities of the number of trees per plot (*t*) are highlighted with the colored lines, the grey being darker when* t *increases from 1 to 10. Dashed lines denote the evolution of the efficiency for the sample sizes* p×t*. φ_{BCC}, φ_{SD} and φ_{SIG} are averaged values among the climatic regressors displaying moderate and strong correlations (exclusion of T9, T11, T12, Hb11, Hb12 and Hb3).*

4.3.3.4.3 EFFICIENCY OF INCREASING THE NUMBER OF PLOTS *VERSUS* THE NUMBER OF TREES

Focusing on EPS, increasing *p* was found to be more efficient than increasing *t* to approach the reference response. For a total number of trees at the regional scale (*p*×*t*), the highest φ value was reached for the highest *p* and the lowest *t* (**Fig. 4.3.3.7a**). Concerning climate-growth relationships statistics, two clear patterns were pointed out in relation to the correlation strength of the reference response. BCC and SIG of regressors with low correlations (T11 pattern) were not affected by *p* and *t* increases (**Fig. 4.3.3.6a**), which induced φ values very close to 1 whatever the sample size (data not shown). On the contrary, φ trends were evidenced for climatic regressors with moderate and strong correlations (Hb10 and T1 patterns). As φ trends were consistent among these regressors (**Suppl. figure 4.3.3.1**), only mean φ trends were presented (**Fig. 4.3.3.7b-d**). As observed for EPS, increasing *p* rather than *t* allowed approaching the reference response, even if the advantage of increasing *p* was lower compared to EPS. Besides, the efficiency appeared independent of the combinations (*p*,*t*) when the number of trees at the regional scale was below 30.

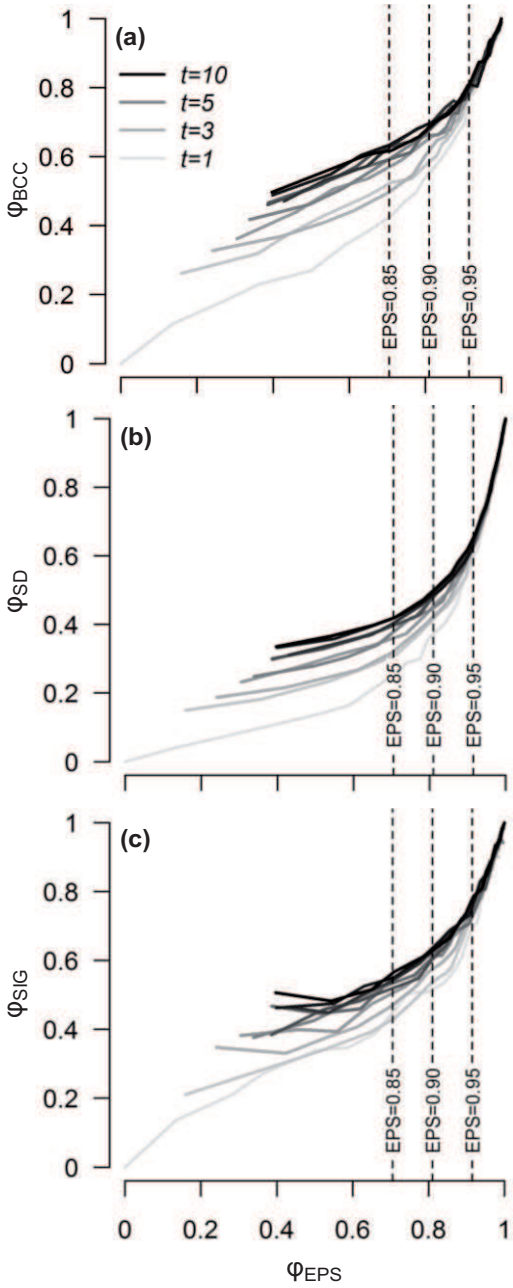


Figure 4.3.3.8: Trends in the efficiency of increasing sample size (φ) of BCC (a), SD (b) and SIG (c) plotted as a function of the efficiency of EPS*. The 10 modalities of the number of trees per plot (*t*) are highlighted with the colored lines, the grey being darker when* t *increases from 1 to 10. Vertical dashed lines denote three EPS values (0.85, 0.90 and 0.95).* φ_{BCC}*,* φ_{SD} *and* φ_{SIG} *are averaged values among the climatic regressors displaying moderate and strong correlations (exclusion of T9, T11, T12, Hb11, Hb12 and Hb3). BCC: bootstrapped correlation coefficients. SD: standard deviation of the BCC. SIG: proportion of significant BCC over the 500 estimates.*

4.3.3.4.4 CONSISTENCY BETWEEN THE EFFICIENCY TRENDS OF THE EXPRESSED POPULATION SIGNAL AND THE CLIMATE-GROWTH RELATIONSHIPS STATISTICS

φ_{EPS} was exponentially related to φ_{BCC}, φ_{SD} and φ_{SIG} (**Fig. 4.3.3.8**). Thus, for the lowest EPS (< 0.85), increasing sample size led to a strong EPS improvement, while the assessment of the climate-growth relationships remained rather stable. When EPS ranged from 0.85 to 0.95, the efficiency increases were of a same magnitude for all the statistics. Finally, when EPS was above 0.95, the increases were greater for φ_{BCC}, φ_{SD} and φ_{SIG} than for φ_{EPS}. Focusing on the widely used EPS threshold of 0.85, φ_{EPS} rated 0.71 and corresponded to φ_{BCC} ranging from 0.4 to 0.6 depending on the number of trees per plot (**Fig. 4.3.3.8a**). In the same way, φ_{SD} and φ_{SIG} varied from 0.2 to 0.4 and from 0.4 to 0.55 respectively (**Fig. 4.3.3.8b-c**). An EPS value of 0.95 (φ_{EPS} = 0.92) was necessary to reach efficiencies greater than 0.5 for BCC, SD and SIG, with respective values of 0.8, 0.6 and 0.7.

4.3.3.5 DISCUSSION

4.3.3.5.1 GENERAL EFFECT OF SAMPLE SIZE

4.3.3.5.1.1 REGIONAL CHRONOLOGY STATISTICS

The analysis confirmed that the within-plot correlation was greater than the between-plots one, r_{wp} being around twice higher than r_{bp} (**Supplementary table 4.3.3.2**). The r_{wp} and r_{bp} estimations were not biased, which could be expected since the similarity between two trees within a plot or two trees from different plots depended directly on the variability of the biotic and abiotic conditions within the area. r_{eff} increased strictly with t and tended asymptotically to the r_{bp}/r_{wp} value. This ratio gives valuable information about the origin of the between-trees similarity. A ratio close to zero implies that the overall similarity in individual growth patterns is primarily related to a small-scale homogeneity ($r_{bp} << r_{wp}$), mainly attributable to the within-plot characteristics (*e.g.* regular, even-aged, even-sized stand, no micro-topographic variations). Inversely, r_{bp}/r_{wp} tends to one with increasing relative weight of broad-scale phenomenon on between-trees similarity, such as regional climatic forcing, homogeneous soil conditions, topography or forest management.

EPS increased with p and r_{eff}, implying that the regional chronology more precisely expressed the population signal when i) a great number of plots was sampled, and ii) the between-trees similarity was related to broad-scale phenomenon. Such findings were in lines with Fritts (1976) and Cook and Kairiukstis (1990), who recommend to reduce the number of cored trees in regions and sites where tree growth depends very much on one limiting factor, such as climate forcing (thermal or hydric).

4.3.3.5.1.2 BIAS AND PRECISION OF THE CLIMATE-GROWTH CORRELATIONS

The general pattern consisted in an increasing strength of the climate-growth correlations with sample size (**Fig. 4.3.3.4**, **Fig. 4.3.3.5a**). This confirmed that the signal common to all trees estimated through the calculation of the regional chronology was principally attributable to the

interannual climatic variations. Increasing sample size led to a reduction of the noise related to the other enviromental factors (Briffa and Jones, 1990; Mäkinen and Vanninen, 1999; Mérian and Lebourgeois, 2011b). The BCC strengthening can be explained by the variations in the variance partitioning of the regional chronology. Indeed, under the hypothesis of a representative sample (*i.e.* with no sampling bias), increasing sample size results in greater noise reduction and thus a variance decrease in the regional chronology (Fritts, 1976; Cook and Kairiukstis, 1990). As a consequence, the absolute value of BCC, which presents the regional chronology variance in the denominator, certainly increases with sampling effort regardless of the climatic regressors (**Fig. 4.3.3.5a**).

The 500 consecutive replications of the resampling procedure (Boucher et al., 2009; Efron, 1979; Mérian and Lebourgeois, 2011b) allowed estimating the mean absolute difference between BCC established from two samples of *p*×*t* trees (SD). As expected, increasing sample size improved the precision of BCC estimations since SD appraoched zero (Mérian and Lebourgeois, 2011b). The gain in the precision of BCC was the same regardless of the climatic regressors (**Fig. 4.3.3.5b**). This consistency in SD trends (**Fig. 4.3.3.6**) pointed out that, in the present study, the variability in BCC estimations among the replications did not depend on the correlation strength.

4.3.3.5.1.3 RISKS OF MIS-ESTIMATING THE CORRELATIONS SIGNIFICANCE

Increasing sample size affected the assessment of BCC significance in different ways depending on the climatic regressors (**Fig. 4.3.3.5c**). For BCC close to zero, SIG also remained close to zero (**Fig. 4.3.3.6a**); on the contrary, SIG decreased for regressors displaying a non-significant correlation at the population level (**Fig. 4.3.3.6b**), and increased for those significant at the population level (**Fig. 4.3.3.6c**). This variability in trends among regressors was related to i) differences in BCC values at the population level and ii) SD decrease with increasing sample size. Indeed, as SD trends were rather constant among regressors, the repartition of the 500 estimations on both sides of the significant correlation threshold (set at around 0.27 and -0.27 in the present study) was better balanced (SIG = 0.5) when the BCC was close to this threshold. This explained the constant SIG value for BCC close to zero (**Fig. 4.3.3.6a**), for which the deviation from the threshold was more than twice higher than SD value. Thus, the minimum sampling effort needed to clearly assess the BCC significance would increase with decreasing deviation between the correlation value at the population level and the significant correlation threshold.

4.3.3.5.1.4 SYNTHESIS OF CONSEQUENCES OF WORKING WITH SMALL SAMPLES

Investigating climate sensitivity from small samples has mainly implications on the accuracy of the response. The sensitivity is i) under-estimated, the magnitude of this bias increasing with increasing BCC, and ii) sample-specific, the differences between two samples being constant among climatic regressors, that is unbiased by the strength of the correlation. Small sample iii) did not biased the estimation of the non-significance of correlations close to zero, iv) increased the risk of estimating "false" significant correlations in the case of BCC below the correlation significance threshold at the population level, and v) increased the risk of estimating "false" non-significant correlations otherwise. If the sample size is imposed by constraints other than a minimum threshold of precision (*e.g.* financial, temporal), the quality of the regional chronology and the precision of the climate-growth relationships estimation could be improved by an homogenous

repartition of the plots along the ecological gradients of the study area. Such a sampling design would explore in a more exhaustive way the ecological variability of the area, and would give a more accurate estimation of the population response.

4.3.3.5.2 INCREASING THE NUMBER OF PLOTS OR THE NUMBER OF TREES PER PLOT?

For a given number of cored trees at the regional scale ($p \times t$), the population signal and the climate-growth relationships were the most accurately estimated when sampling the highest number of plots, and thus the lowest number of trees per plot (**Fig. 4.3.3.7**). Such results were in line with the theoretical variance of estimates under two-stage sampling (Snedecor and Cochran, 1980). Indeed, increasing the number of trees allowed reducing the inter-tree variance, while increasing the number of plots led to reduce both the inter-plot and the inter-tree variances of climate-growth relationships statistics. Nevertheless, coring two trees per plot instead of one i) considerably reduced the noise of the regional chronology (**Fig. 4.3.3.3b, Fig. 4.3.3.7**), and ii) allowed estimating both within- and between-plots signals. Besides, as increasing *t* is expected to be more time- and cost-efficient than increasing *p*, it could be suggested to first increase the number of trees per plot from one to two, and then give priority to the increase of the number of plots when *t* exceeds two. As a general rule to optimize the assessment of the population response to climate at the regional scale, priority must be given to *p* over *t* as long as r_{wp} is greater than r_{bp}. The respective interest of increasing *p* and *t* is closely related to the r_{bp}/r_{wp} ratio, giving priority to *p* being more efficient when r_{bp}/r_{wp} tends to zero. On the opposite, when r_{bp}/r_{wp} rates one, increasing *p* or *t* might be expected to be of the same interest.

In the present study, the analysis was led in plantations with a high r_{wp} due to a great inter-tree similarity, and thus a low r_{bp}/r_{wp} ratio. In naturally regenerated forests, r_{wp} could be expected to decrease due to inter-tree differences in age and/or size, which modulate the individual growth patterns (Mencuccini et al., 2005; Mérian and Lebourgeois, 2011a; Rathgeber et al., 2011). In this case, r_{bp}/r_{wp} would decrease as well as the advantage of increasing *p* prior to *t* to optimize the assessment of the population response. Under temperate conditions, these inter-tree differences were found to be greater for the shade-tolerant species compared to the light-demanding ones (Mérian and Lebourgeois, 2011a, 2011b; Wright et al., 1998). In a recent study, Mérian and Lebourgeois (2011b) pointed out that the minimum number of cored trees per plot that yields the EPS threshold of 0.85 suggested in Wigley et al. (1984) was around twice higher for the shade-tolerant species *Abies alba*, *Fagus sylvatica* and *Picea abies* compared to the shade-intolerant *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*. As a consequence, even if increasing *p* will be always more efficient than increasing *t*, the strength of the within-plot signal obtained from naturally regenerated plots would certainly be reduced compared to that of the present study, especially when coring shade-tolerant species. This induces i) an increasing r_{bp}/r_{wp} ratio, and ii) an increasing interest of giving priority to the number of cored trees per plot.

4.3.3.5.3 THE EXPRESSED POPULATION SIGNAL (EPS) AS A RELEVANT ESTIMATOR OF THE QUALITY OF THE CLIMATE-GROWTH RELATIONSHIPS ASSESSMENT?

The EPS increase with sample size did not mirror the bettering in the assessment of the climate-growth correlations (**Fig. 4.3.3.8**). The exponential relationships of φ_{EPS} with φ_{BCC}, φ_{SD} and φ_{SIG} evidenced that, for the low EPS values (< 0.85), increasing sample size led to a strong EPS improvement while the quality of the climate-growth relationships assessment remained rather stable, this pattern undergoing a progressive reversal along with EPS increase. As a consequence, the EPS improvement with sample size should not be directly related to the bettering of the climate sensitivity assessment, since it leads to an over-estimation the climate-growth relationships improvement for low EPS values (< 0.85), and an under-estimation for high values (> 0.95).

This analysis also revealed that the EPS threshold of 0.85 corresponded to φ values ranging from 0.2 to 0.6 depending on the climate-growth relationships statistic (**Fig. 4.3.3.8**). Even if the level of the chronology reliability is highly related to the purpose of the study and the error margin that researchers are willing to accept, it has to be kept in mind that analyses conducted with a regional chronology displaying an EPS value of 0.85 does not allow clearly assessing the population response to climate. Indeed, in the present study, reaching φ values of 0.5 for BCC, SD and SIG [*i.e.* being closer to the population response than that of the combination (*3*,*1*)] implied building a regional chronology with an EPS value of 0.95. This value was obtained with, among others, the combinations (*30*,*6*), (*40*,*3*), (*45*,*2*) and (*70*,*1*).

4.3.3.6 CONCLUSION

The accuracy of both the regional chronology and the climate-growth relationships increased with sampling effort. Estimating climate sensitivity with a regional chronology built from a reduced number of trees led to a general under-estimation of the climate-growth correlations. It also increased the risk of estimating "false" non-significant correlations for the most influencing climatic regressors, and "false" significant correlations for the less influencing ones. Increasing the number of plots was found to be of a greater interest than increasing the number of trees per plot. However, coring two trees per plot instead of one also considerably reduced the noise of the regional chronology and allowed estimating both within- and between-plots signals. Finally, increasing sample size affected differently the improvements of EPS and climate-growth relationships. As a consequence, EPS should not be considered as a linear estimator of the quality of the climate-growth relationships assessment.

4.3.3.7 ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to the French National Forest Office, to the Regional Forestry Administrations of Nantes and Orléans, and to several forest owners who provided financial resources for this project. The authors also express their gratitude to Richard Chevalier, Yann Dumas, François Gérémia, Jean-Michel Gilbert, Christian Kieffer, Roger Schipfer and Bernadette Vallée for their helpful technical assistance.

4.3.3.8 REFERENCES

Andreu, L., Gutiérrez, E., Macias, M., Ribas, M., Bosch, O., et Camarero, J.J. (2007). Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. Global Change Biology 13(4): 804-815.

Becker, M. (1989). The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. Canadian Journal of Forest Research 19(9): 1110-1117.

Blasing, T.J., et Duvick, D.N. (1983). Filtering the effects of competition from ring-width series. Tree-Ring Research 43: 19-30.

Boucher, E., Begin, Y., et Arseneault, D. (2009). Hydro-climatic analysis of mechanical breakups reconstructed from tree-rings, Necopastic watershed, northern Quebec, Canada. Journal of Hydrology 375(3-4): 373-382.

Briffa, K.R., et Jones, P.D. (1990). Basic chronology statistics and assessment. *Dans* Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences. *Edité par* E.R. Cook, and L.A.E. Kairiukstis. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 137-152.

Briffa, K.R., Van Der Schrier, G., et Jones, P.D. (2009). Wet and dry summers in Europe since 1750: evidence of increasing drought. International Journal of Climatology 29(13): 1894-1905.

Bunn, A.G. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). Dendrochronologia 26(2): 115-124.

Carrer, M. (2011). Individualistic and Time-Varying Tree-Ring Growth to Climate Sensitivity. Plos One 6(7): e22813. DOI: 22810.21371/journal.pone.0022813.

Carrer, M., Nola, P., Motta, R., et Urbinati, C. (2010). Contrasting tree-ring growth to climate responses of *Abies alba* toward the southern limit of its distribution area. Oikos 119(9): 1515-1525.

Cook, E.R. (1985). A time series analysis approach to tree ring standardization. Faculty of the School of Renewable Natural Resources, University of Arizona. University of Arizona. p. 171.

Cook, E.R., et Kairiukstis, L.A.E. (1990). Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. p. 408.

Cook, E.R., et Peters, K. (1981). The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. Tree-Ring Research 41: 45-53.

Copenheaver, C.A., Crawford, C.J., et Fearer, T.M. (2011). Age-specific responses to climate identified in the growth of *Quercus alba*. Trees-Structure and Function 25(4): 647-653.

Di Filippo, A., Biondi, F., Cufar, K., de Luis, M., Grabner, M., Maugeri, M., Saba, E.P., Schirone, B., et Piovesan, G. (2007). Bioclimatology of beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Eastern Alps: spatial and altitudinal climatic signals identified through a tree-ring network. Journal of Biogeography 34(11): 1873-1892.

Dittmar, C., Zech, W., et Elling, W. (2003). Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe - a dendroecological study. Forest Ecology and Management 173(1-3): 63-78.

Douglass, A.E. (1939). Typical site of trees producing the best crossdating. Tree-Ring Research 6(2): 10-11.

Efron, B. (1979). 1977 Rietz lecture - Bootstrap methods - Another look at the jackknife. Annals of Statistics 7(1): 1-26.

Friedrichs, D.A., Büntgen, U., Frank, D.C., Esper, J., Neuwirth, B., et Loffler, J. (2009). Complex climate controls on 20th century oak growth in Central-West Germany. Tree Physiology 29(1): 39-51.

Fritts, H.C. (1976). Tree rings and climate. Academic Press, London, New York, San Francisco. p. 567.

Guiot, J. (1991). The bootstrapped response function. Tree-Ring Research 51: 39-41.

Lebourgeois, F. (1995). Etude dendroécologique et écophysiologique du pin laricio de Corse (*Pinus nigra* Arnold ssp *laricio* Poiret var *corsicana*) en région Pays de la Loire. Université de Paris Sud Orsay. p. 209.

Lebourgeois, F. (2000). Climatic signals in earlywood, latewood and total ring width of Corsican pine from western France. Annals of Forest Science 57(2): 155-164.

Lebourgeois, F., Becker, M., Chevalier, R., Dupouey, J.L., et Gilbert, J.M. (2000). Height and radial growth trends of Corsican pine in western France. Canadian Journal of Forest Research 30(5): 712-724.

Lebourgeois, F., Mérian, P., Courdier, F., Ladier, J., et Dreyfus, P. (sous presse). Instability of climate signal in tree-ring width in Mediterranean mountains: a multi-species analysis. Trees-Structure and Function.

Lebourgeois, F., et Piedallu, C. (2005). Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière à partir d'indices bioclimatiques. Revue Forestière Française 57(4): 331-356.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolstrom, M., Lexer, M.J., et Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. Forest Ecology and Management 259(4): 698-709.

Mäkinen, H., et Vanninen, P. (1999). Effect of sample selection on the environmental signal derived from tree-ring series. Forest Ecology and Management 113(1): 83-89.

Martin-Benito, D., Cherubini, P., del Rio, M., et Canellas, I. (2008). Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes. Trees-Structure and Function 22(3): 363-373.

Mencuccini, M., Martinez-Vilalta, J., Vanderklein, D., Hamid, H.A., Korakaki, E., Lee, S., et Michiels, B. (2005). Size-mediated ageing reduces vigour in trees. Ecology Letters 8(11): 1183-1190.

Mérian, P., Bontemps, J.D., Bergès, L., et Lebourgeois, F. (2011). Spatial variation and temporal instability in climate-growth relationships of sessile oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) under temperate conditions. Plant Ecology 212(11): 1855-1871.

Mérian, P., et Lebourgeois, F. (2011a). Size-mediated climate-growth relationships in temperate forests: a multi-species analysis. Forest Ecology and Management 261(8): 1382-1391.

Mérian, P., et Lebourgeois, F. (2011b). 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 41: 2413-2422.

Piao, S.L., Ciais, P., Friedlingstein, P., Peylin, P., Reichstein, M., Luyssaert, S., Margolis, H., Fang, J.Y., Barr, A., Chen, A.P., Grelle, A., Hollinger, D.Y., Laurila, T., Lindroth, A., Richardson, A.D., et Vesala, T. (2008). Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming. Nature 451(7174): 49-52.

R Development Core Team. (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN: 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.

Rathgeber, C.B.K., Rossi, S., et Bontemps, J.D. (2011). Cambial activity related to tree size in a mature silver-fir plantation. Annals of Botany 108(3): 429-438.

Schulman, E. (1937). Selection of trees for climatic study. Tree-Ring Research 3(3): 22-23.

Schweingruber, F.H. (1990). Tree rings and environment. Dendroecology. Haupt, Berne, Stuttgart, Vienna. p. 609.

Snedecor, G.W., et Cochran, W.G. (1980). Statistical methods. The Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA. p. 649.

Turc, L. (1961). Evaluation des besoins en eau d'irrigation. Evapotranspiration potentielle. Annales Agronomiques 12(1): 13-49.

Wigley, T.M., Briffa, K.R., et Jones, P.D. (1984). On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. Journal of Climate and Applied Meteorology 23: 201–213.

Wright, E.F., Coates, K.D., Canham, C.D., et Bartemucci, P. (1998). Species variability in growth response to light across climatic regions in northwestern British Columbia. Canadian Journal of Forest Research 28(6): 871-886.

Zang, C. (2009). bootRes: Bootstrapped Response and Correlation Functions. R package version 0.2, http://CRAN.R-project.org/package=bootRes.

4.3.4 UNE FORMULATION MATHEMATIQUE DU BIAIS D'ESTIMATION DES RELATIONS CERNE-CLIMAT RELATIF A LA TAILLE DE L'ECHANTILLON

Article [8] A mathematical formulation of the sample-size-related bias in the climate-growth relationships estimation

Mérian Pierre, Bert Didier, Lebourgeois François

En préparation (revue non fixée)

4.3.4.1 ABSTRACT

Dendroecology is based on the estimation of the target population climate sensitivity from a finite number of cored trees (***N***). Recent studies evidenced a sample-size-related bias in the climate-growth relationships estimations, decreasing sample size leading to a weakening of the bootstrapped correlation coefficients. The present analysis pointed out that the magnitude of the bias equals the squared-root of the expressed population signal of the growth chronology built from *N* trees, and thus proposed a correction factor for a more accurate estimation of the population response. The interest, limits and implications of this correction was illustrated from a dataset of 504 individual growth chronologies of *Abies alba* [Mill.] sampled in the Jura Mountains along an altitudinal gradient of increasing climate forcing. This dataset was split in three zones (low, medium and high elevation) with 168 trees per zone. Our results evidenced that the strength of the signal common to all the trees increased with increasing climate forcing. We also pointed out that the accuracy of the climate-growth relationships correction decrease with decreasing sample size. Indeed, when less than six plots with one cored tree per plot were used to estimation the target population climate sensitivity, corrected correlation functions still under-estimated the strength of the population climate-growth relationships.

Key words: sampling; bias; expressed population signal; chronology variance; dendro-chronology; *Abies alba.*

4.3.4.2 INTRODUCTION

Tree-ring chronologies have been widely used in recent decades for estimating climate sensitivity and its temporal stability (Büntgen et al., 2008b ; Carrer et al., 2010 ; Carrer et Urbinati, 2006 ; D'Arrigo et al., 2008 ; Lebourgeois et al., 2011 ; Mérian et al., 2011 ; Wilson et al., 2007). Tree-ring width has also been widely used for reconstructing past climates, particularly temperature (Briffa et al., 1998 ; Briffa et al., 2009 ; Büntgen et al., 2008a ; Büntgen et al., 2008b ; Büntgen et al., 2010 ; Büntgen et al., 2011 ; D'Arrigo et al., 2009 ; D'Arrigo et al., 1999 ; Neukom et al., 2011). Incorrect estimation of climate-growth relationships would certainly reduce the validity of both climate reconstructions and projected forest growth and vitality. For that matter, the number of scientific publications dealing with methodological points in dendrochronology has strongly increased for 10 years in order to refine the estimation of radial growth sensitivity to climate and provide accurate reconstructions and projections (Bontemps et Esper, 2011 ; Carrer, 2011 ; Esper et al., 2003 ; Gunnarson et al., 2011 ; Loehle, 2009 ; Mäkinen et Vanninen, 1999 ; Mérian et Lebourgeois, 2011a ; Treydte et al., 2007 ; Visser et al., 2010).

Dendroecological studies aimed to estimate the climate sensitivity of a target population from a sample, *i.e.* a finite number of cored trees accurately chosen to be as representative as possible of the population. The sample size often results from a compromise between the precision of the population response estimation and practical constraints (financial, temporal, etc). In a recent plot-scale analysis (0.5 ha), Mérian and Lebourgeois (2011) gave evidence of a sample-size-related bias in the climate-growth relationships estimation of the dominant trees. Decreasing the number of cored trees per plot led to a general weakening of the bootstrapped correlation coefficients (***BCC***) (Blasing et al., 1984 ; Guiot, 1991), implying an underestimation of the climate sensitivity, and a risk of estimating "false" nonsignificant correlations. This bias was estimated through the slope *S* of the linear regression between the *BCC* established with a growth chronology built from (i) the maximum sample size (28 trees) and (ii) *N* trees ($N<28$). As a consequence of the sensitivity weakening, *S* was systematically below 1 and was found to exponentially decrease with decreasing *N*. In the present study, we sought to mathematically formulate the bias *S* in order to propose a correction of the *BCC* and improve the estimation of the population response to climate from a sample. The accuracy and implications of such correction on the climate sensitivity estimation was then illustrated through the calculation of correlations functions from various sample sizes (3 to 168 trees) for three populations of *Abies alba* [Mill.] established along an altitudinal gradient. We hypothesized that the strength of the signal common to all trees increased with altitude due to an increasing climate forcing (Fritts, 1976 ; Schulman, 1937), implying a lower sample-size-related bias at high elevation.

4.3.4.3 MATERIAL AND METHODS

4.3.4.3.1 MATHEMATICAL FORMULATION OF THE SAMPLE-SIZE-RELATED BIAS

In this part, we present the steps to formulate the bias. The formulation (and thus the resulting correction) attempts to improve estimation efficiency of the population response by making use of an assumed proportionality relationship between the chronology and the population signals. Some hypotheses made during the mathematical proof will be empirically verified in the example. These hypotheses are highlighted and numbered in the text as [**HYP*i***].

When building a growth chronology from ***N*** trees, *i.e.* from *N* individual growth indexed chronologies, the variance of each series of indices is composed of the common signal of the population (σ^2_{POP}) and noise (σ^2_{NOS}). When averaging the individual series to build the growth chronology, the variance of noise is reduced to σ^2_{NOS} / N while the common variance is unaffected (Briffa et Jones, 1990 ; Wigley et al., 1984). Thus, the variance σ^2_{CHR} of the growth chronology is:

$$\sigma^2_{CHR} = \sigma^2_{POP} + \frac{\sigma^2_{NOS}}{N} \qquad [4.3.4.1]$$

Let ***POP*** be the theoretical growth chronology of the target population, *i.e.* the chronology built from the individual series of all trees of the population. By definition, as *N* is close to infinite, the signal of this chronology is free from any noise and strictly reflects the growth variation common to all trees (Fritts, 1976 ; Wigley et al., 1984). Its variance is thus σ^2_{POP}. Let ***CHR*** be the growth chronology built from a representative sample of the target population, *i.e.* a chronology built from the individual series of *N* trees of the population. The signal of *CHR* is thus composed of the signal common to all trees and the residual noise (Briffa et Jones, 1990 ; Wigley et al., 1984). The variance of CHR (σ^2_{CHR}) is equivalent to equation [4.3.4.1]. Finally, let ***CLM*** be a climate series with a variance σ^2_{CLM}.

When calculating correlation functions, the strength of the climate-growth relationship is estimated with correlations of verification (Blasing et al., 1984 ; Guiot, 1991) which allows quantifying the universality of the relationship (Fritts, 1976). To simplify the bias formulation in the present analysis, the strength is estimated with correlations of calibration since bootstrapped correlation coefficients of calibration and verification are highly similar [**HYP*1***]. Thus, the *BCC* between *CLM* and both *POP* and *CHR* are respectively equals to:

$$BCC_{POP} = \frac{\mathrm{cov}(POP, CLM)}{\sigma_{POP} \times \sigma_{CLM}} \qquad [4.3.4.2]$$

$$BCC_{CHR} = \frac{\mathrm{cov}(CHR, CLM)}{\sigma_{CHR} \times \sigma_{CLM}} \quad [4.3.4.3]$$

As presented in Mérian and Lebourgeois (2011), the sample-size-related bias S_N of the estimation of the population response from *N* trees is:

$$S_N = \frac{BCC_{CHR}}{BCC_{POP}} \quad [4.3.4.4]$$

Using Eqs. [4.3.4.2] and [4.3.4.3], we have:

$$S_N = \frac{\mathrm{cov}(CHR, CLM) \times \sigma_{POP}}{\mathrm{cov}(POP, CLM) \times \sigma_{CHR}} \quad [4.3.4.5]$$

Because the signal common to all trees is contained in both *POP* and *CHR*, we hypothesize that the covariance instability with increasing reduced noise in *CHR* (*i.e.* with decreasing *N*) is negligible [**HYP2**]. Thus, the covariances ratio can be approximated to 1. Then, Eq. [4.3.4.5] can be simplified:

$$S_N = \frac{\sigma_{POP}}{\sigma_{CHR}} = \sqrt{\frac{\sigma_{POP}^2}{\sigma_{CHR}^2}} \quad [4.3.4.6]$$

From Eq. [4.3.4.1], Eq. [4.3.4.6] becomes:

$$S_N = \sqrt{\frac{\sigma_{POP}^2}{\sigma_{POP}^2 + \frac{\sigma_{NOS}^2}{N}}} \quad [4.3.4.7a]$$

$$S_N = \sqrt{\frac{1}{1 + \frac{\sigma_{NOS}^2}{\sigma_{POP}^2 \times N}}} \quad [4.3.4.7b]$$

According to Eq. [3.45b] in Briffa and Jones (1990), Eq. [4.3.4.7b] is equivalent to:

$$S_N = \sqrt{\frac{1}{1 + \frac{1}{SNR_{CHR}}}} \quad [4.3.4.8]$$

where SNR_{CHR} is the signal-to-noise ratio of the chronology *CHR*. The sample-size-related bias S_N can be expressed in terms of the expressed population signal (EPS_{CHR}) using Eq. [3.45a] in Briffa and Jones (1990):

$$S_N = \sqrt{EPS_{CHR}} \quad [4.3.4.9]$$

So, the sample-size-related bias is equivalent to the square-root of the chronology EPS when estimating BCC with a chronology built from *N* trees. This mathematical formulation confirms that (i) the sample size decrease leads systematically to an under-estimation of the climate-growth correlations, and (ii) the bias is independent from the climatic regressor (Mérian et Lebourgeois, 2011a). To provide an accurate estimation of the population sensitivity to climate, BCC_{CHR} must be corrected. Using Eq. [4.3.4.4], the correction is:

$$BCC_{POP} = \frac{1}{\sqrt{EPS_{CHR}}} \times BCC_{CHR} \qquad [4.3.4.10]$$

According to the EPS formula (Briffa et Jones, 1990 ; Wigley et al., 1984), the bias is all the weaker when (i) the sample size is large, and (ii) the mean intertree correlation (r_{tot} in Briffa and Jones 1990) is high. In the case of a chronology built from trees cored in different plots, researchers can limit the magnitude of the bias by (i) increasing the numbers of sampled plots and sampled trees per plot, and (ii) coring trees with great within- and between-plots correlations (r_{wp} and r_{bp} in Mérian et al., submitted).

4.3.4.3.2 ILLUSTRATION OF THE SAMPLE-SIZE-RELATED BIAS CORRECTION

In this part, we illustrate the sample-size-related bias correction from a dataset of 504 individual growth chronologies of *Abies alba* sampled in the Jura Mountains along an altitudinal gradient (**Supplementary figure 4.3.4.1**; Bert, 1993). The dataset was divided in three zones with different ranges of altitude and thus climate. The sample-size effect and the accuracy of the correction were evaluated for each zone by building growth chronologies with various numbers of sampled plots and sampled trees per plot.

Group	Stand characteristics						Meteorological series (1960-1990)						
	Age	Diam. (cm)	Height (m)	Alt. (m)	MAT[1] (°C)	Hb_7[1] (mm)	T (°C)			Prec. (mm)		Hb. (mm)	
							Year	Jan	Jul	Year	Jul	Year	Jul
L	97 (31)	44.9 (3.4)	28.6 (6.2)	802 (71)	7.9 (0.26)	-19.2 (5.6)	8.9	0.9	17.4	1364	100	733	-18
M	109 (36)	44.8 (3.6)	30.3 (3.6)	951 (104)	7.0 (0.27)	-10.9 (4.2)	7.5	-0.7	15.8	1471	110	911	-3
H	115 (47)	43.4 (2.9)	28.1 (3.9)	1080 (95)	6.1 (0.30)	2.5 (5.3)	5.8	-1.9	14.1	1887	128	1419	22

***Table 4.3.4.1: Summarized plots characteristics per zone**. Values are expressed as mean (standard-deviation). L: low; M: medium; H: high. Diam.: diameter; Alt.: altitude; MAT: mean annual temperature; Hb_7: hydric balance of July; T_1: mean temperature of January; Prec.: precipitation; r_{wp}: mean within-plot correlation; r_{bp}: mean between-plot correlation. Age, height, density and diameter are from 1988. Climatic means are from 1961 to 1990. [1]: climatic values for the period 1961-1990 extracted per plot from the AURELHY map at a 1 km² resolution (Bénichou and Le Breton 1987).*

4.3.4.3.2.1 STUDY AREA AND SAMPLE CHARACTERISTICS

The study was conducted in the Jura Mountains on the border with Switzerland, from 46.30 to 47.23 °N, and 5.48 to 6.58 °E (**Supplementary figure 4.3.4.1**). The 84 sample plots were established in pure, mature and even-aged silver fir forests. At each plot, 6 dominant trees were cored to the pith at breast height with an incremental borer in 1989 [one core per tree, Makinen and Vanninen (1999)]. The mean tree age and diameter reached 107 years and 44 cm respectively (standard deviation: 37 and 3.3, **Table 4.3.4.1**).

4.3.4.3.2.2 TREE-RING MEASUREMENT AND STANDARDIZATION

The ring widths of the 504 trees were measured with a stereo-microscope connected to a micro-computer and the tree-ring program SAISIE (Becker, 1989), to the nearest 0.01 mm. The individual series were carefully cross-dated by progressively detecting regional pointer years. Absolute dating was checked by the application INTERDAT (Becker, 1989) which identifies locations within each series that may have erroneous cross-dating. Using the R freeware (R Development Core Team, 2010) and the "dplR" package (Bunn, 2008), tree-ring chronologies were computed and standardized to emphasize the interannual climatic signal in each individual series. A double-detrending process was thus applied, based on an initial negative exponential or linear regression followed by a fitting of a cubic smoothing spline with 50 % frequency response cut-off and with a rigidity of 25 years (Blasing et Duvick, 1983 ; Cook et Peters, 1981). Dimensionless indices were obtained by dividing the observed ring width by the predicted value.

4.3.4.3.2.3 CLIMATE VARIABILITY AND PLOTS STRATIFICATION

The altitude of the sample plots varied between 620 and 1310 m a.s.l., which allowed covering a wide range of climatic conditions (Bert, 1993). The climate conditions were precisely quantified for each plot and for the period 1961-1990 by extracting the mean monthly temperature and monthly sum of precipitation from the AURELHY map at a $1km^2$ resolution (Bénichou and Le Breton 1987). The mean annual temperature and sum of precipitation ranged from 5.8 to 9.0 °C, and 1200 to 1950 mm respectively. The climatic hydric balance was also calculated per month using the Turc's formula (Lebourgeois et Piedallu, 2005 ; Mérian et Lebourgeois, 2011a). The annual hydric balance was always positive, with values ranging from 500 to 1350 mm (**Supplementary figure 4.3.4.1**).

To analyze the variation of the sample-size bias along this altitudinal climatic gradient, the sample plots were stratified based on their climatic characteristics to define groups with contrasted inter-group growth conditions. The selected stratification criteria were the mean annual temperature (**MAT**) and the hydric balance of July (**Hb_7**) for the period 1961-1990; indeed, MAT was a synthetic thermal variable which took into account both summer heats and winter frosts, while Hb_7 focused on the intensity of the major water limitation during the growth year. The distribution of the 84 plots along these two climatic gradients allowed defining three groups of 28 plots with contrasted climates and altitudes (**Table 4.3.4.1**): low (**L**, mean value: 802 m), medium (**M**, 950 m) and high elevation (**H**, 1080 m). Both MAT and Hb_7 were significantly different among the three groups (Newman-Keuls test, $q < 10^{-7}$). MAT decreased with increasing altitude, with values of 7.9, 7.0 and 6.1 °C for L, M and H respectively, while Hb_7 increased (-19.2, -10.9 and 2.5

mm, **Table 4.3.4.1**). The climate variability within each zone was rather constant among the three zones, with standard deviations of MAT and Hb_7 of around 0.27 °C and 5 mm respectively (**Supplementary figure 4.3.4.1**).

Long term series of mean monthly temperature (**T**) and climatic hydric balance (**Hb**) were obtained from meteorological stations of the French National Climatic Network (Météo-France). For each zone, one station was selected based on its representativeness of the climate conditions (**Table 4.3.4.1**) and the length of the recordings. The three stations of Amancey (L), Pontarlier (M) and Les Rousses (H) were the only source of long term data within the study area, with series covering at least the period 1937-1990.

4.3.4.3.2.4 RESAMPLING PROCEDURE AND REGIONAL CHRONOLOGY BUILDING

For each zone, the effect of the number of sampled plots (*p*) and trees per plot (*t*) was investigated for each zone through 12 modalities of *p* (28 to 3 plots) and 6 modalities of *t* (6 to 1 trees). The flowchart of the methodological process was previously detailed in Mérian and Lebourgeois (submitted), and is thus briefly presented below. For each combination, *p* plots among 28 were randomly extracted with replacement; then, within each plot, *t* plots among 6 were also randomly extracted with replacement. The detrended series of the extracted trees were averaged by year using a bi-weighted robust mean to develop a regional chronology which represented the common high-frequency variation of the individual series (Cook, 1985 ; Cook et Peters, 1981 ; Fritts, 1976). The resampling procedure was replicated 500 times per combination to avoid sampling bias (Efron, 1979) and obtain a great number of estimates displaying the highest between-sample variability. Indeed, the random sampling strategy gives the worse estimation of the population response pattern, compared to for instance stratification or probability sampling (Garcia, 1992). As a consequence, for a given sample size, the iterative random sampling used in this study allowed estimating both (i) a population response without sampling bias by averaging of the 500 estimates, and (ii) the maximum dispersion of the estimations that researchers can expect.

4.3.4.3.2.5 DENDROECOLOGICAL ANALYSES AND BIAS QUANTIFICATION

All the regional chronologies covered the period 1937-1988 (52 years). The characteristics of the common high-frequency signal contained in the regional chronologies were assessed through classical dendrochronological statistics (Briffa et Jones, 1990 ; Mérian et al., submitted ; Wigley et al., 1984). For each chronology, we calculated (i) the mean within-plot correlation (r_{wp}) estimated by averaging the correlation coefficients between series from the same plot over all plots, (ii) the mean between-plots correlation (r_{bp}) defined as the mean inter-plot correlation calculated between all possible pairs of series from different plots, (iii) the mean effective chronology correlation (r_{eff}) which incorporated both within- and between-plots correlation strengths, and the expressed population signal (***EPS***).

Relationships between the regional chronologies and climatic parameters were analyzed over the period 1937-1988 using the calculation of bootstrapped correlation coefficients (Blasing et al., 1984 ; Guiot, 1991). The growth indexed series were introduced as dependant variables and then fitted with 24 successive monthly climatic regressors (12 T and 12 Hb values) organized from September of the previous growing season to August of the year current year. Both correlation

coefficients of calibration and verification (***BCC$_C$*** and ***BCC$_V$***) and the related covariances were computed to verify the hypotheses [**HYP*1***] and [**HYP*2***]. The statistical significance of the correlation coefficients was assessed by calculating 95 % confidence level based on 1000 bootstrap resamples of the data (Guiot, 1991). These analyses were achieved with the "bootRes" package (Zang, 2009).

The sample-size-related bias $S_{(p,t)}$ was quantified for each chronology by the calculation of both the squared-root of the EPS value and the slope of the linear regression between the climate-growth correlations established from the combinations (28,6) and (*p*,*t*):

$$BCC_{C(p,t)} = S_{(p,t)} \times BCC_{C(28,6)} \quad [4.3.4.11]$$

where $BCC_{C(p,t)}$ and $BCC_{C(28,6)}$ are the sets of 24 BCC_C of the combinations (*p*,*t*) and (28,6) respectively.

All of the BCC_C were finally corrected using Eq. [4.3.4.10] (***BCC$_{COR}$***). For each zone and combination (*p*,*t*), mean value and standard deviation of the statistics (r_{wp}, r_{bp}, r_{eff} and *EPS*) were calculated from the 500 estimates, as well as those of bootstrapped correlations coefficients (BCC_C, BCC_V and BCC_{COR}).

4.3.4.4 RESULTS

4.3.4.4.1 VERIFICATION OF HYPOTHESES

The first hypothesis [**HYP*1***] concerned the consistency between the bootstrapped correlation coefficients of calibration and verification (BCC_C and BCC_V). The two sets of BCC were highly similar, the linear regression showing a r^2 above 0.995 (**Fig. 4.3.4.1**). The slope of the regression was slightly below 1, confirming that the coefficients of verification are generally lower than those of calibration (Fritts, 1976). According to this regression, the approximation of BCC_V with BCC_C can be assumed to induce little bias in the finale formulation of the S_N.

The second hypothesis stipulated that the covariance instability with increasing reduced noise in *CHR* (*i.e.* with decreasing *N*) was negligible. Regardless of the climatic regressor and the zone, the covariance was found stable with decreasing *p*; **Fig. 4.3.4.2** illustrating this stability for *t*=1, *i.e.* when the instability was expected to be the greatest. However, low and not systematic variations were found when the number of sampled plots was below 5, which could induce small differences between the slope of the linear regression [4.3.4.11] and the inverse squared-root of the EPS value (Eq. [4.3.4.10]).

As a result of these two approximations, the values of *S* and $EPS^{-1/2}$ did not show a correlation of 1 (**Supplementary figure 4.3.4.2**). Indeed, the linear regressions between the two bias estimators evidenced r^2 varying between 0.993 and 0.994 depending on the zone, while the slope ranged from 0.973 to 1.026.

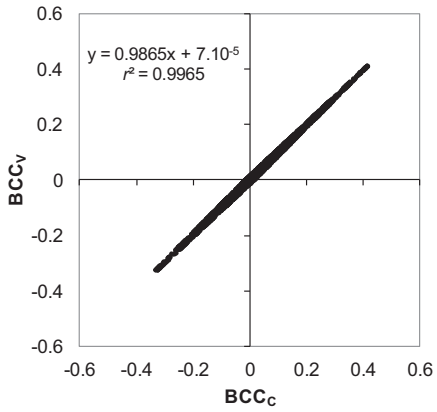


Figure 4.3.4.1: Bootstrapped correlation coefficients of verification *(*BCC_V*)* ***plotted as a function of bootstrapped correlation coefficients of calibration*** *(*BCC_C*).*

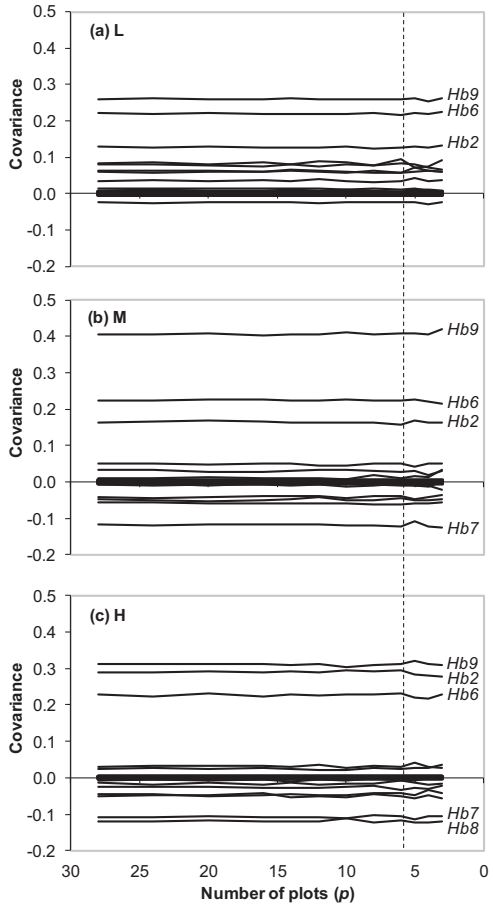


Figure 4.3.4.2: Covariance between growth chronology and climatic series plotted as a function of the number of sampled plots *(*p*) for each zone and climatic regressor. The number of sampled trees per plot was fixed at one. L: low; M: medium; H: high. The climatic regressors showing the greatest covariances are indicated on the right side.*

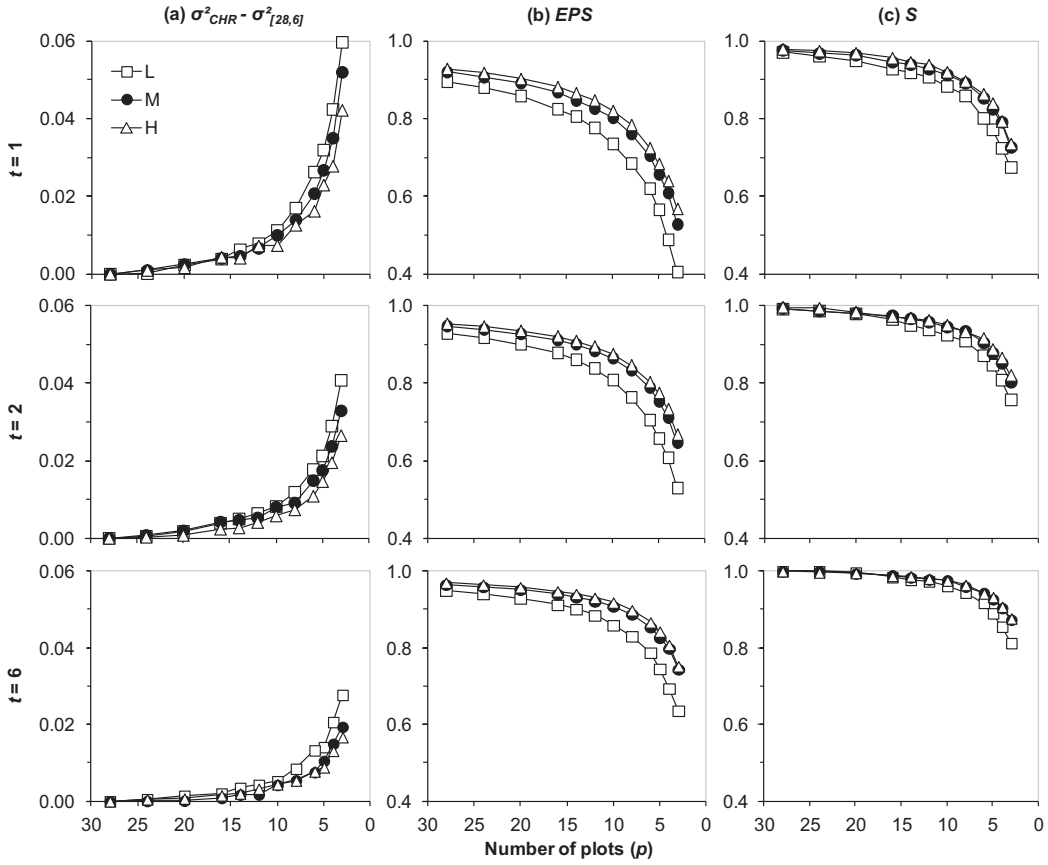


Figure 4.3.4.3: Chronology variance increase *(a,* $\sigma^2_{CHR} - \sigma^2_{[28,6]}$*),* ***expressed population signal*** *(b,* EPS*)* ***and slope of Eq. [4.3.4.11]*** *(c,* S*) plotted as a function of the number of plots (*p*) for three modalities of number of trees per plot (*t *= 1, 2 and 6). Open squares: Low (*L*); black circles: Medium (*M*); open triangles: High (*H*).*

4.3.4.4.2 SAMPLE-SIZE EFFECT ON DENDROECOLOGICAL INVESTIGATIONS

The sample size diminution did not affect the estimation of both the mean within- and between-plots correlations (r_{wp}), while it strongly reduced the expressed population signal (**Supplementary table 4.3.4.1**). As expected, the chronology standard-deviation increase and *EPS* weakening were related to the decreases of both *p* and *t*, with stronger variations with small sample sizes (**Fig. 4.3.4.3a, b**). For example, at low elevation and for *t*=1, the *EPS* decrease rated 0.16 when reducing *p* from 28 to 6 or from 6 to 3 (**Fig. 4.3.4.3b**). Likewise, for a given number of plots, diminishing *t* from 6 to 2 or from 2 to 1 resulted in similar *EPS* drops. As a consequence of Eqs. [4.3.4.10] and [4.3.4.11], *BCC* approached zero when the sample size was reduced from *28×6* to *p×t* trees per zone. At the same time, decreasing sample size led to increase the standard deviation (*SD*) of the average *BCC* value from the 500 estimations (data not shown).

Differences were evidenced along the altitudinal climatic gradient in statistics of both the regional chronology and climate-growth relationships (**Fig. 4.3.4.3**, **Supplementary table 4.3.4.1**). Whatever the statistic, the classification of the three groups remained the same, and was coherent with their respective position along the altitudinal gradient. r_{bp} increased with altitude, with values of 0.236, 0.295 and 0.323 for the groups L, M and H respectively (**Supplementary table 4.3.4.1**). On the contrary, r_{wp} remained rather constant (around 0.52), which induced higher σ_{CHR} and *EPS* at high elevation for a given sample size. For instance, *EPS* of the combination (*3*,*1*) rated 0.41, 0.53 and 0.57 for the groups L, M and H. This implied that the *BCC* weakening and *SD* increase between (*28*,*6*) and (*p*,*t*) were stronger for L compared to M and H.

4.3.4.4.1 SAMPLE-SIZE-RELATED BIAS CORRECTION

The bootstrapped correlation coefficients of calibration (BCC_C) were corrected for each zone, sample size, replication and climatic regressor using the correction factor of Eq. [4.3.4.10]. The correction is illustrated in **Fig. 4.3.4.4** based on the combination (*3*,*1*) in the zone L. This example was chosen because it was associated to the worse *EPS* values (0.41 +/- 0.23, **Supplementary table 4.3.4.1**) and high covariance instability (**Fig. 4.3.4.2a**). Thus, the correction was the less accurate one over the dataset. The corrected BCC_C (BCC_{COR}) were systematically closer to the reference response of the population (BCC_{POP}), defined as BCC_{COR} of the combination (*28*,*6*) which was the most accurate estimation of the population pattern. However, BCC_{COR} did not strictly mirror BCC_{POP}. Besides, the variability of the correlation estimations among the 500 replications (*SD*) slightly increased between BCC_C and BCC_{COR}, with an average value over the 24 regressors 15.8 % higher after the correction in the example in **Fig. 4.3.4.4** (0.111 *versus* 0.128). The magnitude of the *SD* increase equaled the correction factor $1/\sqrt{EPS_{CHR}}$.

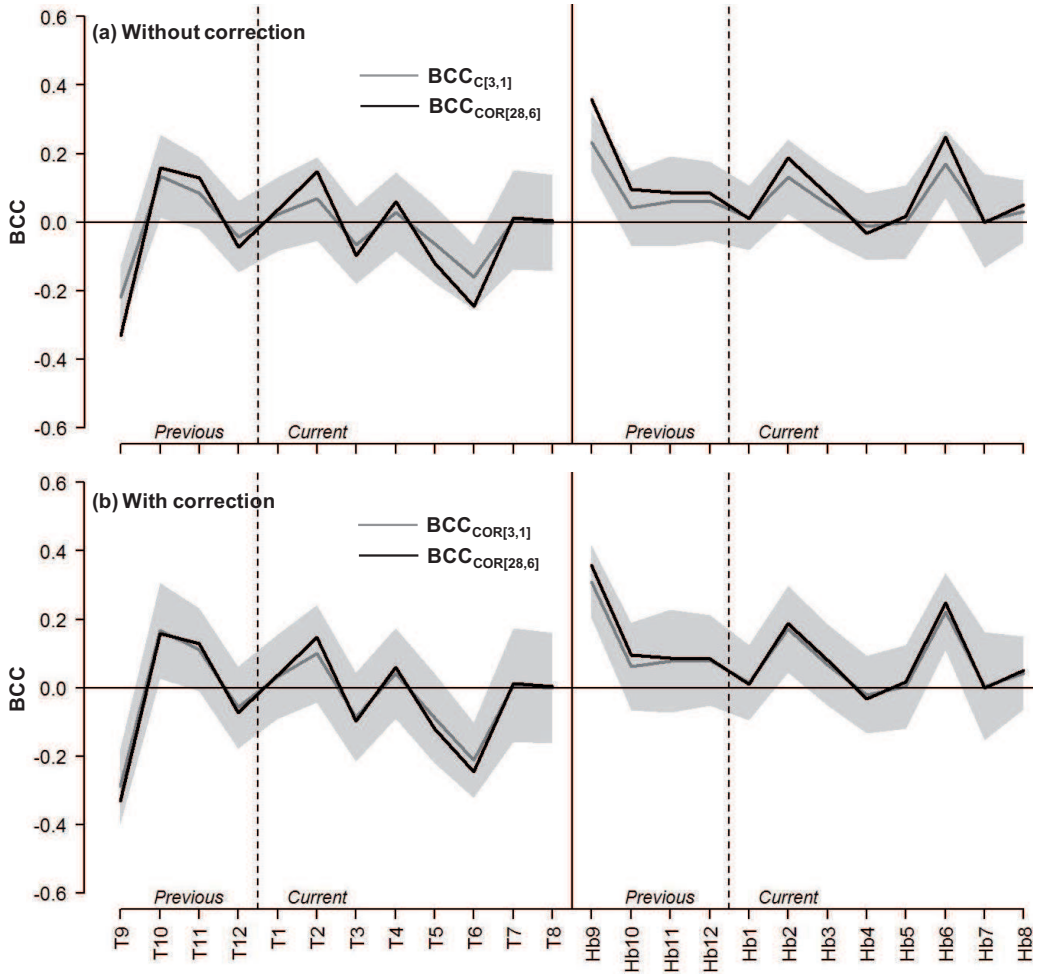


Figure 4.3.4.4: Illustration of the sample-size-related bias correction for the zone L and the combination (3,1). *(a) Comparison of the population response estimated through the corrected* BCC_C *(*BCC_{COR}*) of the combination (*28,6*) and the response obtained with the combination (*3,1*) without correction; (b) comparison of the population response and the corrected response obtained with the combination (*3,1*). Grey areas indicate the* SD *range.* BCC_C*: bootstrapped correlation coefficients of calibration.* SD*: standard deviation of* BCC_C *among the 500 replications.* T*: mean monthly temperature.* Hb*: monthly hydric balance. Month is represented by a number (e.g., 1: January).*

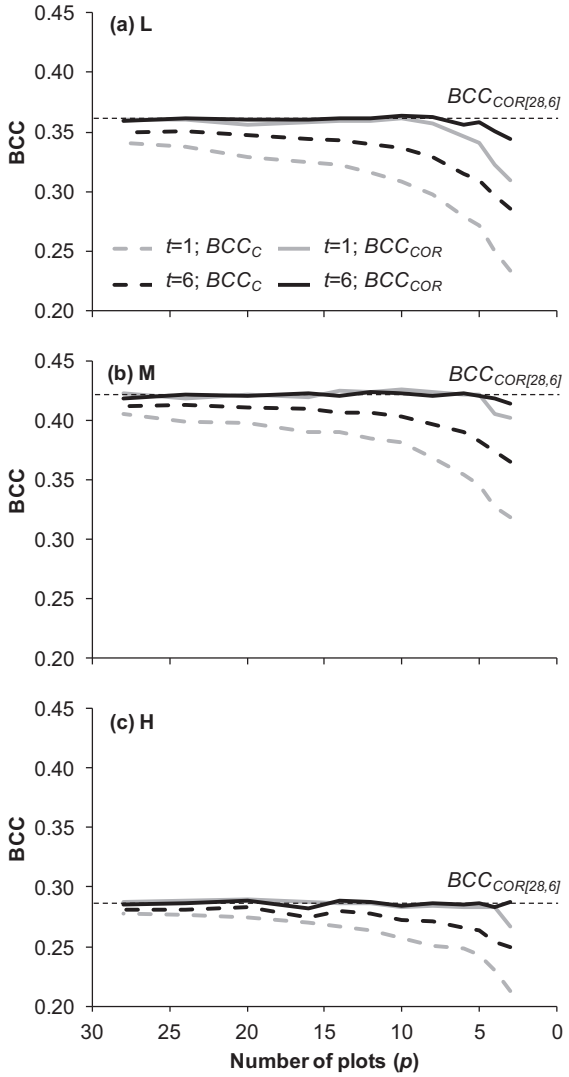


Figure 4.3.4.5: Illustration of the sample-size-related bias correction per zone and for the climatic regressor Hb9 *(hydric balance of previous September). Results are presented for the two extreme numbers of trees per plot: 1 (grey lines) and 6 (black lines). Dashed lines: raw data (uncorrected* BCC_C*); continuous lines: corrected* BCC_C*. The* BCC_C *values are plotted as a function of the number of sampled plots (*p*). The population response was estimated through the corrected* BCC_C *of the combination (*28,6*).*

The accuracy of the BCC_C correction increased with increasing sample size whatever the zone (**Fig. 4.3.4.5**). When one tree was sampled per plot, BCC_{COR} always under-estimated the population correlation for $p < 6$. For greater sample sizes ($t > 1$ and $p > 6$), the difference between BCC_{COR} and BCC_{POP} almost rated zero, while BCC_C still under-estimated although they tended to the population values.

4.3.4.5 DISCUSSION

4.3.4.5.1 UNBIASED ESTIMATION OF THE SAMPLED POPULATION SENSITIVITY TO CLIMATE

The sample size decrease induced an increase of the variance of the reduced noise and thus the variance of the chronology (see Eq. [4.3.4.1]). As a consequence of this noise increased, the bootstrapped correlation coefficients approached zero with decreasing sample size. This sample-size-related bias resulted in a general under-estimation of the climate sensitivity and may reduce the validity of correlation functions comparison established on growth chronologies built from various sample sizes or sample characteristics [*i.e.* different (*p*,*t*) combinations]. The simulation approach presented in Mérian et al. (submitted) allowed estimating the magnitude of this bias and then its mathematical formulation (Eq. [4.3.4.10]). Then, the correction factor of the correlation functions equaled $1/\sqrt{EPS_{CHR}}$.

This bias correction relied on the chronology variance reduction to compensate the low noise reduction due to small sample size when averaging individual growth indexed series. This chronology variance reduction can be related to the within-chronology variance correction exposed in Shiyatov et al. (1990). The authors evidenced a non-uniform variance owing to changing sample size along the chronology, the smallest sizes being generally observed at the beginning of the chronology. Then, they proposed a correction factor based on the calculation of the coefficient of variation (*CV*) for the time interval of the maximum sample size (m_{max}). For that matter, the correction factor of the BCC_C can be assimilated to the coefficient of contraction defined as CV_{std} / CV_k which is "the ratio of the coefficient of variation the m_{max} time period to that for a sample size $m < m_{max}$" (Shiyatov et al., 1990).

The main point of the *BCC* correction factor is that its estimation does not require any information about the population chronology signal. Researchers only have to estimate the respective importance of signal and noise through widely used chronology statistics, such as *SNR* or *EPS* (Briffa et Jones, 1990 ; Wigley et al., 1984). The second point resulting from the first one is that climate-growth relationships obtained from samples of different sizes can be accurately compared after correction. Thus, to avoid sample-size related bias in climate-growth relationships estimations, it could be suggested to (i) correct the intra-chronology trend in variance to compensate the sample size instability (Shiyatov et al., 1990), and (ii) correct the *BCC* to compensate partial noise reduction due to sampling when averaging individual series ; these corrections aim to approach the population signal variance.

4.3.4.5.2 LIMIT OF THE CORRECTION: DOES THE SAMPLED POPULATION SIGNAL MIRROR THE TARGET POPULATION SIGNAL?

Eq. [4.3.4.10] is expected to correct the *BCC* values estimated with a chronology built from a finite number of trees. However, such correction implies that the signal common to all of the sampled trees mirrors that of the target population. Indeed, Eq. [4.3.4.1] is based on the assumption that the sampling strategy designed by the researchers minimizes sampling bias. In others words, Eq. [4.3.4.1] hypotheses that the sampled trees are representative of the target population variability. However, the robustness of this statement decreases with sample size. The main implication of estimating the population signal from a small sample (for example 3 trees in **Fig. 4.3.4.6a**) is that, whatever the distribution of the sampled trees over the target population, the within-population variability cannot be accurately covers. Thus, the estimation of the target population signal from that of the chronology is biased. In such case, the sample-size-related bias correction of Eq. [4.3.4.10] allows approaching the response pattern of the sampled population, but not that of the target population. A second implication resulting from the first one is that two independent samples will give rather different estimations (**Fig. 4.3.4.4**) because the signal common to the two samples can be expected to be low (**Fig. 4.3.4.6a**). Thus, researchers have to keep in mind that the bias correction proposed in this analysis is all the more accurate to approach the target population response that the number of cored trees increases, *i.e.* that the within-population variability is sampled (**Fig. 4.3.4.5, Fig. 4.3.4.6b**).

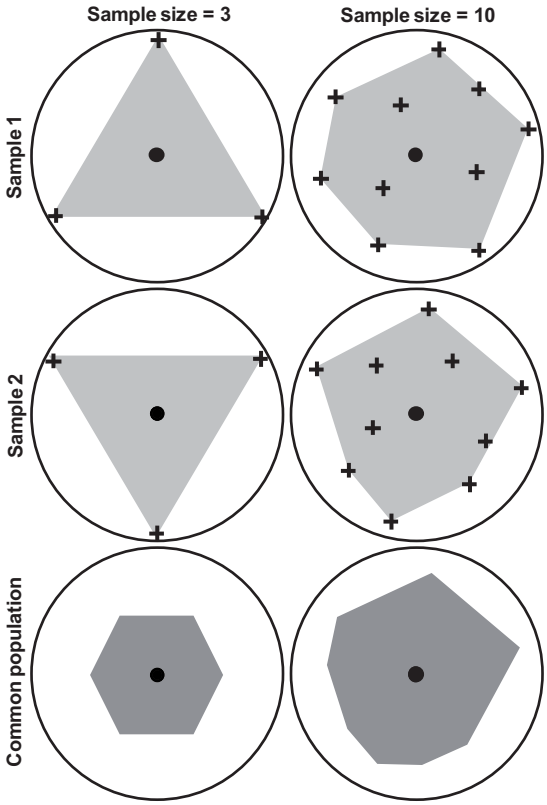


Figure 4.3.4.6: Illustration of the decreasing sample bias and the increasing between-samples homogeneity with increasing sample size *[N=3 in (a); N=10 in (b)].*

The accuracy of the bias correction can also be increased with the definition a homogenous target population. The illustration of this study revealed an enhancement of growth synchrony with increasing elevation, implying that the sample size decrease induced both lower biases and between-samples differences in *BCC* estimation (**Fig. 4.3.4.3**, **Supplementary table 4.3.4.1**) (Briffa et Jones, 1990 ; Fritts, 1976 ; Wigley et al., 1984). At the plot scale, the variability of the target population can be refined by focusing for instance on a specific age class (Copenheaver et al., 2011 ; Rozas, 2005 ; Yu et al., 2008) or tree-size (Martin-Benito et al., 2008 ; Mérian et Lebourgeois, 2011b ; Piutti et Cescatti, 1997). Nevertheless, the iterative random sampling strategy used in this study estimated the highest *SD* that researchers can expect. More sophisticated strategies based on an *a priori* analysis of the population variability can be of interest to optimize the repartition of the *N* sampled trees and thus increase the precision of the estimation (Garcia, 1992 ; Sarndal, 1980 ; Schreuder et al., 1971).

4.3.4.6 ACKNOWLEDGEMENTS

The ring-width data come from a dendroecological study focused on silver fir declining in the Jura Mountains. It was funded by the "Direction de l'Espace rural et de la Forêt", in the framework of the DEFORPA program and the National Institute for Agronomic Research (INRA). The first author was funded by a PhD grant from the French Ministry of High Education and Scientific Research. The authors gratefully thank J. D. Bontemps and R. Bertrand for comments and advices on statistical procedures, R. Schippfer for his helpful technical contribution on the field, and also M. Becker and F. Gérémia.

4.3.4.7 REFERENCES

Becker, M. (1989). The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. Canadian Journal of Forest Research 19(9): 1110-1117.

Bert, G.D. (1993). Impact of ecological factors, climatic stresses, and pollution on growth and health of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Jura mountains: an ecological and dendrochronological study. Acta Oecologica-International Journal of Ecology 14(2): 229-246.

Blasing, T.J., et Duvick, D.N. (1983). Filtering the effects of competition from ring-width series. Tree-Ring Research 43: 19-30.

Blasing, T.J., Solomon, A.M., et Duvick, D.N. (1984). Response functions revisited. Tree-Ring Research 44: 1-15.

Bontemps, J.D., et Esper, J. (2011). Statistical modelling and RCS detrending methods provide similar estimates of long-term trend in radial growth of common beech in north-eastern France. Dendrochronologia 29(2): 99-107.

Briffa, K.R., et Jones, P.D. (1990). Basic chronology statistics and assessment. *Dans* Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences. *Edité par* E.R. Cook, and L.A.E. Kairiukstis. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 137-152.

Briffa, K.R., Schweingruber, F.H., Jones, P.D., Osborn, T.J., Harris, I.C., Shiyatov, S.G., Vaganov, E.A., et Grudd, H. (1998). Trees tell of past climates: but are they speaking less clearly today?

Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 353(1365): 65-73.

Briffa, K.R., Van Der Schrier, G., et Jones, P.D. (2009). Wet and dry summers in Europe since 1750: evidence of increasing drought. International Journal of Climatology 29(13): 1894-1905.

Bunn, A.G. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). Dendrochronologia 26(2): 115-124.

Büntgen, U., Frank, D., Grudd, H., et Esper, J. (2008a). Long-term summer temperature variations in the Pyrenees. Climate Dynamics 31(6): 615-631.

Büntgen, U., Frank, D., Wilson, R., Carrer, M., et Urbinati, C. (2008b). Testing for tree-ring divergence in the European Alps. Global Change Biology 14(10): 2443-2453.

Büntgen, U., Franke, J., Frank, D., Wilson, R., Gonzalez-Rouco, F., et Esper, J. (2010). Assessing the spatial signature of European climate reconstructions. Climate Research 41(2): 125-130.

Büntgen, U., Tegel, W., Nicolussi, K., McCormick, M., Frank, D., Trouet, V., Kaplan, J.O., Herzig, F., Heussner, K.U., Wanner, H., Luterbacher, J., et Esper, J. (2011). 2500 Years of European Climate Variability and Human Susceptibility. Science 331(6017): 578-582.

Carrer, M. (2011). Individualistic and Time-Varying Tree-Ring Growth to Climate Sensitivity. Plos One 6(7): e22813. doi: 22810.21371/journal.pone.0022813.

Carrer, M., Nola, P., Motta, R., et Urbinati, C. (2010). Contrasting tree-ring growth to climate responses of *Abies alba* toward the southern limit of its distribution area. Oikos 119(9): 1515-1525.

Carrer, M., et Urbinati, C. (2006). Long-term change in the sensitivity of tree-ring growth to climate forcing in *Larix decidua*. New Phytologist 170(4): 861-871.

Cook, E.R. (1985). A time series analysis approach to tree ring standardization. *Dans* Faculty of the School of Renewable Natural Resources, University of Arizona. University of Arizona. p. 171.

Cook, E.R., et Peters, K. (1981). The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. Tree-Ring Research 41: 45-53.

Copenheaver, C.A., Crawford, C.J., et Fearer, T.M. (2011). Age-specific responses to climate identified in the growth of *Quercus alba*. Trees-Structure and Function 25(4): 647-653.

D'Arrigo, R., Jacoby, G., Buckley, B., Sakulich, J., Frank, D., Wilson, R., Curtis, A., et Anchukaitis, K. (2009). Tree growth and inferred temperature variability at the North American Arctic treeline. Global and Planetary Change 65(1-2): 71-82.

D'Arrigo, R., Jacoby, G., Free, M., et Robock, A. (1999). Northern hemisphere temperature variability for the past three centuries: Tree-ring and model estimates. Climatic Change 42(4): 663-675.

D'Arrigo, R., Wilson, R., Liepert, B., et Cherubini, P. (2008). On the 'Divergence Problem' in Northern Forests: A review of the tree-ring evidence and possible causes. Global and Planetary Change 60(3-4): 289-305.

Efron, B. (1979). 1977 Rietz lecture - Bootstrap methods - Another look at the jackknife. Annals of Statistics 7(1): 1-26.

Esper, J., Cook, E.R., Krusic, P.J., Peters, K., et Schweingruber, F.H. (2003). Tests of the RCS method for preserving low-frequency variability in long tree-ring chronologies. Tree-Ring Research 59(2): 81-98.

Fritts, H.C. (1976). Tree rings and climate. Academic Press, London, New York, San Francisco. p. 567.

Garcia, O. (1992). Sampling for tree-ring analysis. *Dans* Integrating Forest Information Over Space and Time, Proceedings of the International IUFRO Conference. *Edité par* G. and Turner Wood, B., NUTECH Pty Ltd, Canberra, Australia. pp. 110-129.

Guiot, J. (1991). The bootstrapped response function. Tree-Ring Research 51: 39-41.

Gunnarson, B.E., Linderholm, H.W., et Moberg, A. (2011). Improving a tree-ring reconstruction from west-central Scandinavia: 900 years of warm-season temperatures. Climate Dynamics 36(1-2): 97-108.

Lebourgeois, F., Mérian, P., Courdier, F., Ladier, J., et Dreyfus, P. (2011). Instability of climate signal in tree-ring width in Mediterranean mountains: a multi-species analysis. Trees-Structure and Function.

Lebourgeois, F., et Piedallu, C. (2005). Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière à partir d'indices bioclimatiques. Revue Forestière Française 57(4): 331-356.

Loehle, C. (2009). A mathematical analysis of the divergence problem in dendroclimatology. Climatic Change 94(3-4): 233-245.

Mäkinen, H., et Vanninen, P. (1999). Effect of sample selection on the environmental signal derived from tree-ring series. Forest Ecology and Management 113(1): 83-89.

Martin-Benito, D., Cherubini, P., del Rio, M., et Canellas, I. (2008). Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes. Trees-Structure and Function 22(3): 363-373.

Mérian, P., Bontemps, J.D., Bergès, L., et Lebourgeois, F. (2011). Spatial variation and temporal instability in climate-growth relationships of sessile oak (*Quercus petraea* Matt. Liebl.) under temperate conditions. Plant Ecology 212(11): 1855-1871.

Mérian, P., et Lebourgeois, F. (2011a). Consequences of the decreasing 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 41: 2413–2422.

Mérian, P., et Lebourgeois, F. (2011b). Size-mediated climate-growth relationships in temperate forests: a multi-species analysis. Forest Ecology and Management 261(8): 1382-1391.

Mérian, P., Pierrat, J.C., et Lebourgeois, F. (submitted). Effect of sampling effort on the regional chronology statistics and climate-growth relationships estimation. Dendrochronologia.

Neukom, R., Luterbacher, J., Villalba, R., Kuttel, M., Frank, D., Jones, P.D., Grosjean, M., Wanner, H., Aravena, J.C., Black, D.E., Christie, D.A., D'Arrigo, R., Lara, A., Morales, M., Soliz-Gamboa, C., Srur, A., Urrutia, R., et von Gunten, L. (2011). Multiproxy summer and winter surface air temperature field reconstructions for southern South America covering the past centuries. Climate Dynamics 37(1-2): 35-51.

Piutti, E., et Cescatti, A. (1997). A quantitative analysis of the interactions between climatic response and intraspecific competition in European beech. Canadian Journal of Forest Research 27(3): 277-284.

R Development Core Team. (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN: 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.

Rozas, V. (2005). Dendrochronology of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in an old-growth pollarded woodland in northern Spain: tree-ring growth responses to climate. Annals of Forest Science 62(3): 209-218.

Sarndal, C.E. (1980). On the pi-inverse weighting versus best linear unbiased weighting in probability sampling. Biometrika 67(3): 639-650.

Schreuder, H.T., Sedransk, J., Ware, K.D., et Hamilton, D.A. (1971). 3-P sampling and some alternatives, II. Forest Science 17(1): 103-118.

Schulman, E. (1937). Selection of trees for climatic study. Tree-Ring Research 3(3): 22-23.

Shiyatov, S., Mazepa, V., et E.R., C. (1990). Correcting for trend in variance du to changing sample size. *Dans* Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences. *Edité par* E.R. Cook, and L.A.E. Kairiukstis. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 133-137.

Treydte, K., Frank, D., Esper, J., Andreu, L., Bednarz, Z., Berninger, F., Boettger, T., D'Alessandro, C.M., Etien, N., Filot, M., Grabner, M., Guillemin, M.T., Gutierrez, E., Haupt, M., Helle, G., Hilasvuori, E., Jungner, H., Kalela-Brundin, M., Krapiec, M., Leuenberger, M., Loader, N.J., Masson-Delmotte, V., Pazdur, A., Pawelczyk, S., Pierre, M., Planells, O., Pukiene, R., Reynolds-Henne, C.E., Rinne, K.T., Saracino, A., Saurer, M., Sonninen, E., Stievenard, M., Switsur, V.R., Szczepanek, M., Szychowska-Krapiec, E., Todaro, L., Waterhouse, J.S., Weigl, M., et Schleser, G.H. (2007). Signal strength and climate calibration of a European tree-ring isotope network. Geophysical Research Letters 34(24).

Visser, H., Buntgen, U., D'Arrigo, R., et Petersen, A.C. (2010). Detecting instabilities in tree-ring proxy calibration. Climate of the Past 6(3): 367-377.

Wigley, T.M., Briffa, K.R., et Jones, P.D. (1984). On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. Journal of Climate and Applied Meteorology 23: 201–213.

Wilson, R., D'Arrigo, R., Buckley, B., Buntgen, U., Esper, J., Frank, D., Luckman, B., Payette, S., Vose, R., et Youngblut, D. (2007). A matter of divergence: Tracking recent warming at hemispheric scales using tree ring data. Journal of Geophysical Research-Atmospheres 112(D17).

Yu, G.R., Liu, Y.B., Wang, X.C., et Ma, K.P. (2008). Age-dependent tree-ring growth responses to climate in Qilian juniper (*Sabina przewalskii* Kom.). Trees-Structure and Function 22(2): 197-204.

Zang, C. (2009). bootRes: Bootstrapped Response and Correlation Functions. R package version 0.2, http://CRAN.R-project.org/package=bootRes.

5 CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Table des matières du chapitre 5

5.1 Rappel des objectifs 357

5.2 Principaux résultats et conclusions 358

5.2.1 Sensibilité au climat des essences tempérées sur de vastes gradients écologiques et temporels 358

5.2.2 Influence de la stratégie d'échantillonnage et amélioration de la méthodologie d'évaluation des relations-cerne-climat 360

5.3 Perspectives suggérées 361

5.1 RAPPEL DES OBJECTIFS

Rappelons tout d'abord que ce travail de thèse s'est appuyé sur les concepts de base et les techniques « classiques » d'analyse de données de la dendroécologie.

Les dérives climatiques observées au cours du siècle dernier sont une source d'inquiétude croissante puisqu'elles menacent d'affecter considérablement le développement et la survie des espèces végétales. Au niveau forestier, il apparaît nécessaire d'améliorer nos connaissances sur l'autécologie des essences afin d'anticiper au mieux leurs réponses aux changements globaux (Lindner et al., 2010). En Europe, la forte hétérogénéité spatiale des instabilités climatiques (Giorgi et al., 2004a ; Giorgi et al., 2004b) confirment l'intérêt des analyses à vastes échelles spatiale et temporelle afin (i) de comprendre la sensibilité moyenne de la croissance radiale au climat pour une gamme large de conditions écologiques, et (ii) d'estimer l'impact différentiel des dérives climatiques sur cette sensibilité. Bien que des travaux dendroécologiques aient déjà été publiés en contexte tempéré, ces études étaient limitées soit dans l'espace (gradients écologiques restreints) soit dans le temps (analyse de la variabilité spatiale uniquement), et ne permettent pas d'avoir une vision globale de la réponse d'une essence aux variations spatio-temporelles du climat. De plus, ces analyses sont souvent monospécifiques, et n'étudient pas directement la capacité différentielle des essences à faire face aux changements environnementaux.

Comme la largeur de cerne est la résultante des effets des caractéristiques environnementales sur les processus physiologiques de l'arbre, les chronologies brutes individuelles contiennent de nombreux signaux, parmi lesquels certains sont considérés comme du bruit selon l'objectif de l'analyse scientifique. En dendroécologie, l'une des étapes clef est l'extraction du signal objectif parmi l'ensemble des signaux *via* des procédures de standardisation des séries et de calcul d'une chronologie moyenne de croissance. Le signal contenu dans cette chronologie moyenne est par la suite confronté aux séries climatiques pour estimer l'effet des variations interannuelles du climat sur la croissance radiale. L'étude de l'instabilité spatio-temporelle de la sensibilité au climat, de sa variation entre essences et selon les conditions écologiques locales implique le passage d'une analyse ponctuelle à une analyse comparative entre de multiples fonctions de réponse ou de corrélation. Cette nouvelle stratégie d'analyse nécessite de s'assurer que les tendances mises en évidence dans les corrélations cerne-climat soient effectives, c'est-à-dire qu'elles traduisent une réalité biologique, et non relatives à des erreurs d'estimation. En d'autres termes, elle nécessite de minimiser l'écart entre le signal théorique de la population échantillonnée et l'estimation de ce signal à partir d'un nombre fini d'individus carottés.

Deux principaux objectifs peuvent ainsi être distingués dans ce travail de thèse, chacun se déclinant en plusieurs points :

- **Objectif 1 – l'amélioration des connaissances sur l'autécologie des essences forestières européennes tempérées par** :
  - Une analyse sur de larges gradients écologiques (notamment climatiques) afin d'avoir une meilleure compréhension de la variation spatiale de la sensibilité au climat et de ses causes ;
  - Une analyse sur l'ensemble du 20ème siècle afin de mettre en évidence d'éventuelles dérives de la sensibilité dans le temps et d'en comprendre le déterminisme environnemental ;
  - Une analyse multispécifique sur les principales essences forestières européennes pour dégager des différences de comportements en lien avec des variations de traits fonctionnels ;
  - La prise en compte, quand cela est possible, des conditions écologiques locales qui pourraient fortement moduler la réponse des essences au climat et à son instabilité.
- **Objectif 2 – l'amélioration de l'estimation de la sensibilité au climat d'une population objective à partir d'un nombre fini d'individus échantillonnés par** :
  - Une analyse des conséquences des choix d'échantillonnage (nombre d'arbres par placettes, nombre de placettes par région climatiquement homogène, gamme de statuts sociaux) sur la justesse (i) du signal environnemental contenu dans la chronologie moyenne de croissance et (ii) des coefficients de corrélation *Bootstrap* (BCC) issus du calcul des fonctions de corrélation.
  - Une analyse multispécifique et multi-contexte visant à mettre en évidence d'éventuelles modulations de ces conséquences par des différences de traits écophysiologiques et de caractéristiques environnementales ;
  - Une analyse visant à distinguer et quantifier les différentes sources d'erreur de l'estimation d'un BCC (*i.e.* précision, dispersion et biais), avec à terme la proposition d'une nouvelle méthode d'évaluation des relations cerne-climat.

5.2 PRINCIPAUX RESULTATS ET CONCLUSIONS

5.2.1 SENSIBILITE AU CLIMAT DES ESSENCES TEMPEREES SUR DE VASTES GRADIENTS ECOLOGIQUES ET TEMPORELS

L'analyse multispécifique sur de vastes échelles spatiale et temporelle a confirmé les résultats des précédents travaux menés à échelles locales et/ou sur un nombre d'essences réduit. D'avril à septembre, la croissance radiale des essences est généralement limitée par le stress hydrique estival, *i.e.* des températures élevées et des précipitations faibles. La sensibilité à ce stress

est d'autant élevée que le climat est chaud et sec. Ainsi, dans les contextes les plus frais et humides, une inversion de la réponse est observée quelle que soit l'essence, avec des corrélations négatives pour les précipitations et positives pour les températures. Ainsi, durant la saison de végétation, les traits fonctionnels s'expriment au travers de différences de niveau de la réponse entre essences dans un contexte climatique donné, mais ne modulent ni le sens et ni l'intensité de la variation de cette réponse le long des gradients climatiques. Notons enfin que sous les climats les plus secs (méditerranéen montagnard), la réponse aux conditions estivales est d'autant plus forte que l'environnement est xérique, avec notamment une hausse de la fréquence et de l'intensité des années à croissance extrême avec la baisse de la disponibilité en eau du sol. De telles modulations de la réponse par la position des peuplements le long des gradients climatiques et, dans une moindre mesure par les conditions locales de sol, sont essentielles à considérer dans l'objectif d'une meilleure compréhension de l'impact des changements climatiques sur la croissance et la vitalité des essences forestières tempérées.

Les différences interspécifiques de la réponse au climat s'observent principalement en dehors de la saison de végétation, avec une discrimination forte entre les feuillus et les résineux. La croissance radiale des résineux (*A. alba*, *P. abies* et *Pinus* sp.) semble plutôt stimulée par des températures automnales et hivernales élevées (novembre, février à avril), alors que celle des feuillus (*Q. petraea* et *F. sylvatica*) dépend plus fortement des conditions thermiques du début de l'automne (septembre et octobre). Ces différences, stables le long des gradients climatiques, peuvent être reliées aux variations de traits fonctionnels. Par exemple, la réponse positive des résineux aux températures hivernales peut notamment être attribuée à la capacité de ces essences à maintenir une activité photosynthétique durant cette période de l'année. A l'inverse, la corrélation positive entre la largeur de cerne des feuillus et les températures automnales pourrait s'expliquer par un prolongement de la saison de végétation, conduisant à une production et un stockage plus importants de molécules carbonées qui seront remobilisées en début de saison de végétation suivante. Les différences interspécifiques pourraient aussi être expliquées par des variations de gammes climatiques couvertes. Les résineux sont échantillonnés dans des contextes généralement plus frais et humides que les feuillus (notamment *Q. petraea*), ce qui pourrait expliquer la plus moindre dépendance de la croissance de ces derniers aux conditions thermiques hivernales. Même si les mécanismes écophysiologiques sous-jacents semblent difficiles à appréhender, nos résultats mettent en avant l'importance d'une bonne connaissance de la réponse des espèces en dehors de la saison de végétation, les modifications climatiques durant cette période pouvant affecter fortement mais surtout différemment la vitalité des espèces.

Au cours du siècle dernier, de fortes instabilités climatiques et de la sensibilité au climat ont été observées, quels que soient l'essence et le contexte écologique. Cette homogénéité à large échelle spatiale tend à conclure que les facteurs environnementaux responsables de ces instabilités varient également de façon homogène sur de larges échelles. Cependant, notre analyse révèle que le synchronisme entre les variations de sensibilité et les variations climatiques est faible (automne, hiver, printemps) ou écophysiologiquement peu logique (été). En d'autres termes, il semblerait qu'en contexte tempéré, l'instabilité de la réponse au climat soit très peu dépendante des variations climatiques. Plusieurs explications peuvent être avancées : (i) la non prise en compte de facteurs environnementaux dans les analyses dendroécologiques, tels que la variation dans le

temps du CO_2 et des dépôts azotés ; (ii) l'effet du vieillissement biologique ; ou encore (iii) l'effet des évolutions progressives de la gestion sylvicole. Si l'approche dendroécologique semble pertinente pour mettre en évidence des dérives temporelles de la sensibilité des essences au climat, nos résultats questionnent sur sa capacité à comprendre les causes environnementales et physiologiques responsables de ces dérives.

5.2.2 INFLUENCE DE LA STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE ET AMELIORATION DE LA METHODOLOGIE D'EVALUATION DES RELATIONS-CERNE-CLIMAT

Notre analyse a révélé que les choix d'échantillonnage pouvaient avoir de fortes conséquences sur l'estimation du signal contenu dans la chronologie moyenne de croissance et des relations cerne-climat. La baisse de la taille *N* de l'échantillon utilisé pour établir la chronologie moyenne de croissance conduit à une moindre réduction de la force des signaux parasites qui bruitent le signal objectif. Cela induit une hausse artificielle de la variance de la chronologie moyenne. La variance du bruit étant par définition indépendante de celle des séries climatiques, sa hausse conduit à une **sous-estimation de la force des corrélations cerne-climat** lorsque la chronologie moyenne est confrontée aux séries climatiques. Ce résultat confirme par ailleurs que le signal environnemental commun à tous les arbres de l'échantillon correspond aux variations inter-annuelles à large échelle spatiale des conditions de croissance, telles que celles du climat. Dans le cas complexe d'une chronologie moyenne établie à partir de *t* arbres carottés dans *p* placettes ($N=p\times t$), la baisse de *p* est plus préjudiciable à la justesse de l'estimation des relations-cerne climat que la baisse de *t*.

La **première** et principale conséquence de cette baisse systématique des coefficients de corrélation *Bootstrap* (BCC) avec la baisse de *N* est une sous-estimation du rôle des variations climatiques interannuelles sur la largeur de cerne. La **seconde** conséquence est une mauvaise estimation de la significativité des BCC, la baisse de *N* augmentant le risque d'estimer des corrélations non-significatives qui le sont pourtant à l'échelle de la population. La **troisième** conséquence est que des fonctions de réponse ou de corrélation établies à partir d'échantillons de tailles variables ne peuvent pas directement être comparées. Conduire des analyses dendroécologiques sur un échantillon de faible taille implique deux conséquences supplémentaires. La première concerne un potentiel biais d'échantillonnage ; un nombre réduit d'arbres carottés de permettant pas de couvrir la variabilité interne de la population objective, il est probable que les caractéristiques de la population échantillonnée soient sensiblement différentes de celles de la population objective. Le signal à estimer (*i.e.* le signal de la population objective) est alors différent du signal estimable (*i.e.* le signal de la population échantillonnée). La seconde conséquence concerne le poids de chaque arbre dans le signal de la chronologie moyenne ; à un effectif faible correspond généralement un signal non-saturé, c'est-à-dire un signal sensible au retrait ou à la substitution d'un arbre dans l'échantillon, conduisant ainsi à une forte instabilité des corrélations cerne-climat. Dans un tel cas, l'universalité des relations mises en évidence est à remettre en question.

Notre analyse a également révélé que, pour un protocole d'échantillonnage donné, la justesse de la chronologie moyenne et des relations cerne-climat variait selon l'essence et le contexte écologique. Le signal environnemental commun est plus justement estimé pour les essences héliophiles et en contexte limitant, car la part de variabilité de la croissance commune aux individus échantillonnés est plus forte. La force des signaux parasites (bruit) étant par conséquent plus faible, le nombre d'individus à échantillonner pour atteindre une qualité d'estimation donnée diminue. Une qualité d'estimation dépendante des traits fonctionnels des essences et de la limitation environnementale peut impliquer une confusion entre la variation réelle de la réponse des populations au climat et les conséquences des biais d'échantillonnage (taille et représentativité) dans l'interprétation des résultats. Le niveau « acceptable » des biais d'échantillonnage dépendant du contexte et des objectifs de l'étude, nous ne proposerons pas ici de seuils minimum d'arbres et/ou de placettes à échantillonner ; le lecteur est invité à se référer aux articles [6] à [8] pour avoir une idée précise de l'évolution de la magnitude des biais avec la baisse de *N* (**chapitres 4.3.2 à 4.3.4**).

Enfin, pour remédier partiellement à ces biais d'estimation des BCC relatifs à la taille et à la représentativité de l'échantillon, une amélioration de la méthodologie « classique » d'évaluation des relations cerne-climat a été proposée : la **fonction de corrélation multiple**. Cette méthode est fondée sur le calcul successif de *k* fonctions de corrélation issues de *k* sous-échantillons obtenus par une procédure de ré-échantillonnage des arbres avec remise. Cette procédure permet d'estimer la robustesse (*i.e.* la dispersion) des coefficients de corrélation à la substitution d'un des arbres de l'échantillon. Une approche par simulation a également permis de mettre en évidence que le biais d'estimation des BCC lié à la taille de l'échantillon était équivalent à $\sqrt{EPS}$. Lors du calcul de la **fonction de corrélation multiple**, les BCC sont donc corrigés par le facteur $1/\sqrt{EPS}$ afin de compenser la hausse artificielle de la variance de la chronologie moyenne liée à une réduction de *N*. Cette méthode permet également de repérer les BCC « faussement » significatifs (les faux positifs) ou « faussement » non-significatifs (les faux négatifs) et de pouvoir ainsi conclure au caractère significatif ou non-significatif des corrélations à l'échelle de la population.

5.3 PERSPECTIVES SUGGEREES

La diversité des résultats obtenus dans ce travail de thèse appellerait à prolonger les recherches dans de nombreux champs, aussi bien pour le volet autécologie des essences et impact des changements climatiques, que pour le volet méthodologique. Nous pensons entre autres à :

- Une analyse plus approfondie des variations de sensibilité au climat selon la taille et le statut social, et aux modulations de ces différences par le contexte écologique et les traits fonctionnels des essences. Notre analyse sur les placettes du RENECOFOR (article [5]) n'a permis de couvrir qu'une gamme restreinte de statuts sociaux et de diamètres (*i.e.* dominants et co-dominants), et il serait intéressant d'élargir cette analyse aux arbres dominés pour avoir un spectre complet des sensibilités qu'il est possible de rencontrer au sein d'un peuplement forestier. Pour les essences sciaphiles notamment, l'atténuation de la sensibilité aux conditions hydriques estivales pour les individus les plus dominés semble

un atout majeur pour atténuer l'effet des changements climatiques sur la croissance des arbres. Rappelons ici que les différences de sensibilité entre les classes de diamètre dans l'article [5] ont été attribuées à la stratification de la canopée ; cette hypothèse a été formulée à partir de la littérature mais n'a pas pu être vérifiée, du fait de l'absence de données de hauteur pour les placettes du RENECOFOR ;

- Une étude de l'effet de la composition du peuplement (*e.g.* pur, mélange, proportion de chacune des essences présentes) sur la sensibilité au climat, en lien avec une accessibilité différentielle aux ressources selon les caractéristiques des arbres voisins (espèce, taille, distance). Le présent travail a fourni quelques résultats qui tendent à conclure que les peuplements mélangés pourraient atténuer l'intensité du stress hydrique estival, mais pour *Abies alba* uniquement. Si tel est le cas, l'impact des changements climatiques sur la croissance et la vitalité de certaines essences forestières pourrait être limité par des consignes de gestion visant à promouvoir des peuplements mélangés. La stabilité de cet effet « mélange » pourrait être analysée le long de gradients écologiques, afin de tester l'hypothèse d'un intérêt croissant de pousser en mélange avec l'augmentation de la contrainte environnementale ;

- Une analyse de la dynamique de résilience de la croissance après un évènement climatique extrême, les modèles prédisant une hausse de leurs fréquences et intensités. La modélisation de l'impact immédiat d'une sécheresse ou d'une canicule estivale ainsi que de ses arrière-effets sur la largeur de cerne fournirait de précieux renseignements sur la fréquence et l'intensité maximales d'évènements que les essences pourraient tolérer avant de présenter des signes de dépérissement. De plus, la mise en évidence de dynamiques de résilience propres à chaque essence permettrait de mieux appréhender l'impact des changements climatiques sur leur compétitivité respective et ainsi sur la dynamique de la végétation arborescente, notamment en peuplements mélangés ;

- Elargir des conditions écologiques couvertes. En effet, dans ce travail, la concaténation de nombreux jeux de données a permis de couvrir des gradients climatiques larges. Malgré cela, les conditions pédologiques, jouant pourtant un rôle essentiel dans la sensibilité au climat, ont été relativement homogènes ; *e.g.* des sols profonds et riches dans la moitié nord de la France, des sols assez superficiels aux pH majoritairement compris entre 3,5 et 5,5 dans le Massif des Vosges. Tester l'interaction entre le type de climat et le type de sol sur de vastes échelles spatiales améliorerait notre compréhension du rôle du sol dans la réponse au climat. A ce titre, pour *Abies alba*, l'agrégation des jeux de données des massifs des Vosges (PP, PM, FLB_07 ; **cf. chapitre 2.1**) et du Jura (DB) permettrait de couvrir des gammes climatiques très proches mais pour des conditions édaphiques variées, avec un contexte acide dans les Vosges et basique dans le Jura ;

- Un approfondissement de la quantification des instabilités temporelles de la sensibilité au climat et de la recherche des causes. La magnitude de ces instabilités par rapport aux instabilités spatiales questionne sur les raisons d'un tel déséquilibre spatio-temporel ; rappelons ici qu'une variation de température d'1 °C dans le temps peut induire des variations des coefficients de corrélation cerne-climat parfois 100 fois plus fortes qu'une

même variation dans l'espace. L'approche dendroécologique (construction d'une chronologie moyenne et calcul des fonctions de corrélation) montre peut être ici ses limites. En effet, malgré les procédures de traitement des signaux contenus dans les chronologies individuelles, les résultats de ce travail laissent penser que le signal supposé environnemental de la chronologie moyenne de croissance contiendrait d'autres signaux dont les fréquences seraient proches de celles des tendances climatiques (effet « âge », intensification progressive de la gestion, etc.). L'analyse de l'effet des changements climatiques sur la croissance des arbres pourrait nécessiter l'emploi de nouvelles méthodes d'analyse des données qui permettraient de quantifier plus précisément le poids des facteurs biotiques (effet « âge », composition du peuplement) et abiotiques (températures, précipitations, CO_2, caractéristiques du sol). L'approche dendroécologique montre également ses limites dans la complexité de l'analyse des sorties des fonctions de réponse ou de corrélation lorsque de nombreux gradients sont croisés (essence × température × précipitation × date × composition du peuplement). Il pourrait être par exemple suggéré d'utiliser les forêts d'arbres aléatoires de Breiman (Breiman, 1996, 2001a, 2001b). Nous renvoyons le lecteur à ces articles pour une présentation détaillée de la méthode qui possède un certain nombre d'avantages : (1) cette approche non-paramétrique ne fait pas d'hypothèses *a priori* sur la forme de la réponse à un facteur et permet donc de mettre en évidence des effets non-linéaires des variables environnementales sur la croissance ainsi que des effets « seuil » ; (2) cette technique permet de travailler à l'échelle de l'individu et donc de tester des variabilités de réponse inter-arbre au sein d'une population ; (3) les analyses peuvent être conduites sur les largeurs ou les surfaces de cerne puisque des effets « âge » et « date » peuvent être intégrées comme variables explicatives. Les sorties de tels modèles peuvent ainsi être plus « parlantes » que celles des modèles dendroécologiques qui portent sur des indices de croissance ; (4) des régresseurs qualitatifs et quantitatifs peuvent être introduits dans les analyses ; (5) cette approche intègre également la possibilité d'interactions multiples entre les régresseurs ; cependant, ces interactions sont contenues dans les effets marginaux de chaque variable et ne peuvent pas être ni visualisées ni quantifiées individuellement ; (6) la modélisation intègre également des procédures *Bootstrap* qui permettent à chaque étape de tester la validité des modèles et des prédictions ; (7) enfin, ces modèles non-paramétriques peuvent être utilisés pour prédire la réponse de la croissance dans le futur. Durant ce travail de thèse des essais ont été conduits sur les données disponibles dans le Massif des Vosges. La **Figure 5.1** présente un exemple de résultats obtenus avec cette technique pour *Abies alba* et sur la période 1960-2008 (période pour laquelle des données de CO_2 sont disponibles).

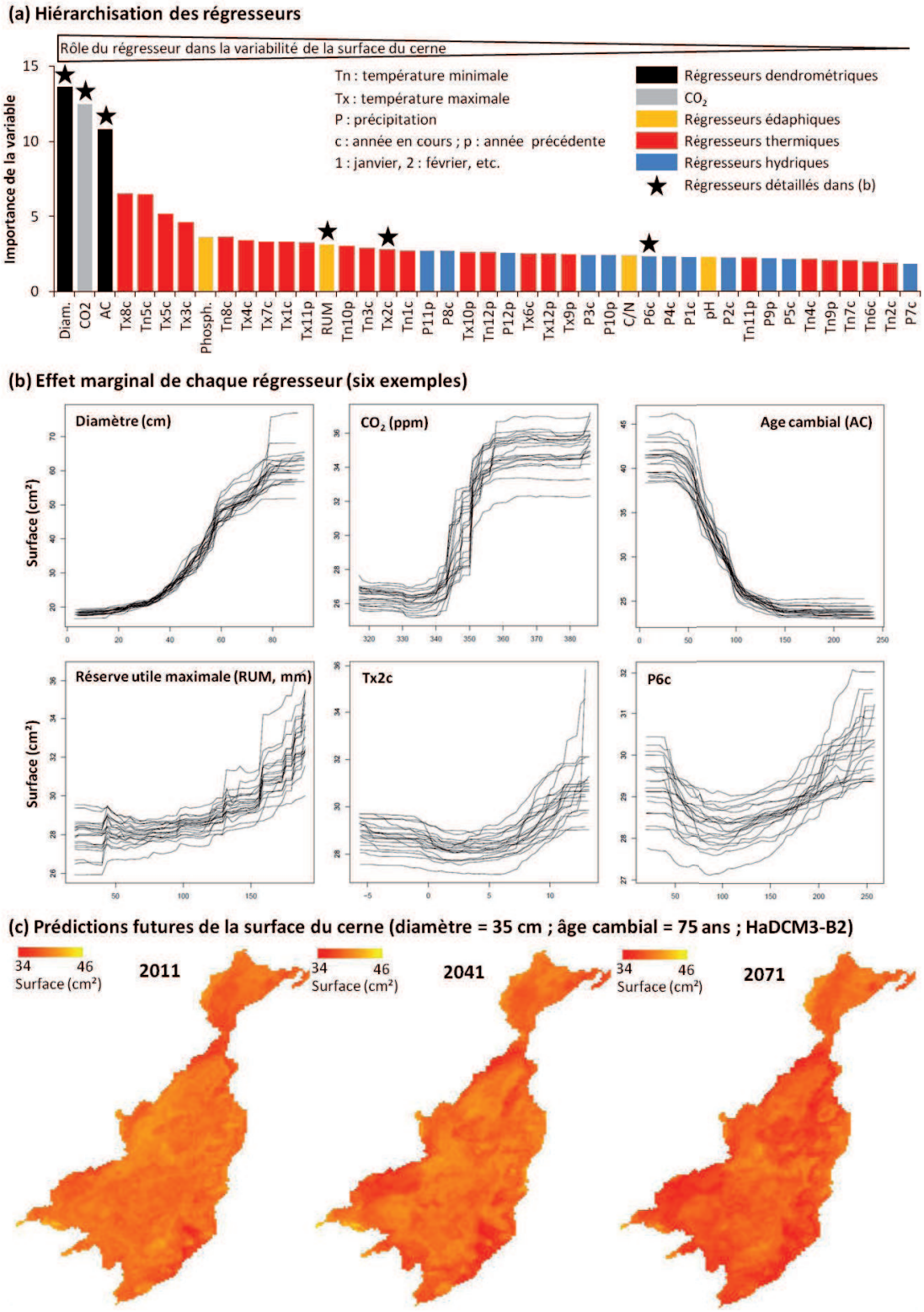

(a) Hiérarchisation des régresseurs
Rôle du régresseur dans la variabilité de la surface du cerne
Importance de la variable
Tn : température minimale
Tx : température maximale
P : précipitation
c : année en cours ; p : année précédente
1 : janvier, 2 : février, etc.
Régresseurs dendrométriques
CO2
Régresseurs édaphiques
Régresseurs thermiques
Régresseurs hydriques
Régresseurs détaillés dans (b)
Diam. CO2 AC Tx8c Tn5c Tx5c Tx3c Phosph. Tn8c Tx4c Tx7c Tx1c Tx11p RUM Tn10p Tn3c Tx2c Tn1c P11p P8c Tx10p Tn12p P12p Tx6c Tx12p Tx9p P3c P10p C/N P6c P4c P1c pH P2c Tn11p P9p P5c Tn4c Tn9p Tn7c Tn6c Tn2c P7c
(b) Effet marginal de chaque régresseur (six exemples)
Diamètre (cm)
CO2 (ppm)
Age cambial (AC)
Réserve utile maximale (RUM, mm)
Tx2c
P6c
Surface (cm²)
(c) Prédictions futures de la surface du cerne (diamètre = 35 cm ; âge cambial = 75 ans ; HaDCM3-B2)
34 46
Surface (cm²)
2011
2041
2071

Figure 5.1 (page précédente) : Exemple de résultats obtenus sur le déterminisme de la surface du cerne (cm²) avec la technique des forêts aléatoires de Breiman *(*Abies alba*, Massif des Vosges, période 1960-2008,* n *= 460 arbres répartis sur l'ensemble du massif dans 149 placettes, 20 simulations).* ***(a)*** *Classement des régresseurs selon leur « importance » dans le modèle ; l'importance d'un régresseur est mesurée par la hausse de l'erreur de prédiction du modèle si ce régresseur n'est pas pris en compte (plus l'erreur augmente, plus le régresseur est explicatif, plus son importance est élevée).* ***(b)*** *L'effet marginal de chaque régresseur (*i.e. *son effet propre + l'effet des interactions avec les autres régresseurs) peut être analysé ; par exemple, la surface du cerne diminue avec l'âge cambial et augmente avec le diamètre et le CO_2, avec un seuil à 350 ppm.* ***(c)*** *Le modèle peut ensuite être utilisé pour prédire la surface de cerne dans le futur selon les scénarii climatiques. Dans l'exemple, nous avons retenu le scénario HaDCM3-B2, fixé l'âge cambial à 75 ans et le diamètre à 35 cm. Les données climatiques utilisées proviennent du CRU (Mitchell et al., 2004) ; leur niveau moyen a été corrigé par le modèle AURELHY (Bénichou et Le Breton, 1987). Pour plus de détails sur la technique des forêts d'arbres aléatoires de Breiman, nous renvoyons le lecteur vers les articles cités dans le texte.*

- L'approche dendroécologique est très couramment utilisée pour quantifier les relations entre la croissance des arbres et leur environnement. La plupart des stratégies d'échantillonnage consiste à prélever une carotte par arbre pour construire la chronologie moyenne de croissance. Notre travail a en effet montré que la substitution d'une chronologie individuelle de croissance par une autre pouvait engendrer une modification du signal de la chronologie moyenne, notamment pour les petits échantillons. Cette analyse de la saturation du signal pourrait être réfléchie en termes de substitution d'un rayon pour un ou plusieurs arbres de l'échantillon. La croissance radiale n'étant pas homogène sur l'ensemble de la circonférence, il serait intéressant de savoir si la croissance de l'arbre peut être estimée de façon fiable à partir d'une série unique de largeurs de cerne. En d'autres termes, il s'agirait d'analyser la stabilité circonférentielle des signaux contenus dans les séries afin de connaître la sensibilité du signal de la chronologie moyenne à l'orientation du carottage. A ce titre, une ébauche d'analyse menée au cours de cette thèse a révélé que, même si elles étaient ponctuelles, de fortes différences pouvaient être observées entre les séries de largeurs de cerne selon le rayon choisi. La **Figure 5.2** présente le cas d'un peuplement pur et régulier de *Picea abies* établi dans le Massif des Vosges. **Trois** arbres dominants ont été abattus, nous permettant de disposer de **quatre** chronologies de largeurs de cerne par arbre. Cette figure montre les différentes chronologies moyennes de largeurs de cerne obtenues à partir des 64 combinaisons de rayons possibles (1 rayon par arbre) ; la chronologie noire a été obtenue en moyennant les 3×4 rayons. Même si le comportement de croissance général semble pouvoir être correctement estimé quel que soit le rayon choisi, des différences fortes peuvent être observées notamment après 1990. L'étude des conséquences de ces variations sur la stabilité du signal de la chronologie moyenne et des relations cerne-climat permettrait de tester encore plus finement l'universalité des résultats établis à partir d'un échantillon de *N* arbres carottés **une fois** (cas le plus fréquemment rencontré dans la littérature).

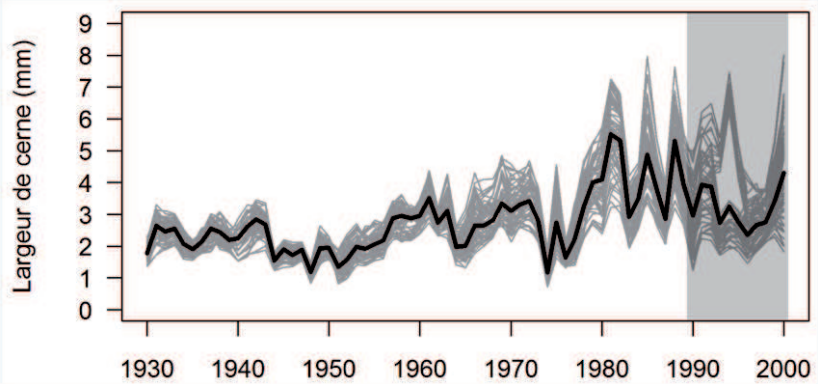


Figure 5.2 : Variabilité des chronologies moyennes de largeurs de cerne pour les 64 combinaisons possibles de rayons d'un peuplement régulier et pur de* Picea abies *dans le Massif des Vosges *(3 arbres dominants avec 4 rayons par arbre ; traits gris). Le trait noir représente la chronologie construire avec les 3×4 rayons. La zone grisée met en évidence la forte variabilité inter-chronologie observée depuis 1990.*

- Enfin, les résultats de ce travail de thèse sur le déterminisme environnemental de la croissance radiale des essences encouragent fortement à coupler ces analyses inter-annuelles de la croissance à des approches intra-annuelles de la mise en place du cerne. Le nombre d'études portant sur l'analyse du déterminisme de la formation du cerne au cours de l'année a fortement augmenté depuis cinq à dix ans, notamment avec le développement des techniques de récolte de micro-carottes (de Luis et al., 2011 ; Deslauriers et al., 2008 ; Gruber et al., 2010 ; Lupi et al., 2010 ; Rathgeber et al., 2011b ; Rossi et al., 2007). Le couplage d'approches à échelles de temps variées permettrait de mieux comprendre l'effet du climat et de ses variations au cours de l'année sur la xylogénèse, et affinerait les interprétations écophysiologiques des fonctions de corrélation.

6 REFERENCES

Abdul-Hamid, H., et Mencuccini, M. (2009). Age- and size-related changes in physiological characteristics and chemical composition of *Acer pseudoplatanus* and *Fraxinus excelsior* trees. Tree Physiology 29(1): 27-38.

Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T.L., et Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. Evolutionary Applications 1(1): 95-111.

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., et Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. Forest Ecology and Management 259(4): 660-684.

Aloni, R., et Zimmermann, M.H. (1983). The control of vessel size and density along the plant axis – a new hypothesis. Differentiation 24(3): 203-208.

Andreu-Hayles, L., Planells, O., Gutierrez, E., Muntan, E., Helle, G., Anchukaitis, K.J., et Schleser, G.H. (2011). Long tree-ring chronologies reveal 20th century increases in water-use efficiency but no enhancement of tree growth at five Iberian pine forests. Global Change Biology 17(6): 2095-2112.

Andreu, L., Gutiérrez, E., Macias, M., Ribas, M., Bosch, O., et Camarero, J.J. (2007). Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. Global Change Biology 13(4): 804-815.

Aranda, I., Gil, L., et Pardos, J.A. (2005). Seasonal changes in apparent hydraulic conductance and their implications for water use of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl) in South Europe. Plant Ecology 179(2): 155-167.

Arora, V.K., et Boer, G.J. (2010). Uncertainties in the 20th century carbon budget associated with land use change. Global Change Biology 16(12): 3327-3348.

Arrhenius, S. (1896). On the Influence of Carbonic Acid in the Air upon the Temperature of the Ground. Phil. Mag. Ser. 5(251): 237-276.

Aussenac, G. (2000). Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. Annals of Forest Science 57(3): 287-301.

Aussenac, G., et Ducrey, M. (1977). Bioclimatological studies in a broadleaf height stand (*Fagus sylvatica* L and *Quercus sessiliflora* Salisb). 1. Analysis of micro-climatical profiles and morphological leaf characteristics. Annals of Forest Science 34(4): 265-284.

Badeau, V., Dupouey, J.L., Becker, M., et Picard, J.F. (1995). Long-term growth trends of *Fagus sylvatica* L in northeastern France. A comparison between high and low density stands. International Journal of Ecology 16(5): 571-583.

Badeau, V., Dupouey, J.L., Cluzeau, C., et Drapier, J. (2005). Aires potentielles de répartition des essences forestières d'ici à 2100. Forêt-Entreprise 162: 25-29.

Barbaroux, C., et Bréda, N. (2002). Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. Tree Physiology 22(17): 1201-1210.

Barber, V.A., Juday, G.P., et Finney, B.P. (2000). Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. Nature 405: 668-673.

Bastien, Y., et Gauberville, C. (2011). Vocabulaire forestier - Écologie, gestion et conservation des espaces boisés. Institut pour le Développement Forestier. p. 608.

Battipaglia, G., De Micco, V., Brand, W.A., Linke, P., Aronne, G., Saurer, M., et Cherubini, P. (2010). Variations of vessel diameter and delta 13C in false rings of *Arbutus unedo* L. reflect different environmental conditions. New Phytologist 188(4): 1099-1112.

Becker, M. (1970). Transpiration and drought behaviour of some forest seedlings (*Abies alba* Mill., *Picea abies* (L.) Karsten., *Pinus nigra* Arn. ssp. *laricio* Poir., *Pinus strobus* L.). Annals of Forest Science 27(4): 401-420.

Becker, M. (1989). The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. Canadian Journal of Forest Research 19(9): 1110-1117.

Becker, M., Nieminen, T.M., et Gérémia, F. (1994). Short-term variations and long-term changes in oak productivity in Northeastern France - the role of climate and atmospheric CO2. Annals of Forest Science 51(5): 477-492.

Bénichou, P., et Le Breton, O. (1987). Taking account of topography to produce maps of rainfall zones: the Aurelhy method. Colloques de l'INRA(39).

Berger, A., et Tricot, C. (1992). The Greenhouse-effect. Surveys in Geophysics 13(6): 523-549.

Bergès, L. (1998). Variabilités individuelle et collective de la croissance et de la densité du bois de *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. en relation avec les facteurs écologiques. *Dans* Sciences Forestières. Ecole Nationale du Génie Rurale, des Eaux et des Forêts, Nancy (France). p. 391.

Bert, D. (1992). Influence du climat des facteurs stationnels et de la pollution sur la croissance et l'état sanitaire du Sapin pectiné (Abies alba Mill) dans le Jura. Etude phytoécologique et dendrochronologique. *Dans* Sciences du Bois Biologie Végétale et Forestière. Université de Nancy I, Nancy (France). p. 200 pages.

Bert, G.D. (1993). Impact of ecological factors, climatic stresses, and pollution on growth and health of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Jura mountains: an ecological and dendrochronological study. Acta Oecologica-International Journal of Ecology 14(2): 229-246.

Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrio-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.C., et Gégout, J.C. (2011). Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. Nature.

Biondi, F. (1997). Evolutionary and moving response functions in dendroclimatology. Dendrochronologia 15: 139-150.

Biondi, F., et Qeadan, F. (2008a). Removing the Tree-Ring Width Biological Trend Using Expected Basal Area Increment. *Dans* Fort Valley Experimental Forest - a Century of Research 1908-2008, Conference Proceedings. *Edité par* S. D. Olberding, and M. M. Moore. Us Dept Agr, Forest Serv Rocky Mt Forest & Range Exptl Stn, Ft Collins. pp. 124-131.

Biondi, F., et Qeadan, F. (2008b). A Theory-Driven Approach to Tree-Ring Standardization: Defining the Biological Trend from Expected Basal Area Increment. Tree-Ring Research 64(2): 81-96.

Biondi, F., et Waikul, K. (2004). DENDROCLIM2002: a C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. Computers & Geosciences 30(3): 303-311.

Blasing, T.J., Solomon, A.M., et Duvick, D.N. (1984). Response functions revisited. Tree-Ring Research 44: 1-15.

Boisvenue, C., et Running, S.W. (2006). Impacts of climate change on natural forest productivity - evidence since the middle of the 20th century. Global Change Biology 12(5): 862-882.

Boncina, A., Kadunc, A., et Robic, D. (2007). Effects of selective thinning on growth and development of beech (*Fagus sylvatica* L.) forest stands in south-eastern Slovenia. Annals of Forest Science 64(1): 47-57.

Bonn, S. (2000). Competition dynamics in mixed beech-oak stands and its modifications expected due to climate changes. Allgemeine Forst Und Jagdzeitung 171(5-6): 81-88.

Bontemps, J.-D. (2006). Évolution de la productivité des peuplements réguliers et monospécifiques de Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et de Chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) dans la moitié Nord de la France au cours du XXème siècle. *Dans* Sciences forestières. Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Nancy (France). p. 357.

Bontemps, J.D., et Esper, J. (2011). Statistical modelling and RCS detrending methods provide similar estimates of long-term trend in radial growth of common beech in north-eastern France. Dendrochronologia 29(2): 99-107.

Bontemps, J.D., Hervé, J.C., et Dhôte, J.F. (2009). Long-Term Changes in Forest Productivity: A Consistent Assessment in Even-Aged Stands. Forest Science 55(6): 549-564.

Bontemps, J.D., Hervé, J.C., duplat, P., et Dhôte, J.F. (2011a). Shifts in the height-related competitiveness of tree species following recent climate warming and implications for tree community composition: the case of common beech and sessile oak as predominant broadleaved species in Europe. Oikos (in press).

Bontemps, J.D., Herve, J.C., Leban, J.M., et Dhote, J.F. (2011b). Nitrogen footprint in a long-term observation of forest growth over the twentieth century. Trees-Structure and Function 25(2): 237-251.

Boucher, E., Begin, Y., et Arseneault, D. (2009). Hydro-climatic analysis of mechanical breakups reconstructed from tree-rings, Necopastic watershed, northern Quebec, Canada. Journal of Hydrology 375(3-4): 373-382.

Bouriaud, O., Breda, N., Dupouey, J.L., et Granier, A. (2005). Is ring width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech. Canadian Journal of Forest Research 35(12): 2920-2933.

Boyer, E.W., Howarth, R.W., Galloway, J.N., Dentener, F.J., Cleveland, C., Asner, G.P., Green, P., et Vorosmarty, C. (2004). Current nitrogen inputs to world regions. pp. 221-230.

Bréda, N. (1998). Dépérissement forestier en vallée du Rhin. Analyse rétrospective de la croissance radiale des chênes de la forêt domaniale de La Harth. INRA Centre de Recherches Forestières Unité d'Ecophysiologie Champenoux (FRA). Rapport scientifique, convention ONF/INRA. PUB9500029529111184. p.^pp. Number of 50.

Bréda, N., et Badeau, V. (2008). Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? Comptes Rendus Geoscience 340(9-10): 651-662.

Bréda, N., Huc, R., Granier, A., et Dreyer, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Annals of Forest Science 63(6): 625-644.

Breiman, L. (1996). Bagging predictors. Machine Learning 24(2): 123-140.

Breiman, L. (2001a). Random forests. Machine Learning 45(1): 5-32.

Breiman, L. (2001b). Statistical modeling: The two cultures. Statistical Science 16(3): 199-215.

Briffa, K.R., et Jones, P.D. (1990). Basic chronology statistics and assessment. *Dans* Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences. *Edité par* E.R. Cook, and L.A.E. Kairiukstis. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 137-152.

Briffa, K.R., Schweingruber, F.H., Jones, P.D., Osborn, T.J., Shiyatov, S.G., et Vaganov, E.A. (1998). Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes. Nature 391(6668): 678-682.

Bruschi, P. (2010). Geographical variation in morphology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. as related to drought stress. Plant Biosystems 144(2): 298-307.

Bunn, A.G. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). Dendrochronologia 26(2): 115-124.

Büntgen, U., Frank, D., Wilson, R., Carrer, M., et Urbinati, C. (2008). Testing for tree-ring divergence in the European Alps. Global Change Biology 14(10): 2443-2453.

Büntgen, U., Frank, D.C., Schmidhalter, M., Neuwirth, B., Seifert, M., et Esper, J. (2006). Growth/climate response shift in a long subalpine spruce chronology. Trees-Structure and Function 20(1): 99-110.

Büntgen, U., Tegel, W., Nicolussi, K., McCormick, M., Frank, D., Trouet, V., Kaplan, J.O., Herzig, F., Heussner, K.U., Wanner, H., Luterbacher, J., et Esper, J. (2011). 2500 Years of European Climate Variability and Human Susceptibility. Science 331(6017): 578-582.

Cailleret, M. (2011). Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné en Provence. *Dans* URFM – UR629 - INRA Avignon. Université Paul-Cézanne - Aix-Marseille III, Aix en Provence - Marseille. p. 160.

Cailleret, M., et Davi, H. (2011). Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. Trees-Structure and Function 25(2): 265-276.

Canfield, D.E., Glazer, A.N., et Falkowski, P.G. (2010). The Evolution and Future of Earth's Nitrogen Cycle. Science 330(6001): 192-196.

Carrer, M. (2011). Individualistic and Time-Varying Tree-Ring Growth to Climate Sensitivity. Plos One 6(7): e22813. doi: 22810.21371/journal.pone.0022813.

Carrer, M., Nola, P., Eduard, J.L., Motta, R., et Urbinati, C. (2007). Regional variability of climate-growth relationships in *Pinus cembra* high elevation forests in the Alps. Journal of Ecology 95(5): 1072-1083.

Carrer, M., Nola, P., Motta, R., et Urbinati, C. (2010). Contrasting tree-ring growth to climate responses of *Abies alba* toward the southern limit of its distribution area. Oikos 119(9): 1515-1525.

Carrer, M., et Urbinati, C. (2006). Long-term change in the sensitivity of tree-ring growth to climate forcing in *Larix decidua*. New Phytologist 170(4): 861-871.

Cedro, A., et Lamentowicz, M. (2011). Contrasting responses to environmental changes by pine (*Pinus sylvestris* L.) growing on peat and mineral soil: An example from a Polish Baltic bog. Dendrochronologia 29(4): 211-217.

Charru, M., Seynave, I., Morneau, F., et Bontemps, J.D. (2010). 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 260(5): 864-874.

Christophel, D., et Gordon, P. (2004). Genotypic control and environmental plasticity - foliar physiognomy and paleoecology. New Phytologist 161(2): 327-329.

Chuine, I. (2000). A unified model for budburst of trees. Journal of Theoretical Biology 207(3): 337-347.

Chuine, I., Morin, X., et Bugmann, H. (2010). Warming, Photoperiods, and Tree Phenology. Science 329(5989): 277-278.

Churkina, G., et Running, S.W. (1998). Contrasting climatic controls on the estimated productivity of global terrestrial biomes. Ecosystems 1(2): 206-215.

Cochard, H., Bréda, N., Granier, A., et Aussenac, G. (1992). Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q. pubescens* Willd, *Q. robur* L). Annals of Forest Science 49(3): 225-233.

Cochard, H., Lemoine, D., Améglio, T., et Granier, A. (2001). Mechanisms of xylem recovery from winter embolism in *Fagus sylvatica*. Tree Physiology 21(1): 27-33.

Cook, E.R. (1985). A time series analysis approach to tree ring standardization. *Dans* Faculty of the School of Renewable Natural Resources, University of Arizona. University of Arizona. p. 171.

Cook, E.R., et Kairiukstis, L.A.E. (1990). Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. p. 408.

Cook, E.R., et Peters, K. (1981). The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. Tree-Ring Research 41: 45-53.

Cooke, B.J., Miller, W.E., et Roland, J. (2003). Survivorship bias in Tree-Ring reconstructions of forest tent caterpillar outbreaks using trembling aspen. Tree-Ring Research 59(1): 29-36.

Cooke, J.E.K., et Weih, M. (2005). Nitrogen storage and seasonal nitrogen cycling in Populus: bridging molecular physiology and ecophysiology. New Phytologist 167(1): 19-30.

Cooper, C.F. (1986). Carbon-dioxide enhancement of tree growth at high elevations. Science 231(4740): 859-859.

Cruiziat, P., Cochard, H., et Améglio, T. (2002). Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. Annals of Forest Science 59: 723-752.

Cubasch, U., et Meehl, G.A. (2001). Projections of Future Climate Change. *Dans* Climate Change 2001: The Scientific Basis. *Edité par* J.T. Houghton, Y. Ding, D.J. Griggs, M. Noguer, P.J. Van

Der Linden, X. Dai, K. Maskell, and Johnson C.A. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 525-582.

Cuny, H., Rathgeber, C.B.K., Lebourgeois, F., Fortin, M., et Fournier, M. (2012). Scots pine, Norway spruce and silver fir developed distinct strategies in their intra-annual dynamics of cambial activity. Tree Physiology in press.

D'Arrigo, R., Wilson, R., et Jacoby, G. (2006). On the long-term context for late twentieth century warming. Journal of Geophysical Research-Atmospheres 111(D3).

D'Arrigo, R., Wilson, R., Liepert, B., et Cherubini, P. (2008). On the 'Divergence Problem' in Northern Forests: A review of the tree-ring evidence and possible causes. Global and Planetary Change 60(3-4): 289-305.

Daux, V., Edouard, J.L., Masson-Delmotte, V., Stievenard, M., Hoffmann, G., Pierre, M., Mestre, O., Danis, P.A., et Guibal, F. (2011). Can climate variations be inferred from tree-ring parameters and stable isotopes from *Larix decidua*? Juvenile effects, budmoth outbreaks, and divergence issue. Earth and Planetary Science Letters 309(3-4): 221-233.

Davi, H., Dufrêne, E., François, C., Le Maire, G., Loustau, D., Bosc, A., Rambal, S., Granier, A., et Moors, E. (2006). Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems. Agricultural and Forest Meteorology 141(1): 35-56.

Davis, M.B., Shaw, R.G., et Etterson, J.R. (2005). Evolutionary responses to changing climate. Ecology 86(7): 1704-1714.

De Luis, M., Novak, K., Cufar, K., et Raventos, J. (2009). Size mediated climate-growth relationships in *Pinus halepensis* and *Pinus pinea*. Trees-Structure and Function 23(5): 1065-1073.

de Luis, M., Novak, K., Raventos, J., Gricar, J., Prislan, P., et Cufar, K. (2011). Cambial activity, wood formation and sapling survival of Pinus halepensis exposed to different irrigation regimes. Forest Ecology and Management 262(8): 1630-1638.

de Vries, W., et Posch, M. (2011). Modelling the impact of nitrogen deposition, climate change and nutrient limitations on tree carbon sequestration in Europe for the period 1900-2050. Environmental Pollution 159(10): 2289-2299.

Delpierre, N., Dufrene, E., Soudani, K., Ulrich, E., Cecchini, S., Boe, J., et Francois, C. (2009a). Modelling interannual and spatial variability of leaf senescence for three deciduous tree species in France. Agricultural and Forest Meteorology 149(6-7): 938-948.

Delpierre, N., Soudani, K., Francois, C., Kostner, B., Pontailler, J.Y., Nikinmaa, E., Misson, L., Aubinet, M., Bernhofer, C., Granier, A., Grunwald, T., Heinesch, B., Longdoz, B., Ourcival, J.M., Rambal, S., Vesala, T., et Dufrene, E. (2009b). Exceptional carbon uptake in European forests during the warm spring of 2007: a data-model analysis. Global Change Biology 15(6): 1455-1474.

Delzon, S., et Loustau, D. (2005). Age-related decline in stand water use: sap flow and transpiration in a pine forest chronosequence. Agricultural and Forest Meteorology 129(3-4): 105-119.

Déqué, M. (2007). Frequency of precipitation and temperature extremes over France in an anthropogenic scenario: Model results and statistical correction according to observed values. Global and Planetary Change 57(1-2): 16-26.

Déqué, M., Jones, R.G., Wild, M., Giorgi, F., Christensen, J.H., Hassell, D.C., Vidale, P.L., Rockel, B., Jacob, D., Kjellstrom, E., de Castro, M., Kucharski, F., et van den Hurk, B. (2005). Global high resolution versus Limited Area Model climate change projections over Europe: quantifying confidence level from PRUDENCE results. Climate Dynamics 25(6): 653-670.

Deslauriers, A., Giovannelli, A., Rossi, S., Castro, G., Fragnelli, G., et Traversi, L. (2009). Intra-annual cambial activity and carbon availability in stem of poplar. Tree Physiology 29(10): 1223-1235.

Deslauriers, A., Rossi, S., Anfodillo, T., et Saracino, A. (2008). Cambial phenology, wood formation and temperature thresholds in two contrasting years at high altitude in southern Italy. Tree Physiology 28(6): 863-871.

Desplanque, C., Rolland, C., et Schweingruber, F.H. (1999). Influence of species and abiotic factors on extreme tree ring modulation: *Picea abies* and *Abies alba* in Tarentaise and Maurienne (French Alps). Trees-Structure and Function 13(4): 218-227.

Diaz, S., et Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends in Ecology & Evolution 16(11): 646-655.

Dittmar, C., et Elling, W. (1999). Radial growth of Norway spruce and European beech in relation to weather and altitude. Forstwissenschaftliches Centralblatt 118(4): 251-270.

Dittmar, C., Zech, W., et Elling, W. (2003). Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe - a dendroecological study. Forest Ecology and Management 173(1-3): 63-78.

Dolezal, J., Mazurek, P., et Klimesova, J. (2010). Oak decline in southern Moravia: the association between climate change and early and late wood formation in oaks. Preslia 82(3): 289-306.

Douglass, A.E. (1939). Typical site of trees producing the best crossdating. Tree-Ring Research 6(2): 10-11.

Dreyfus, P., Courdier, F., Bruno, E., et Ladier, J. (2007). 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 ». p.^pp. Number of 74 pages.

Driscoll, W.W., Wiles, G.C., D'Arrigo, R.D., et Wilmking, M. (2005). Divergent tree growth response to recent climatic warming, Lake Clark National Park and Preserve, Alaska. Geophysical Research Letters 32(20).

Drobyshev, I., Niklasson, M., Eggertsson, O., Linderson, H., et Sonesson, K. (2008). Influence of annual weather on growth of pedunculate oak in southern Sweden. Annals of Forest Science 65(5): 512-525.

Duplat, P. (1989). Indice de fertilité basé sur un modèle de croissance en hauteur. *Dans* Station forestières, production et qualité des bois: élements méthodologiques. *Edité par* M. Buffet, and D. Girault. Cemagref, Paris. pp. 51-71.

Duplat, P., et Tran-Ha, M. (1997). Modelling the dominant height growth of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl) in France. Inter-regional variability and effect of the recent period (1959-1993). Annals of Forest Science 54(7): 611-634.

Efron, B. (1979). 1977 Rietz lecture - Bootstrap methods - Another look at the jackknife. Annals of Statistics 7(1): 1-26.

Efron, B. (1983). Model selection and the bootstrap. Mathematical Social Sciences 5(2): 236-236.

Eilmann, B., Zweifel, R., Buchmann, N., Fonti, P., et Rigling, A. (2009). Drought-induced adaptation of the xylem in Scots pine and pubescent oak. Tree Physiology 29(8): 1011-1020.

Eilmann, B., Zweifel, R., Buchmann, N., Pannatier, E.G., et Rigling, A. (2011). Drought alters timing, quantity, and quality of wood formation in Scots pine. Journal of Experimental Botany 62(8): 2763-2771.

Elling, W., Dittmar, C., Pfaffelmoser, K., et Rotzer, T. (2009). Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. Forest Ecology and Management 257(4): 1175-1187.

Esper, J., Cook, E.R., Krusic, P.J., Peters, K., et Schweingruber, F.H. (2003). Tests of the RCS method for preserving low-frequency variability in long tree-ring chronologies. Tree-Ring Research 59(2): 81-98.

Etterson, J.R., et Shaw, R.G. (2001). Constraint to adaptive evolution in response to global warming. Science 294(5540): 151-154.

Fang, K.Y., Gou, X.H., Chen, F.H., Li, J.B., D'Arrigo, R., Cook, E., Yang, T., Liu, W.H., et Zhang, F. (2010). Tree growth and time-varying climate response along altitudinal transects in central China. European Journal of Forest Research 129(6): 1181-1189.

Fonti, P., Solomonoff, N., et Garcia-Gonzalez, I. (2007). Earlywood vessels of Castanea sativa record temperature before their formation. New Phytologist 173(3): 562-570.

Franceschini, T. (2012). Variations historiques et déterminisme climatique de la densité intracerne du bois et des dimensions transversales des trachéides de l'épicéa commun (*Picea abies* Karst. L.) au cours du XXème siècle. *Dans* Sciences forestières. Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement (AgroParisTech), Nancy (France).

Franceschini, T., Bontemps, J.D., Gelhaye, P., Rittie, D., Herve, J.C., Gegout, J.C., et Leban, J.M. (2010). Decreasing trend and fluctuations in the mean ring density of Norway spruce through the twentieth century. Annals of Forest Science 67(8).

Friedrichs, D.A., Büntgen, U., Frank, D.C., Esper, J., Neuwirth, B., et Loffler, J. (2009a). Complex climate controls on 20th century oak growth in Central-West Germany. Tree Physiology 29(1): 39-51.

Friedrichs, D.A., Trouet, V., Büntgen, U., Frank, D.C., Esper, J., Neuwirth, B., et Loffler, J. (2009b). Species-specific climate sensitivity of tree growth in Central-West Germany. Trees-Structure and Function 23(4): 729-739.

Fritts, H.C. (1971). Dendroclimatology and Dendroecology. Quaternary Research 1(4): 419-449.

Fritts, H.C. (1976). Tree rings and climate. Academic Press, London, New York, San Francisco. p. 567.

Galiano, L., Martinez-Vilalta, J., et Lloret, F. (2011). Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 yr after a drought episode. New Phytologist 190(3): 750-759.

Galloway, J.N., Dentener, F.J., Capone, D.G., Boyer, E.W., Howarth, R.W., Seitzinger, S.P., Asner, G.P., Cleveland, C.C., Green, P.A., Holland, E.A., Karl, D.M., Michaels, A.F., Porter, J.H.,

Townsend, A.R., et Vorosmarty, C.J. (2004). Nitrogen cycles: past, present, and future. Biogeochemistry 70(2): 153-226.

Garcia-Suarez, A.M., Butler, C.J., et Baillie, M.G.L. (2009). Climate signal in tree-ring chronologies in a temperate climate: A multi-species approach. Dendrochronologia 27(3): 183-198.

Garcia, O. (1992). Sampling for tree-ring analysis. *Dans* Integrating Forest Information Over Space and Time, Proceedings of the International IUFRO Conference. *Edité par* G. and Turner Wood, B., NUTECH Pty Ltd, Canberra, Australia. pp. 110-129.

Gea-Izquierdo, G., Cherubini, P., et Canellas, I. (2011). Tree-rings reflect the impact of climate change on *Quercus ilex* L. along a temperature gradient in Spain over the last 100 years. Forest Ecology and Management 262(9): 1807-1816.

Gedalof, Z., et Berg, A.A. (2010). Tree ring evidence for limited direct CO2 fertilization of forests over the 20th century. Global Biogeochemical Cycles 24.

Genet, H., Breda, N., et Dufrene, E. (2010). Age-related variation in carbon allocation at tree and stand scales in beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) using a chronosequence approach. Tree Physiology 30(2): 177-192.

Giorgi, F., Bi, X., et Pal, J.S. (2004a). Mean, interannual variability and trends in a regional climate change experiment over Europe. I. Present-day climate (1961-1990). Climate Dynamics 22(6-7): 733-756.

Giorgi, F., Bi, X.Q., et Pal, J. (2004b). Mean, interannual variability and trends in a regional climate change experiment over Europe. II: climate change scenarios (2071-2100). Climate Dynamics 23(7-8): 839-858.

Giorgi, F., et Lionello, P. (2008). Climate change projections for the Mediterranean region. Global and Planetary Change 63(2-3): 90-104.

Girardclos, O., Lambert, G., et Lavier, C. (1996). Oak tree-ring series from France between 4000 BC and 800 BC. Radiocarbon 1996: 751-768.

Goldberg, D.E. (1985). Effects of Soil-Ph, Competition, and Seed Predation on the Distributions of Two Tree Species. Ecology 66(2): 503-511.

Goldberg, D.E., et Barton, A.M. (1992). Patterns and Consequences of Interspecific Competition in Natural Communities - a Review of Field Experiments with Plants. American Naturalist 139(4): 771-801.

Goubanova, K., et Li, L. (2007). Extremes in temperature and precipitation around the Mediterranean basin in an ensemble of future climate scenario simulations. Global and Planetary Change 57(1-2): 27-42.

Granier, A., Breda, N., Biron, P., et Villette, S. (1999). A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. Ecological Modelling 116(2-3): 269-283.

Granier, A., Reichstein, M., Bréda, N., Janssens, I.A., Falge, E., Ciais, P., Grünwald, T., Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Facini, O., Grassi, G., Heinesch, B., Ilvesniemi, H., Keronen, P., Knohl, A., Köstner, B., Lagergren, F., Lindroth, A., Longdoz, B., Loustau, D., Mateus, J., Montagnani, L., Nys, C., et Moors, E. (2007). Evidence for soil water control on

carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. Agricultural and Forest Meteorology 143(1/2): 123-145.

Gray, B.M., Wigley, T.M.L., et Pilcher, J.R. (1981). Statistical significance and reproducibility of tree-ring response functions. Tree-Ring Research 41: 21-35.

Green, P.A., Vorosmarty, C.J., Meybeck, M., Galloway, J.N., Peterson, B.J., et Boyer, E.W. (2004). Pre-industrial and contemporary fluxes of nitrogen through rivers: a global assessment based on typology. Biogeochemistry 68(1): 71-105.

Gruber, A., Pirkebner, D., Oberhuber, W., et Wieser, G. (2011). Spatial and seasonal variations in mobile carbohydrates in Pinus cembra in the timberline ecotone of the Central Austrian Alps. European Journal of Forest Research 130(2): 173-179.

Gruber, A., Strobl, S., Veit, B., et Oberhuber, W. (2010). Impact of drought on the temporal dynamics of wood formation in *Pinus sylvestris*. Tree Physiology 30(4): 490-501.

Guehl, J.M. (1985). Comparative study of the winter photosynthetic potential of three evergreen conifers of the temperate zone (*Pseudotsuga menziesii* Mirb., *Abies alba* Mill. and *Picea excelsa* Link.). Annals of Forest Science 42(1): 23-38.

Guiot, J. (1991). The bootstrapped response function. Tree-Ring Research 51: 39-41.

Gunnarson, B.E., Linderholm, H.W., et Moberg, A. (2011). Improving a tree-ring reconstruction from west-central Scandinavia: 900 years of warm-season temperatures. Climate Dynamics 36(1-2): 97-108.

Gutiérrez, E. (1988). Dendroecological study of *Fagus sylvatica* L. in the Montseny mountains (Spain). Acta Oecologica, Oecologica Plantarum 9(3): 301-309.

Helama, S., Laanelaid, A., Raisio, J., et Tuomenvirta, H. (2009). Oak decline in Helsinki portrayed by tree-rings, climate and soil data. Plant and Soil 319(1-2): 163-174.

Holmes, R.L. (1983). Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. Tree-Ring Research 43: 69-78.

Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? Trends in Ecology & Evolution 15(2): 56-61.

Hughes, M.K., Kelly, P.M., Pilcher, J.R., et LaMarche, V.C., Jr. (1982). Climate from tree rings. *Dans* Climate from tree rings. Cambridge University Press. p. vii + 223 pp.

Hughes, M.K., Swetnam, T.W., et Diaz, H.F. (eds). (2011). Dendroclimatology - Progress and Prospects, New York. p. 365

Hurteau, M., Zald, H., et North, M. (2007). Species-specific response to climate reconstruction in upper-elevation mixed-conifer forests of the western Sierra Nevada, California. Canadian Journal of Forest Research 37(9): 1681-1691.

Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. Ecology 22: 415-427.

International Panel on Climate Change, I.P.C.C. (2007). Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Cambridge University Press. p.^pp. Number of.

Jacoby, G.C., et D'Arrigo, R.D. (1997). Tree rings, carbon dioxide, and climatic change. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 94(16): 8350-8353.

Jonard, M., Misson, L., et Ponette, Q. (2006). Long-term thinning effects on the forest floor and the foliar nutrient status of Norway spruce stands in the Belgian Ardennes. Canadian Journal of Forest Research 36(10): 2684-2695.

Jump, A.S., Hunt, J.M., et Peñuelas, J. (2006). Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. Global Change Biology 12(11): 2163-2174.

Jump, A.S., et Penuelas, J. (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. Ecology Letters 8(9): 1010-1020.

Keeling, C.D., Bacastow, R.B., Bainbridge, A.E., Ekdahl, C.A., Guenther, P.R., Waterman, L.S., et Chin, J.F.S. (1976). Atmospheric carbon-dioxide variations at Maula Loa observatory, Hawaii. Tellus 28(6): 538-551.

Keenan, T., Serra, J.M., Lloret, F., Ninyerola, M., et Sabate, S. (2011). Predicting the future of forests in the Mediterranean under climate change, with niche- and process-based models: CO2 matters! Global Change Biology 17(1): 565-579.

Kelly, P.M., Leuschner, H.H., Briffa, K.R., et Harris, I.C. (2002). The climatic interpretation of pan-European signature years in oak ring-width series. Holocene 12(6): 689-694.

Kelly, P.M., Munro, M.A.R., Hughes, M.K., et Goodess, C.M. (1989). Climate and signature years in west European oaks. Nature 340(6228): 57-60.

Kharuk, V.I., Im, S.T., Dvinskaya, M.L., et Ranson, K.J. (2010a). Climate-induced mountain tree-line evolution in southern Siberia. Scandinavian Journal of Forest Research 25(5): 446-454.

Kharuk, V.I., Ranson, K.J., Im, S.T., et Vdovin, A.S. (2010b). Spatial distribution and temporal dynamics of high-elevation forest stands in southern Siberia. Global Ecology and Biogeography 19(6): 822-830.

Köcher, P., Gebauer, T., Horna, V., et Leuschner, C. (2009). Leaf water status and stem xylem flux in relation to soil drought in five temperate broad-leaved tree species with contrasting water use strategies. Annals of Forest Science 66(1).

Kohler, M., Sohn, J., Nagele, G., et Bauhus, J. (2010). Can drought tolerance of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) be increased through thinning? European Journal of Forest Research 129(6): 1109-1118.

Korner, C., et Basler, D. (2010a). Phenology Under Global Warming. Science 327(5972): 1461-1462.

Korner, C., et Basler, D. (2010b). Warming, Photoperiods, and Tree Phenology Response. Science 329(5989): 278-278.

Kreuzwieser, J., et Gessler, A. (2010). Global climate change and tree nutrition: influence of water availability. Tree Physiology 30(9): 1221-1234.

Lamarche, V.C., Graybill, D.A., Fritts, H.C., et Rose, M.R. (1984). Increasing atmospheric carbon-dioxide - tree-ring evidence for growth enhancement in natural vegetation. Science 225(4666): 1019-1021.

Lambert, G.e.a. (1996). French regional oak chronologies spanning more than 1000 years. Radiocarbon 1996: 821-832.

Leal, S., Eamus, D., Grabner, M., Wimmer, R., et Cherubini, P. (2008). Tree rings of *Pinus nigra* from the Vienna basin region (Austria) show evidence of change in climatic sensitivity in the late 20th century. Canadian Journal of Forest Research 38(4): 744-759.

Lebourgeois, F. (1995). Etude dendroécologique et écophysiologique du pin laricio de Corse (*Pinus nigra* Arnold ssp *laricio* Poiret var *corsicana*) en région Pays de la Loire. *Dans* Université de Paris Sud Orsay. p. 209.

Lebourgeois, F. (1997). RENECOFOR - Etude dendrochronologique des 102 peuplements du réseau. 2-84207-075. p.^pp. Number of.

Lebourgeois, F. (2005). Approche dendroécologique de la sensibilité du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) au climat en France et en Europe. Revue Forestière Française 57(1): 33-50.

Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., et Granier, A. (2005). Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). Trees-Structure and Function 19(4): 385-401.

Lebourgeois, F., et Mérian, P. (2011). Has sensitivity of forest species to climate changed in the 20th century? Revue Forestière Française 63(1): 17-32.

Lebourgeois, F., Mérian, P., Courdier, F., Ladier, J., et Dreyfus, P. (2011). Instability of climate signal in tree-ring width in Mediterranean mountains: a multi-species analysis. Trees-Structure and Function.

Lebourgeois, F., et Piedallu, C. (2005). Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière à partir d'indices bioclimatiques. Revue Forestière Française 57(4): 331-356.

Lebourgeois, F., Pierrat, J.-C., Perez, V., Piedallu, C., Cecchini, S., et Ulrich, E. (2008). Déterminisme de la phénologie des forêts tempérées françaises : étude sur les peuplements du réseau Renecofor. Revue Forestière Française 60(3): 323-343.

Lebourgeois, F., Pierrat, J.C., Perez, V., Piedallu, C., Cecchini, S., et Ulrich, E. (2010a). Simulating phenological shifts in French temperate forests under two climatic change scenarios and four driving global circulation models. International Journal of Biometeorology 54(5): 563-581.

Lebourgeois, F., Rathgeber, C.B.K., et Ulrich, E. (2010b). Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). Journal of Vegetation Science 21(2): 364-376.

Lemoine, D., Jacquemin, S., et Granier, A. (2002). Beech (*Fagus sylvatica* L.) branches show acclimation of xylem anatomy and hydraulic properties to increased light after thinning. Annals of Forest Science 59(7): 761-766.

Lenoir, J. (2008). Impacts d'un réchauffement rapide du climat sur la distribution des espèces végétales forestières le long du gradient d'altitude. *Dans* Sciences forestières. Ecole Nationale du Génie Rurale, des Eaux et des Forêts, Nancy (France). p. 282.

Lenoir, J., Gegout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., et Brisse, H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. Science 320(5884): 1768-1771.

Leonelli, G., Pelfini, M., Battipaglia, G., et Cherubini, P. (2009). Site-aspect influence on climate sensitivity over time of a high-altitude *Pinus cembra* tree-ring network. Climatic Change 96(1-2): 185-201.

Leuschner, C., Backes, K., Hertel, D., Schipka, F., Schmitt, U., Terborg, O., et Runge, M. (2001). Drought responses at leaf, stem and fine root levels of competitive *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. trees in dry and wet years. Forest Ecology and Management 149(1-3): 33-46.

Linares, J.C., Camarero, J.J., et Carreira, J.A. (2010). Competition modulates the adaptation capacity of forests to climatic stress: insights from recent growth decline and death in relict stands of the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. Journal of Ecology 98(3): 592-603.

Linderholm, H.W. (2006). Growing season changes in the last century. Agricultural and Forest Meteorology 137(1-2): 1-14.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolstrom, M., Lexer, M.J., et Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. Forest Ecology and Management 259(4): 698-709.

Lloyd, A.H., et Bunn, A.G. (2007). Responses of the circumpolar boreal forest to 20th century climate variability. Environmental Research Letters 2(4): 045013.

Lloyd, A.H., Bunn, A.G., et Berner, L. (2011). A latitudinal gradient in tree growth response to climate warming in the Siberian taiga. Global Change Biology 17(5): 1935-1945.

Loehle, C. (2009). A mathematical analysis of the divergence problem in dendroclimatology. Climatic Change 94(3-4): 233-245.

Luo, Y.Q., Hui, D.F., et Zhang, D.Q. (2006). Elevated CO2 stimulates net accumulations of carbon and nitrogen in land ecosystems: A meta-analysis. Ecology 87(1): 53-63.

Lupi, C., Morin, H., Deslauriers, A., et Rossi, S. (2010). Xylem phenology and wood production: resolving the chicken-or-egg dilemma. Plant Cell and Environment 33(10): 1721-1730.

Ma, S.Y., Concilio, A., Oakley, B., North, M., et Chen, J.Q. (2010). Spatial variability in microclimate in a mixed-conifer forest before and after thinning and burning treatments. Forest Ecology and Management 259(5): 904-915.

Macias, M., Andreu, L., Bosch, O., Camarero, J.J., et Gutiérrez, E. (2006). Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* mill.) water stress in its south-western distribution limit. Climatic Change 79(3-4): 289-313.

Maherali, H., Pockman, W.T., et Jackson, R.B. (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. Ecology 85(8).

Mäkinen, H., Nojd, P., Kahle, H.P., Neumann, U., Tveite, B., Mielikainen, K., Rohle, H., et Spiecker, H. (2003). Large-scale climatic variability and radial increment variation of *Picea abies* (L.) Karst. in central and northern Europe. Trees-Structure and Function 17(2): 173-184.

Mäkinen, H., et Vanninen, P. (1999). Effect of sample selection on the environmental signal derived from tree-ring series. Forest Ecology and Management 113(1): 83-89.

Martin-Benito, D., Cherubini, P., del Rio, M., et Canellas, I. (2008). Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes. Trees-Structure and Function 22(3): 363-373.

Martin-Benito, D., del Rio, M., et Canellas, I. (2010a). Black pine (*Pinus nigra* Arn.) growth divergence along a latitudinal gradient in Western Mediterranean mountains. Annals of Forest Science 67(4).

Martin-Benito, D., Del Rio, M., Heinrich, I., Helle, G., et Canellas, I. (2010b). Response of climate-growth relationships and water use efficiency to thinning in a *Pinus nigra* afforestation. Forest Ecology and Management 259(5): 967-975.

Martin-Benito, D., Kint, V., del Rio, M., Muys, B., et Canellas, I. (2011). Growth responses of West-Mediterranean *Pinus nigra* to climate change are modulated by competition and productivity: Past trends and future perspectives. Forest Ecology and Management 262(6): 1030-1040.

Martinez-Meyer, E., et Peterson, A.T. (2006). Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. Journal of Biogeography 33(10): 1779-1789.

Martinez-Meyer, E., Townsend Peterson, A., et Hargrove, W.W. (2004). Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. Global Ecology and Biogeography 13(4): 305-314.

Maseyk, K., Hemming, D., Angert, A., Leavitt, S.W., et Yakir, D. (2011). Increase in water-use efficiency and underlying processes in pine forests across a precipitation gradient in the dry Mediterranean region over the past 30 years. Oecologia 167(2): 573-585.

McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., et Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology & Evolution 21(4): 178-185.

Medlyn, B.E., Dreyer, E., Ellsworth, D., Forstreuter, M., Harley, P.C., Kirschbaum, M.U.F., Le Roux, X., Montpied, P., Strassemeyer, J., Walcroft, A., Wang, K., et Loustau, D. (2002). Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. Plant Cell and Environment 25(9): 1167-1179.

Meier, I.C., et Leuschner, C. (2008). Genotypic variation and phenotypic plasticity in the drought response of fine roots of European beech. Tree Physiology 28(2): 297-309.

Mencuccini, M., Martinez-Vilalta, J., Vanderklein, D., Hamid, H.A., Korakaki, E., Lee, S., et Michiels, B. (2005). Size-mediated ageing reduces vigour in trees. Ecology Letters 8(11): 1183-1190.

Mérian, P., Bontemps, J.D., Bergès, L., et Lebourgeois, F. (2011). Spatial variation and temporal instability in climate-growth relationships of sessile oak (*Quercus petraea* Matt. Liebl.) under temperate conditions. Plant Ecology 212(11): 1855-1871.

Mérian, P., et Lebourgeois, F. (2011). Size-mediated climate-growth relationships in temperate forests: a multi-species analysis. Forest Ecology and Management 261(8): 1382-1391.

Mestre, O. (2000). Méthodes statistiques pour d'homogénéisation de longues séries climatiques. Thèse Université Paul Sabatier de Toulouse: 222 pages.

Millard, P., et Grelet, G.A. (2010). Nitrogen storage and remobilization by trees: ecophysiological relevance in a changing world. Tree Physiology 30(9): 1083-1095.

Misson, L., Nicault, A., et Guiot, J. (2003). Effects of different thinning intensities on drought response in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). Forest Ecology and Management 183(1-3): 47-60.

Moir, A.K., Leroy, S.A.G., et Helama, S. (2011). Role of substrate on the dendroclimatic response of Scots pine from varying elevations in northern Scotland. Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere 41(4): 822-838.

Moisselin, J.M., Schneider, M., Canellas, C., et Mestre, O. (2002). Les changements climatiques en France au XXème siècle. Etude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. La Météorologie 38: 45-56.

Morin, X., Roy, J., Sonie, L., et Chuine, I. (2010). Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. New Phytologist 186(4): 900-910.

Morin, X., Viner, D., et Chuine, I. (2008). Tree species range shifts at a continental scale: new predictive insights from a process-based model. Journal of Ecology 96(4): 784-794.

Moser, L., Fonti, P., Buntgen, U., Esper, J., Luterbacher, J., Franzen, J., et Frank, D. (2010). Timing and duration of European larch growing season along altitudinal gradients in the Swiss Alps. Tree Physiology 30(2): 225-233.

Mosteller, F., et Tukey, J.W. (1977). Data Analysis and Regression: A Second Course in Statistics. p. 588.

Mothe, F., Sciama, D., Leban, J.M., et Nepveu, G. (1998). Localization of the earlywood-latewood transition in oak rings using microdensitometric analysis. Annals of Forest Science 55(4): 437-449.

Myers, J.L., et Well, A.D. (2003). Research Design And Statistical Analysis. 2nd ed. Routledge Academic. p. 736.

Neuwirth, B., Schweingruber, F.H., et Winiger, M. (2007). Spatial patterns of central European pointer years from 1901 to 1971. Dendrochronologia 24(2/3): 79-89.

Niinemets, U. (2010). 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 25(4): 693-714.

Oberhuber, W. (2004). Influence of climate on radial growth of *Pinus cembra* within the alpine timberline ecotone. Tree Physiology 24(3): 291-301.

Oberhuber, W., Kofler, W., Pfeifer, K., Seeber, A., Gruber, A., et Wieser, G. (2008). Long-term changes in tree-ring-climate relationships at Mt. Patscherkofel (Tyrol, Austria) since the mid-1980s. Trees-Structure and Function 22(1): 31-40.

Parmesan, C., et Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature 421(6918): 37-42.

Parn, H. (2009). Temporal History of Relationships between Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Radial Growth and Mean Monthly Temperatures. Baltic Forestry 15(1): 48-57.

Patra, P.K., Maksyutov, S., et Nakazawa, T. (2005). Analysis of atmospheric CO2 growth rates at Mauna Loa using CO2 fluxes derived from an inverse model. Tellus Series B-Chemical and Physical Meteorology 57(5): 357-365.

Payette, S., et Filion, L. (eds). (2011). La Dendroécologie - Principes, méthodes et applications. Presses de l'Université Laval, Laval. p. 758.

Peng, C., Zhou, X., Zhao, S., Wang, X., Zhu, B., Piao, S., et Fang, J. (2009). Quantifying the response of forest carbon balance to future climate change in Northeastern China: model validation and prediction. Global and Planetary Change 66(3/4): 179-194.

Penuelas, J. (2005). Plant physiology - A big issue for trees. Nature 437(7061): 965-966.

Penuelas, J., Canadell, J.G., et Ogaya, R. (2011). Increased water-use efficiency during the 20th century did not translate into enhanced tree growth. Global Ecology and Biogeography 20(4): 597-608.

Penuelas, J., Hunt, J.M., Ogaya, R., et Jump, A.S. (2008). Twentieth century changes of tree-ring delta(13)C at the southern range-edge of Fagus sylvatica: increasing water-use efficiency does not avoid the growth decline induced by warming at low altitudes. Global Change Biology 14(5): 1076-1088.

Perez-de-Lis, G., Garcia-Gonzalez, I., Rozas, V., et Arevalo, J.R. (2011). Effects of thinning intensity on radial growth patterns and temperature sensitivity in Pinus canariensis afforestations on Tenerife Island, Spain. Annals of Forest Science 68(6): 1093-1104.

Peterson, A.T., Soberon, J., et Sanchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. Science 285(5431): 1265-1267.

Piao, S., Fang, J., Ciais, P., Peylin, P., Huang, Y., Sitch, S., et Wang, T. (2009). The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. Nature 458(7241): 1009-1013.

Piao, S.L., Ciais, P., Friedlingstein, P., Peylin, P., Reichstein, M., Luyssaert, S., Margolis, H., Fang, J.Y., Barr, A., Chen, A.P., Grelle, A., Hollinger, D.Y., Laurila, T., Lindroth, A., Richardson, A.D., et Vesala, T. (2008). Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming. Nature 451(7174): 49-52.

Piedallu, C., Perez, V., Gégout, J.C., lebourgeois, F., et Bertrand, R. (2009). Potential impact of global warming on the range of spruce, fir, beech, and sessile oak in France. Revue Forestière Française 61(6): 567-593.

Pilcher, J.R., et Gray, B. (1982). The relationships between oak tree growth and climate in Britain. Journal of Ecology 70(1): 297-304.

Pinto, P.E. (2006). Ecologie et croissance de *Abies alba* Mill. en peuplements purs et mélangés dans le Massif Vosgien (Nord-est de la France). *Dans* Sciences forestières. Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Nancy (France). p. 146.

Pinto, P.E., Gégout, J.C., Hervé, J.C., et Dhôte, J.F. (2007). Changes in environmental controls on the growth of *Abies alba* Mill. in the Vosges Mountains, north-eastern France, during the 20th century. Global Ecology and Biogeography 16(4): 472-484.

Piovesan, G., Biondi, F., Di Filippo, A., Alessandrini, A., et Maugeri, M. (2008). Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. Global Change Biology 14(6): 1265-1281.

Piutti, E., et Cescatti, A. (1997). A quantitative analysis of the interactions between climatic response and intraspecific competition in European beech. Canadian Journal of Forest Research 27(3): 277-284.

Planton, S., Déqué, M., Chauvin, F., et Terray, L. (2008). Expected impacts of climate change on extreme climate events. Comptes Rendus Geoscience 340(9-10): 564-574.

Polge, H. (1966). Etablissement des courbes de variation de la densité du bois par exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur des arbres vivants - Applications dans les domaines technologique et physiologique. *Dans* Station de Recherches sur la Qualité des Bois, INRA-CRF. Université de Nancy I, Nancy. p. 215.

Polge, H., et Nicholls, J.W.P. (1972). Quantitative radiography and the densitometric analysis. Wood Science 5: 51-59.

R Development Core Team. (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN: 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.

Rathgeber, C., Nicault, A., Guiot, J., Keller, T., Guibal, F., et Roche, P. (2000). Simulated responses of *Pinus halepensis* forest productivity to climatic change and CO2 increase using a statistical model. Global and Planetary Change 26(4): 405-421.

Rathgeber, C.B.K., Longuetaud, F., Mothe, F., Cuny, H., et Le Moguedec, G. (2011a). Phenology of wood formation: Data processing, analysis and visualisation using R (package CAVIAR). Dendrochronologia 29(3): 139-149.

Rathgeber, C.B.K., Rossi, S., et Bontemps, J.D. (2011b). Cambial activity related to tree size in a mature silver-fir plantation. Annals of Botany 108(3): 429-438.

Régent Instruments. (1996). WinDENDRO. Université du Québec, Chicoutimi, Canada.

Reynolds-Henne, C.E., Saurer, M., et Siegwolf, R.T.W. (2009). Temperature versus species-specific influences on the stable oxygen isotope ratio of tree rings. Trees-Structure and Function 23(4): 801-811.

Rice, K.J., Matzner, S.L., Byer, W., et Brown, J.R. (2004). Patterns of tree dieback in Queensland, Australia: the importance of drought stress and the role of resistance to cavitation. Oecologia 139(2): 190-198.

Riedacker, A. (1976). Patterns of growth and regeneration of the roots of woody plants. Annals of Forest Science 33(3): 109-138.

Rodhe, H., Charlson, R., et Crawford, E. (1997). Svante Arrhenius and the greenhouse effect. Ambio 26(1): 2-5.

Rolland, C. (2002). Decreasing teleconnections with inter-site distance in monthly climatic data and tree-ring width networks in a mountainous Alpine area. Theoretical and Applied Climatology 71(1-2): 63-75.

Rolland, C., Desplanque, C., Michalet, R., et Schweingruber, F.H. (2000). Extreme tree rings in spruce (*Picea abies* L. Karst.) and fir (*Abies alba* Mill.) stands in relation to climate, site, and space in the southern French and Italian Alps. Arctic Antarctic and Alpine Research 32(1): 1-13.

Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C., et Pounds, J.A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. Nature 421(6918): 57-60.

Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., et Carraro, V. (2007). Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. Oecologia 152(1): 1-12.

Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., et Carrer, M. (2008a). Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. New Phytologist 177(1): 199-208.

Rossi, S., Deslauriers, A., Gricar, J., Seo, J.W., Rathgeber, C.B.K., Anfodillo, T., Morin, H., Levanic, T., Oven, P., et Jalkanen, R. (2008b). Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. Global Ecology and Biogeography 17(6): 696-707.

Saulnier, M., Edouard, J.L., Corona, C., et Guibal, F. (2011). Climate/growth relationships in a *Pinus cembra* high-elevation network in the Southern French Alps. Annals of Forest Science 68(1): 189-200.

Savva, Y., et Berninger, F. (2010). Sulphur deposition causes a large-scale growth decline in boreal forests in Eurasia. Global Biogeochemical Cycles 24.

Scharnweber, T., Manthey, M., Criegee, C., Bauwe, A., Schroder, C., et Wilmking, M. (2011). Drought matters - Declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. Forest Ecology and Management 262(6): 947-961.

Schulman, E. (1937). Selection of trees for climatic study. Tree-Ring Research 3(3): 22-23.

Schulman, E. (1945). The range of ring sensitivity. Tree-Ring Research 12(1): 5-8.

Schweingruber, F.H. (1986). Abrupt growth changes in conifers. Iawa Bulletin 7(4): 277-283.

Schweingruber, F.H. (1990). Tree rings and environment. Dendroecology. Haupt, Berne, Stuttgart, Vienna. p. 609.

Schweingruber, F.H. (1992). Event years and pointer years. International Dendrochronological Symposium Tree rings and Environnement Lund University Department of Quaternary Geology 34: 288-292.

Schweingruber, F.H., et Nogler, P. (2003). Synopsis and climatological interpretation of Central European tree-ring sequences. Botanica Helvetica 113(2): 125-143.

Seynave, I. (1999). Analyse de la structure de deux peuplements mélangés équiennes : la sapinière-hêtraie et la chênaie-hêtraie dans le Nord-Est de la France. Analyse de la dynamique de la structure de la sapinière hêtraie. *Dans* Sciences Forestières et du Bois. Ecole Narionale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Nancy. p. 197.

Shi, C.M., Masson-Delmotte, V., Daux, V., Li, Z.S., et Zhang, Q.B. (2010). An unstable tree-growth response to climate in two 500 year chronologies, North Eastern Qinghai-Tibetan Plateau. Dendrochronologia 28(4): 225-237.

Silva, L.C.R., Anand, M., et Leithead, M.D. (2010). Recent widespread tree growth decline despite increasing atmospheric CO2. Plos One 5(7): e11543.

Smith, M.D. (2011). The ecological role of climate extremes: current understanding and future prospects. Journal of Ecology 99(3): 651-655.

Snedecor, G.W., et Cochran, W.G. (1980). Statistical methods. The Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA. p. 649.

Speer, J.H. (2010). Fundamentals of tree-ring research. University of Arizona Press, Tucson. p. xxiii + 335.

Spiecker, H. (1999). Overview of recent growth trends in European forests. Water Air and Soil Pollution 116(1-2): 33-46.

Spiecker, H., Mielikäinen, K., Köhl, M., et Skovsgaard, J.P. (eds). (1996). Growth trends in European forests. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York. p. 367.

Sun, F.F., Kuang, Y.W., Wen, D.Z., Xu, Z.H., Li, J.L., Zuo, W.D., et Hou, E.Q. (2010). Long-term tree growth rate, water use efficiency, and tree ring nitrogen isotope composition of *Pinus massoniana* L. in response to global climate change and local nitrogen deposition in Southern China. Journal of Soils and Sediments 10(8): 1453-1465.

Sundberg, B., Uggla, C., et Tuominen, H. (2000). Cambial growth and auxin gradients. Bios Scientific Publishers Ltd, Oxford. pp. 169-+.

Tardif, J., Camarero, J.J., Ribas, M., et Gutierrez, E. (2003). Spatio-temporal variability in tree growth in the Central Pyrenees: Climatic and site influences. Ecological Monographs 73(2): 241-257.

Tatarinov, F.A., Cienciala, E., Vopenka, P., et Avilov, V. (2011). Effect of climate change and nitrogen deposition on Central-European forests: regional-scale simulation for South Bohemia. Forest Ecology and Management 262(10): 1919-1927.

Tessier, L., Nola, P., et Serre-Bachet, F. (1994). Deciduous *Quercus* in the Mediterranean region: tree-ring/climate relationships. New Phytologist 126(2): 355-367.

Thomas, F.M., et Gausling, T. (2000). Morphological and physiological responses of oak seedlings (Quercus petraea and Q-robur) to moderate drought. Annals of Forest Science 57(4): 325-333.

Thoning, K.W., Tans, P.P., et Komhyr, W.D. (1989). Atmospheric carbon-dioxide at Mauna Loa observatory. 2. Analysis of the NOAA GMCC data, 1974-1985. Journal of Geophysical Research-Atmospheres 94(D6): 8549-8565.

Toromani, E., Sanxhaku, M., et Pasho, E. (2011). Growth responses to climate and drought in silver fir (*Abies alba*) along an altitudinal gradient in southern Kosovo. Canadian Journal of Forest Research 41(9): 1795-1807.

Treydte, K., Frank, D., Esper, J., Andreu, L., Bednarz, Z., Berninger, F., Boettger, T., D'Alessandro, C.M., Etien, N., Filot, M., Grabner, M., Guillemin, M.T., Gutierrez, E., Haupt, M., Helle, G., Hilasvuori, E., Jungner, H., Kalela-Brundin, M., Krapiec, M., Leuenberger, M., Loader, N.J., Masson-Delmotte, V., Pazdur, A., Pawelczyk, S., Pierre, M., Planells, O., Pukiene, R., Reynolds-Henne, C.E., Rinne, K.T., Saracino, A., Saurer, M., Sonninen, E., Stievenard, M., Switsur, V.R., Szczepanek, M., Szychowska-Krapiec, E., Todaro, L., Waterhouse, J.S., Weigl, M., et Schleser, G.H. (2007). Signal strength and climate calibration of a European tree-ring isotope network. Geophysical Research Letters 34(24).

Trindade, M., Bell, T., et Laroque, C. (2011). Changing climatic sensitivities of two spruce species across a moisture gradient in Northeastern Canada. Dendrochronologia 29(1): 25-30.

Tuovinen, M., McCarroll, D., Grudd, H., Jalkanen, R., et Los, S. (2009). Spatial and temporal stability of the climatic signal in northern Fennoscandian pine tree-ring width and maximum density. Boreas 38(1): 1-12.

Turc, L. (1961). Evaluation des besoins en eau d'irrigation. Evapotranspiration potentielle. Annales Agronomiques 12(1): 13-49.

Vermeulen, A.T., Hensen, A., Popa, M.E., van den Bulk, W.C.M., et Jongejan, P.A.C. (2011). Greenhouse gas observations from Cabauw Tall Tower (1992-2010). Atmospheric Measurement Techniques 4(3): 617-644.

Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., et Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! Oikos 116(5): 882-892.

Visser, H. (1986). Analysis of tree ring data using the Kalman filter technique. Iawa Bulletin 7(4): 289-297.

Visser, H., Buntgen, U., D'Arrigo, R., et Petersen, A.C. (2010). Detecting instabilities in tree-ring proxy calibration. Climate of the Past 6(3): 367-377.

Vitasse, Y., Delzon, S., Dufrene, E., Pontailler, J.Y., Louvet, J.M., Kremer, A., et Michalet, R. (2009a). Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: Do within-species populations exhibit similar responses? Agricultural and Forest Meteorology 149(5): 735-744.

Vitasse, Y., Francois, C., Delpierre, N., Dufrene, E., Kremer, A., Chuine, I., et Delzon, S. (2011). Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees. Agricultural and Forest Meteorology 151(7): 969-980.

Vitasse, Y., Porte, A.J., Kremer, A., Michalet, R., et Delzon, S. (2009b). Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology. Oecologia 161(1): 187-198.

Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., et Melillo, J.M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. Science 277: 494-499.

Walbot, V. (1996). Sources and consequences phenotypic and genotypic plasticity in flowering plants. Trends in Plant Science 1(1): 27-32.

Wang, X.C., Zhang, Y.D., et McRae, D.J. (2009). Spatial and age-dependent tree-ring growth responses of Larix gmelinii to climate in northeastern China. Trees-Structure and Function 23(4): 875-885.

Weart, S.R. (2010). The idea of anthropogenic global climate change in the 20th century. Wiley Interdisciplinary Reviews-Climate Change 1(1): 67-81.

Weiher, E., Clarke, G.D.P., et Keddy, P.A. (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. Oikos 81(2): 309-322.

Wigley, T.M., Briffa, K.R., et Jones, P.D. (1984a). On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. Journal of Climate and Applied Meteorology 23: 201–213.

Wigley, T.M.L., Briffa, K.R., et Jones, P.D. (1984b). Atmospheric carbon-dioxide - predicting plant productivity and water-resources. Nature 312(5990): 102-102.

Wilmking, M., Juday, G.P., Barber, V.A., et Zald, H.S.J. (2004). Recent climate warming forces contrasting growth responses of white spruce at treeline in Alaska through temperature thresholds. Global Change Biology 10(10): 1724-1736.

Wilmking, M., et Myers-Smith, I. (2008). Changing climate sensitivity of black spruce (Picea mariana Mill.) in a peatland-forest landscape in Interior Alaska. Dendrochronologia 25(3): 167-175.

Wilson, R., D'Arrigo, R., Buckley, B., Buntgen, U., Esper, J., Frank, D., Luckman, B., Payette, S., Vose, R., et Youngblut, D. (2007). A matter of divergence: Tracking recent warming at hemispheric scales using tree ring data. Journal of Geophysical Research-Atmospheres 112(D17).

Wilson, R., et Elling, W. (2004). Temporal instability in tree-growth/climate response in the Lower Bavarian Forest region: implications for dendroclimatic reconstruction. Trees-Structure and Function 18(1): 19-28.

Wimmer, R., et Vetter, R.E. (1999). Tree-ring analysis: biological, methodological and environmental aspects. CABI Publishing, Wallingford UK. p. 302.

Zang, C. (2009). bootRes: Bootstrapped Response and Correlation Functions. R package version 0.2, http://CRAN.R-project.org/package=bootRes.

Zhang, Y.X., et Wilmking, M. (2010). Divergent growth responses and increasing temperature limitation of Qinghai spruce growth along an elevation gradient at the northeast Tibet Plateau. Forest Ecology and Management 260(6): 1076-1082.

Zhang, Y.X., Wilmking, M., et Gou, X.H. (2009). Changing relationships between tree growth and climate in Northwest China. Plant Ecology 201(1): 39-50.

7 ANNEXES

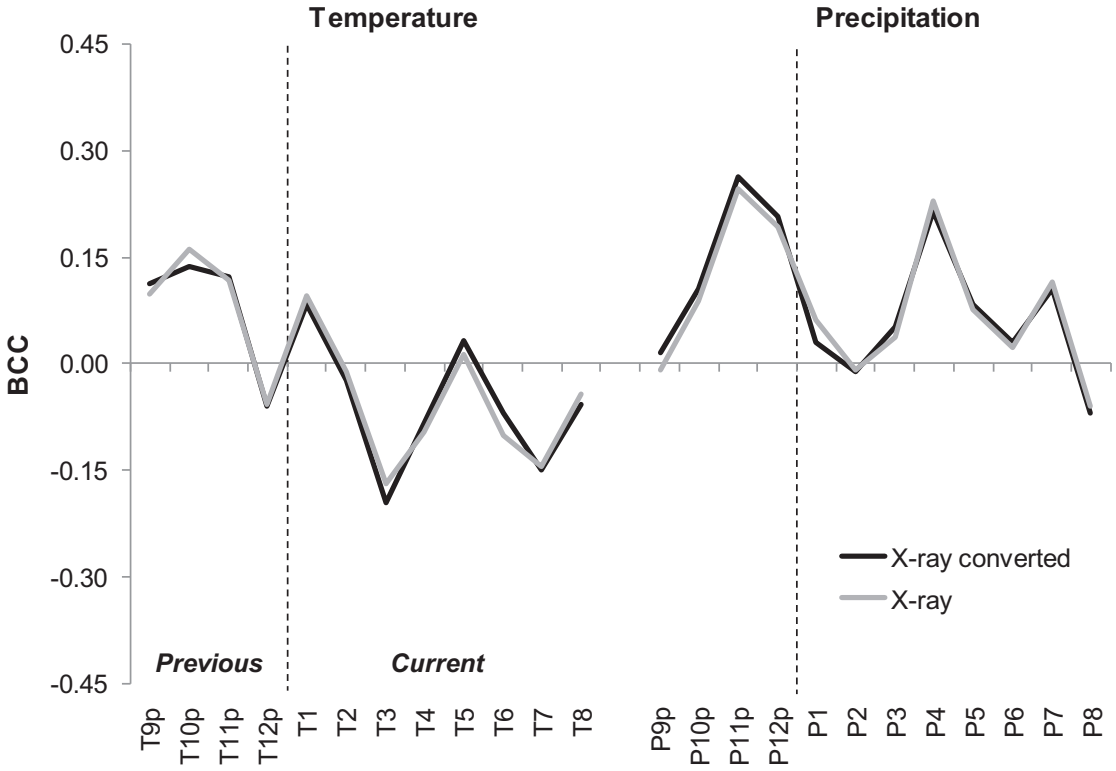
Table des matières du chapitre 7

7.1 Données supplémentaires des articles [Supplementary files] 395
7.1.1 Article [3] (chapitre 3.3.3) 395
7.1.2 Article [4] (chapitre 3.3.4) 398
7.1.3 Chapitre 3.3.5 399
7.1.4 Article [5] (chapitre 4.3.1) 408
7.1.5 Article [6] (chapitre 4.3.2) 418
7.1.6 Article [7] (chapitre 4.3.3) 427
7.1.7 Article [8] (chapitre 4.3.4) 431

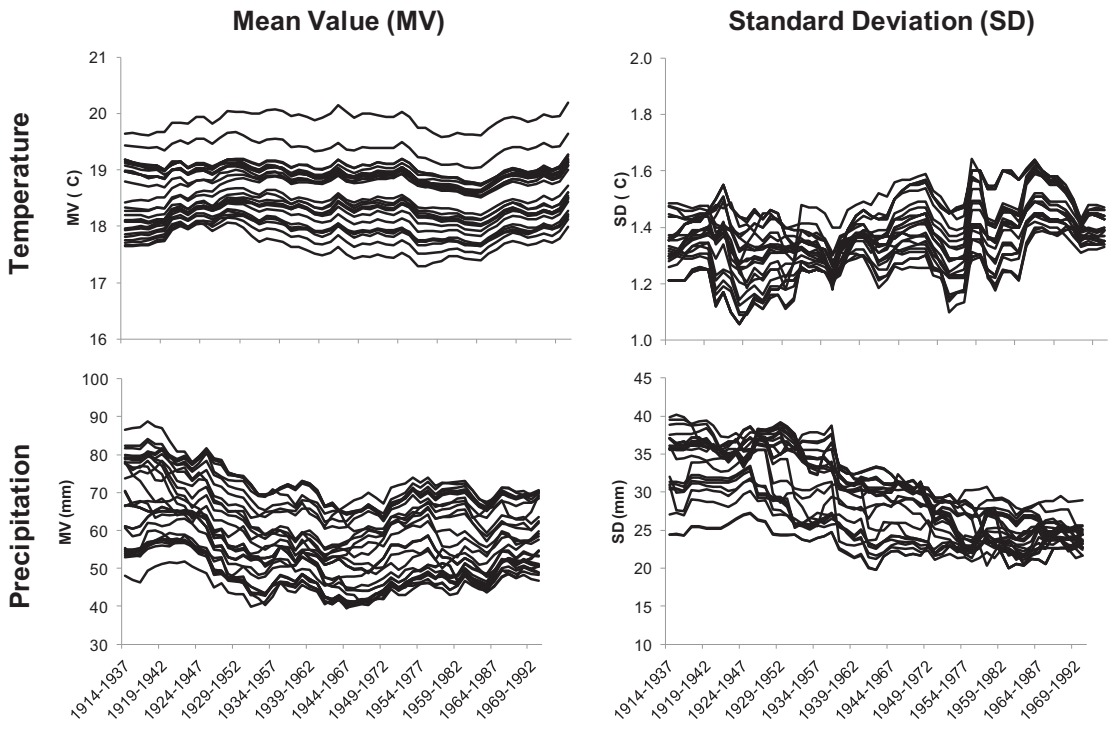
7.2 Autres annexes 437
7.2.1 Annexe 1 – Présentation des sources de données 438
7.2.2 Annexe 2 – Changement de période d'analyse et valeurs des BCC 449
7.2.3 Annexe 3 – Nombre d'années caractéristiques et disponibilité en eau du sol 450
7.2.4 Annexe 4 – Ecarts relatifs moyens en 1956 451

7.1 DONNEES SUPPLEMENTAIRES DES ARTICLES [SUPPLEMENTARY FILES]

7.1.1 ARTICLE [3] (CHAPITRE 3.3.3)



Supplementary figure 3.3.3.1: Effect of the conversion of the ring widths measured with the X-ray method with the equation [3.1] on the climate-growth relationships of the chronology B2. *X-ray: ring widths measured with the X-ray method; X-ray: ring widths measured with the X-ray method and then corrected with the equation [3.3.3.1]; BCC: bootstrapped correlation coefficient; T: Temperature; P: Precipitation; the month is represented by a number (*e.g.*, 1: January); p: year before ring formation (year n-1).*

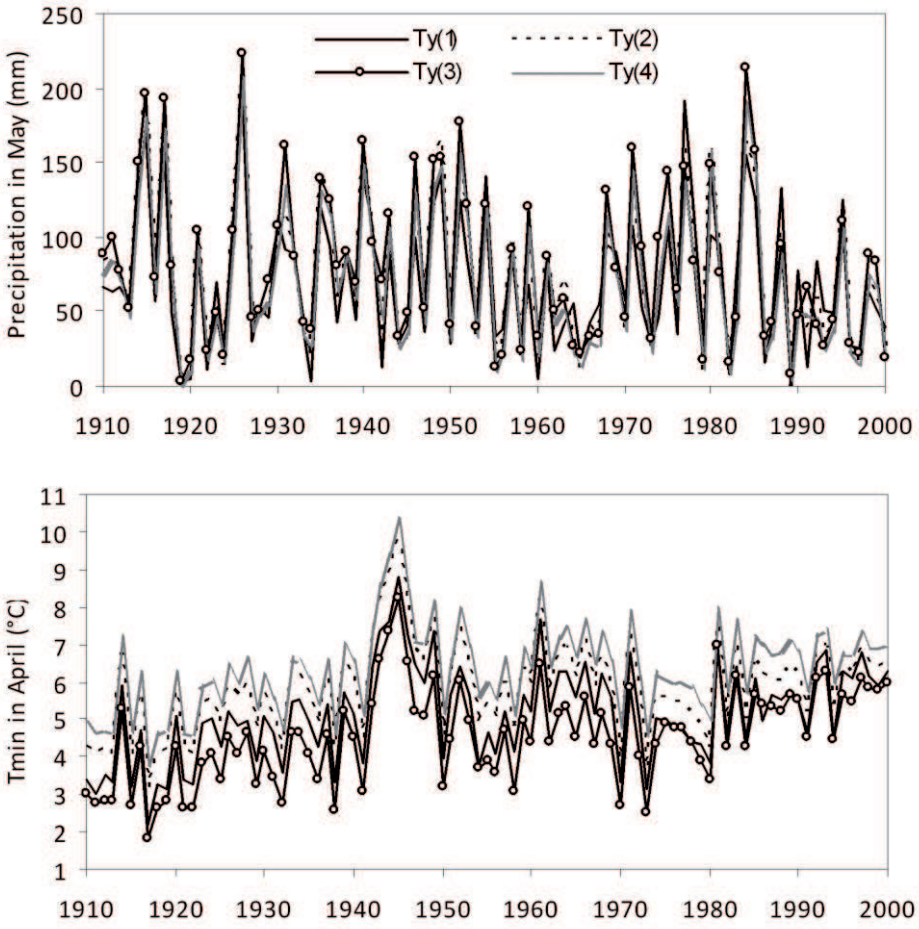


Supplementary figure 3.3.3.2: Example of the high spatial coherency of Mean Value (MV) and Standard Deviation (SD) trends among the 31 chronologies. *Considered month: July.*

	West (n=17)				East (n=14)			
	Growth		Climatic anomalies		Growth		Climatic anomalies	
Year	% of resp. chr.	RGV (%)	$T_{5\text{-}7}$ (°C)	$P_{5\text{-}7}$ (mm)	% of resp. chr.	RGV (%)	$T_{5\text{-}7}$ (°C)	$P_{5\text{-}7}$ (mm)
1915					**50**	**-16**	**0.65**	**-40**
1916					57	41	-1.14	16
1918	**41**	**-15**	**0.12**	**-48**				
1919					**50**	**-14**	**-1.15**	**-32**
1921	**47**	**-21**	**1.75**	**-44**	**43**	**-21**	**1.39**	**-73**
1922					64	39	0.15	-41
1928					**57**	**-18**	**-0.23**	**-57**
1933	**53**	**-22**	**0.21**	**-28**	**71**	**-20**	**-0.46**	**28**
1934	**53**	**-21**	**1.28**	**-68**				
1936	59	54	-0.40	43				
1943					86	43	0.73	-26
1946	53	30	-0.44	4	93	59	0.20	10
1947					**57**	**-20**	**2.01**	**-53**
1949	**41**	**-5**	**0.10**	**-94**				
1950	41	22	1.65	10				
1951	41	20	-0.78	76				
1954	**53**	**-20**	**-1.06**	**-65**				
1955					50	29	-0.41	28
1956*	***47***	***-14***	***-8.70***	**/**	***43***	***-24***	***-10.10***	**/**
1958	71	49	-0.32	104	71	45	0.09	52
1961					50	26	-1.02	-9
1962					**50**	**-17**	**-1.45**	**-46**
1964					**50**	**-15**	**1.33**	**-113**
1969					71	37	-0.13	23
1972	**41**	**-15**	**-1.43**	**-20**				
1976	**82**	**-25**	**2.11**	**-97**	**79**	**-24**	**2.17**	**-95**
1978	47	31	-1.16	-9				
1982					86	51	1.20	49
1989	**71**	**-22**	**1.58**	**-41**				
1993	47	32	0.45	20				

Supplementary table 3.3.3.1: Growth and climatic anomalies of the pointer years observed on the period 1914-1993*. The 31 chronologies were split into 2 groups according to the sign of the $PC_{PY}2$ scores: West and East with positive and negative scores respectively (see* ***Figure 3.3.3.3*** *for details). For each zone (West or East), only the pointer years for which at least 40 % of chronologies showed a particular growth are presented. Climatic anomaly is defined as the difference between the climate of the year and the mean climatic conditions on the period 1914-1993. Negative anomalies denote fresh and/or rainy conditions. % of resp. chr.: percentage of responding chronologies; RGV: relative growth variations (%); $T_{5\text{-}7}$: temperature anomaly from May to July (°C); $P_{5\text{-}7}$: precipitation anomaly from May to July (°C). Bold values highlight the negative pointer years. Italic values highlight the extreme cold year 1956 for which the temperature anomaly of February is presented.*

7.1.2 ARTICLE [4] (CHAPITRE 3.3.4)



Supplementary figure 3.3.4.1: Comparison of monthly climatic data extracted from the high-resolution European grids (15x15 km) (Tyndall) for precipitation in May (mm) and minimum temperature in April (Tmin °C). *Ty(1) = Tyndall data extracted near Ventoux (see* ***Figure 3.3.4.1*** *for location); Ty(2) = Moustier; Ty(3) = Saint-Auban; Ty(4) = Comps-sur-Artuby.*

7.1.3 CHAPITRE 3.3.5

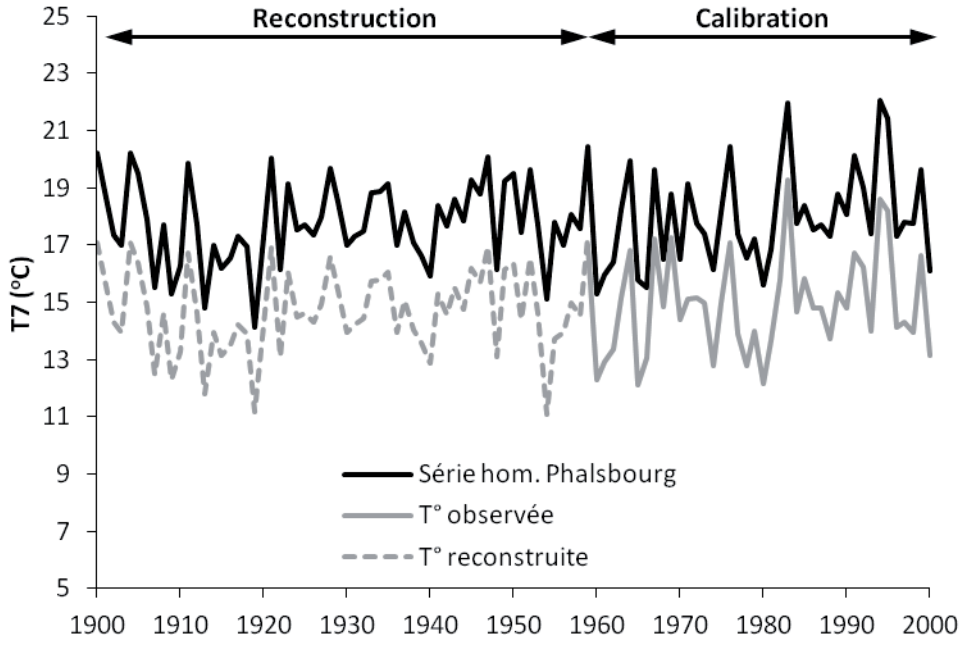


Figure supplémentaire 3.3.5.1 : Exemple de reconstruction des températures *de juillet (T7) pour le contexte froid et humide (T_{13} < 7 °C ; P_7 > 115 mm) à partir des données de Phalsbourg. R^2 de calibration : 0,91.*

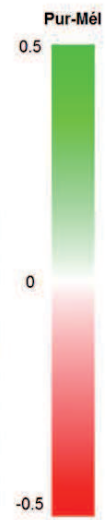
Figure supplémentaire 3.3.5.1 : Fonctions de corrélation présentées par strate *(essence, modalité de P_7 et modalité de T_{13}). P_7 et T_{13} : gradients de stratification de la variabilité climatique de la zone d'étude. BCC : coefficients de corrélation* Bootstrap*. T : température ; P : précipitation. Les mois sont indiqués par un numéro (*e.g. *1 : janvier, 2 : février). La couleur dépend du signe (rouge : négatif, vert : positif) et de la force de la corrélation (pâle : proche de 0, intense : proche de 0.5 en valeur absolue). Les valeurs en gras indiquent les corrélations significatives.*

Essence	P_7	T_{13}	T9	T10	T11	T12	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	P9	P10	P11	P12	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8
A. alba	>115	<7	**-0.25**	0.07	0.07	0.09	0.09	**0.22**	0.04	0.07	0.00	-0.17	0.12	**0.24**	0.15	-0.10	-0.04	**-0.20**	-0.13	0.13	0.00	-0.02	-0.04	**0.21**	**-0.22**	-0.12
		7-8	**-0.22**	0.00	0.02	-0.01	-0.01	0.19	-0.02	0.16	0.01	-0.15	**0.20**	**0.31**	0.17	-0.07	0.03	**-0.24**	-0.10	0.05	-0.05	-0.01	-0.01	0.16	**-0.31**	-0.11
		8-9	**-0.26**	-0.01	0.01	0.02	0.01	0.14	0.06	0.08	0.00	-0.19	0.17	**0.28**	0.16	-0.06	-0.09	**-0.19**	-0.06	0.05	-0.03	-0.05	0.03	0.12	**-0.26**	-0.17
	85-115	<7	**-0.30**	-0.02	0.16	0.05	0.03	0.14	-0.03	0.10	-0.01	-0.20	0.07	**0.27**	0.14	-0.06	-0.03	**-0.24**	-0.09	0.06	-0.14	0.04	0.10	**0.23**	-0.12	-0.14
		7-8	**-0.31**	-0.13	0.09	-0.08	0.11	**0.24**	-0.04	0.09	-0.09	**-0.25**	0.04	**0.28**	**0.26**	0.06	0.03	**-0.22**	-0.14	0.03	-0.10	0.01	0.05	0.15	**-0.21**	-0.08
		8-9	**-0.25**	-0.04	0.05	-0.03	0.07	0.18	-0.10	0.01	-0.07	**-0.21**	0.10	0.16	**0.32**	0.05	-0.10	-0.09	0.07	**0.18**	0.00	0.06	0.16	**0.31**	-0.04	0.00
		>9	**-0.28**	0.05	0.00	-0.04	-0.09	0.08	-0.04	0.13	-0.12	**-0.21**	0.07	**0.17**	0.18	0.10	0.03	-0.08	-0.06	0.06	0.00	-0.05	**0.28**	**0.31**	-0.02	-0.03
	<85	7-8	**-0.27**	-0.08	0.11	-0.04	-0.05	**0.20**	-0.01	-0.01	-0.05	**-0.22**	-0.09	0.12	0.13	0.00	0.00	-0.06	-0.07	**0.18**	-0.08	-0.11	**0.19**	**0.25**	0.17	**-0.19**
		8-9	**-0.26**	-0.03	0.05	-0.03	-0.02	0.20	-0.08	0.06	-0.09	-0.18	-0.03	0.13	**0.25**	0.10	0.00	0.02	-0.09	**0.25**	0.04	-0.02	**0.23**	**0.40**	0.06	-0.09
		>9	**-0.27**	-0.12	0.00	**0.18**	0.04	**0.23**	0.04	0.01	-0.16	-0.08	0.00	-0.06	**0.29**	0.00	-0.05	0.01	0.07	**0.22**	0.12	-0.04	0.15	**0.21**	0.04	0.14
F. sylv.	>115	<7	0.24	0.01	-0.07	0.03	0.05	-0.16	-0.14	-0.17	0.08	0.05	0.13	**0.27**	-0.15	0.01	-0.07	-0.03	0.12	-0.11	0.07	0.08	-0.13	-0.02	-0.07	-0.10
		7-8	0.09	0.13	-0.02	0.05	0.16	-0.03	-0.09	-0.18	0.09	-0.11	0.13	**0.33**	-0.03	0.06	-0.13	-0.02	0.09	0.02	0.09	0.09	-0.05	0.15	0.00	-0.11
		8-9	0.08	0.04	0.07	0.00	**0.21**	-0.11	**-0.21**	**-0.19**	0.07	-0.13	0.16	**0.28**	0.07	0.06	-0.13	-0.07	0.05	-0.06	0.12	0.07	-0.14	0.06	-0.10	-0.08
	85-115	<7	0.03	-0.05	-0.06	0.05	0.17	-0.07	-0.14	**-0.37**	0.11	-0.04	0.13	**0.21**	0.02	0.10	-0.07	0.00	0.04	-0.05	0.00	0.03	-0.02	0.14	-0.05	0.12
		7-8	-0.06	0.17	0.00	0.10	0.10	-0.01	-0.15	-0.17	0.06	-0.18	0.05	**0.33**	0.07	0.12	-0.12	-0.06	0.09	0.06	0.08	-0.06	-0.03	**0.24**	-0.05	-0.04
		8-9	-0.17	0.01	0.05	0.05	0.10	0.02	-0.18	**-0.20**	-0.02	**-0.24**	0.03	**0.19**	**0.22**	0.05	-0.13	0.08	0.09	0.06	0.15	-0.02	0.07	**0.34**	0.04	0.02
		>9	-0.08	0.05	0.10	-0.02	0.00	**-0.25**	**-0.20**	-0.12	-0.05	**-0.18**	0.00	**0.25**	-0.01	0.11	-0.03	-0.01	0.03	-0.07	0.11	-0.06	0.10	**0.22**	0.07	-0.01
	<85	7-8	**-0.24**	0.04	0.16	0.05	0.05	0.01	-0.12	**-0.23**	-0.04	**-0.22**	-0.10	0.02	0.01	0.10	0.09	0.17	-0.04	0.02	0.05	-0.04	**0.22**	**0.32**	0.11	0.08
		8-9	-0.18	0.02	0.05	0.06	0.07	0.08	-0.11	-0.17	-0.06	**-0.24**	-0.06	**0.20**	0.06	0.17	-0.05	0.09	0.00	0.12	0.03	-0.07	**0.18**	**0.43**	**0.20**	0.05
		>9	0.03	0.04	0.07	-0.03	0.16	0.03	-0.06	-0.11	0.00	-0.12	-0.13	0.09	-0.01	0.00	-0.06	-0.02	-0.10	0.12	-0.16	-0.09	0.16	0.11	0.18	-0.05
P. abies	>115	<7	-0.08	0.08	-0.13	-0.04	-0.02	-0.07	-0.08	-0.02	0.10	-0.03	0.08	-0.01	0.14	0.19	**-0.21**	-0.11	-0.05	0.08	0.06	0.07	-0.05	0.07	-0.08	0.00
		7-8	-0.09	0.04	-0.09	0.04	-0.01	0.03	-0.06	0.05	0.06	-0.03	0.14	0.08	0.19	**0.21**	-0.13	-0.05	0.06	0.03	0.04	0.05	-0.05	0.05	-0.12	-0.01
		8-9	0.00	0.05	-0.10	0.07	0.10	0.08	0.11	0.04	0.05	-0.05	0.07	0.03	0.13	**0.24**	-0.14	-0.09	-0.03	-0.06	-0.14	-0.05	-0.14	0.09	0.04	0.05
	85-115	<7	-0.13	-0.03	-0.10	-0.05	0.04	-0.01	0.05	0.03	0.02	-0.18	-0.06	0.01	0.08	**0.26**	-0.12	0.01	-0.10	0.01	0.06	0.04	0.03	0.22	0.07	0.08
		7-8	-0.12	0.11	0.02	-0.03	-0.04	0.01	0.07	-0.07	0.05	-0.16	-0.11	0.02	0.02	**0.19**	-0.08	-0.12	-0.13	0.03	0.00	0.01	0.07	**0.30**	0.13	**0.18**
		8-9	-0.16	0.05	-0.06	0.03	-0.01	-0.02	0.04	-0.11	0.10	-0.13	-0.13	-0.06	0.08	**0.22**	-0.06	0.01	0.02	0.08	-0.06	0.01	-0.03	**0.36**	**0.26**	**0.18**
		>9	-0.11	0.11	-0.10	0.04	-0.02	0.01	0.09	0.00	0.01	-0.13	0.01	-0.05	0.11	0.19	-0.04	0.05	-0.03	0.05	0.01	0.01	0.07	0.20	0.16	0.15
	<85	7-8	**-0.23**	0.06	0.06	-0.01	-0.12	-0.06	0.02	-0.05	-0.03	-0.15	**-0.26**	-0.12	0.02	**0.20**	0.07	0.02	-0.09	-0.02	-0.02	-0.10	0.16	**0.31**	**0.37**	0.07
		8-9	**-0.21**	0.10	-0.01	0.00	-0.07	0.04	0.07	-0.11	-0.01	**-0.20**	-0.18	-0.03	0.04	**0.23**	-0.03	0.03	-0.14	0.12	0.02	-0.03	**0.22**	**0.41**	**0.31**	**0.17**
		>9	-0.11	0.07	-0.15	0.07	-0.01	-0.02	0.06	-0.09	-0.09	-0.16	**-0.18**	-0.12	0.09	**0.20**	-0.08	0.06	0.05	0.18	0.04	0.04	**0.19**	**0.23**	**0.32**	0.15
Q. pet.	85-115	8-9	-0.14	0.12	0.15	-0.11	0.02	-0.04	**-0.20**	-0.09	0.05	-0.12	-0.05	0.06	0.12	0.15	-0.14	0.01	0.03	0.13	0.06	0.07	0.08	**0.49**	**0.23**	**0.21**
		>9	0.00	0.05	0.10	-0.11	0.04	-0.01	-0.15	-0.04	0.06	-0.01	0.08	0.06	0.09	0.05	-0.02	0.07	0.07	0.03	0.15	0.15	0.08	0.09	-0.11	0.15
	<85	7-8	**-0.19**	0.13	0.08	-0.02	-0.01	0.05	-0.14	-0.16	0.01	-0.13	0.02	0.01	0.09	0.09	-0.14	0.11	0.07	0.14	0.06	-0.07	**0.23**	**0.24**	0.04	0.07
		8-9	-0.07	0.05	**0.17**	-0.03	0.13	0.01	**-0.19**	-0.09	0.08	-0.13	-0.09	0.06	0.07	0.18	-0.12	0.07	0.10	0.20	0.17	0.10	**0.25**	**0.43**	0.12	0.18
		>9	-0.05	0.01	**0.20**	0.06	**0.21**	0.12	-0.05	-0.07	0.02	-0.09	-0.06	0.03	0.08	**0.22**	0.03	0.18	**0.17**	0.11	0.08	-0.01	**0.18**	**0.36**	**0.21**	0.16



Figure supplémentaire 3.3.5.3 : Différences de BCC entre les peuplements et mélangés *(BCC_{purs} - $BCC_{mélanges}$) présentées par strate (essence, modalités de P_7 et modalités de T_{13}). P_7 et T_{13} : gradients de stratification de la variabilité climatique de la zone d'étude. BCC : coefficients de corrélation Bootstrap. T : température ; P : précipitation. Les mois sont indiqués par un numéro (*e.g. *1 : janvier, 2 : février). La couleur dépend du signe (rouge : négatif, vert : positif) et de la force de la corrélation (pâle : proche de 0, intense : proche de 0,5 en valeur absolue). Les valeurs en gras indiquent les corrélations significatives. Les zones grises mettent en évidence les différences systématiques rencontrées chez* A. alba*.*

Essence	P_7	T_{13}	T9	T10	T11	T12	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	P9	P10	P11	P12	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8
A. alba	>115	<7	-0.05	-0.03	-0.02	-0.13	-0.03	0.07	0.06	0.07	-0.10	-0.06	0.05	-0.11	0.10	0.07	-0.19	0.03	0.07	0.16	-0.14	0.05	0.13	0.13	0.03	-0.03
		7-8	-0.10	0.07	0.06	-0.03	-0.06	0.05	0.02	-0.01	0.01	-0.01	-0.23	-0.02	-0.04	-0.04	0.11	0.04	-0.13	0.02	-0.14	-0.12	-0.08	0.04	0.01	0.09
		8-9	0.03	-0.04	-0.01	-0.01	-0.01	0.06	0.05	0.13	-0.09	0.03	0.05	-0.01	0.00	0.13	0.02	0.05	0.06	0.01	0.06	-0.08	0.01	0.05	0.13	0.03
	85-115	<7	0.14	-0.02	-0.07	-0.01	-0.17	-0.15	-0.11	0.05	-0.03	-0.01	-0.09	-0.11	0.04	-0.08	0.14	0.12	0.24	0.01	0.14	-0.05	0.19	-0.06	0.04	0.02
		7-8	-0.06	-0.03	0.15	0.00	-0.22	-0.14	-0.09	0.06	-0.02	0.08	-0.14	-0.06	0.01	0.02	0.12	0.09	-0.07	-0.15	0.05	-0.01	0.13	0.11	0.05	0.06
		8-9	0.04	-0.15	0.10	0.10	0.03	0.07	0.07	0.18	-0.03	-0.01	-0.16	0.01	-0.09	0.01	-0.05	0.08	0.07	0.00	0.00	0.08	0.04	0.00	0.13	-0.01
		>9	0.03	0.20	-0.11	0.03	-0.01	-0.12	-0.17	-0.14	0.09	-0.06	-0.09	-0.07	0.00	0.05	-0.06	-0.12	-0.04	-0.02	-0.12	0.09	0.06	-0.05	0.07	-0.04
	<85	8-9	-0.18	-0.11	0.08	0.09	-0.10	-0.02	-0.09	-0.12	-0.24	-0.08	0.03	0.00	0.06	-0.04	-0.11	0.01	0.07	0.02	-0.01	-0.10	0.05	0.28	0.09	-0.02
F. sylv.	>115	<7	0.19	0.00	-0.09	0.09	0.22	-0.06	0.02	0.03	0.07	0.01	-0.07	0.20	-0.11	-0.01	-0.05	0.04	0.01	0.03	-0.17	0.06	-0.01	0.04	0.05	-0.19
		7-8	-0.13	-0.01	0.10	-0.03	-0.07	-0.06	-0.04	-0.04	-0.18	-0.22	-0.01	-0.12	0.02	-0.05	-0.07	-0.07	-0.11	0.02	0.08	-0.07	0.10	0.05	0.08	0.04
		8-9	-0.04	0.04	0.08	0.08	-0.04	-0.02	-0.03	0.08	-0.05	-0.03	-0.08	0.01	0.02	-0.06	0.06	-0.10	0.04	0.01	-0.02	-0.14	0.06	0.17	0.07	0.05
	85-115	7-8	0.06	-0.01	-0.15	-0.11	0.01	-0.13	-0.11	-0.12	0.02	-0.02	0.04	-0.02	-0.01	-0.08	0.02	-0.08	0.03	-0.16	0.01	0.12	-0.29	0.14	-0.14	-0.05
		>9	0.09	0.16	-0.05	0.10	0.04	0.00	0.01	-0.13	0.14	0.09	0.16	0.09	-0.19	-0.05	-0.05	0.01	-0.04	-0.04	-0.05	0.05	-0.03	-0.08	-0.23	0.03
	<85	8-9	0.04	-0.23	0.14	-0.21	-0.24	-0.15	0.05	0.21	-0.05	0.33	-0.07	-0.02	-0.03	-0.13	0.02	-0.14	-0.03	-0.24	-0.17	-0.07	-0.16	-0.30	-0.02	-0.34
		>9	0.05	0.09	0.15	-0.06	-0.37	-0.14	-0.12	0.31	-0.28	0.13	-0.06	0.01	-0.08	-0.15	-0.07	-0.21	-0.30	-0.06	-0.09	-0.17	-0.05	-0.08	-0.14	-0.24
P. abies	>115	7-8	-0.15	0.08	-0.05	-0.06	-0.19	-0.11	-0.25	-0.06	0.02	0.08	0.05	0.07	0.10	-0.16	0.00	0.04	-0.10	0.02	-0.01	0.06	0.07	-0.04	-0.11	0.07
	85-115	<7	0.11	0.09	0.07	0.07	0.10	0.05	-0.09	-0.08	0.07	0.15	0.17	0.21	0.01	-0.13	0.03	-0.09	-0.10	0.10	-0.23	0.06	-0.01	-0.09	-0.19	-0.10
		7-8	0.07	-0.01	-0.04	0.17	0.04	0.00	0.06	-0.06	0.01	0.04	0.04	-0.08	-0.04	0.04	-0.01	-0.03	0.06	-0.03	0.05	0.11	-0.08	0.05	-0.04	0.05
		8-9	0.23	-0.08	-0.15	-0.04	0.05	-0.18	-0.17	0.05	0.27	0.19	0.25	0.19	0.01	-0.12	-0.08	-0.02	-0.03	0.08	-0.29	0.11	-0.19	-0.20	-0.25	-0.13
	<85	>9	-0.05	-0.03	-0.01	0.14	-0.02	0.00	0.05	-0.09	-0.07	0.06	-0.04	-0.16	-0.13	-0.03	0.14	0.08	-0.06	0.02	-0.02	-0.03	-0.06	0.13	0.09	0.12



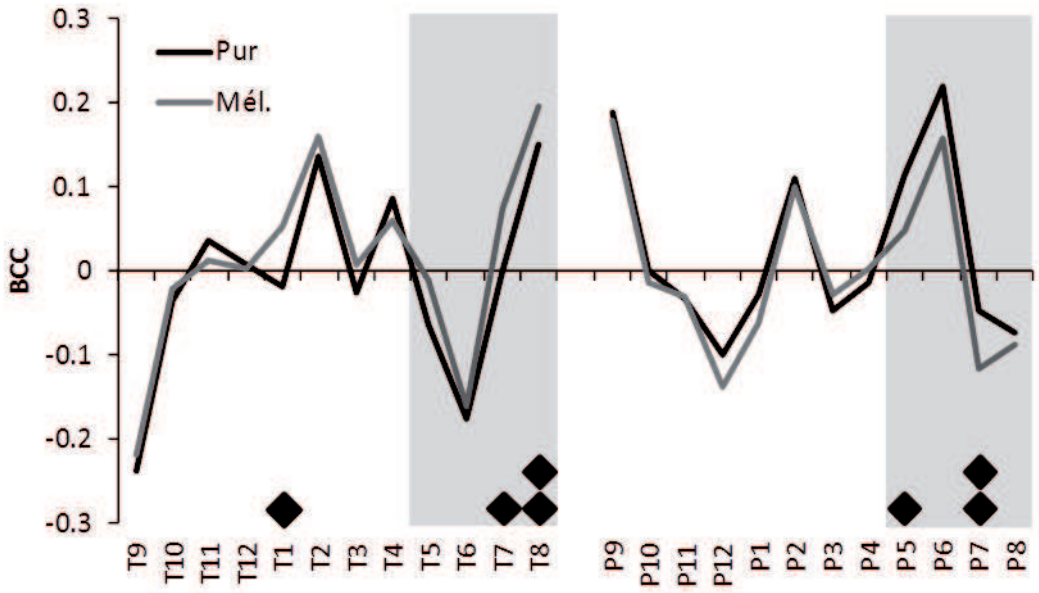


Figure supplémentaire 3.3.5.4 : Fonctions de corrélation moyennes sur l'ensemble des contextes climatiques pour* Abies alba *en peuplements purs (noir) et mélangés (gris). *Les zones grisées indiquent les différences quasi-systématiques observées pour* Abies alba *durant la saison de végétation. Les diamants noirs indiquent une différence significative aux seuils de 1 % (double) et 5 % (simple) entre purs et mélanges (*t-test apparié*). BCC : coefficients de corrélation* Bootstrap *; T : température ; P : précipitation. Les mois sont indiqués par un numéro (*e.g. *1 : janvier, 2 : février).*

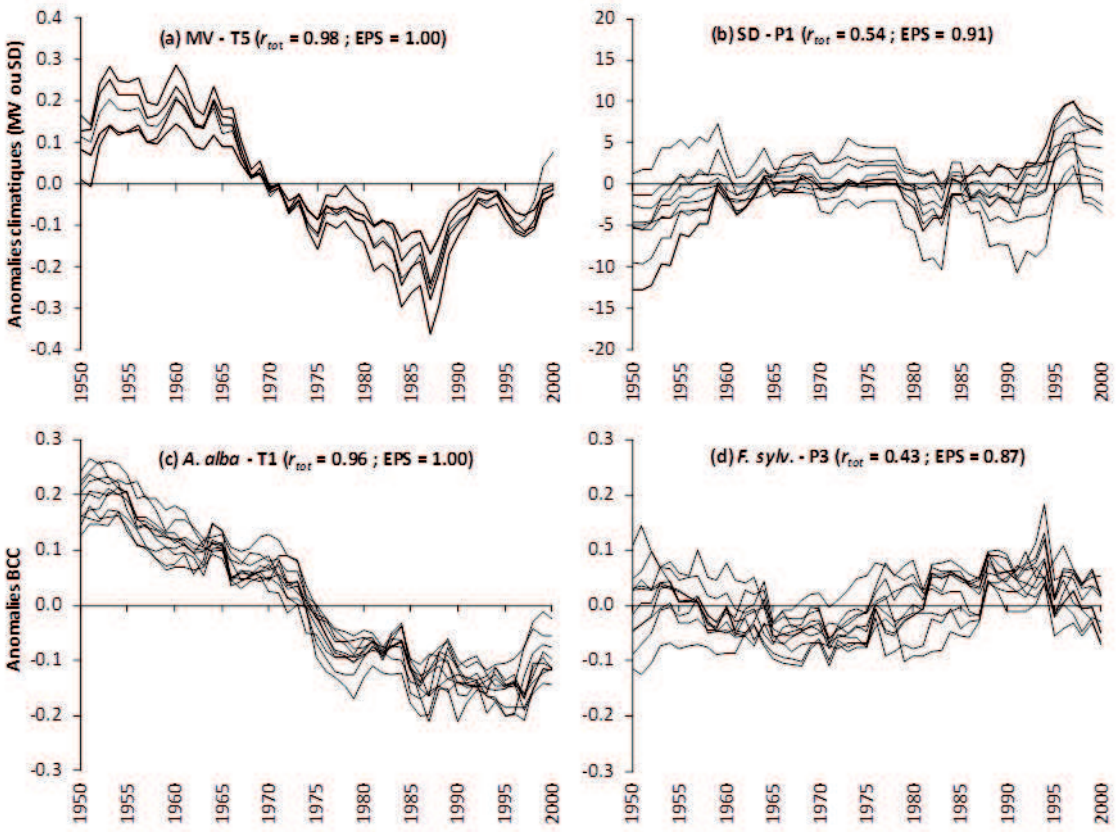


Figure supplémentaire 3.3.5.5 : Illustration de la cohérence de l'instabilité temporelle entre les séries de MV (a), SD (b) et BCC (c-d)*. Les exemples choisis sont des exemples « extrêmes »,* i.e. *avec des r_{tot} et EPS soient très élevés (a, c), soient très faibles (b, d). L'année en abscisse correspond à la dernière année de la période de 50 ans (*e.g. *1950 pour la période 1901-1950). r_{tot} : corrélation moyenne inter-série ; EPS : expressed population signal. BCC : coefficients de corrélation* Bootstrap *; MV : séries de valeurs moyennes des régresseurs climatiques ; SD : séries des écart-types des régresseurs climatiques. Les séries présentées correspondent à la moyenne par essence et régresseur climatique des séries d'anomalies (valeurs annuelles - valeur moyenne sur la période 1901-2000) calculées pour chaque contexte climatique.*

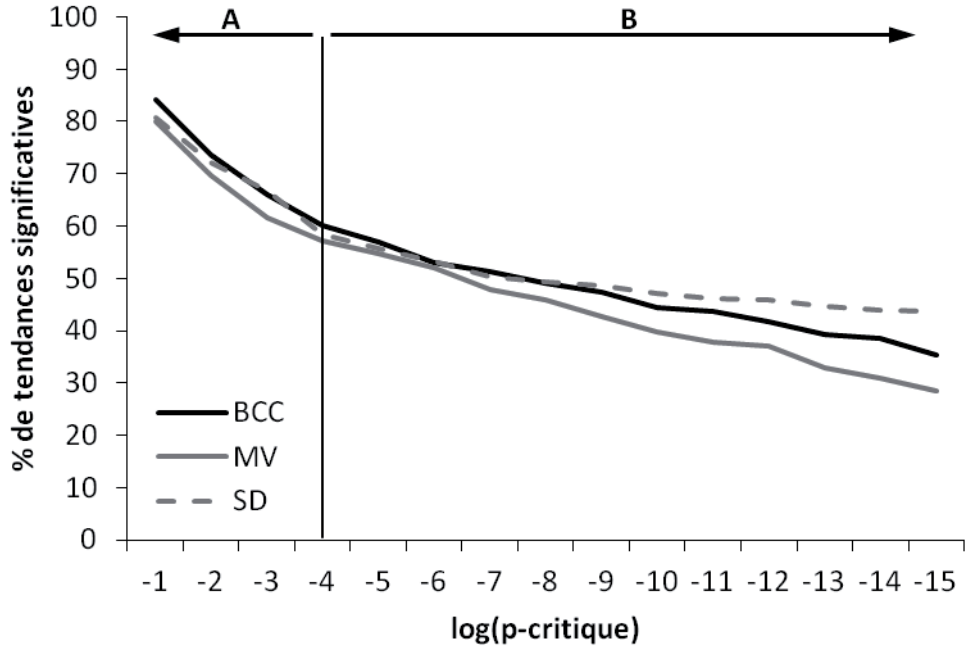


Figure supplémentaire 3.3.5.6 : Evolution du pourcentage des tendances significatives pour les séries de BCC, MV et SD en fonction de la probabilité critique du test des rangs de Spearman *(exprimée en logarithme base 10). La zone A indique une hausse du % liée à la forte auto-corrélation des séries ; la zone B inique une baisse du % liée à des probabilités critiques trop drastiques.*

Figure supplémentaire 3.3.5.7 : Présentation détaillée des corrélations significatives entre les séries de BCC et les séries climatiques (MV et SD). *Le chiffre indique la corrélation. La couleur dépend du signe (rouge : négatif, vert : positif) et de la force de la corrélation (pâle : proche de 0, intense : proche de 0,5 en valeur absolue). BCC : coefficients de corrélation* Bootstrap *; MV : séries de valeurs moyennes des régresseurs climatiques ; SD : séries des écart-types des régresseurs climatiques. P_7 et T_{13} : gradients de stratification de la variabilité climatique de la zone d'étude. T : température ; P : précipitation. Les mois sont indiqués par un numéro (*e.g. *1 : janvier, 2 : février).*

(a) Valeur moyenne (MV)

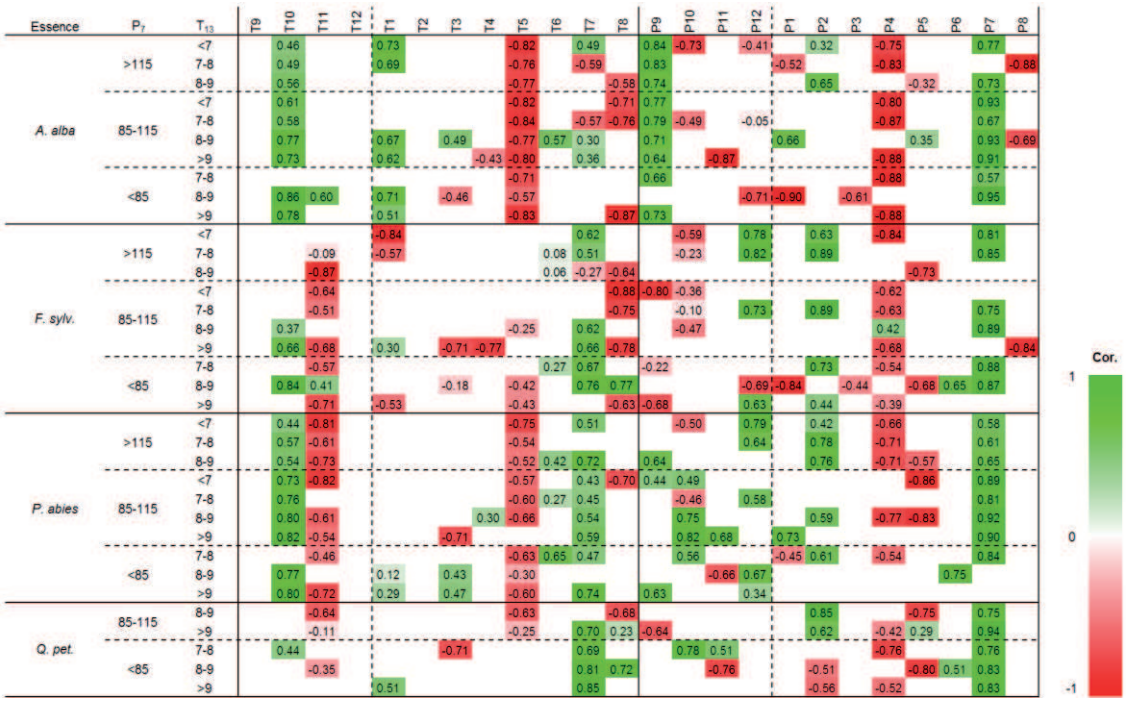
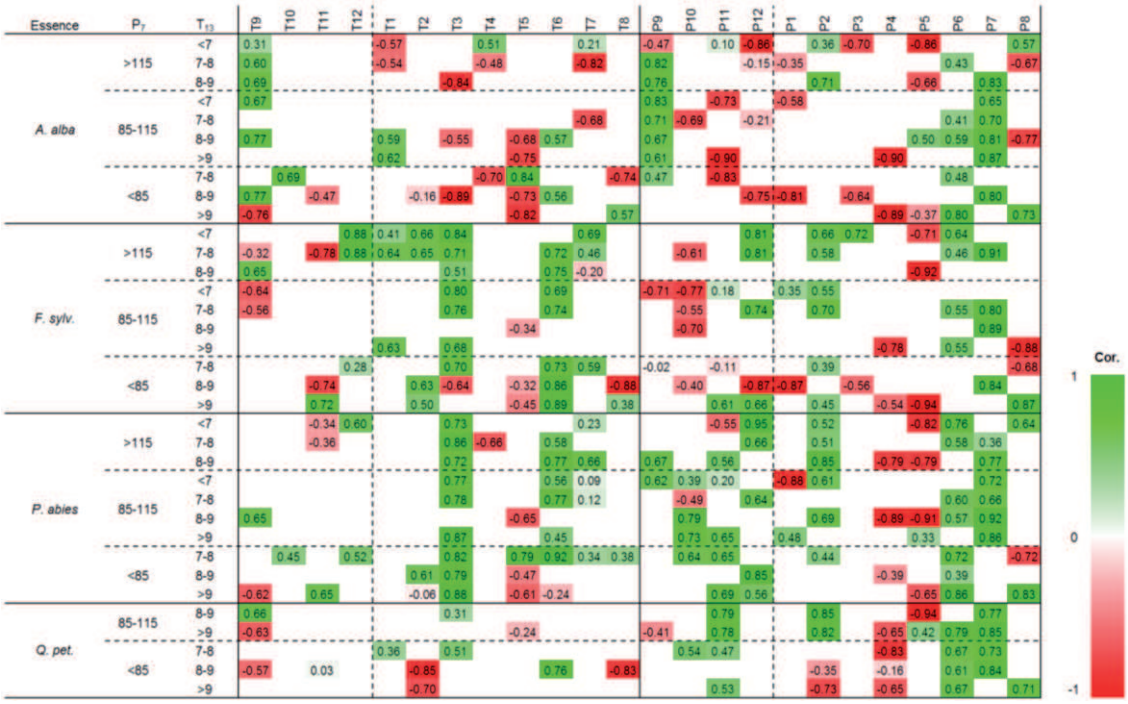


Figure supplémentaire 3.3.5.7 *– Suite.*

(b) Ecart-type (SD)



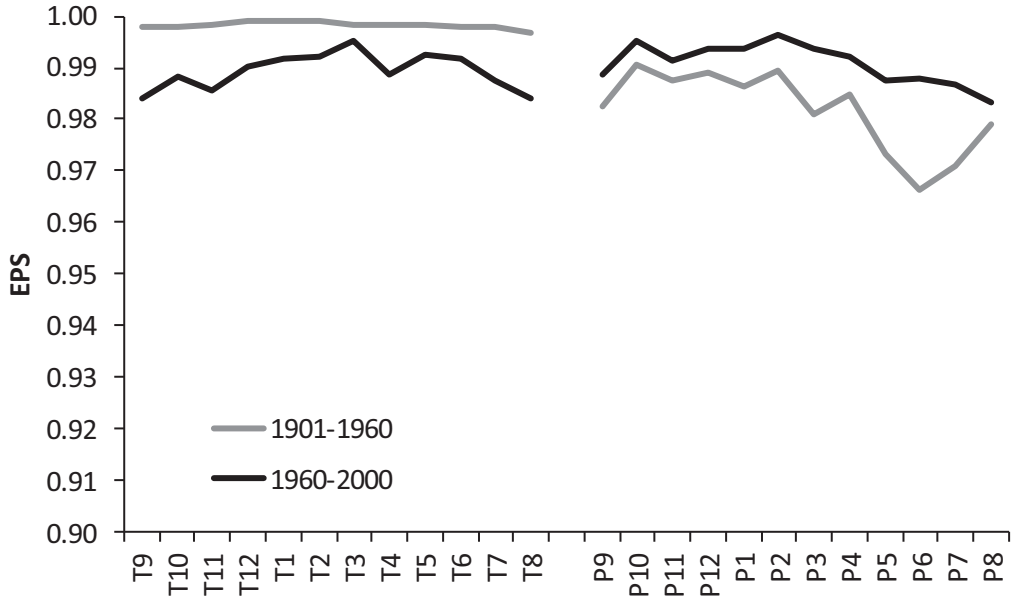


Figure supplémentaire 3.3.5.8 : Valeurs d'*expressed population signal *(EPS) calculées à partir des séries annuelles climatiques pour les périodes 1901-1960 *(données reconstruites, traits gris) et 1961-2000 (données observées, traits noirs).* ***L'échelle des ordonnées varie de 0,9 à 1****.*

7.1.4 ARTICLE [5] (CHAPITRE 4.3.1)

Supplementary table 4.3.1.1: Characteristics of the 61 studied stands. *Alt.: altitude (m). Asp.: aspect. pH: pH of the organo-mineral horizon. SWC: soil water capacity (in mm) calculated according to textural properties, depth and coarse element percentages. DHB: diameter at breast height. T: temperature. P: precipitation. Hb: hydric balance. Age, height, density and DHB in 1994 (mean (standard-deviation)). Nb. trees: number of cored trees per plot. BD: big diameters. SD: small diameters. Diff.: mean age difference (BD-SD). Climatic means from 1961 to 1990. JJA: June-July-August. See* ***Figure 4.3.1.1*** *for stands location*

Stand	Latitude	Longitude	Alt (m)	Slope (%)	Asp.	pH	SWC (mm)	Height (m)	N (n/ha)	Nb. Trees	DHB (cm)		Age			T (°C)			P (mm)		Hb (mm)	
											BD	SD	BD	SD	Diff.	Year	Jan	Jul	Year	JJA	Year	JJA
Q. petraea (n = 19)																						
1	46°10'17" N	5°14'22" E	260	< 5	-	4.7	170	25.8	435	30	44 (2.4)	35 (1.4)	90 (11.1)	85 (4.5)	5	10.9	1.9	20.3	1047	251	292	-132
3	46°40'05" N	2°43'37" E	260	0	-	4.5	75	30.4	540	30	53 (3.4)	41 (1.2)	113 (3.3)	111 (6.8)	2	10.5	2.8	19.0	798	187	83	-173
10	48°17'54" N	4°27'36" E	160	0	-	4.4	200	24.9	541	30	40 (2.8)	33 (2.1)	84 (10.3)	78 (10.7)	6	10.0	2.3	18.0	742	186	78	-154
18	47°15'17" N	2°07'29" E	176	< 5	-	4.4	130	27.4	358	29	48 (2.1)	38 (1.9)	81 (11)	73 (5.3)	8	10.6	3.1	18.6	732	164	26	-189
21	47°04'58" N	5°04'30" E	220	0	-	4.7	200	28.4	473	30	49 (3.1)	39 (2.4)	85 (5.7)	84 (4.8)	1	10.3	1.5	19.2	736	183	28	-181
27	49°21'58" N	1°30'15" E	175	0	-	4.5	170	22.9	732	30	35 (3.5)	26 (1.9)	54 (3)	53 (2.3)	1	10.1	2.9	17.5	827	174	171	-155
35	48°10'41" N	1°32'01" W	80	0	-	4.2	120	29.5	399	28	54 (3.3)	41 (3.5)	100 (7)	96 (7.4)	4	11.3	5.0	18.4	769	143	69	-196
41	47°34'09" N	1°15'36" E	127	0	-	4.4	175	28.2	471	30	50 (5.2)	39 (1)	92 (9.1)	89 (6.7)	3	10.6	3.6	18.3	670	140	-32	-208
51	49°01'60" N	4°57'38" E	180	< 5	-	4.1	55	25	397	26	62 (5.4)	46 (3.1)	148 (31.9)	130 (19.4)	18	9.9	2.0	18.1	812	199	157	-140
57A	48°52'18" N	6°29'02" E	315	< 5	-	4.6	140	27.7	623	30	45 (1.5)	37 (1.8)	84 (2.4)	83 (3.3)	1	9.0	0.9	17.3	811	209	190	-122
57B	49°00'59" N	7°27'45" E	320	15	NW	4.0	80	28.6	384	29	51 (6.7)	39 (1.8)	125 (5.4)	128 (6.8)	-3	9.0	0.3	17.7	892	226	257	-114
58	46°58'13" N	3°39'39" E	270	7	SW	4.8	150	23.5	892	30	35 (1.9)	27 (1.5)	58 (4.3)	59 (2.4)	-1	10.1	2.3	18.5	924	193	219	-165
60	49°23'51" N	2°17'60" E	55	< 5	-	4.5	125	25.2	473	30	41 (2.5)	32 (1.4)	57 (1.6)	60 (3.9)	-3	10.0	2.8	17.5	608	150	-31	-176
61	48°31'23" N	0°40'48" E	220	< 5	SE	4.5	110	26.8	731	30	39 (1.6)	33 (1.5)	85 (2.3)	86 (1.6)	-1	10.0	2.9	17.7	780	143	110	-194
68	48°59'25" N	7°43'46" E	256	10	S	4.7	85	21.6	532	23	53 (4.7)	42 (3)	154 (24.5)	119 (20.6)	35	9.3	0.5	18.3	929	225	247	-131
72	47°41'33" N	7°28'06" E	170	0	-	4.3	135	23.5	825	30	38 (2)	30 (2.3)	65 (4)	60 (3.9)	5	10.0	0.7	19.0	760	213	84	-140
81	44°02'44" N	1°44'56" E	300	18	SE	4.4	85	28	296	30	42 (1.7)	34 (1.4)	96 (2.6)	96 (2.2)	0	11.1	3.6	19.4	903	177	108	-201
86	46°37'38" N	0°29'44" E	116	< 5	-	4.0	80	25.1	747	30	41 (1.4)	33 (2.4)	79 (5.4)	81 (4.8)	-2	11.1	3.6	19.1	692	143	-37	-217
88	48°01'36" N	6°02'24" E	330	0	-	4.6	185	25.9	623	30	49 (4.5)	39 (1.4)	130 (28.6)	124 (12.6)	6	9.1	0.3	17.9	962	225	325	-115
Mean			**210**			**4.4**	**130**	**26.2**	**551**		**46**	**36**	**94**	**89**	**4.4**	**10.1**	**2.2**	**18.4**	**810**	**186**	**123**	**-163**
			(82)			**(0.2)**	**(45)**	**(2.4)**	**(169)**		**(7.1)**	**(5.0)**	**(28.9)**	**(23.9)**	**(8.8)**	**(0.7)**	**(1.3)**	**(0.8)**	**(110)**	**(33)**	**(111)**	**(33)**
F. sylvatica (n = 17)															0							
2	49°12'21" N	3°07'36" E	145	0	-	4.6	200	29.2	398	30	49 (3.8)	36 (1.8)	82 (23.4)	85 (23.2)	-3	10.4	2.6	18.3	696	164	47	-167
3	46°11'37" N	2°59'54" E	582	15	N	4.4	90	28.9	294	30	46 (4.2)	34 (2)	91 (19.9)	83 (2.9)	8	9.3	1.6	17.8	881	230	239	-112
4	44°07'52" N	5°48'00" E	1300	50	N	6.4	120	25.5	358	30	43 (4)	33 (1.1)	147 (6.7)	147 (10.4)	0	7.5	-0.2	17.1	1134	207	613	-99
14	49°10'57" N	0°51'23" W	90	< 5	-	4.3	95	25.2	260	30	50 (2.7)	39 (1.7)	129 (15.5)	121 (2.9)	8	10.3	4.5	16.7	872	165	228	-152
26	44°55'04" N	5°17'46" E	1320	12	W	6.3	50	22.9	398	30	44 (4.6)	33 (2.8)	63 (2.3)	62 (4.8)	1	6.8	-1.2	16.3	1489	309	851	-50
29	47°50'16" N	3°32'34" W	50	0	-	4.2	140	23.1	697	30	35 (3.1)	24 (0.7)	141 (10.4)	139 (11.2)	2	11.4	5.9	17.5	973	133	250	-208
30	44°06'55" N	3°32'36" E	1400	25	SW	4.4	50	19.4	566	29	39 (1.5)	33 (1.2)	105 (3.8)	104 (4.3)	1	4.5	-2.0	12.8	2068	264	1520	-69
52	47°47'46" N	5°04'17" E	440	0	-	6.7	45	30.2	314	30	47 (3.3)	38 (2.3)	95 (16.2)	86 (10.8)	9	9.0	1.0	17.4	889	209	240	-134
54A	48°30'35" N	6°42'23" E	325	< 5	E	4.7	86	29	328	30	52 (2.8)	37 (3.6)	102 (20.5)	93 (11.8)	9	9.0	0.6	17.5	845	220	199	-122
54B	48°38'57" N	6°04'04" E	390	< 5	-	6.3	60	28.3	292	30	48 (2.4)	39 (1.9)	86 (7.4)	83 (6.4)	3	9.2	0.9	17.7	884	221	230	-124
55	49°10'15" N	5°00'17" E	250	0	-	4.5	80	29.3	284	30	51 (4.3)	40 (2.1)	60 (3.5)	61 (3.6)	-1	9.7	2.0	17.6	910	212	264	-122
60	49°19'27" N	2°52'34" E	138	0	-	5.4	90	26.6	667	30	39 (3.3)	30 (1.4)	62 (3.9)	64 (7.6)	-2	10.1	2.9	17.5	710	170	61	-159
64	43°09'01" N	0°39'29" W	400	44	NW	4.9	110	28.4	558	30	49 (7.4)	33 (2)	158 (3)	157 (3.6)	1	12.8	6.6	19.8	1423	262	656	-93
65	43°01'36" N	0°26'12" E	850	25	NW	4.4	125	29.5	203	30	56 (2.7)	44 (1.7)	86 (5.2)	83 (5)	3	10.0	3.2	17.5	1113	232	440	-103
76	49°42'39" N	1°19'34" E	210	0	-	4.4	145	29.7	237	30	48 (1.7)	38 (1.6)	107 (7.4)	104 (7.2)	3	9.2	2.4	15.9	990	196	388	-112
81	43°24'38" N	2°10'40" E	700	0	-	4.6	100	30.1	222	30	48 (2.1)	40 (2.4)	64 (8.9)	66 (4.9)	-2	10.0	3.1	18.2	1313	209	530	-174
88	48°06'21" N	6°14'50" E	400	< 5	-	4.6	80	24.7	811	30	37 (2.4)	28 (0.6)	51 (4.9)	53 (3.5)	-2	8.8	0.3	17.4	1091	257	435	-90
Mean			**528**			**5.0**	**98**	**27**	**405**		**46**	**35**	**96**	**94**	**2.1**	**9.3**	**2.0**	**17.2**	**1075**	**215**	**423**	**-123**
			(441)			**(0.8)**	**(40)**	**(3.0)**	**(185)**		**(5.7)**	**(4.9)**	**(32.1)**	**(31.3)**	**(3.9)**	**(1.8)**	**(2.3)**	**(1.4)**	**(341)**	**(43)**	**(355)**	**(40)**

Supplementary table 4.3.1.1 *(suite).*

Stand	Latitude	Longitude	Alt (m)	Slope (%)	Asp.	pH	SWC (mm)	Height (m)	N (n/ha)	Nb. Trees	DHB (cm)		Age			T (°C)			P (mm)		Hb (mm)	
											BD	SD	BD	SD	Diff.	Year	Jan	Jul	Year	JJA	Year	JJA
A. alba (n = 10)															0							
5	44°29'25'' N	6°27'33'' E	1360	30	NE	5.8	120	26.9	396	30	58 (5)	42 (1.6)	102 (17.9)	93 (14.4)	9	7.1	-0.9	16.0	865	211	331	-114
7	44°42'36'' N	3°57'57'' E	1300	20	W	4.4	80	26.9	396	30	64 (4.8)	53 (2.1)	82 (2.5)	78 (3.3)	4	5.8	-1.4	14.2	1386	233	818	-109
9	42°51'52'' N	1°20'43'' E	1100	66	NW	4.2	65	26.9	396	29	48 (2.5)	39 (2.2)	167 (4.6)	164 (2.5)	3	9.5	2.8	17.1	1420	298	806	-12
11	42°52'02'' N	2°06'04'' E	950	40	N	5.8	120	29.2	523	30	57 (4.8)	44 (3.5)	79 (3.1)	79 (4.1)	0	10.3	4.0	18.1	1058	181	382	-163
25	46°58'34'' N	6°27'42'' E	1000	10	NW	5.3	105	25.6	432	30	53 (3.8)	44 (1.8)	100 (38.3)	67 (23.5)	33	6.7	-1.3	15.1	1462	388	896	64
26	44°56'53'' N	5°19'50'' E	1150	7	W	5.2	95	22.4	225	30	64 (2.5)	49 (4.4)	112 (17.6)	112 (16.9)	0	7.1	-0.8	16.5	1524	317	861	-54
38	45°25'17'' N	6°07'53'' E	1100	35	E	4.3	80	27.9	386	30	57 (6.3)	40 (2.1)	93 (36.7)	87 (26.8)	6	8.1	-0.3	17.1	1240	306	595	-42
57	48°36'36'' N	7°08'02'' E	400	20	NW	4.3	65	27.5	410	30	44 (2.3)	33 (2)	55 (3.2)	52 (4.7)	3	8.6	0.2	17.1	1223	291	639	-27
63	45°26'51'' N	3°31'39'' E	1040	25	SW	4.2	65	26.8	358	29	60 (4.4)	48 (3.4)	108 (43.2)	98 (9.7)	10	6.9	-0.6	14.9	1268	263	661	-76
68	47°56'01'' N	7°07'31'' E	680	45	NW	4.9	53	29.3	322	30	60 (3.4)	47 (1.1)	105 (4)	102 (7)	3	8.2	-0.2	16.8	1236	278	743	-10
Mean			**1008**			**4.8**	**85**	**26.9**	**384**		**57**	**44**	**100**	**93**	**6.4**	**7.8**	**0.2**	**16.3**	**1268**	**277**	**673**	**-54**
			(284)			**(0.7)**	**(24)**	**(2.0)**	**(76)**		**(6.5)**	**(5.7)**	**(29.0)**	**(30.4)**	**(9.4)**	**(1.4)**	**(1.8)**	**(1.2)**	**(197)**	**(59)**	**(194)**	**(65)**
P. abies (n = 6)																						
39A	46°34'47'' N	5°52'37'' E	970	10	SE	5.1	50	30.2	414	30	50 (2.5)	40 (1.4)	60 (4.8)	56 (0.9)	4	7.1	-1.0	15.4	1812	412	1186	67
39B	46°31'00'' N	6°03'44'' E	1210	8	W	5.1	25	23.6	746	30	50 (4)	40 (1.2)	106 (6.3)	101 (6.8)	5	4.9	-3.2	13.1	1980	447	1466	134
71	47°00'33'' N	4°07'06'' E	600	20	SE	4.3	90	27	460	30	45 (2.2)	37 (2.1)	48 (1.7)	46 (2.5)	2	9.1	0.8	17.6	1377	263	709	-85
73	45°35'12'' N	6°47'23'' E	1700	40	NW	4.5	90	22	499	29	50 (2.3)	40 (2)	186 (13.7)	176 (35)	10	7.4	-1.1	16.2	1070	252	460	-93
74	46°13'42'' N	6°20'58'' E	1200	20	W	5.4	125	29.9	369	30	63 (2.8)	50 (3.7)	75 (5.5)	70 (4.4)	5	7.7	-0.6	16.4	1416	372	788	26
88	48°14'02'' N	7°06'14'' E	660	20	SW	4.3	60	34.8	401	30	56 (2.6)	47 (2.2)	89 (1.1)	87 (2.9)	2	7.7	-0.7	16.1	1186	300	585	-28
Mean			**1057**			**4.8**	**73**	**27.9**	**482**		**52**	**42**	**94**	**89**	**4**	**7.3**	**-1.0**	**15.8**	**1474**	**341**	**866**	**4.0**
			(408)			**(0.5)**	**(35)**	**(4.7)**	**(137)**		**(6.3)**	**(5.0)**	**(49.5)**	**(46.9)**	**(3.2)**	**(1.4)**	**(1.3)**	**(1.5)**	**(355)**	**(81)**	**(384)**	**(89)**
P. sylvestris (n = 9)															0							
4	44°01'30'' N	6°40'16'' E	1670	20	S	5.0	43	24.7	811	30	44 (2.3)	33 (2.5)	73 (10.8)	64 (17.9)	9	7.9	-0.7	17.0	1042	211	265	-193
15	44°51'40'' N	3°03'30'' E	1000	< 5	-	4.7	85	22	623	30	39 (2.1)	33 (0.6)	60 (2)	58 (2)	2	7.6	0.5	16.0	872	201	251	-142
44	47°32'24'' N	1°48'05'' W	38	0	-	4.1	150	19.9	559	30	40 (3.8)	32 (0.8)	55 (3.2)	55 (3)	0	11.6	5.1	18.8	768	122	35	-232
45	47°49'12'' N	2°26'04'' E	145	0	-	4.2	160	20.7	468	30	36 (2)	30 (1.6)	52 (2.9)	54 (3.4)	-2	10.5	3.0	18.5	697	157	6	-190
63	45°24'21'' N	3°41'44'' E	750	25	NW	4.6	60	24.6	361	30	44 (2.2)	35 (1.2)	92 (12.7)	87 (8.3)	5	8.6	1.2	17.0	928	207	398	-86
67A	48°51'01'' N	7°42'39'' E	175	0	-	4.1	70	24.6	388	30	40 (4.1)	31 (1.4)	63 (6.9)	64 (5.6)	-1	10.0	1.0	19.0	771	209	115	-137
67B	48°55'53'' N	7°26'40'' E	290	< 5	-	4.0	58	25.9	492	30	43 (3.1)	35 (1.3)	63 (1.3)	63 (2.4)	0	9.1	0.3	17.7	876	223	287	-98
88	48°13'17'' N	6°41'45'' E	500	< 5	-	4.4	50	24.4	284	30	48 (3.1)	36 (1.6)	66 (4.2)	64 (3)	2	8.9	0.4	17.5	1170	308	544	-26
89	47°56'57'' N	3°43'05'' E	120	0	-	3.7	100	26.9	396	30	48 (3.9)	36 (1.2)	61 (14.8)	55 (5.5)	6	10.4	2.6	18.7	687	167	2	-181
Mean			**521**			**4.3**	**86**	**23.7**	**487**		**42**	**33**	**65**	**63**	**2.1**	**9.4**	**1.5**	**17.8**	**868**	**201**	**211**	**-143**
			(537)			**(0.4)**	**(43)**	**(2.4)**	**(160)**		**(4.1)**	**(2.2)**	**(11.8)**	**(10.1)**	**(3.5)**	**(1.3)**	**(1.8)**	**(1.0)**	**(161)**	**(52)**	**(188)**	**(64)**

Supplementary table 4.3.1.2: Pointer years and chronology statistics of the detrended tree-ring series of the 61 stands for the period 1948–1994 *(mean (standard-deviation)). MS: mean sensitivity. AC1: first-order auto-correlation. RW: mean ring width (mm). RGV: relative growth variation (%). BD: big diameters. SD: small diameters. Nb.: number of pointer years*

Stand	Statistics						Positive pointer years				Negative pointer years			
	RW (mm)		MS		AC1		Nb.		RGV (%)		Nb.		RGV (%)	
	BD	SD	BD	SD	BD	SD	BD	SD	BD	SD	BD	SD	BD	SD
Q. petraea (n = 19)														
1	2.19	1.78	0.20	0.21	0.52	0.47	7	8	49 (27.1)	41 (18.3)	7	6	-30 (9.1)	-29 (6.9)
3	1.90	1.48	0.20	0.21	0.33	0.37	7	6	39 (15.9)	45 (5.6)	9	5	-26 (7.2)	-28 (4.9)
10	2.45	2.14	0.24	0.25	0.43	0.55	11	11	50 (20.4)	47 (26.1)	7	8	-35 (6)	-32 (6.8)
18	2.59	2.33	0.20	0.23	0.55	0.40	6	7	45 (12.4)	49 (12.8)	8	9	-26 (4)	-27 (4.8)
21	2.88	2.35	0.21	0.23	0.46	0.51	5	7	45 (8.8)	44 (11.6)	6	8	-28 (3.8)	-26 (5)
27	2.94	2.35	0.19	0.23	0.66	0.51	4	6	40 (22.3)	42 (12.9)	4	7	-26 (7.1)	-29 (6.7)
35	2.11	1.99	0.21	0.22	0.51	0.59	8	7	36 (10.4)	46 (12.5)	5	5	-28 (6.6)	-29 (8)
41	2.38	1.95	0.25	0.29	0.35	0.35	8	10	60 (20.6)	65 (35.5)	10	10	-32 (6.1)	-32 (6)
51	1.89	1.59	0.23	0.24	0.39	0.45	6	8	52 (25.9)	48 (24.8)	5	4	-31 (3.4)	-30 (7.3)
57A	2.26	1.98	0.24	0.26	0.51	0.52	11	8	46 (10.8)	50 (15.1)	11	11	-28 (6.4)	-29 (4.8)
57B	1.59	1.11	0.20	0.25	0.48	0.35	6	11	46 (10)	47 (19.8)	4	6	-32 (5)	-35 (7.4)
58	2.71	2.01	0.22	0.23	0.48	0.46	6	11	45 (15.4)	39 (12.5)	6	7	-28 (7.1)	-29 (6.8)
60	3.13	2.34	0.24	0.27	0.51	0.60	5	10	60 (30.6)	57 (26)	6	6	-33 (4.7)	-34 (2.6)
61	2.01	1.69	0.21	0.20	0.55	0.60	7	6	50 (20.9)	43 (18.2)	4	5	-32 (12.7)	-30 (10)
68	1.25	1.58	0.27	0.33	0.22	0.19	6	12	49 (10.6)	58 (9.6)	10	11	-33 (6.3)	-37 (6.3)
72	2.76	2.25	0.19	0.21	0.58	0.55	5	3	55 (31.8)	64 (26.9)	5	7	-28 (6.5)	-27 (4.6)
81	1.62	1.25	0.24	0.24	0.53	0.50	7	8	56 (20)	50 (18.5)	10	9	-28 (4.6)	-28 (3.7)
86	2.49	1.77	0.23	0.25	0.53	0.51	8	8	50 (19.7)	57 (27.1)	9	9	-28 (8.1)	-30 (11.3)
88	1.75	1.41	0.23	0.24	0.40	0.59	6	10	41 (13.2)	46 (12.2)	8	5	-30 (4.1)	-27 (5.6)
Mean	**2.26**	**1.86**	**0.22**	**0.24**	**0.47**	**0.48**	**6.8**	**8.3**	**48 (18.3)**	**49 (18.2)**	**7.1**	**7.3**	**-30 (6.2)**	**-30 (6.3)**

Supplementary table 4.3.1.2 *(suite).*

Stand	Statistics						Positive pointer years				Negative pointer years			
	RW (mm)		MS		AC1		Nb.		RGV (%)		Nb.		RGV (%)	
	BD	SD	BD	SD	BD	SD	BD	SD	BD	SD	BD	SD	BD	SD
F. sylvatica (n = 17)														
2	4.24	3.17	0.19	0.20	0.70	0.62	3	5	44 (22.3)	53 (24.7)	5	3	-27 (2.8)	-32 (6.5)
3	2.55	2.25	0.24	0.23	0.48	0.50	9	5	50 (24.6)	44 (13.9)	4	4	-39 (9)	-33 (2.6)
4	2.43	1.68	0.20	0.20	0.60	0.61	8	5	35 (11.9)	48 (20.8)	8	5	-25 (6.2)	-29 (5.6)
14	2.37	2.18	0.29	0.30	0.48	0.48	8	10	59 (36.6)	64 (26)	9	6	-35 (10.6)	-42 (9.8)
26	1.04	0.81	0.36	0.37	0.42	0.38	11	10	86 (41.5)	90 (30.6)	9	11	-43 (10.5)	-43 (10.6)
29	2.40	1.53	0.28	0.30	0.59	0.56	4	5	127 (121.8)	147 (168.5)	3	6	-47 (18.5)	-35 (19)
30	1.52	1.31	0.23	0.24	0.50	0.55	8	9	49 (30.3)	62 (43.2)	9	6	-28 (6.8)	-35 (7.6)
52	2.07	1.76	0.30	0.32	0.39	0.39	11	11	58 (25.6)	76 (31.7)	10	11	-37 (9.9)	-39 (9.1)
54A	2.77	2.35	0.28	0.30	0.30	0.30	10	13	60 (17.6)	70 (34)	8	10	-33 (10.4)	-39 (12)
54B	2.19	2.19	0.35	0.31	0.38	0.25	11	15	63 (41.3)	58 (23.5)	6	10	-43 (9)	-37 (11.6)
55	3.01	2.59	0.22	0.21	0.59	0.57	6	5	42 (13)	41 (28.3)	6	4	-29 (6.6)	-33 (4.4)
60	3.08	2.35	0.30	0.30	0.36	0.39	11	12	64 (23.3)	63 (25.1)	9	12	-40 (10.7)	-36 (11.6)
64	3.31	2.53	0.19	0.20	0.62	0.55	3	4	47 (7.7)	41 (13.6)	4	4	-25 (5.3)	-30 (6.6)
65	1.48	1.29	0.24	0.26	0.61	0.60	7	6	52 (26.7)	52 (19.5)	7	4	-31 (12)	-41 (11.1)
76	2.79	2.04	0.24	0.25	0.60	0.59	8	7	55 (33.8)	57 (21.1)	6	8	-39 (15.9)	-36 (12.2)
81	1.79	1.51	0.28	0.28	0.52	0.60	10	5	58 (30.1)	36 (12.1)	9	6	-33 (7.8)	-32 (6.6)
88	2.64	2.49	0.21	0.21	0.35	0.66	8	6	46 (19.6)	61 (49.3)	8	5	-25 (6.6)	-33 (16)
Mean	**2.45**	**2.00**	**0.26**	**0.26**	**0.50**	**0.51**	**8.0**	**7.8**	**59 (31.0)**	**63 (34.5)**	**7.1**	**6.8**	**-34 (9.3)**	**-36 (9.6)**

Supplementary table 4.3.1.2 *(suite).*

Stand	Statistics						Positive pointer years				Negative pointer years			
	RW (mm)		MS		AC1		Nb.		RGV (%)		Nb.		RGV (%)	
	BD	SD	BD	SD	BD	SD	BD	SD	BD	SD	BD	SD	BD	SD
A. alba (n = 10)														
5	2.92	2.34	0.18	0.19	0.63	0.60	6	4	34 (5.9)	29 (6.7)	7	7	-25 (5.1)	-26 (5.5)
7	3.31	2.74	0.18	0.19	0.71	0.64	5	6	38 (20.8)	37 (15.1)	7	6	-28 (10)	-30 (9.2)
9	1.04	0.92	0.19	0.23	0.69	0.67	1	5	33 (0)	51 (16)	5	4	-29 (7.2)	-28 (8.9)
11	2.71	2.05	0.20	0.18	0.69	0.71	4	5	39 (8.8)	40 (6.6)	10	7	-25 (3.5)	-24 (7.1)
25	3.70	3.96	0.17	0.18	0.71	0.72	7	7	34 (15.8)	30 (8.4)	5	4	-23 (3.2)	-25 (5.1)
26	2.22	2.01	0.17	0.26	0.72	0.71	11	7	40 (10.6)	40 (8.9)	9	10	-33 (12.3)	-32 (9.1)
38	4.49	2.97	0.17	0.22	0.76	0.77	6	4	39 (19.3)	44 (17.2)	7	6	-22 (3.8)	-26 (2.6)
57	3.96	2.92	0.20	0.21	0.72	0.71	5	6	40 (20.2)	42 (18.6)	5	8	-29 (10.6)	-27 (6.7)
63	3.33	2.67	0.21	0.19	0.74	0.71	2	6	48 (17.3)	32 (10.2)	4	6	-28 (4.6)	-25 (5.2)
68	2.35	1.57	0.26	0.29	0.67	0.70	5	6	67 (28.8)	69 (25.1)	8	9	-35 (10.9)	-36 (11.4)
Mean	**3.00**	**2.42**	**0.19**	**0.21**	**0.70**	**0.69**	**5.2**	**5.6**	**41 (14.6)**	**41 (13.3)**	**6.7**	**6.7**	**-28 (7.1)**	**-28 (7.1)**
P. abies (n = 6)														
39A	3.09	3.00	0.23	0.23	0.63	0.61	7	5	40 (13.1)	48 (23)	9	8	-29 (4)	-29 (8)
39B	1.62	1.48	0.17	0.18	0.61	0.58	5	7	34 (5.2)	34 (5.5)	2	6	-20 (4.5)	-26 (3.8)
71	4.41	3.54	0.28	0.27	0.75	0.76	11	10	52 (30.6)	52 (24.6)	14	7	-32 (9.3)	-35 (12.5)
73	1.30	0.99	0.18	0.17	0.65	0.64	5	4	41 (9.6)	44 (8.1)	2	5	-25 (0.6)	-24 (3.6)
74	2.97	2.63	0.17	0.20	0.82	0.80	4	4	32 (7.8)	42 (17.8)	4	4	-30 (5.8)	-32 (2.8)
88	2.34	2.15	0.24	0.24	0.57	0.63	4	4	52 (18.7)	46 (9.4)	5	7	-33 (5.4)	-31 (6.9)
Mean	**2.62**	**2.30**	**0.21**	**0.21**	**0.67**	**0.67**	**6.0**	**5.7**	**42 (14.2)**	**44 (14.7)**	**6.0**	**6.2**	**-28 (4.5)**	**-30 (6.3)**
P. sylvestris (n = 9)														
4	2.08	1.90	0.16	0.19	0.74	0.78	4	3	38 (6.6)	38 (5.2)	4	5	-25 (5.3)	-24 (4.8)
15	2.12	1.98	0.20	0.23	0.51	0.53	6	4	44 (15.9)	53 (12)	5	7	-39 (3.9)	-29 (6.3)
44	2.67	2.03	0.19	0.21	0.73	0.70	2	5	55 (22.8)	37 (16)	5	4	-29 (9.1)	-32 (5.6)
45	2.85	2.34	0.32	0.34	0.70	0.72	12	15	66 (32.5)	56 (24.4)	9	12	-39 (16.1)	-36 (12.3)
63	1.53	1.30	0.18	0.22	0.65	0.66	2	4	46 (3)	39 (10.2)	3	4	-29 (9.7)	-32 (6.1)
67A	2.31	1.69	0.24	0.26	0.64	0.46	5	7	52 (18.6)	48 (14.2)	7	8	-36 (7.4)	-32 (9.1)
67B	2.38	1.80	0.25	0.24	0.46	0.53	8	8	50 (10.7)	39 (8.4)	11	5	-31 (5.9)	-33 (5.2)
88	3.36	2.50	0.22	0.22	0.60	0.68	2	5	35 (5)	42 (14.3)	4	6	-33 (3.2)	-27 (6.9)
89	2.97	2.47	0.22	0.22	0.66	0.72	0	4	/	96 (94.1)	3	5	-31 (0.9)	-37 (15)
Mean	**2.47**	**2.00**	**0.22**	**0.24**	**0.63**	**0.64**	**4.6**	**6.1**	**48 (14.4)**	**50 (22.1)**	**5.7**	**6.2**	**-32 (6.8)**	**-31 (7.9)**

Supplementary table 4.3.1.3: Bootstrapped correlation coefficients for each stand and size for September of the previous year to August of the current year. *BD: big diameters. SD: small diameters.*

Size and stand		Temperature												Hydric balance											
		Sept	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sept	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug
Q. petraea (n = 19)																									
	1	-0.01	0.10	0.05	0.39	-0.05	-0.04	-0.01	0.06	0.11	0.01	0.27	0.35	0.02	0.01	-0.20	-0.04	-0.11	-0.18	-0.21	0.04	0.24	0.17	0.04	-0.16
	3	-0.21	0.09	0.13	-0.04	0.01	0.09	-0.25	0.08	-0.07	-0.10	-0.02	0.13	0.25	0.22	-0.04	0.24	0.17	0.01	0.01	0.02	0.24	0.23	0.04	0.02
	10	0.03	0.17	0.13	0.16	0.10	0.12	0.05	0.27	0.16	0.07	0.18	0.26	-0.06	-0.04	-0.24	-0.19	-0.07	-0.15	-0.21	-0.10	0.09	0.02	0.06	-0.19
	18	-0.08	0.26	0.02	0.07	0.04	0.02	-0.16	0.01	0.03	-0.01	0.07	-0.04	0.20	0.25	0.07	0.27	0.36	0.19	0.14	0.21	0.30	0.20	0.09	0.11
	21	-0.27	0.15	-0.11	0.38	0.05	-0.07	-0.01	-0.12	-0.20	-0.35	-0.12	0.07	0.28	0.35	-0.17	0.36	0.18	0.24	-0.09	0.12	0.28	0.27	0.29	-0.30
	27	-0.01	0.08	-0.09	-0.30	-0.10	0.08	-0.13	-0.01	-0.19	0.02	-0.10	-0.17	-0.04	0.32	0.32	0.34	0.00	-0.13	0.11	0.13	0.23	0.04	0.07	0.17
	35	-0.11	0.03	0.03	-0.11	0.10	-0.02	-0.10	0.08	0.08	-0.03	-0.20	0.03	-0.03	0.24	0.03	-0.08	0.03	0.06	-0.02	0.13	0.06	0.20	-0.13	-0.17
	41	-0.25	0.00	0.02	0.00	-0.07	-0.11	-0.32	0.02	-0.33	-0.27	-0.24	-0.28	0.16	0.22	0.07	0.32	0.26	0.24	0.25	0.31	0.40	0.12	0.20	0.08
	51	-0.09	0.26	0.08	-0.03	0.09	0.12	-0.08	0.25	0.19	-0.04	0.10	0.26	0.15	0.13	-0.21	0.20	-0.05	-0.13	0.23	0.10	0.15	0.19	0.06	-0.02
BD	57A	0.09	0.32	0.06	-0.12	0.18	-0.07	-0.01	0.12	0.08	-0.03	0.25	0.32	0.23	0.26	-0.25	0.24	0.16	0.12	0.12	0.15	0.12	0.18	-0.04	-0.02
	57B	-0.13	0.01	0.18	-0.24	0.11	-0.07	-0.22	-0.13	-0.08	-0.25	-0.08	0.03	-0.04	-0.01	-0.10	-0.20	-0.09	0.06	0.07	0.25	0.39	0.08	-0.04	-0.10
	58	-0.31	-0.09	-0.15	0.14	0.14	0.08	-0.11	-0.11	-0.15	-0.20	-0.10	0.07	0.14	0.16	-0.16	0.12	0.07	-0.13	-0.02	0.14	0.11	-0.06	0.17	0.14
	60	-0.04	0.10	0.07	-0.28	-0.09	-0.02	-0.04	-0.13	0.13	0.09	-0.06	-0.22	0.17	0.23	0.13	0.37	-0.06	0.09	0.08	0.15	0.08	0.11	0.08	0.19
	61	0.05	0.12	0.13	-0.21	0.00	-0.03	0.00	0.12	0.09	0.26	0.04	0.06	0.04	0.42	0.17	0.53	0.09	-0.22	0.17	0.09	0.18	-0.09	-0.04	0.06
	68	-0.30	0.02	-0.04	-0.12	0.05	0.16	0.09	-0.18	0.15	-0.20	-0.02	0.10	0.00	-0.09	0.20	-0.11	-0.15	0.23	0.00	0.10	0.07	0.31	0.14	0.01
	72	-0.06	0.16	0.21	0.03	0.00	-0.19	-0.32	-0.03	-0.25	-0.02	-0.06	-0.10	-0.02	0.10	0.02	0.21	0.36	0.19	0.16	0.05	0.21	0.15	0.26	-0.10
	81	-0.10	-0.15	0.00	0.04	0.22	0.09	-0.02	0.09	-0.23	-0.24	-0.21	-0.30	0.21	0.22	-0.08	0.18	0.14	0.03	0.22	0.11	0.27	0.11	0.29	0.19
	86	-0.20	0.24	0.20	-0.06	0.07	0.03	-0.24	-0.03	-0.06	-0.21	-0.02	-0.07	0.16	0.25	0.14	0.20	0.20	0.00	0.08	0.14	0.22	-0.08	0.02	0.09
	88	-0.17	0.26	0.16	-0.02	0.12	0.09	0.14	0.04	0.18	0.01	0.28	0.25	0.23	0.27	0.00	0.20	-0.07	0.00	0.10	0.11	0.06	0.17	-0.20	-0.18
	1	0.01	0.09	0.04	0.39	-0.15	-0.06	-0.24	0.07	0.05	-0.08	0.19	0.16	0.12	-0.01	-0.39	0.11	-0.04	-0.14	-0.09	0.06	0.34	0.11	0.08	-0.09
	3	-0.18	0.19	0.09	-0.09	0.15	0.05	-0.23	-0.01	-0.04	-0.17	-0.02	0.24	0.11	0.19	-0.02	0.13	0.09	0.03	-0.12	-0.02	0.07	0.23	-0.01	-0.01
	10	0.20	0.26	0.18	0.05	0.14	0.18	0.18	0.33	0.26	0.16	0.19	0.31	-0.19	-0.15	-0.31	-0.25	-0.15	-0.30	-0.36	-0.16	-0.12	-0.11	0.08	-0.21
	18	-0.07	0.21	0.06	0.14	0.10	-0.01	-0.12	0.11	0.06	0.04	0.08	-0.01	0.18	0.37	-0.09	0.28	0.36	0.07	0.05	0.14	0.24	0.20	0.13	0.03
	21	-0.23	0.22	-0.15	0.40	-0.05	-0.06	0.02	-0.11	-0.22	-0.39	-0.19	-0.08	0.28	0.40	-0.28	0.41	0.27	0.28	0.04	0.05	0.18	0.19	0.32	-0.28
	27	-0.03	0.13	-0.12	-0.21	0.03	0.12	-0.06	-0.07	0.07	0.01	-0.04	-0.15	0.16	0.20	0.09	0.36	0.00	0.09	0.11	0.11	0.14	0.19	0.07	0.22
	35	-0.07	0.12	0.12	-0.06	0.09	0.03	-0.11	0.13	0.11	0.05	-0.06	0.13	-0.09	0.22	0.07	-0.02	0.01	0.03	-0.03	0.16	0.11	0.16	-0.15	-0.22
	41	-0.40	-0.06	0.00	-0.03	-0.09	-0.09	-0.38	-0.09	-0.35	-0.29	-0.31	-0.35	0.26	0.15	0.09	0.28	0.36	0.31	0.25	0.31	0.33	0.09	0.22	0.08
	51	0.00	0.09	0.08	-0.01	0.22	0.06	-0.12	-0.15	-0.14	0.05	0.07	-0.05	0.09	0.25	-0.26	0.23	-0.04	-0.08	0.06	0.09	0.19	0.00	0.04	-0.05
SD	57A	0.07	0.33	0.04	-0.06	0.19	-0.03	0.00	0.04	0.05	-0.07	0.05	0.39	0.16	0.37	-0.30	0.31	0.15	0.11	0.02	0.17	0.16	0.20	-0.01	-0.01
	57B	-0.18	0.05	0.18	-0.25	0.12	0.01	-0.12	-0.18	-0.09	-0.19	0.01	0.14	0.04	0.00	-0.14	-0.09	-0.14	0.20	0.05	0.29	0.37	0.12	-0.06	-0.11
	58	-0.34	0.10	-0.06	0.05	0.16	-0.10	-0.09	-0.05	-0.10	-0.26	-0.17	0.01	0.14	-0.01	-0.09	0.03	0.07	-0.12	0.01	0.16	0.09	0.01	0.07	0.06
	60	-0.10	0.14	0.05	-0.19	-0.05	-0.03	0.00	-0.17	0.17	0.05	0.01	-0.08	0.09	0.22	0.04	0.34	0.00	-0.04	0.21	0.11	0.07	0.06	0.07	0.06
	61	0.06	0.13	0.06	-0.21	0.01	0.02	0.09	0.07	0.17	0.21	0.08	0.13	0.00	0.39	0.17	0.55	0.09	-0.15	0.19	0.13	0.10	-0.06	-0.03	0.12
	68	-0.27	0.04	-0.05	-0.11	-0.02	0.02	0.01	-0.12	0.09	-0.33	-0.04	0.06	0.01	-0.07	0.09	-0.13	-0.08	0.15	-0.02	0.13	0.08	0.31	0.14	0.05
	72	-0.09	0.09	0.21	-0.03	0.07	-0.25	-0.39	-0.01	-0.14	-0.05	-0.10	-0.12	0.00	-0.01	0.00	0.10	0.27	0.01	0.08	-0.03	0.25	0.17	0.19	-0.02
	81	-0.04	-0.09	0.02	0.03	0.13	0.13	0.09	0.11	-0.14	-0.20	-0.11	-0.18	0.18	0.23	-0.02	0.21	0.12	-0.02	0.11	0.15	0.32	0.16	0.23	0.11
	86	-0.21	0.22	0.14	-0.19	-0.04	-0.08	-0.31	-0.07	-0.04	-0.26	-0.08	-0.15	0.15	0.16	0.26	0.14	0.13	-0.04	0.11	0.16	0.23	-0.06	-0.03	0.14
	88	-0.06	0.26	0.17	0.00	0.06	0.05	0.06	0.08	0.21	0.00	0.29	0.36	0.18	0.21	-0.10	0.05	-0.15	-0.03	0.11	0.10	0.01	0.09	-0.25	-0.27
Mean BD		**-0.11**	**0.11**	**0.06**	**-0.02**	**0.05**	**0.01**	**-0.09**	**0.02**	**-0.02**	**-0.08**	**0.00**	**0.04**	**0.11**	**0.18**	**-0.02**	**0.17**	**0.07**	**0.03**	**0.06**	**0.12**	**0.19**	**0.12**	**0.07**	**-0.01**
Mean SD		**-0.10**	**0.13**	**0.06**	**-0.02**	**0.06**	**0.00**	**-0.09**	**0.00**	**0.00**	**-0.09**	**-0.01**	**0.04**	**0.10**	**0.16**	**-0.06**	**0.16**	**0.07**	**0.02**	**0.04**	**0.11**	**0.17**	**0.11**	**0.06**	**-0.02**

Supplementary table 4.3.1.3 *(suite).*

Size and stand		Temperature												Hydric balance											
		Sept	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sept	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug
F. sylvatica (n = 17)																									
	2	-0.07	-0.05	0.16	0.07	0.11	0.10	-0.21	0.17	-0.27	-0.11	-0.22	-0.21	0.18	0.34	0.09	0.16	0.32	-0.05	0.05	0.33	0.36	0.25	0.35	0.09
	3	-0.21	0.03	0.11	0.29	0.19	0.05	-0.14	0.07	-0.09	-0.30	-0.18	0.04	0.34	0.15	-0.14	0.17	0.24	0.19	0.11	-0.04	0.34	0.13	0.33	-0.14
	4	-0.19	-0.17	-0.09	0.15	0.08	0.09	-0.05	-0.25	-0.22	-0.36	-0.22	-0.08	0.12	0.16	-0.25	0.41	0.10	-0.10	0.11	0.32	0.18	0.31	0.37	0.02
	14	-0.07	-0.11	0.14	0.05	0.18	-0.07	-0.21	0.03	0.04	-0.11	-0.11	-0.18	-0.01	-0.29	0.08	-0.27	-0.19	0.04	-0.05	0.03	0.03	0.22	0.16	0.14
	26	-0.07	0.08	0.08	-0.09	0.09	0.01	0.08	-0.24	-0.03	0.02	0.19	0.16	-0.03	0.04	0.20	0.14	-0.15	0.13	0.11	0.19	0.10	0.10	0.18	-0.21
	29	-0.17	0.24	0.07	0.16	0.05	0.17	-0.03	-0.01	-0.01	-0.11	-0.05	-0.19	-0.06	-0.31	0.09	-0.18	0.18	0.15	0.09	-0.09	0.04	-0.08	-0.16	0.15
	30	-0.05	0.04	-0.13	-0.12	-0.06	0.07	-0.10	-0.17	-0.10	0.02	0.00	0.03	0.00	0.07	0.10	-0.07	0.18	0.05	0.12	0.09	0.06	-0.04	-0.03	-0.12
	52	0.12	-0.02	-0.17	0.14	-0.24	-0.01	0.09	0.10	-0.02	0.12	0.07	0.11	0.02	0.18	0.16	0.12	-0.19	0.30	0.00	0.10	0.05	-0.22	-0.15	0.09
BD	54A	0.02	-0.18	-0.15	0.04	0.05	-0.11	0.12	0.07	-0.24	-0.02	0.14	0.18	-0.15	0.22	0.15	0.02	0.08	-0.04	-0.02	-0.13	0.05	0.02	0.02	-0.19
	54B	0.06	-0.17	-0.10	-0.02	0.24	-0.04	0.07	-0.06	-0.04	0.03	0.17	0.02	-0.04	0.09	0.23	-0.14	-0.13	0.03	0.28	-0.10	-0.06	-0.16	-0.03	-0.04
	55	-0.05	-0.15	0.07	-0.05	0.24	0.13	-0.03	0.02	0.08	-0.03	0.14	0.33	-0.04	0.13	-0.12	-0.07	-0.23	-0.03	-0.03	-0.11	0.09	0.12	0.10	-0.10
	60	-0.13	-0.09	0.13	0.24	0.01	-0.04	-0.05	-0.11	0.26	0.10	0.03	0.14	-0.03	-0.02	0.11	0.16	-0.11	0.03	-0.08	0.06	0.09	0.19	0.06	-0.15
	64	-0.17	0.07	0.04	-0.25	-0.15	0.22	-0.37	0.00	-0.06	0.19	0.10	-0.02	-0.07	-0.29	-0.33	-0.37	-0.33	-0.22	-0.05	-0.14	-0.16	-0.17	-0.16	0.10
	65	0.03	0.00	0.06	0.01	0.08	0.24	-0.13	-0.07	-0.16	-0.02	-0.03	-0.19	-0.28	-0.03	0.14	-0.17	0.18	0.12	0.27	0.04	0.05	-0.14	-0.03	0.08
	76	0.17	-0.03	0.01	-0.18	0.08	-0.05	-0.17	0.00	0.04	-0.16	-0.11	-0.03	-0.26	-0.29	0.12	-0.19	0.02	0.05	0.22	0.15	-0.02	0.38	-0.07	0.13
	81	-0.41	-0.32	-0.25	-0.24	0.15	-0.13	-0.18	-0.29	-0.15	-0.23	-0.27	-0.18	0.06	0.26	0.21	0.15	0.02	-0.08	0.08	0.16	-0.15	-0.14	0.10	0.04
	88	0.18	0.01	-0.05	0.02	0.04	0.09	0.18	0.19	0.22	0.32	0.15	0.33	-0.16	0.12	-0.05	-0.21	0.02	-0.22	0.01	0.14	0.08	0.04	-0.39	-0.21
	2	-0.02	0.15	0.12	0.18	0.32	0.14	-0.08	0.01	-0.16	-0.22	-0.04	0.05	0.08	0.39	-0.10	0.24	0.34	0.08	-0.05	0.18	0.33	0.25	0.21	-0.12
	3	-0.09	0.20	0.21	0.14	0.14	0.08	-0.03	0.10	0.08	-0.14	0.08	0.33	0.33	0.16	-0.04	0.10	-0.07	0.03	-0.03	0.03	0.26	0.21	0.02	-0.27
	4	-0.09	-0.23	-0.11	0.15	0.23	0.09	0.08	-0.28	0.02	-0.32	-0.08	0.26	0.22	0.25	-0.24	0.16	-0.06	-0.25	-0.07	0.31	0.00	0.24	0.19	-0.10
	14	-0.03	-0.17	0.13	0.07	0.10	-0.04	-0.14	0.02	-0.04	-0.05	-0.09	-0.18	-0.03	-0.19	0.00	-0.19	-0.22	-0.06	-0.10	-0.11	0.07	0.01	0.04	0.03
	26	-0.06	-0.04	0.01	-0.17	0.10	0.01	0.13	-0.25	0.00	0.11	0.12	0.12	0.00	0.12	0.15	0.12	-0.18	-0.01	0.04	0.14	0.03	0.07	0.15	-0.18
	29	-0.20	0.35	0.04	0.20	0.01	0.22	0.16	0.08	0.21	-0.06	0.08	0.04	0.10	-0.28	0.07	-0.15	0.20	0.08	-0.04	0.00	-0.05	-0.06	-0.27	-0.02
	30	0.00	0.13	-0.12	-0.10	-0.08	0.07	-0.06	-0.18	0.11	0.19	0.08	0.12	-0.07	-0.02	0.03	-0.09	0.20	0.02	0.15	0.12	-0.01	-0.02	0.03	-0.09
	52	0.07	-0.07	-0.16	0.12	-0.20	-0.05	0.16	0.00	-0.01	0.13	0.20	0.19	-0.15	0.10	0.10	-0.02	-0.20	0.28	0.05	0.09	0.09	-0.22	-0.14	-0.02
SD	54A	0.07	-0.19	-0.13	-0.05	0.05	-0.12	-0.09	-0.03	-0.14	0.16	0.27	0.31	-0.15	0.17	0.30	-0.05	0.03	0.02	0.10	-0.14	0.14	-0.11	-0.02	-0.29
	54B	0.10	-0.21	-0.09	0.14	0.24	-0.16	0.11	0.13	0.07	0.14	0.23	0.07	-0.11	0.03	0.21	-0.24	0.01	-0.13	0.14	-0.14	-0.12	-0.24	-0.05	-0.14
	55	-0.13	-0.18	0.08	-0.09	0.19	0.14	0.07	0.12	0.22	0.20	0.20	0.40	-0.02	-0.03	-0.06	-0.07	-0.23	-0.02	-0.02	-0.08	0.18	0.04	0.04	-0.03
	60	-0.10	-0.09	0.26	0.20	0.06	-0.01	-0.07	0.01	0.22	0.15	0.22	0.32	0.11	0.08	0.14	0.11	-0.08	-0.04	-0.09	-0.03	0.08	0.12	-0.11	-0.21
	64	-0.31	0.13	0.12	-0.20	-0.28	0.16	-0.23	0.05	0.09	0.14	0.19	0.14	-0.07	-0.38	-0.36	-0.32	-0.18	-0.09	0.05	-0.08	-0.21	-0.18	-0.19	0.10
	65	-0.05	-0.03	0.09	0.07	0.08	0.21	-0.03	-0.04	-0.12	0.10	0.10	0.03	-0.09	-0.04	0.09	-0.17	0.22	0.19	0.17	0.01	0.06	-0.23	-0.07	-0.07
	76	0.02	-0.05	0.16	-0.17	0.07	0.05	-0.13	0.03	0.12	-0.08	-0.03	0.04	-0.07	-0.20	0.08	-0.19	-0.04	0.17	0.03	0.09	-0.06	0.17	-0.01	0.11
	81	-0.24	-0.13	-0.08	-0.16	0.06	-0.05	-0.21	-0.02	0.04	-0.12	-0.21	-0.12	-0.07	0.26	0.13	0.10	0.02	-0.10	0.17	-0.02	-0.20	-0.16	0.16	0.08
	88	0.14	-0.03	-0.01	0.04	-0.17	0.01	0.00	-0.05	0.13	0.18	0.14	0.33	-0.05	0.10	-0.04	-0.27	0.07	-0.14	-0.04	0.13	0.08	0.23	-0.25	-0.05
Mean BD		**-0.06**	**-0.05**	**0.00**	**0.01**	**0.07**	**0.04**	**-0.07**	**-0.03**	**-0.04**	**-0.04**	**-0.01**	**0.02**	**-0.02**	**0.03**	**0.05**	**-0.02**	**0.00**	**0.02**	**0.07**	**0.06**	**0.07**	**0.05**	**0.04**	**-0.02**
Mean SD		**-0.05**	**-0.03**	**0.03**	**0.02**	**0.05**	**0.04**	**-0.02**	**-0.02**	**0.05**	**0.03**	**0.09**	**0.14**	**0.00**	**0.03**	**0.03**	**-0.05**	**-0.01**	**0.00**	**0.03**	**0.03**	**0.04**	**0.01**	**-0.02**	**-0.07**

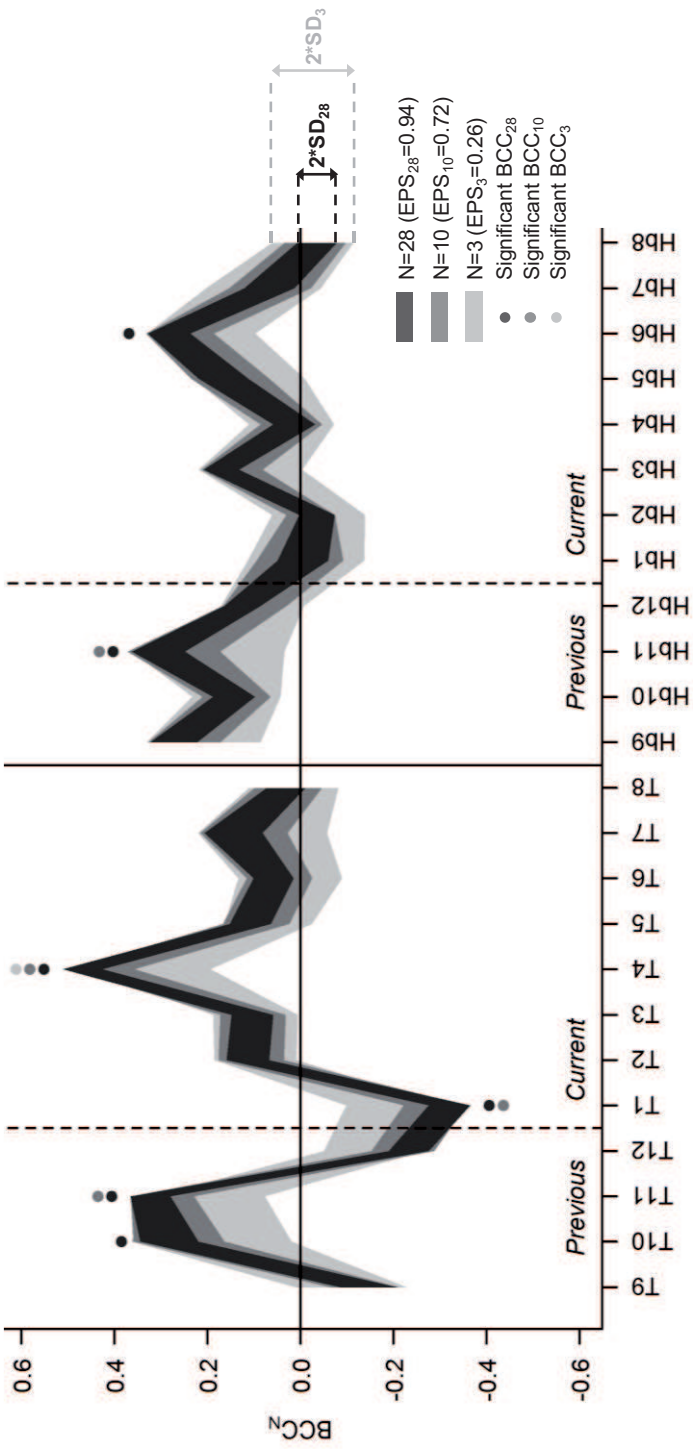
Supplementary table 4.3.1.3 *(suite).*

Size and stand		Temperature												Hydric balance											
		Sept	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sept	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug
A. alba (n = 10)																									
BD	5	-0.21	-0.24	0.20	0.11	-0.05	-0.11	0.05	0.08	-0.22	-0.14	-0.13	-0.20	0.32	0.27	-0.14	0.26	0.12	0.08	-0.22	0.07	0.17	0.33	0.04	0.04
	7	-0.33	-0.18	0.24	-0.07	0.03	0.11	-0.16	-0.05	-0.27	-0.08	-0.03	-0.30	0.09	0.05	-0.04	0.16	0.14	-0.05	-0.01	-0.06	0.41	-0.17	0.05	-0.09
	9	-0.30	-0.04	0.25	-0.02	0.16	0.24	-0.25	0.18	-0.01	0.09	0.03	-0.20	0.19	-0.06	0.06	0.09	-0.08	-0.01	0.13	-0.27	-0.10	-0.16	-0.06	0.04
	11	-0.09	-0.03	0.16	0.19	-0.06	0.09	0.11	0.24	0.12	-0.13	-0.04	0.12	0.29	0.15	0.01	0.08	-0.05	-0.03	-0.06	0.17	0.17	0.36	-0.08	-0.09
	25	-0.18	0.30	0.08	-0.27	-0.03	0.03	-0.31	-0.07	-0.04	-0.25	-0.05	-0.18	0.20	-0.09	0.11	0.01	-0.06	0.18	0.24	0.11	0.05	0.13	-0.03	0.15
	26	-0.13	0.26	0.17	-0.20	-0.03	0.16	-0.33	-0.01	-0.14	-0.27	-0.11	-0.19	-0.06	-0.15	0.11	0.05	0.05	0.37	0.20	0.01	0.24	0.24	0.13	-0.11
	38	-0.09	0.14	0.15	0.03	-0.11	0.03	0.00	0.02	-0.04	-0.11	0.23	0.31	0.26	0.42	0.09	-0.01	-0.18	-0.21	0.10	0.35	0.27	0.28	-0.10	-0.35
	57	-0.03	-0.01	-0.02	0.05	0.22	0.29	0.18	0.12	-0.05	-0.18	0.01	0.03	-0.15	0.30	-0.24	0.28	0.05	0.18	-0.16	0.07	0.15	0.14	-0.04	0.20
	63	-0.12	0.06	0.20	-0.01	0.15	0.11	-0.17	0.01	-0.13	-0.12	0.19	0.03	0.19	0.11	-0.12	0.25	0.17	0.03	0.35	0.19	0.19	0.04	-0.15	-0.04
	68	-0.42	0.11	0.09	-0.18	-0.37	0.14	-0.09	-0.21	-0.38	-0.57	-0.42	-0.14	0.02	0.12	0.18	0.04	-0.02	0.20	0.14	-0.01	0.19	0.42	0.12	-0.21
SD	5	-0.17	-0.10	0.36	0.02	0.02	0.17	0.11	0.08	-0.12	0.05	0.09	-0.07	0.23	0.20	-0.04	0.38	0.20	-0.04	0.02	0.04	0.14	0.09	-0.16	-0.21
	7	-0.16	0.00	0.36	0.00	0.10	0.28	0.07	0.17	-0.05	0.13	0.20	-0.04	0.18	0.18	0.13	0.15	0.00	-0.09	-0.09	-0.11	0.13	-0.15	-0.07	-0.10
	9	-0.22	-0.05	0.07	-0.03	0.10	0.29	-0.12	0.06	0.07	0.14	0.07	-0.08	0.31	0.08	0.15	0.04	-0.17	-0.05	-0.04	-0.04	-0.19	-0.11	-0.19	-0.04
	11	-0.24	-0.30	-0.01	0.25	0.09	0.18	0.24	0.01	0.22	-0.09	-0.08	0.12	0.31	0.19	0.13	-0.07	-0.20	-0.06	-0.13	0.05	0.05	0.28	-0.12	-0.04
	25	-0.16	0.16	0.04	-0.26	0.09	-0.01	-0.18	-0.06	0.01	-0.19	0.03	0.01	0.19	0.09	0.13	0.08	-0.23	0.06	0.19	0.15	0.07	0.17	-0.02	0.05
	26	-0.43	-0.15	0.15	0.15	-0.01	0.14	0.00	0.09	-0.11	-0.03	-0.11	-0.18	0.25	0.34	0.20	0.13	0.16	-0.04	0.15	-0.13	0.15	-0.02	0.13	-0.07
	38	0.16	0.31	0.23	0.05	0.02	0.14	0.32	0.43	0.37	0.20	0.34	0.37	0.25	0.30	0.11	0.23	-0.09	-0.04	-0.09	0.06	0.07	0.15	-0.07	-0.14
	57	0.05	0.22	-0.15	0.13	0.19	0.22	0.13	0.17	0.17	-0.08	0.10	0.12	0.01	0.20	-0.28	0.22	-0.06	0.20	-0.05	-0.02	-0.07	0.09	-0.20	0.03
	63	-0.14	0.27	0.11	0.08	0.06	0.12	0.12	0.06	-0.05	-0.06	0.28	0.10	0.19	0.07	-0.06	0.25	0.05	0.12	0.16	0.14	0.20	0.05	-0.27	-0.06
	68	-0.26	0.14	0.12	-0.20	-0.37	0.09	-0.15	-0.07	-0.14	-0.32	-0.15	0.11	0.05	0.10	0.24	0.02	-0.03	0.12	0.16	0.12	0.28	0.27	-0.03	-0.15
Mean BD		**-0.19**	**0.04**	**0.15**	**-0.04**	**-0.01**	**0.11**	**-0.10**	**0.03**	**-0.12**	**-0.18**	**-0.03**	**-0.07**	**0.14**	**0.11**	**0.00**	**0.12**	**0.01**	**0.07**	**0.07**	**0.06**	**0.17**	**0.16**	**-0.01**	**-0.05**
Mean SD		**-0.16**	**0.05**	**0.13**	**0.02**	**0.03**	**0.16**	**0.05**	**0.09**	**0.04**	**-0.03**	**0.08**	**0.05**	**0.20**	**0.18**	**0.07**	**0.14**	**-0.04**	**0.02**	**0.03**	**0.03**	**0.08**	**0.08**	**-0.10**	**-0.07**
P. abies (n = 6)																									
BD	39A	-0.05	-0.02	0.10	0.01	-0.02	0.03	-0.06	-0.14	-0.09	-0.22	-0.08	-0.11	0.05	0.11	-0.14	0.16	0.22	-0.04	0.12	-0.15	0.15	0.36	0.08	0.01
	39B	-0.16	0.06	0.12	-0.09	0.22	0.07	-0.09	-0.35	0.03	-0.18	0.03	-0.05	0.08	0.02	-0.09	0.05	-0.06	0.20	0.00	0.15	-0.05	0.20	0.16	0.03
	71	-0.22	0.02	-0.14	-0.13	0.05	0.10	0.08	0.12	0.08	-0.06	-0.12	-0.18	0.26	0.09	-0.07	0.32	0.13	-0.15	-0.02	0.11	-0.02	0.34	0.15	0.01
	73	-0.06	0.13	0.18	0.12	0.37	-0.08	-0.04	-0.04	-0.05	-0.07	0.32	0.01	0.04	0.20	-0.10	0.12	0.05	0.11	-0.05	0.10	0.47	-0.09	-0.11	-0.22
	74	0.00	0.12	-0.03	0.26	0.10	0.05	0.32	0.07	0.11	-0.01	0.11	0.04	0.03	0.36	-0.12	0.14	-0.09	0.16	-0.11	-0.07	0.07	0.25	0.04	0.01
	88	-0.12	0.19	0.04	0.04	0.07	0.31	0.26	0.20	0.09	-0.02	0.02	0.00	-0.11	0.07	-0.09	-0.02	-0.26	-0.13	-0.21	0.02	-0.17	0.01	0.06	0.12
SD	39A	-0.08	-0.04	0.09	-0.07	-0.21	-0.12	-0.21	-0.12	-0.21	-0.29	-0.20	-0.35	-0.01	0.09	-0.14	0.15	0.30	-0.02	0.11	-0.12	0.21	0.36	0.14	0.12
	39B	-0.23	0.20	0.23	-0.13	0.25	0.12	0.08	-0.20	0.07	-0.14	-0.01	0.01	0.01	-0.09	-0.04	0.09	-0.18	0.20	-0.06	0.09	-0.09	0.33	0.18	0.05
	71	-0.20	0.04	-0.10	-0.23	0.07	0.05	-0.05	0.05	0.03	-0.09	-0.14	-0.23	0.28	-0.02	-0.06	0.28	0.06	-0.12	0.03	0.15	0.00	0.33	0.11	0.08
	73	-0.07	0.18	0.16	0.18	0.17	0.00	-0.03	-0.08	-0.10	-0.04	0.26	0.04	0.04	0.15	-0.12	0.20	0.12	0.01	0.06	0.17	0.56	-0.05	-0.03	-0.26
	74	0.21	0.14	-0.06	0.26	0.17	-0.08	0.28	0.14	0.18	0.14	0.26	0.19	0.05	0.39	-0.12	0.03	-0.19	0.03	-0.13	0.00	-0.03	0.15	-0.17	-0.06
	88	-0.08	0.13	0.00	0.29	0.09	0.25	0.40	0.22	0.16	0.14	0.12	-0.02	-0.19	-0.07	-0.31	-0.09	-0.18	0.04	-0.39	-0.08	-0.12	0.18	0.28	0.06
Mean BD		**-0.10**	**0.08**	**0.05**	**0.04**	**0.13**	**0.08**	**0.08**	**-0.02**	**0.03**	**-0.09**	**0.05**	**-0.05**	**0.06**	**0.14**	**-0.10**	**0.13**	**0.00**	**0.03**	**-0.05**	**0.03**	**0.08**	**0.18**	**0.06**	**-0.01**
Mean SD		**-0.08**	**0.11**	**0.05**	**0.05**	**0.09**	**0.04**	**0.08**	**0.00**	**0.02**	**-0.05**	**0.05**	**-0.06**	**0.03**	**0.08**	**-0.13**	**0.11**	**-0.01**	**0.02**	**-0.06**	**0.04**	**0.09**	**0.22**	**0.09**	**0.00**

Supplementary table 4.3.1.3 *(suite).*

Size and stand		Temperature												Hydric balance											
		Sept	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sept	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug
P. sylvestris (n = 9)																									
	4	0.13	0.15	0.30	0.20	-0.02	0.11	0.09	0.18	0.21	0.29	0.29	0.12	0.01	0.08	0.23	0.11	0.09	-0.05	-0.13	0.00	0.28	-0.20	-0.20	-0.09
	15	-0.42	-0.39	0.20	-0.16	0.17	0.03	0.14	0.28	0.11	-0.11	0.06	0.05	0.37	0.27	0.14	-0.03	-0.01	-0.04	-0.14	-0.07	0.28	0.09	-0.05	-0.16
	44	-0.14	0.06	-0.07	0.08	-0.09	0.18	-0.02	0.14	-0.21	-0.05	-0.10	-0.37	0.09	0.06	0.07	0.24	0.35	0.24	0.23	-0.09	0.24	0.13	0.21	0.04
	45	-0.21	0.05	-0.33	0.21	0.00	0.29	0.16	-0.01	-0.12	-0.33	-0.41	-0.20	0.04	-0.02	-0.10	0.09	0.26	0.46	0.07	-0.04	0.20	0.43	0.39	0.10
BD	63	-0.22	-0.24	0.21	-0.23	0.07	-0.06	-0.07	-0.09	-0.15	-0.19	-0.10	-0.20	-0.04	0.19	0.09	-0.03	-0.14	0.26	0.05	-0.03	0.26	0.08	0.05	0.31
	67A	-0.19	0.08	-0.01	-0.09	-0.05	0.28	0.10	-0.12	0.12	-0.22	-0.19	0.19	0.08	-0.06	0.18	0.09	-0.06	-0.01	-0.30	0.00	-0.09	0.37	0.22	0.12
	67B	-0.28	-0.09	-0.13	0.07	0.03	0.44	0.19	-0.08	0.11	-0.17	-0.15	-0.07	0.07	0.02	0.20	0.00	-0.27	-0.04	-0.21	-0.04	-0.07	0.21	-0.14	0.07
	88	0.15	0.30	0.02	0.13	0.06	0.25	0.00	0.11	0.13	0.00	-0.04	0.08	0.19	0.12	-0.24	0.19	0.29	0.03	0.13	-0.05	0.15	0.22	0.08	0.15
	89	-0.05	0.20	-0.05	0.23	0.03	-0.03	-0.15	-0.03	-0.09	-0.04	0.04	-0.12	0.00	-0.03	0.01	0.06	-0.01	0.21	0.05	-0.11	0.00	-0.01	0.00	0.30
	4	0.01	-0.11	0.26	0.19	-0.20	0.03	0.00	0.16	0.24	0.18	0.20	-0.01	-0.09	0.10	0.18	0.02	-0.16	-0.09	0.07	-0.14	0.03	-0.15	-0.15	0.09
	15	-0.35	-0.44	0.20	-0.11	0.18	0.09	0.31	0.12	0.22	-0.03	0.04	0.12	0.12	0.29	-0.03	-0.12	-0.25	-0.14	-0.20	-0.12	0.12	0.06	-0.13	-0.24
	44	0.04	0.00	-0.25	0.16	-0.05	-0.04	-0.14	0.01	-0.32	-0.16	-0.29	-0.38	-0.06	0.11	0.00	0.21	0.33	0.32	0.29	-0.18	0.35	0.07	0.09	0.06
	45	-0.13	0.12	-0.32	0.30	0.06	0.23	0.28	0.09	0.09	-0.26	-0.29	-0.07	0.02	0.05	-0.20	0.12	0.19	0.33	-0.09	-0.06	0.12	0.36	0.41	0.04
SD	63	-0.17	-0.04	0.32	-0.12	0.20	0.15	-0.14	-0.02	0.00	-0.06	-0.06	0.02	-0.04	0.04	-0.03	0.07	-0.07	0.20	0.08	0.05	0.29	0.01	-0.07	0.29
	67A	-0.08	0.10	0.04	0.00	0.09	0.40	0.27	0.04	0.04	-0.10	-0.14	0.27	-0.03	0.19	0.12	0.07	0.09	-0.09	-0.38	-0.11	-0.07	0.26	0.24	-0.02
	67B	-0.21	-0.16	-0.22	0.26	0.29	0.38	0.28	-0.18	0.26	0.01	-0.02	0.11	0.07	0.15	0.22	0.16	-0.24	0.06	-0.21	0.02	-0.06	0.11	-0.10	0.04
	88	0.11	0.24	-0.06	0.14	-0.08	0.11	-0.05	0.02	0.07	-0.04	0.02	0.09	0.25	0.20	-0.33	0.31	0.28	0.03	0.13	0.00	0.18	0.28	0.21	0.10
	89	-0.05	0.10	-0.12	-0.01	0.14	0.09	-0.15	-0.13	-0.14	-0.12	0.00	-0.17	0.00	-0.05	0.00	0.06	0.08	0.13	0.08	-0.12	0.04	0.05	0.01	0.34
Mean BD		**-0.14**	**0.01**	**0.02**	**0.05**	**0.02**	**0.17**	**0.05**	**0.04**	**0.01**	**-0.09**	**-0.07**	**-0.06**	**0.09**	**0.07**	**0.06**	**0.08**	**0.06**	**0.12**	**-0.03**	**-0.05**	**0.14**	**0.15**	**0.06**	**0.09**
Mean SD		**-0.09**	**-0.02**	**-0.02**	**0.09**	**0.07**	**0.16**	**0.07**	**0.01**	**0.05**	**-0.06**	**-0.06**	**0.00**	**0.03**	**0.12**	**-0.01**	**0.10**	**0.03**	**0.08**	**-0.03**	**-0.07**	**0.11**	**0.12**	**0.06**	**0.08**

7.1.5 ARTICLE [6] (CHAPITRE 4.3.2)



Supplementary figure 4.3.2.1: Illustration of the variations in BCC among the 100 replications for three sample sizes *(N = 3, 10, 28). The considered plot is* Abies alba 38. *The grey areas indicate the standard deviation of BCC_N obtained from the 100 replications; light-, middle- and dark-grey for 3, 10 and 28 trees respectively. Colored circles highlight the significant BCC for each N. SD_N: standard deviation of BCC among the 100 replications. T: mean monthly temperature. Hb: monthly hydric balance. Month is represented by a number (e.g., 1: January).*

***Supplementary table 4.3.2.1: Characteristics of the 58 plots**. Alt.: altitude (m). pH: pH of the organo-mineral horizon. SWC: soil water capacity (in mm) calculated according to textural properties, depth and coarse element percentages. Age, height, density and diameter in 1994 (mean (standard-deviation)). Climatic means from 1961 to 1990. Jan: January. Jul: July. See **Figure 4.3.2.1** for plots location.*

Plot	Latitude	Longitude	Alt. (m)	pH	SWC (mm)	Slope (%)	Aspect	Height (m)	Density (n/ha)	Age	Diameter (cm)	Temperature (°C)			Precipitation (mm)		Hydric balance (mm)	
												Year	Jan	Jul	Year	Jul	Year	Jul
Quercus petraea (n = 17)																		
1	46°10'17'' N	5°14'22'' E	260	4.7	170	< 5	/	25.8	435	85 (8.2)	40 (4.1)	10.9	1.9	20.3	1047	67	292	-70
3	46°40'05'' N	2°43'37'' E	260	4.5	75	0	/	30.4	540	111 (6.2)	47 (5.3)	10.5	2.8	19.0	798	51	83	-77
10	48°17'54'' N	4°27'36'' E	160	4.4	200	0	/	24.9	541	80 (10.0)	36 (3.6)	10.0	2.3	18.0	742	60	78	-61
18	47°15'17'' N	2°07'29'' E	176	4.4	130	< 5	/	27.4	358	75 (8.0)	43 (4.7)	10.6	3.1	18.6	732	52	26	-73
21	47°04'58'' N	5°04'30'' E	220	4.7	200	0	/	28.4	473	84 (4.8)	44 (4.8)	10.3	1.5	19.2	736	53	28	-76
27	49°21'58'' N	1°30'15'' E	175	4.5	170	0	/	22.9	732	53 (2.9)	30 (4.4)	10.1	2.9	17.5	827	56	171	-59
35	48°10'41'' N	1°32'01'' W	80	4.2	120	0	/	29.5	399	99 (6.8)	47 (6.3)	11.3	5.0	18.4	769	46	69	-74
41	47°34'09'' N	1°15'36'' E	127	4.4	175	0	/	28.2	471	89 (7.2)	43 (5.7)	10.6	3.6	18.3	670	49	-32	-74
57A	48°52'18'' N	6°29'02'' E	315	4.6	140	< 5	/	27.7	623	83 (2.6)	41 (3.8)	9.0	0.9	17.3	811	63	190	-54
57B	49°00'59'' N	7°27'45'' E	320	4.0	80	15	NW	28.6	384	126 (6.0)	45 (6.4)	9.0	0.3	17.7	892	70	257	-51
58	46°58'13'' N	3°39'39'' E	270	4.8	150	7	SW	23.5	892	58 (3.3)	31 (3.9)	10.1	2.3	18.5	924	53	219	-74
60	49°23'51'' N	2°17'60'' E	55	4.5	125	< 5	/	25.2	473	58 (4.3)	36 (4.3)	10.0	2.8	17.5	608	47	-31	-68
61	48°31'23'' N	0°40'48'' E	220	4.5	110	5	SE	26.8	731	85 (1.9)	36 (3.0)	10.0	2.9	17.7	780	51	110	-68
72	47°41'33'' N	7°28'06'' E	170	4.3	135	0	/	23.5	825	62 (4.7)	34 (3.7)	10.0	0.7	19.0	760	63	84	-63
81	44°02'44'' N	1°44'56'' E	300	4.4	85	18	SE	28.0	296	96 (2.3)	38 (3.8)	11.1	3.6	19.4	903	47	108	-87
86	46°37'38'' N	0°29'44'' E	116	4.0	80	< 5	/	25.1	747	79 (5.2)	37 (3.8)	11.1	3.6	19.1	692	47	-37	-81
88	48°01'36'' N	6°02'24'' E	330	4.6	185	0	/	25.9	623	126 (19)	44 (4.8)	9.1	0.3	17.9	962	64	325	-58
Mean (SD)			**209 (86)**	**4.4 (0.2)**	**137 (42)**			**26.6 (2.2)**	**561 (175)**	**85 (4.4)**	**39 (6.9)**	**10.2 (0.7)**	**2.4 (1.3)**	**18.4 (0.8)**	**803 (113)**	**55 (8)**	**114 (113)**	**-69 (10)**

Supplementary table 4.3.2.1 *(suite).*

Plot	Latitude	Longitude	Alt. (m)	pH	SWC (mm)	Slope (%)	Aspect	Height (m)	Density (n/ha)	Age	Diameter (cm)	Temperature (°C)			Precipitation (mm)		Hydric balance (mm)	
												Year	Jan	Jul	Year	Jul	Year	Jul
Fagus sylvatica (n = 17)																		
2	49°12'21'' N	3°07'36'' E	145	4.6	200	0	/	29.2	398	85 (22.8)	42 (6.1)	10.4	2.6	18.3	696	55	47	-62
3	46°11'37'' N	2°59'54'' E	582	4.4	90	15	N	28.9	294	85 (11.8)	39 (6.0)	9.3	1.6	17.8	881	71	239	-52
9	42°55'53'' N	1°16'56'' E	1250	4.4	100	32	SW	21.4	413	80 (3.4)	37 (4.7)	9.5	2.8	17.2	1301	75	546	-53
14	49°10'57'' N	0°51'23'' W	90	4.3	95	< 5	/	25.2	260	125 (13.1)	44 (4.8)	10.3	4.5	16.7	872	51	228	-61
26	44°55'04'' N	5°17'46'' E	1320	6.3	50	12	W	22.9	398	62 (4.3)	39 (5.5)	6.8	-1.2	16.3	1489	85	851	-44
29	47°50'16'' N	3°32'34'' W	50	4.2	140	0	/	23.1	697	139 (11.2)	29 (4.9)	11.4	5.9	17.5	973	43	250	-77
30	44°06'55'' N	3°32'36'' E	1400	4.4	50	25	SW	19.4	566	104 (4.0)	36 (3.0)	4.5	-2.0	12.8	2068	61	1520	-60
52	47°47'46'' N	5°04'17'' E	440	6.7	45	0	/	30.2	314	91 (12.5)	42 (4.4)	9.0	1.0	17.4	889	62	240	-60
54a	48°30'35'' N	6°42'23'' E	325	4.7	86	5	E	29.0	328	97 (14.6)	45 (6.6)	9.0	0.6	17.5	845	65	199	-56
54b	48°38'57'' N	6°04'04'' E	390	6.3	60	< 5	/	28.3	292	85 (7.1)	44 (4.2)	9.2	0.9	17.7	884	67	230	-54
55	49°10'15'' N	5°00'17'' E	250	4.5	80	0	/	29.3	284	60 (3.7)	46 (5.2)	9.7	2.0	17.6	910	70	264	-48
60	49°19'27'' N	2°52'34'' E	138	5.4	90	0	/	26.6	667	64 (6.7)	34 (4.3)	10.1	2.9	17.5	710	57	61	-59
64	43°09'01'' N	0°39'29'' W	400	4.9	110	44	NW	28.4	558	157 (4.2)	41 (7.9)	12.8	6.6	19.8	1423	77	656	-50
65	43°01'36'' N	0°26'12'' E	850	4.4	125	25	NW	29.5	203	85 (6.1)	50 (5.1)	10.0	3.2	17.5	1113	66	440	-55
76	49°42'39'' N	1°19'34'' E	210	4.4	145	0	/	29.7	237	104 (7.7)	43 (4.6)	9.2	2.4	15.9	990	65	388	-43
81	43°24'38'' N	2°10'40'' E	700	4.6	100	0	/	30.1	222	66 (6.9)	44 (3.6)	10.0	3.1	18.2	1313	55	530	-82
88	48°06'21'' N	6°14'50'' E	400	4.6	80	< 5	/	24.7	811	51 (4.8)	32 (4.1)	8.8	0.3	17.4	1091	76	435	-48
Mean (SD)			**568 (461)**	**5.0 (0.8)**	**98 (39)**			**26.7 (3.3)**	**406 (180)**	**94 (5.5)**	**40 (7.2)**	**9.3 (1.8)**	**2 (2.2)**	**17.2 (1.4)**	**1088 (335)**	**64 (11)**	**430 (345)**	**-57 (10)**

Supplementary table 4.3.2.1 *(suite).*

Plot	Latitude	Longitude	Alt. (m)	pH	SWC (mm)	Slope (%)	Aspect	Height (m)	Density (n/ha)	Age	Diameter (cm)	Temperature (°C)			Precipitation (mm)		Hydric balance (mm)	
												Year	Jan	Jul	Year	Jul	Year	Jul
Abies alba (n = 10)																		
5	44°29'25'' N	6°27'33'' E	1360	5.8	120	30	NE	28.3	430	97 (13.9)	50 (7.1)	7.1	-0.9	16.0	865	59	331	-63
7	44°42'36'' N	3°57'57'' E	1300	4.4	80	20	W	25.7	430	79 (3.3)	58 (5.8)	5.8	-1.4	14.2	1386	63	818	-61
9	42°51'52'' N	1°20'43'' E	1100	4.2	65	66	NW	25.1	431	166 (4.7)	44 (4.1)	9.5	2.8	17.1	1420	85	806	-27
11	42°52'02'' N	2°06'04'' E	950	5.8	120	40	N	29.2	544	79 (3.2)	50 (6.2)	10.3	4.0	18.1	1058	55	382	-70
25	46°58'34'' N	6°27'42'' E	1000	5.3	105	10	NW	25.6	578	78 (31.4)	49 (4.7)	6.7	-1.3	15.1	1462	108	896	-10
26	44°56'53'' N	5°19'50'' E	1150	5.2	95	7	W	22.4	493	116 (17.7)	56 (6.9)	7.1	-0.8	16.5	1524	88	861	-46
38	45°25'17'' N	6°07'53'' E	1100	4.3	80	35	E	27.9	405	91 (28.0)	47 (7.9)	8.1	-0.3	17.1	1240	95	595	-31
57	48°36'36'' N	7°08'02'' E	400	4.3	65	20	NW	27.5	553	53 (4.0)	39 (5.1)	8.6	0.2	17.1	1223	84	639	-30
63	45°26'51'' N	3°31'39'' E	1040	4.2	65	25	SW	26.8	369	105 (33.1)	53 (6.3)	6.9	-0.6	14.9	1268	75	661	-46
68	47°56'01'' N	7°07'31'' E	680	4.9	53	45	NW	29.3	364	103 (6.1)	53 (5.9)	8.2	-0.2	16.8	1236	85	743	-22
Mean (SD)			**1008 (284)**	**4.8 (0.7)**	**85 (24)**			**26.8 (2.1)**	**460 (77)**	**97 (12.4)**	**50 (8.2)**	**7.8 (1.4)**	**0.2 (1.8)**	**16.3 (1.2)**	**1268 (197)**	**80 (17)**	**673 (194)**	**-41 (20)**
Picea abies (n = 5)																		
39A	46°34'47'' N	5°52'37'' E	970	5.1	50	10	SE	30.2	414	57 (3.3)	45 (4.5)	7.1	-1.0	15.4	1812	125	1186	1
39B	46°31'00'' N	6°03'44'' E	1210	5.1	25	8	W	23.6	798	108 (29.4)	44 (5.0)	4.9	-3.2	13.1	1980	130	1466	18
73	45°35'12'' N	6°47'23'' E	1700	4.5	90	40	NW	22.0	499	179 (22.9)	45 (4.4)	7.4	-1.1	16.2	1070	82	460	-41
74	46°13'42'' N	6°20'58'' E	1200	5.4	125	20	W	29.9	369	72 (5.5)	56 (6.0)	7.7	-0.6	16.4	1416	112	788	-11
88	48°14'02'' N	7°06'14'' E	660	4.3	60	20	SW	34.8	413	87 (2.2)	52 (4.4)	7.7	-0.7	16.1	1186	89	585	-28
Mean (SD)			**1148 (381)**	**4.9 (0.5)**	**98 (38.9)**			**28.1 (5.2)**	**499 (174)**	**101 (12.6)**	**48 (6.8)**	**6.9 (1.2)**	**-1.3 (1.1)**	**15.4 (1.4)**	**1493 (393)**	**108 (21)**	**897 (420)**	**-12 (24)**

Supplementary table 4.3.2.1 *(suite).*

Plot	Latitude	Longitude	Alt. (m)	pH	SWC (mm)	Slope (%)	Aspect	Height (m)	Density (n/ha)	Age	Diameter (cm)	Temperature (°C)			Precipitation (mm)		Hydric balance (mm)	
												Year	Jan	Jul	Year	Jul	Year	Jul
Pinus sylvestris (n = 9)																		
4	44°01'30'' N	6°40'16'' E	1670	5.0	43	20	S	17	997	68 (16.3)	38 (5.0)	7.9	-0.7	17.0	1042	55	265	-89
15	44°51'40'' N	3°03'30'' E	1000	4.7	85	< 5	/	22	700	59 (2.3)	36 (2.8)	7.6	0.5	16.0	872	57	251	-67
44	47°32'24'' N	1°48'05'' W	38	4.1	150	0	/	19.9	561	54 (2.9)	35 (4.0)	11.6	5.1	18.8	768	39	35	-86
45	47°49'12'' N	2°26'04'' E	145	4.2	160	0	/	20.7	856	52 (3.3)	33 (3.0)	10.5	3.0	18.5	697	52	6	-71
63	45°24'21'' N	3°41'44'' E	750	4.6	60	25	NW	24.6	531	92 (14.7)	39 (3.8)	8.6	1.2	17.0	928	60	398	-48
67A	48°51'01'' N	7°42'39'' E	175	4.1	70	0	/	24.6	694	64 (6.1)	35 (4.8)	10.0	1.0	19.0	771	64	115	-59
67B	48°55'53'' N	7°26'40'' E	290	4.0	58	< 5	/	25.9	528	63 (1.8)	39 (4.0)	9.1	0.3	17.7	876	70	287	-44
88	48°13'17'' N	6°41'45'' E	500	4.4	50	< 5	/	24.4	337	63 (5.2)	41 (5.5)	8.9	0.4	17.5	1170	92	544	-27
89	47°56'57'' N	3°43'05'' E	120	3.7	100	0	/	26.9	634	57 (9.5)	41 (5.5)	10.4	2.6	18.7	687	47	2	-78
Mean (SD)			**521 (537)**	**4.3 (0.4)**	**86 (43)**			**22.9 (3.2)**	**649 (194)**	**64 (5.8)**	**37 (5.1)**	**9.4 (1.3)**	**1.5 (1.8)**	**17.8 (1)**	**868 (161)**	**60 (15)**	**211 (188)**	**-63 (20)**

Supplementary table 4.3.2.2: Master chronologies statistics and EPS_N model parameters per plot. *N: number of trees per plot (17 modalities). rbt: mean inter-tree correlation. EPS: expressed population signal. $N_{0.85}$: sample size that yielded the EPS value of 0.85 in average. N_{95}: sample size that yielded the EPS value of 0.85 for 95 % of the estimates. $SD_{N0.85}$: standard deviation of BCC among the 100 replications when $N = N_{0.85}$. SD_{N95}: standard deviation of BCC among the 100 replications when $N = N_{95}$. NA value when $N_{0.85}$ and N_{95} are above 28 trees per plot. a, b and c: parameters of the equation [6.4] (see text for details).*

Plot	rbt_N			EPS_N							EPS_N model			
	rbt_3	rbt_{10}	rbt_{28}	EPS_3	EPS_{10}	EPS_{28}	$N_{0.85}$	N_{95}	$SD_{N0.85}$	SD_{N95}	a	b	c	R^2
Quercus petraea (n = 17)														
1	0.48	0.50	0.49	0.73	0.91	0.96	7	8	0.057	0.056	-0.211	-0.942	3.972	0.999
3	0.53	0.56	0.56	0.76	0.93	0.97	5	7	0.056	0.052	-1.086	-0.896	0.504	0.996
10	0.56	0.57	0.56	0.79	0.93	0.97	5	7	0.065	0.056	-0.056	-0.968	12.601	0.998
18	0.63	0.63	0.63	0.83	0.94	0.98	4	5	0.058	0.056	-0.042	-0.957	12.518	0.999
21	0.57	0.57	0.57	0.80	0.93	0.97	5	6	0.056	0.052	-0.050	-0.939	12.592	0.998
27	0.40	0.41	0.41	0.65	0.87	0.95	9	12	0.057	0.049	-0.091	-0.937	12.847	0.999
35	0.54	0.53	0.52	0.77	0.92	0.97	6	8	0.060	0.054	-0.056	-0.909	12.596	0.998
41	0.60	0.60	0.59	0.81	0.94	0.98	5	6	0.053	0.047	-0.048	-0.942	12.471	0.999
57A	0.70	0.70	0.70	0.87	0.96	0.98	3	4	0.053	0.048	-0.032	-0.976	12.420	0.999
57B	0.53	0.55	0.55	0.76	0.92	0.97	5	8	0.058	0.049	-0.447	-0.959	1.569	1.000
58	0.47	0.47	0.47	0.71	0.90	0.96	7	9	0.057	0.053	-0.072	-0.934	12.725	0.998
60	0.49	0.49	0.50	0.73	0.91	0.97	6	9	0.056	0.049	-0.714	-0.896	0.984	0.998
61	0.60	0.60	0.60	0.81	0.94	0.98	4	6	0.056	0.048	-0.412	-0.940	1.282	0.999
72	0.48	0.50	0.49	0.73	0.91	0.96	6	9	0.061	0.050	-0.216	-0.936	3.911	1.000
81	0.54	0.56	0.56	0.77	0.93	0.97	5	8	0.061	0.049	-0.455	-0.955	1.524	0.999
86	0.52	0.54	0.53	0.75	0.92	0.97	6	8	0.059	0.051	-0.219	-0.971	3.634	0.999
88	0.48	0.47	0.46	0.72	0.90	0.96	7	10	0.064	0.054	-0.072	-0.917	12.696	0.995
Mean (sd)	**0.54 (0.07)**	**0.54 (0.07)**	**0.54 (0.07)**	**0.77 (0.05)**	**0.92 (0.02)**	**0.97 (0.01)**	**5.6 (1.4)**	**7.6 (1.9)**	**0.058 (0.003)**	**0.051 (0.003)**	**-0.252 (0.292)**	**-0.94 (0.024)**	**7.697 (5.451)**	**0.999 (0.001)**

Supplementary table 4.3.2.2 *(suite).*

Plot	rbt_N			EPS_N							EPS_N model			
	rbt_3	rbt_{10}	rbt_{28}	EPS_3	EPS_{10}	EPS_{28}	$N_{0.85}$	N_{95}	$SD_{N0.85}$	SD_{N95}	a	b	c	R^2
Fagus sylvatica (n = 17)														
2	0.16	0.15	0.15	0.32	0.61	0.83	38	>28	NA	NA	-0.213	-0.807	14.103	0.995
3	0.11	0.12	0.12	0.23	0.55	0.78	50	>28	NA	NA	-0.247	-0.794	14.534	0.995
9	0.29	0.28	0.28	0.55	0.79	0.91	16	18	0.054	0.051	-0.120	-0.843	13.231	0.995
14	0.10	0.11	0.12	0.20	0.54	0.79	50	>28	NA	NA	-0.255	-0.804	14.539	0.995
26	0.24	0.24	0.24	0.45	0.75	0.90	20	24	0.062	0.056	-0.150	-0.854	13.399	0.997
29	0.23	0.24	0.22	0.43	0.74	0.89	22	28	0.053	0.048	-0.171	-0.876	13.506	0.996
30	0.25	0.26	0.26	0.47	0.77	0.91	18	22	0.057	0.053	-0.143	-0.875	13.324	0.999
52	0.45	0.44	0.45	0.70	0.89	0.96	7	12	0.053	0.043	-0.078	-0.934	12.692	0.999
54a	0.20	0.19	0.19	0.38	0.69	0.87	26	>28	0.057	NA	-0.190	-0.852	13.746	0.996
54b	0.30	0.31	0.31	0.54	0.81	0.92	14	18	0.057	0.049	-0.122	-0.901	13.065	0.999
55	0.20	0.20	0.21	0.39	0.71	0.88	24	>28	0.057	NA	-0.173	-0.851	13.626	0.998
60	0.23	0.22	0.22	0.46	0.73	0.88	22	26	0.054	0.050	-0.153	-0.824	13.461	0.995
64	0.14	0.14	0.14	0.26	0.59	0.81	41	>28	NA	NA	-0.221	-0.803	14.186	0.997
65	0.17	0.19	0.18	0.33	0.69	0.86	26	>28	0.057	NA	-0.198	-0.864	13.732	0.999
76	0.23	0.23	0.22	0.45	0.74	0.89	22	24	0.058	0.055	-0.157	-0.849	13.441	0.997
81	0.21	0.21	0.20	0.40	0.71	0.87	24	>28	0.058	NA	-0.178	-0.843	13.624	0.995
88	0.21	0.19	0.19	0.41	0.70	0.87	26	>28	0.051	NA	-0.171	-0.819	13.574	0.995
Mean (sd)	**0.22 (0.08)**	**0.22 (0.08)**	**0.22 (0.08)**	**0.41 (0.12)**	**0.71 (0.09)**	**0.85 (0.08)**	**26.2 (11.9)**	**NA**	**0.056 (0.003)**	**0.051 (0.004)**	**-0.173 (0.046)**	**-0.847 (0.037)**	**13.634 (0.487)**	**0.996 (0.002)**

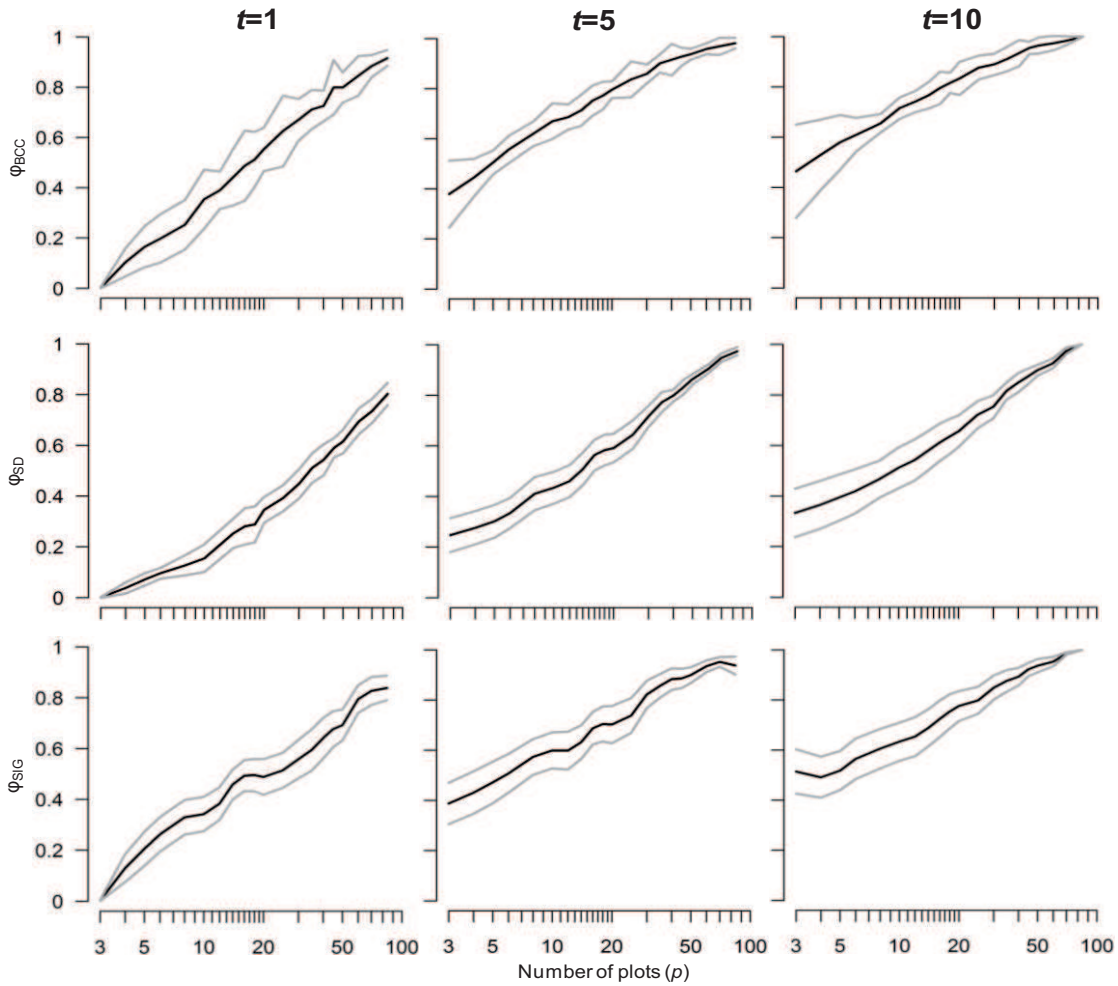
Supplementary table 4.3.2.2 *(suite).*

Plot	rbt_N			EPS_N							EPS_N model			
	rbt_3	rbt_{10}	rbt_{28}	EPS_3	EPS_{10}	EPS_{28}	$N_{0.85}$	N_{95}	$SD_{N0.85}$	SD_{N95}	a	b	c	R^2
Abies alba (n = 10)														
5	0.29	0.27	0.27	0.52	0.78	0.91	16	20	0.061	0.053	-0.129	-0.849	13.216	0.995
7	0.41	0.39	0.39	0.66	0.86	0.95	9	12	0.068	0.057	-0.094	-0.919	12.847	0.995
9	0.31	0.28	0.28	0.55	0.79	0.91	16	20	0.060	0.055	-0.124	-0.847	13.164	0.995
11	0.29	0.26	0.27	0.51	0.78	0.91	16	20	0.061	0.058	-0.132	-0.854	13.169	0.995
25	0.22	0.25	0.25	0.43	0.77	0.90	18	24	0.058	0.054	-0.687	-0.847	2.607	0.998
26	0.31	0.33	0.33	0.54	0.82	0.93	12	18	0.062	0.055	-0.189	-0.929	8.522	0.996
38	0.26	0.25	0.26	0.49	0.76	0.91	18	22	0.059	0.056	-0.142	-0.869	13.288	0.998
57	0.17	0.16	0.16	0.34	0.65	0.84	33	>28	NA	NA	-0.190	-0.800	13.881	0.995
63	0.17	0.19	0.20	0.32	0.69	0.87	26	>28	0.061	NA	-0.881	-0.824	2.505	0.998
68	0.29	0.29	0.29	0.51	0.79	0.92	16	20	0.064	0.058	-0.139	-0.898	13.201	0.995
Mean (sd)	**0.27 (0.07)**	**0.27 (0.06)**	**0.27 (0.06)**	**0.49 (0.10)**	**0.77 (0.06)**	**0.93 (0.02)**	**18 (6.8)**	**NA**	**0.062 (0.003)**	**0.056 (0.002)**	**-0.271 (0.276)**	**-0.864 (0.041)**	**10.64 (4.516)**	**0.996 (0.001)**
Picea abies (n = 5)														
39A	0.28	0.27	0.28	0.51	0.78	0.91	16	22	0.055	0.049	-0.133	-0.875	13.217	0.996
39B	0.18	0.17	0.18	0.35	0.66	0.86	28	>28	0.060	NA	-0.181	-0.815	13.660	0.995
73	0.18	0.19	0.19	0.37	0.69	0.86	26	>28	0.058	NA	-0.181	-0.838	13.551	0.998
74	0.20	0.20	0.20	0.37	0.70	0.87	24	>28	0.056	NA	-0.185	-0.865	13.572	0.997
88	0.15	0.14	0.14	0.26	0.60	0.81	41	>28	NA	NA	-0.231	-0.812	14.158	0.996
Mean (sd)	**0.20 (0.05)**	**0.20 (0.05)**	**0.20 (0.05)**	**0.37 (0.09)**	**0.69 (0.07)**	**0.83 (0.05)**	**27 (9.1)**	**NA**	**0.057 (0.002)**	**0.049**	**-0.182 (0.035)**	**-0.841 (0.029)**	**13.632 (0.339)**	**0.996 (0.001)**

Supplementary table 4.3.2.2 *(suite).*

Plot	rbt_N			EPS_N							EPS_N model			
	rbt_3	rbt_{10}	rbt_{28}	EPS_3	EPS_{10}	EPS_{28}	$N_{0.85}$	N_{95}	$SD_{N0.85}$	SD_{N95}	a	b	c	R^2
Pinus sylvestris (n = 9)														
4	0.27	0.26	0.27	0.48	0.77	0.91	16	22	0.053	0.043	-0.142	-0.882	13.226	0.998
15	0.31	0.33	0.33	0.56	0.83	0.93	14	16	0.056	0.053	-0.119	-0.916	12.968	0.997
44	0.37	0.37	0.37	0.62	0.85	0.94	12	14	0.054	0.050	-0.100	-0.910	12.913	0.996
45	0.60	0.60	0.60	0.81	0.94	0.98	5	7	0.050	0.045	-0.051	-0.978	12.546	1.000
63	0.31	0.29	0.29	0.55	0.80	0.92	16	18	0.057	0.053	-0.120	-0.858	13.073	0.996
67A	0.42	0.43	0.43	0.67	0.88	0.95	9	12	0.060	0.052	-0.087	-0.945	12.766	0.998
67B	0.45	0.44	0.44	0.70	0.89	0.96	8	10	0.056	0.051	-0.079	-0.916	12.730	0.998
88	0.42	0.42	0.42	0.64	0.87	0.95	9	16	0.056	0.041	-0.104	-0.982	12.788	0.998
89	0.39	0.38	0.41	0.63	0.86	0.95	9	14	0.063	0.053	-0.103	-0.954	12.944	0.997
Mean (sd)	**0.39 (0.10)**	**0.39 (0.10)**	**0.39 (0.10)**	**0.63 (0.09)**	**0.85 (0.05)**	**0.95 (0.02)**	**10.9 (3.8)**	**14.3 (4.4)**	**0.056 (0.004)**	**0.049 (0.005)**	**-0.101 (0.026)**	**-0.927 (0.042)**	**12.884 (0.202)**	**0.998 (0.001)**

7.1.6 ARTICLE [7] (CHAPITRE 4.3.3)



Supplementary figure 4.3.3.1: Example of consistency of the efficiency trends of BCC, SD and SIG the climatic regressors displaying a moderate and strong correlation with radial growth *(*i.e. *the 24 regressors except of T9, T11, T12, Hb11, Hb12 and Hb3). Only three modalities of t are shown (1, 5 and 10). Black lines represent the average value among the regressors, while grey lines denote the standard deviation. p: number of plots. t: number of trees per plot. BCC: bootstrapped correlation coefficients. SD: standard deviation of the BCC. SIG: proportion of significant BCC over the 500 estimates*

	Stand						Soil		
	Dist. Angers (km)	Alt. (m)	Age	H (m)	D (cm)	W (mm)	pH	C/N	SWC (mm)
Mean	31	67	39	18	22	4.03	4.10	20.4	96
sd	15	21	8	3	4	0.87	0.26	3.5	48
Min	7	20	32	15	14	1.69	3.70	15.0	18
Max	66	100	60	25	31	6.23	4.90	29.0	197

***Supplementary table 4.3.3.1: Summarized dendrometrical and pedological characteristics**. Dist. Angers: distance between the plots and the meteorological station of Angers (km). Alt.: altitude (m). H: height (m). D: diameter at breast height (cm). W: mean ring width on the period 1961-1990 (mm). Age, height and diameter were measured in 1992. pH: pH of the organo-mineral horizon. C/N: carbon/nitrogen ratio of the organo-mineral horizon. SWC: soil water capacity (mm) calculated according to textural properties, depth and coarse element percentages. Temp.: temperature (°C).*

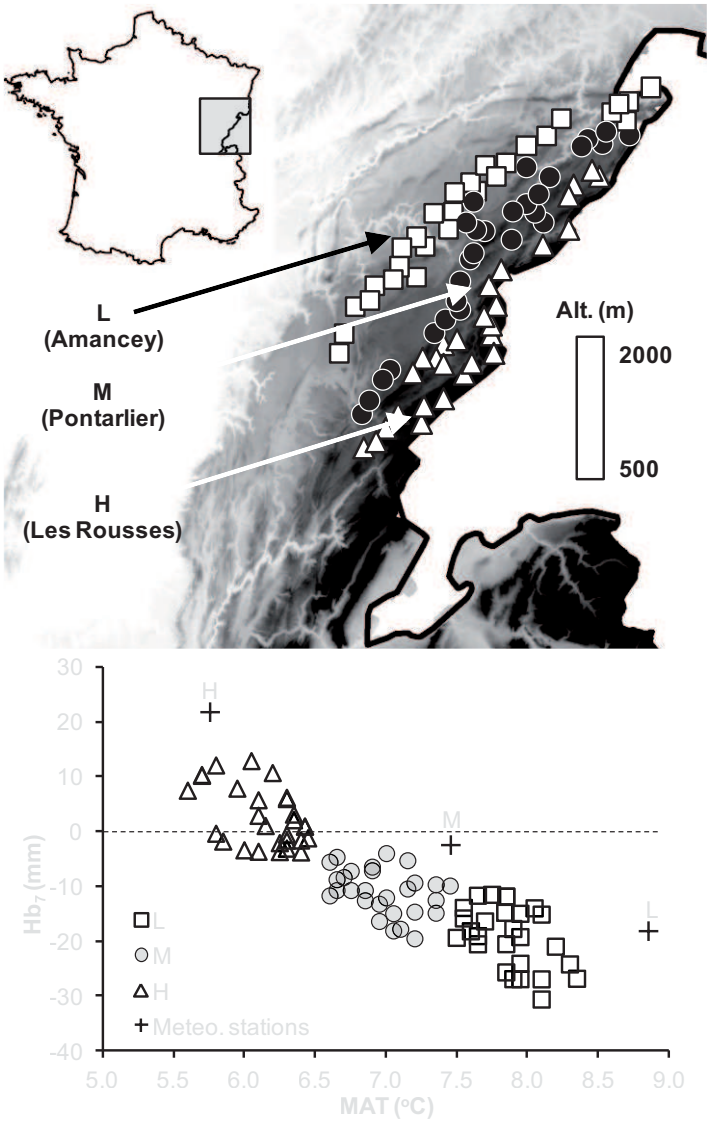
***Supplementary table 4.3.3.2: Detailed values of chronology statistics for each combination* (p,t)**. *Mean value (standard deviation) are calculated from the 500 replications of the plot and tree resampling (see Fig.2 - Steps 2.1 and 3.2 for details). p: number of plots. t: number of cored trees per plot.* r_{wp}*: mean within-plot correlation.* r_{bp}*: mean between-plot correlation.* r_{eff}*: mean effective correlation. EPS: expressed population signal.*

		p											
	t	3	4	5	8	10	14	18	24	30	40	48	84
r_{wp}	10	0.54 (0.06)	0.55 (0.05)	0.55 (0.05)	0.55 (0.04)	0.55 (0.03)	0.56 (0.03)	0.56 (0.03)	0.56 (0.02)	0.56 (0.02)	0.56 (0.02)	0.56 (0.02)	0.56 (0.01)
	9	0.55 (0.06)	0.55 (0.05)	0.55 (0.05)	0.56 (0.04)	0.55 (0.03)	0.55 (0.03)	0.55 (0.03)	0.56 (0.02)	0.56 (0.02)	0.56 (0.02)	0.56 (0.02)	0.56 (0.01)
	8	0.55 (0.06)	0.55 (0.06)	0.55 (0.05)	0.55 (0.04)	0.56 (0.04)	0.55 (0.03)	0.55 (0.03)	0.56 (0.03)	0.56 (0.02)	0.56 (0.02)	0.56 (0.02)	0.56 (0.01)
	7	0.54 (0.07)	0.55 (0.06)	0.55 (0.05)	0.55 (0.04)	0.55 (0.04)	0.55 (0.03)	0.56 (0.03)	0.56 (0.02)	0.55 (0.02)	0.56 (0.02)	0.55 (0.02)	0.56 (0.01)
	6	0.55 (0.07)	0.55 (0.06)	0.55 (0.05)	0.55 (0.04)	0.56 (0.04)	0.56 (0.03)	0.56 (0.03)	0.55 (0.03)	0.56 (0.02)	0.55 (0.02)	0.56 (0.02)	0.56 (0.01)
	5	0.55 (0.07)	0.55 (0.07)	0.55 (0.06)	0.55 (0.05)	0.55 (0.04)	0.55 (0.04)	0.55 (0.03)	0.55 (0.03)	0.55 (0.03)	0.56 (0.02)	0.55 (0.02)	0.55 (0.01)
	4	0.54 (0.08)	0.55 (0.07)	0.55 (0.07)	0.55 (0.05)	0.55 (0.05)	0.55 (0.04)	0.55 (0.04)	0.56 (0.03)	0.56 (0.03)	0.55 (0.02)	0.55 (0.02)	0.56 (0.02)
	3	0.54 (0.1)	0.55 (0.09)	0.56 (0.08)	0.55 (0.06)	0.56 (0.06)	0.56 (0.05)	0.55 (0.04)	0.55 (0.04)	0.55 (0.03)	0.55 (0.03)	0.55 (0.03)	0.55 (0.02)
	2	0.54 (0.13)	0.55 (0.13)	0.55 (0.11)	0.55 (0.09)	0.55 (0.08)	0.56 (0.07)	0.55 (0.06)	0.55 (0.05)	0.56 (0.05)	0.55 (0.04)	0.56 (0.03)	0.56 (0.03)
	1	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
r_{bp}	10	0.28 (0.1)	0.29 (0.09)	0.3 (0.08)	0.31 (0.07)	0.3 (0.06)	0.3 (0.05)	0.3 (0.05)	0.3 (0.04)	0.29 (0.04)	0.29 (0.03)	0.29 (0.03)	0.29 (0.02)
	9	0.29 (0.11)	0.3 (0.09)	0.3 (0.08)	0.31 (0.07)	0.31 (0.06)	0.3 (0.05)	0.3 (0.04)	0.29 (0.04)	0.29 (0.04)	0.29 (0.03)	0.29 (0.03)	0.29 (0.02)
	8	0.3 (0.11)	0.3 (0.1)	0.31 (0.09)	0.31 (0.06)	0.3 (0.06)	0.3 (0.05)	0.3 (0.05)	0.29 (0.04)	0.29 (0.04)	0.29 (0.03)	0.29 (0.03)	0.29 (0.02)
	7	0.29 (0.11)	0.29 (0.09)	0.3 (0.09)	0.31 (0.07)	0.3 (0.06)	0.3 (0.05)	0.3 (0.05)	0.29 (0.04)	0.29 (0.04)	0.29 (0.03)	0.29 (0.03)	0.29 (0.02)
	6	0.29 (0.11)	0.29 (0.1)	0.3 (0.09)	0.31 (0.07)	0.3 (0.06)	0.3 (0.06)	0.3 (0.05)	0.29 (0.04)	0.29 (0.04)	0.29 (0.03)	0.29 (0.03)	0.29 (0.02)
	5	0.29 (0.11)	0.29 (0.1)	0.29 (0.08)	0.3 (0.07)	0.3 (0.06)	0.3 (0.05)	0.3 (0.05)	0.29 (0.04)	0.29 (0.04)	0.29 (0.03)	0.29 (0.03)	0.29 (0.02)
	4	0.28 (0.12)	0.29 (0.1)	0.29 (0.09)	0.31 (0.07)	0.3 (0.06)	0.3 (0.06)	0.3 (0.05)	0.3 (0.04)	0.29 (0.04)	0.29 (0.03)	0.29 (0.03)	0.29 (0.02)
	3	0.28 (0.13)	0.3 (0.11)	0.3 (0.1)	0.3 (0.07)	0.31 (0.07)	0.3 (0.06)	0.3 (0.05)	0.3 (0.05)	0.29 (0.04)	0.29 (0.04)	0.29 (0.03)	0.28 (0.02)
	2	0.28 (0.14)	0.3 (0.11)	0.29 (0.1)	0.3 (0.08)	0.3 (0.07)	0.31 (0.06)	0.3 (0.06)	0.3 (0.05)	0.3 (0.05)	0.29 (0.04)	0.29 (0.04)	0.29 (0.03)
	1	0.29 (0.15)	0.29 (0.14)	0.3 (0.12)	0.3 (0.1)	0.3 (0.09)	0.31 (0.07)	0.31 (0.06)	0.3 (0.05)	0.3 (0.05)	0.29 (0.05)	0.3 (0.04)	0.29 (0.03)

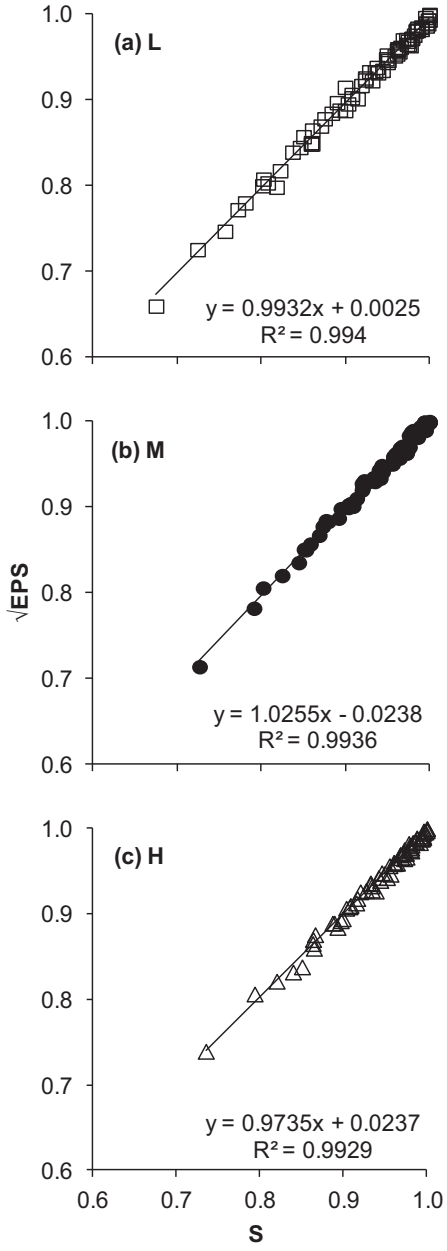
Supplementary table 4.3.3.2 *(suite)*

		p											
	t	3	4	5	8	10	14	18	24	30	40	48	84
r_{eff}	10	0.48 (0.17)	0.49 (0.14)	0.51 (0.13)	0.51 (0.1)	0.51 (0.09)	0.49 (0.08)	0.5 (0.07)	0.5 (0.06)	0.49 (0.06)	0.48 (0.05)	0.48 (0.05)	0.48 (0.03)
	9	0.48 (0.17)	0.49 (0.14)	0.49 (0.13)	0.51 (0.1)	0.51 (0.09)	0.5 (0.09)	0.49 (0.07)	0.48 (0.06)	0.48 (0.06)	0.48 (0.05)	0.48 (0.04)	0.48 (0.03)
	8	0.5 (0.17)	0.48 (0.14)	0.51 (0.13)	0.5 (0.1)	0.5 (0.09)	0.49 (0.08)	0.49 (0.07)	0.48 (0.06)	0.48 (0.06)	0.47 (0.05)	0.47 (0.04)	0.48 (0.03)
	7	0.47 (0.17)	0.48 (0.14)	0.49 (0.13)	0.5 (0.1)	0.48 (0.09)	0.49 (0.08)	0.48 (0.07)	0.47 (0.06)	0.48 (0.06)	0.47 (0.05)	0.47 (0.05)	0.47 (0.03)
	6	0.47 (0.16)	0.47 (0.15)	0.48 (0.13)	0.49 (0.1)	0.48 (0.09)	0.47 (0.08)	0.47 (0.07)	0.47 (0.07)	0.47 (0.06)	0.46 (0.05)	0.46 (0.05)	0.46 (0.04)
	5	0.45 (0.17)	0.46 (0.14)	0.46 (0.12)	0.47 (0.1)	0.47 (0.09)	0.46 (0.08)	0.46 (0.07)	0.45 (0.06)	0.46 (0.05)	0.45 (0.05)	0.45 (0.05)	0.45 (0.03)
	4	0.43 (0.17)	0.44 (0.14)	0.44 (0.13)	0.46 (0.1)	0.46 (0.09)	0.45 (0.08)	0.44 (0.07)	0.44 (0.06)	0.44 (0.06)	0.43 (0.05)	0.43 (0.04)	0.43 (0.03)
	3	0.4 (0.18)	0.42 (0.15)	0.43 (0.13)	0.43 (0.1)	0.44 (0.09)	0.43 (0.08)	0.43 (0.07)	0.42 (0.06)	0.42 (0.06)	0.41 (0.05)	0.41 (0.04)	0.4 (0.03)
	2	0.36 (0.17)	0.38 (0.14)	0.38 (0.13)	0.39 (0.09)	0.38 (0.09)	0.39 (0.08)	0.39 (0.07)	0.39 (0.06)	0.38 (0.06)	0.37 (0.05)	0.37 (0.05)	0.37 (0.03)
	1	0.29 (0.15)	0.29 (0.14)	0.3 (0.12)	0.3 (0.1)	0.3 (0.09)	0.31 (0.07)	0.31 (0.06)	0.3 (0.05)	0.3 (0.05)	0.29 (0.05)	0.3 (0.04)	0.29 (0.03)
EPS	10	0.71 (0.15)	0.77 (0.11)	0.82 (0.08)	0.89 (0.04)	0.91 (0.03)	0.93 (0.02)	0.95 (0.02)	0.96 (0.01)	0.97 (0.01)	0.97 (0.01)	0.98 (0)	0.99 (0)
	9	0.71 (0.16)	0.78 (0.11)	0.82 (0.08)	0.88 (0.05)	0.91 (0.03)	0.93 (0.02)	0.94 (0.01)	0.96 (0.01)	0.96 (0.01)	0.97 (0.01)	0.98 (0)	0.99 (0)
	8	0.71 (0.16)	0.77 (0.11)	0.82 (0.08)	0.88 (0.04)	0.9 (0.04)	0.93 (0.02)	0.94 (0.02)	0.96 (0.01)	0.96 (0.01)	0.97 (0.01)	0.98 (0)	0.99 (0)
	7	0.7 (0.16)	0.77 (0.12)	0.81 (0.09)	0.88 (0.05)	0.9 (0.03)	0.93 (0.02)	0.94 (0.02)	0.96 (0.01)	0.96 (0.01)	0.97 (0.01)	0.98 (0)	0.99 (0)
	6	0.7 (0.15)	0.76 (0.12)	0.81 (0.08)	0.88 (0.05)	0.9 (0.04)	0.92 (0.03)	0.94 (0.02)	0.95 (0.01)	0.96 (0.01)	0.97 (0.01)	0.98 (0)	0.99 (0)
	5	0.68 (0.17)	0.75 (0.12)	0.79 (0.09)	0.87 (0.05)	0.89 (0.03)	0.92 (0.02)	0.94 (0.02)	0.95 (0.01)	0.96 (0.01)	0.97 (0.01)	0.98 (0)	0.99 (0)
	4	0.66 (0.17)	0.74 (0.12)	0.78 (0.09)	0.86 (0.05)	0.89 (0.04)	0.92 (0.03)	0.93 (0.02)	0.95 (0.01)	0.96 (0.01)	0.97 (0.01)	0.97 (0)	0.98 (0)
	3	0.63 (0.19)	0.72 (0.13)	0.77 (0.1)	0.85 (0.06)	0.88 (0.04)	0.91 (0.03)	0.93 (0.02)	0.95 (0.01)	0.95 (0.01)	0.96 (0.01)	0.97 (0.01)	0.98 (0)
	2	0.6 (0.19)	0.69 (0.13)	0.73 (0.12)	0.82 (0.06)	0.85 (0.05)	0.9 (0.03)	0.91 (0.02)	0.94 (0.02)	0.95 (0.01)	0.96 (0.01)	0.97 (0.01)	0.98 (0)
	1	0.52 (0.2)	0.58 (0.18)	0.65 (0.15)	0.76 (0.09)	0.8 (0.07)	0.84 (0.04)	0.88 (0.03)	0.91 (0.02)	0.93 (0.02)	0.94 (0.01)	0.95 (0.01)	0.97 (0)

7.1.7 ARTICLE [8] (CHAPITRE 4.3.4)



Supplementary figure 4.3.4.1: Geographical location of the 84 plots and the 3 meteorological stations of Météo-France (Amancey, Pontarlier and Les Rousses) together with their distribution along the two climatic gradients of stratification. MAT*: mean annual temperature (°C);* Hb_7*: hydric balance of July (mm); Open squares: Low (*L*); black circles: Medium (*M*); open triangles: High (*H*); black crosses: meteorological stations. Climatic means for the period 1961-1990 were extracted per plot from the AURELHY map at a 1 km² resolution (Bénichou and Le Breton 1987).*



Supplementary figure 4.3.4.2: Expressed population signal squared-root plotted as a function of the slope of Eq. [4.3.4.11] for each zone*.* L*: Low (a);* M*: medium (b);* H*: high (c).*

Supplementary table 4.3.4.1: Detailed values of chronology statistics and slope (S) per zone for 30 combinations (p,t)*. Values are expressed as mean value (standard deviation) and are calculated from the 500 replications of the plot and tree resampling. p: number of plots; t: number of cored trees per plot; r_{wp}: mean within-plot correlation; r_{bp}: mean between-plot correlation; r_{eff}: mean effective correlation. EPS: expressed population signal; σ^2_{CHR}: chronology variance. S: slope of the linear regression $BCC_{[p,t]}=S_{[p,t]}\times BCC_{[28,6]}$ (Eq. [8.11], see text for details); L: Low; M: Medium; H: High.*

Statistic	Zone	L				
	t \ p	*3*	*5*	*10*	*16*	*28*
r_{wp}	*1*	NA	NA	NA	NA	NA
	2	0.53 (0.15)	0.53 (0.13)	0.52 (0.09)	0.51 (0.07)	0.52 (0.05)
	3	0.52 (0.11)	0.52 (0.08)	0.52 (0.06)	0.52 (0.05)	0.52 (0.04)
	4	0.52 (0.09)	0.52 (0.07)	0.52 (0.05)	0.52 (0.04)	0.52 (0.03)
	5	0.52 (0.08)	0.52 (0.06)	0.52 (0.04)	0.52 (0.03)	0.52 (0.03)
	6	0.52 (0.08)	0.52 (0.06)	0.52 (0.04)	0.52 (0.03)	0.52 (0.02)
r_{bp}	*1*	0.22 (0.14)	0.23 (0.09)	0.23 (0.06)	0.24 (0.05)	0.24 (0.04)
	2	0.23 (0.12)	0.23 (0.08)	0.23 (0.05)	0.24 (0.04)	0.24 (0.03)
	3	0.23 (0.11)	0.23 (0.07)	0.24 (0.05)	0.24 (0.04)	0.24 (0.03)
	4	0.23 (0.10)	0.23 (0.07)	0.24 (0.04)	0.24 (0.04)	0.24 (0.03)
	5	0.23 (0.10)	0.23 (0.07)	0.24 (0.05)	0.24 (0.03)	0.24 (0.03)
	6	0.24 (0.09)	0.23 (0.06)	0.23 (0.04)	0.24 (0.03)	0.24 (0.03)
EPS	*1*	0.41 (0.23)	0.57 (0.15)	0.74 (0.07)	0.83 (0.04)	**0.90 (0.02)**
	2	0.53 (0.20)	0.66 (0.12)	0.81 (0.05)	**0.88 (0.03)**	**0.93 (0.01)**
	3	0.57 (0.21)	0.70 (0.12)	0.84 (0.04)	**0.89 (0.03)**	**0.94 (0.01)**
	4	0.61 (0.18)	0.73 (0.10)	**0.85 (0.04)**	**0.91 (0.02)**	**0.94 (0.01)**
	5	0.61 (0.19)	0.73 (0.11)	**0.86 (0.04)**	**0.91 (0.02)**	**0.95 (0.01)**
	6	0.64 (0.17)	0.75 (0.10)	**0.86 (0.04)**	**0.91 (0.02)**	**0.95 (0.01)**
σ^2_{CHR}	*1*	0.191 (0.034)	0.163 (0.023)	0.143 (0.015)	0.135 (0.011)	0.130 (0.008)
	2	0.169 (0.027)	0.149 (0.017)	0.136 (0.013)	0.132 (0.010)	0.128 (0.007)
	3	0.162 (0.022)	0.145 (0.016)	0.135 (0.011)	0.131 (0.010)	0.127 (0.007)
	4	0.158 (0.020)	0.144 (0.015)	0.133 (0.010)	0.131 (0.009)	0.127 (0.007)
	5	0.156 (0.021)	0.142 (0.015)	0.132 (0.010)	0.129 (0.008)	0.126 (0.006)
	6	0.154 (0.021)	0.141 (0.014)	0.132 (0.010)	0.128 (0.008)	0.126 (0.006)
S	*1*	0.675	0.772	0.884	0.929	0.971
	2	0.757	0.846	0.924	0.964	0.991
	3	0.781	0.871	0.939	0.976	0.995
	4	0.806	0.875	0.951	0.977	0.998
	5	0.803	0.893	0.949	0.982	1.000
	6	0.822	0.890	0.962	0.984	1.000

Supplementary table 4.3.4.1 *(suite).*

Statistic	Zone	M				
	t \ p	*3*	*5*	*10*	*16*	*28*
r_{wp}	*1*	NA	NA	NA	NA	NA
	2	0.51 (0.17)	0.51 (0.13)	0.50 (0.09)	0.50 (0.07)	0.50 (0.05)
	3	0.51 (0.10)	0.50 (0.09)	0.50 (0.06)	0.50 (0.05)	0.50 (0.04)
	4	0.51 (0.09)	0.50 (0.07)	0.50 (0.05)	0.50 (0.04)	0.50 (0.03)
	5	0.50 (0.08)	0.50 (0.06)	0.50 (0.04)	0.50 (0.03)	0.51 (0.03)
	6	0.50 (0.07)	0.50 (0.06)	0.50 (0.04)	0.51 (0.03)	0.51 (0.02)
r_{bp}	*1*	0.30 (0.14)	0.29 (0.09)	0.30 (0.06)	0.30 (0.05)	0.30 (0.04)
	2	0.30 (0.01)	0.29 (0.07)	0.30 (0.04)	0.30 (0.04)	0.29 (0.03)
	3	0.30 (0.09)	0.29 (0.06)	0.29 (0.04)	0.30 (0.03)	0.30 (0.03)
	4	0.29 (0.08)	0.30 (0.06)	0.29 (0.04)	0.30 (0.03)	0.30 (0.03)
	5	0.30 (0.07)	0.29 (0.05)	0.29 (0.04)	0.30 (0.03)	0.29 (0.03)
	6	0.30 (0.07)	0.29 (0.05)	0.29 (0.04)	0.29 (0.03)	0.29 (0.02)
EPS	*1*	0.53 (0.18)	0.66 (0.11)	0.80 (0.05)	**0.87 (0.03)**	**0.92 (0.01)**
	2	0.65 (0.13)	0.75 (0.08)	**0.86 (0.03)**	**0.91 (0.02)**	**0.95 (0.01)**
	3	0.69 (0.12)	0.79 (0.06)	**0.88 (0.03)**	**0.93 (0.01)**	**0.96 (0.01)**
	4	0.71 (0.10)	0.81 (0.05)	**0.90 (0.02)**	**0.93 (0.01)**	**0.96 (0.01)**
	5	0.73 (0.09)	0.82 (0.05)	**0.90 (0.02)**	**0.94 (0.01)**	**0.96 (0.01)**
	6	0.74 (0.09)	0.83 (0.05)	**0.91 (0.02)**	**0.94 (0.01)**	**0.96 (0.01)**
σ^2_{CHR}	*1*	0.195 (0.037)	0.170 (0.024)	0.153 (0.017)	0.147 (0.013)	0.142 (0.010)
	2	0.173 (0.030)	0.158 (0.020)	0.148 (0.014)	0.144 (0.011)	0.140 (0.008)
	3	0.167 (0.024)	0.155 (0.019)	0.145 (0.012)	0.142 (0.009)	0.140 (0.007)
	4	0.163 (0.023)	0.152 (0.016)	0.144 (0.012)	0.142 (0.010)	0.140 (0.007)
	5	0.161 (0.022)	0.151 (0.016)	0.144 (0.011)	0.141 (0.009)	0.140 (0.007)
	6	0.159 (0.020)	0.150 (0.016)	0.144 (0.011)	0.140 (0.009)	0.140 (0.007)
S	*1*	0.727	0.825	0.914	0.946	0.977
	2	0.802	0.877	0.944	0.974	0.992
	3	0.845	0.909	0.963	0.979	0.997
	4	0.859	0.920	0.965	0.986	0.998
	5	0.869	0.920	0.967	0.985	0.999
	6	0.873	0.927	0.976	0.989	1.000

Supplementary table 4.3.4.1 *(suite).*

Statistic	Zone	H				
	t \ p	*3*	*5*	*10*	*16*	*28*
r_{wp}	*1*	NA	NA	NA	NA	NA
	2	0.54 (0.15)	0.54 (0.12)	0.54 (0.08)	0.54 (0.07)	0.53 (0.05)
	3	0.54 (0.09)	0.53 (0.08)	0.54 (0.05)	0.54 (0.04)	0.54 (0.03)
	4	0.54 (0.08)	0.53 (0.06)	0.54 (0.04)	0.54 (0.03)	0.54 (0.03)
	5	0.54 (0.07)	0.54 (0.05)	0.53 (0.04)	0.54 (0.03)	0.54 (0.02)
	6	0.54 (0.06)	0.54 (0.05)	0.54 (0.03)	0.54 (0.03)	0.54 (0.02)
r_{bp}	*1*	0.32 (0.12)	0.31 (0.08)	0.32 (0.05)	0.32 (0.04)	0.32 (0.03)
	2	0.32 (0.09)	0.32 (0.06)	0.32 (0.04)	0.33 (0.03)	0.33 (0.02)
	3	0.32 (0.07)	0.32 (0.05)	0.32 (0.04)	0.33 (0.03)	0.33 (0.02)
	4	0.33 (0.07)	0.32 (0.05)	0.32 (0.03)	0.33 (0.03)	0.33 (0.02)
	5	0.31 (0.08)	0.32 (0.05)	0.32 (0.03)	0.33 (0.03)	0.33 (0.02)
	6	0.32 (0.07)	0.32 (0.05)	0.33 (0.03)	0.33 (0.02)	0.33 (0.02)
EPS	*1*	0.57 (0.16)	0.68 (0.09)	0.82 (0.04)	**0.88 (0.02)**	**0.93 (0.01)**
	2	0.67 (0.11)	0.77 (0.06)	**0.88 (0.02)**	**0.92 (0.01)**	**0.95 (0.01)**
	3	0.72 (0.09)	0.81 (0.05)	**0.90 (0.02)**	**0.93 (0.01)**	**0.96 (<0.01)**
	4	0.74 (0.09)	0.82 (0.05)	**0.91 (0.02)**	**0.94 (0.01)**	**0.97 (<0.01)**
	5	0.74 (0.09)	0.84 (0.04)	**0.91 (0.01)**	**0.94 (0.01)**	**0.97 (<0.01)**
	6	0.75 (0.08)	0.84 (0.04)	**0.92 (0.01)**	**0.95 (0.01)**	**0.97 (<0.01)**
σ^2_{CHR}	*1*	0.173 (0.033)	0.154 (0.020)	0.138 (0.013)	0.135 (0.010)	0.131 (0.007)
	2	0.156 (0.022)	0.144 (0.014)	0.135 (0.011)	0.132 (0.008)	0.129 (0.006)
	3	0.153 (0.020)	0.141 (0.014)	0.133 (0.009)	0.132 (0.008)	0.129 (0.005)
	4	0.148 (0.017)	0.140 (0.014)	0.132 (0.009)	0.130 (0.007)	0.128 (0.005)
	5	0.146 (0.017)	0.138 (0.012)	0.132 (0.008)	0.130 (0.007)	0.128 (0.005)
	6	0.145 (0.016)	0.137 (0.012)	0.133 (0.008)	0.130 (0.007)	0.128 (0.005)
S	*1*	0.735	0.840	0.920	0.956	0.980
	2	0.820	0.887	0.949	0.972	0.996
	3	0.850	0.907	0.960	0.981	0.998
	4	0.863	0.916	0.968	0.986	0.999
	5	0.866	0.927	0.971	0.991	1.000
	6	0.877	0.933	0.976	0.988	1.000

7.2 AUTRES ANNEXES

7.2.1 ANNEXE 1 – PRESENTATION DES SOURCES DE DONNEES

Thèse de Didier Bert

Identifiant : **DB**

Auteur(s) du carottage : **Didier Bert** et

Roger Schipfer.

Campagne : **1989**

Réf. dendrochrono. : Bert (1992)

Zone géographique : Massif du Jura

Protocole détaillé : Bert (1992)



Essence(s) : *Abies alba*.

Type(s) de peuplement : dominance du sapin (> 50 %), adulte, régulier (75 %) ou jardiné (25 %).

Nb. placettes : 208.

Nb. arbres : 1248 (moyenne par placette : 6).

Nb. cernes : 115744.

Surface placette : 0,04 ha.

Inventaire en plein : oui Relevé floristique : oui

Description de l'humus : oui Fosse pédologique : oui Analyses de sol : non.

Type d'échantillon : 1 carotte par arbre.

Méthode de mesure : banc optique.

Pourcentage du nombre de cernes utilisé dans cette thèse : 22,6 %.

Filtre(s) : (1) sur la période : 1937-1988 ; (2) sur le pays : placettes en Jura français ; (3) sur la structure : régulière uniquement ; sur la répartition altitudinale : 3 groupes avec des altitudes contrastées ; (4) nombre homogène de placettes par groupe : 28 placettes.

Chapitres ou articles de thèse : Article [8]

Jeu de données Dreyfus-Courdier-Mariotte-Ladier

Identifiant : **DCML**

Auteur(s) du carottage : **Nicolas Mariotte** et **William Brunetto**

Campagne : **2005**, **2006**

Réf. dendrochrono. : Dreyfus et al. (2007)

Zone géographique : France entière

Protocole détaillé : Dreyfus et al. (2007)



Essence(s) : *Abies alba, Fagus sylvatica, Pinus nigra nigra, Pinus sylvestris*, *Pinus uncinata*.

Type(s) de peuplement : pur, adulte, régulier.

Nb. placettes : 67.

Nb. arbres : 335 (moyenne par placette : 5).

Nb. cernes : 64321.

Surface placette : 0,5 ha.

Inventaire en plein : oui Relevé floristique : oui

Description de l'humus : oui Fosse pédologique : oui Analyses de sol : oui.

Type d'échantillon : 1 carotte par arbre.

Méthode de mesure : banc optique.

Pourcentage du nombre de cernes utilisé dans cette thèse : 44,4 %.

Filtre(s) : (1) sur la hauteur de carottage : 1,30 m ; (2) sur la période d'analyse : 1910-2004 ; (3) retrait de 3 placettes *outliers*.

Chapitres ou articles de thèse : Article [4]

Campagne 2007 François Lebourgeois – Massif des Vosges

Identifiant : **FLB_07**

Auteur(s) du carottage : **François Lebourgeois**

et **Romain Vepierre**

Campagne : **2007**

Réf. dendrochrono. : /

Zone géographique : Massif des Vosges

Protocole détaillé : Pinto (2006)



Essence(s) : *Abies alba, Fagus sylvatica, Quercus petraea*.

Type(s) de peuplement : mélangé à trois essences, adulte, régulier.

Nb. placettes : 8.

Nb. arbres : 72 (moyenne par placette : 9).

Nb. cernes : 7041.

Surface placette : 0,1 ha.

Inventaire en plein : oui Relevé floristique : oui

Description de l'humus : oui Fosse pédologique : oui Analyses de sol : oui.

Type d'échantillon : 1 carotte par arbre.

Méthode de mesure : banc optique.

Pourcentage du nombre de cernes utilisé dans cette thèse : 54,9 %.

Filtre(s) : (1) sur la période d'analyse : 1901-2000 ; (2) retrait d'arbres dominés ou avec un comportement de croissance particulier.

Chapitres ou articles de thèse : Chapitre 3.3.5.

Thèse de François Lebourgeois

Identifiant : **FLB_th**

Auteur(s) du carottage : **François Lebourgeois**, **Yann Dumas** et **Richard Chevalier**

Campagne : **1992**

Réf. dendrochrono. : Lebourgeois (1995)

Zone géographique : Pays de Loire

Protocole détaillé : Lebourgeois (1995)



Essence(s) : *Pinus nigra* ssp*. laricio* var*. corsicana*.

Type(s) de peuplement : pur, adulte, régulier, plantation (90 %) et parcs (10 %).

Nb. placettes : 202.

Nb. arbres : 2024 (moyenne par placette : 10).

Nb. cernes : 72873.

Surface placette : 0,025-0,03 ha.

Inventaire en plein : oui Relevé floristique : oui

Description de l'humus : oui Fosse pédologique : oui Analyses de sol : oui.

Type d'échantillon : 1 carotte par arbre.

Méthode de mesure : banc optique.

Pourcentage du nombre de cernes utilisé dans cette thèse : 44,9 %.

Filtre(s) : (1) sur l'âge des arbres : > 25 ans ; (2) sur le type de peuplement : plantation uniquement ; (3) sur la période : 1947-1991 ; (4) sur la localisation géographique : < 110 km autour d'Angers (proximité avec la station Météo France d'Angers).

Chapitres ou articles de thèse : Article [7]

Thèse de Jean-Daniel Bontemps – données *Chêne sessile*

Identifiant : **JDB**

Auteur(s) du carottage : **Jean-Daniel Bontemps**, **Mien Tran-Ha**

Campagne : **1994, 2002, 2003**

Réf. dendrochrono. : Bontemps (2006)

Zone géographique : Moitié Nord de la France

Protocole détaillé : Bontemps (2006)



Essence(s) : *Quercus petraea*.

Type(s) de peuplement : pur, adulte, régulier.

Nb. placettes : 78.

Nb. arbres : 230 (moyenne par placette : 3).

Nb. cernes : 105988.

Surface placette : 0,05-0,06 ha.

Inventaire en plein : oui Relevé floristique : oui

Description de l'humus : oui Fosse pédologique : oui Analyses de sol : oui.

Type d'échantillon : 1 rondelle par arbre.

Méthode de mesure : banc optique et densitométrie.

Pourcentage du nombre de cernes utilisé dans cette thèse : 9,7 %.

Filtre(s) : (1) sur le nombre de rayons par arbre : 1 rayon retenu sur 4 ; (2) sur l'âge des arbres : > 80 ans en 1993 ; (3) sur la période : 1914-1993 ; (4) sur l'homogénéité écologique entre les placettes proches dans l'espace : même exposition, différence de pH de l'horizon organo-minéral < 0,5 points.

Chapitres ou articles de thèse : Articles [2] et [3]

Thèse de Laurent Bergès

Identifiant : **LB**

Auteur(s) du carottage : **Laurent Bergès**

Campagne : **1994**

Réf. dendrochrono. : Bergès (1998)

Zone géographique : Moitié Nord de la France

Protocole détaillé : Bergès (1998)



Essence(s) : *Quercus petraea*.

Type(s) de peuplement : pur, adulte, régulier.

Nb. placettes : 99.

Nb. arbres : 297 (moyenne par placette : 3).

Nb. cernes : 29545.

Surface placette : 0,07-0,12 ha.

Inventaire en plein : oui Relevé floristique : oui

Description de l'humus : oui Fosse pédologique : oui Analyses de sol : oui.

Type d'échantillon : 1 carotte par arbre.

Méthode de mesure : densitométrie.

Pourcentage du nombre de cernes utilisé dans cette thèse : 25,7 %

Filtre(s) : (1) sur l'âge des arbres : > 80 ans en 1993 ; (2) sur la période : 1914-1993 ; (3) sur l'homogénéité écologique entre les placettes proches dans l'espace : même exposition, différence de pH de l'horizon organo-minéral < 0,5 points.

Chapitres ou articles de thèse : Articles [2] et [3], Chapitre 3.3.5.

Thèse de Pierre Mérian

Identifiant : **PM**

Auteur(s) du carottage : **Pierre Mérian**,

Sébastien Daviller et **Fabien Spicher**

Campagne : **2009**

Réf. dendrochrono. : /

Zone géographique : Massif des Vosges

Protocole détaillé : Pinto (2006)

Remerciements personnels : Raphaël Aussenac,

René Canta.



Essence(s) : *Abies alba, Fagus sylvatica, Picea abies, Quercus petraea*.

Type(s) de peuplement : pur (64 %) et mélangé (36 %), adulte, régulier.

Nb. placettes : 92 [dont deux placettes extraites de la thèse d'Ingrid Seynave (Seynave, 1999)].

Nb. arbres : 514 (moyenne par placette : 5,6).

Nb. cernes : 62744.

Surface placette : 0,1 ha.

Inventaire en plein : oui Relevé floristique : oui

Description de l'humus : oui Fosse pédologique : oui Analyses de sol : oui.

Type d'échantillon : 1 carotte par arbre.

Méthode de mesure : banc optique.

Pourcentage du nombre de cernes utilisé dans cette thèse : 48,6 %.

Filtre(s) : (1) sur la période d'analyse : 1901-2000 ; (2) sous-échantillon de placettes/arbres pour avoir un plan équilibré par contexte climatique (15 à 35 arbres par contexte) ; (3) retrait d'arbres dominés ou avec un comportement de croissance particulier.

Chapitres ou articles de thèse : Chapitre 3.3.5.

Thèse de Paulina Pinto

Identifiant : **REN**

Auteur(s) du carottage : **Paulina Pinto,**

Sébastien Daviller et **Jean-Claude Gégout**

Campagne : **2002**, **2003**

Réf. dendrochrono. : Pinto (2006)

Zone géographique : Massif des Vosges

Protocole détaillé : Pinto (2006)



Essence(s) : *Abies alba, Acer pseudoplatanus, Fagus sylvatica, Picea abies, Pinus sylvestris*, *Quercus petraea*.

Type(s) de peuplement : pur (19,5 %) et mélangé (80,5 %), adulte, régulier.

Nb. placettes : 143.

Nb. arbres : 924 (moyenne par placette : 6,5).

Nb. cernes : 226565.

Surface placette : 0,5 ha.

Inventaire en plein : oui Relevé floristique : oui

Description de l'humus : oui Fosse pédologique : oui Analyses de sol : oui.

Type d'échantillon : 1 carotte par arbre.

Méthode de mesure : images scannées (Windendro) et banc optique.

Pourcentage du nombre de cernes utilisé dans cette thèse : 49,1 %.

Filtre(s) : (1) sur les essences : *A. alba, F. sylv., P. abies*, *Q. pet.* ; (2) la période d'analyse : 1901-2000 ; (3) sous-échantillon de placettes/arbres pour avoir un plan équilibré (15 à 35 arbres par contexte clim.) ; (4) retrait d'arbres dominés ou avec un comportement de croissance particulier.

Chapitres ou articles de thèse : Chapitre 3.3.5.

REseau National de suivi à long terme des ECOsystèmes FORestiers (RENECOFOR)

Identifiant : **REN**

Auteur(s) du carottage : **François Lebourgeois**

Campagne : **1995**

Réf. dendrochrono. : Lebourgeois (1997)

Zone géographique : France entière

Protocole détaillé : Lebourgeois (1997),

Ulrich et al. (2001), Brêthes (1995),

Cluzeau (1998)



Essence(s) : *Abies alba, Fagus sylvatica, Larix decidua, Picea abies, Pinus nigra laricio corsicana, Pinus pinaster, Pinus sylvestris*, *Pseudotsuga menziesii*, *Quercus petraea, Quercus robur*.

Type(s) de peuplement : pur, adulte, régulier.

Nb. placettes : 102 (dont 2 en Corse qui n'apparaissent pas sur la carte).

Nb. arbres : 3029 (moyenne par placette : 29,7).

Nb. cernes : 226565.

Surface placette : 0,5 ha.

Inventaire en plein : oui Relevé floristique : oui

Description de l'humus : oui Fosse pédologique : oui Analyses de sol : oui.

Type d'échantillon : 1 carotte par arbre.

Méthode de mesure : banc optique.

Pourcentage du nombre de cernes utilisé dans cette thèse : 37,9 %.

Filtre(s) : (1) sur les essences : *A. alba, F. sylvatica, P. abies, P. sylvestris, Q. petraea* ; (2) sur la période d'analyse : 1948-1994.

Chapitres ou articles de thèse : Articles [2], [3], [5] et [6]

Thèse de Tony Franceschini

Identifiant : **TF**

Auteur(s) du carottage : **Daniel Rittié**

Campagne : **2001**

Réf. dendrochrono. : Franceschini (2012)

Zone géographique : Massif des Vosges

Protocole détaillé : Franceschini (2012),

Pinto (2006)



Essence(s) : *Picea abies*.

Type(s) de peuplement : pur, adulte, régulier.

Nb. placettes : 35.

Nb. arbres : 105 (moyenne par placette : 3).

Nb. cernes : 5737.

Surface placette : 0,1 ha.

Inventaire en plein : non Relevé floristique : oui

Description de l'humus : oui Fosse pédologique : oui Analyses de sol : oui.

Type d'échantillon : 1 rondelle par arbre.

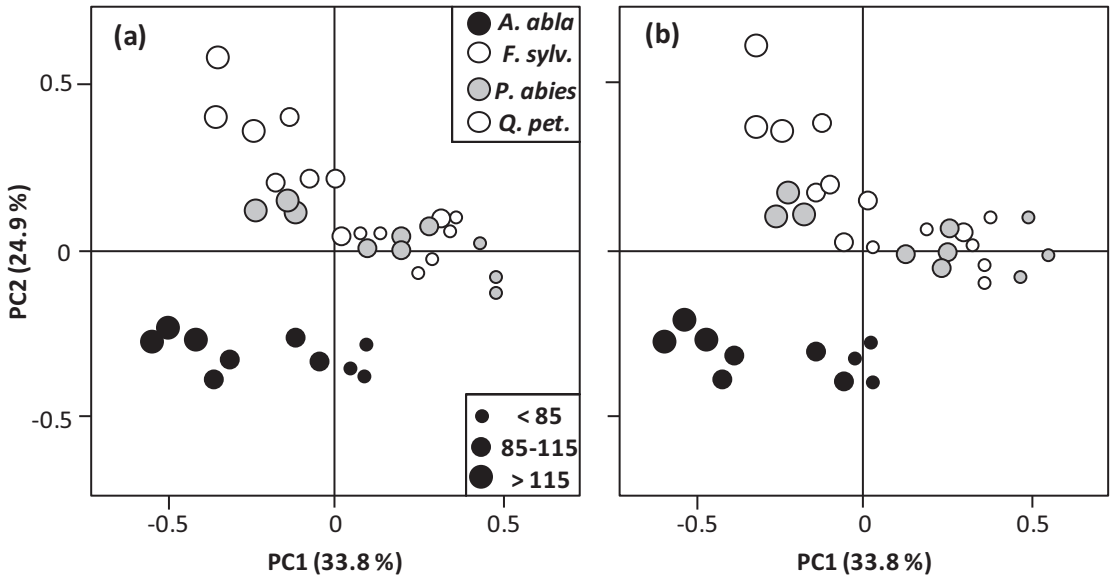
Méthode de mesure : densitométrie et banc optique.

Pourcentage du nombre de cernes utilisé dans cette thèse : 48,1 %.

Filtre(s) : sur la période : 1900-2000 ; (2) sur l'âge des arbres : > 100 ans en 2000 ; (3) sur la localisation : régions Alsace et Lorraine uniquement.

Chapitres ou articles de thèse : Chapitre 3.3.5.

7.2.2 ANNEXE 2 – CHANGEMENT DE PERIODE D'ANALYSE ET VALEURS DES BCC



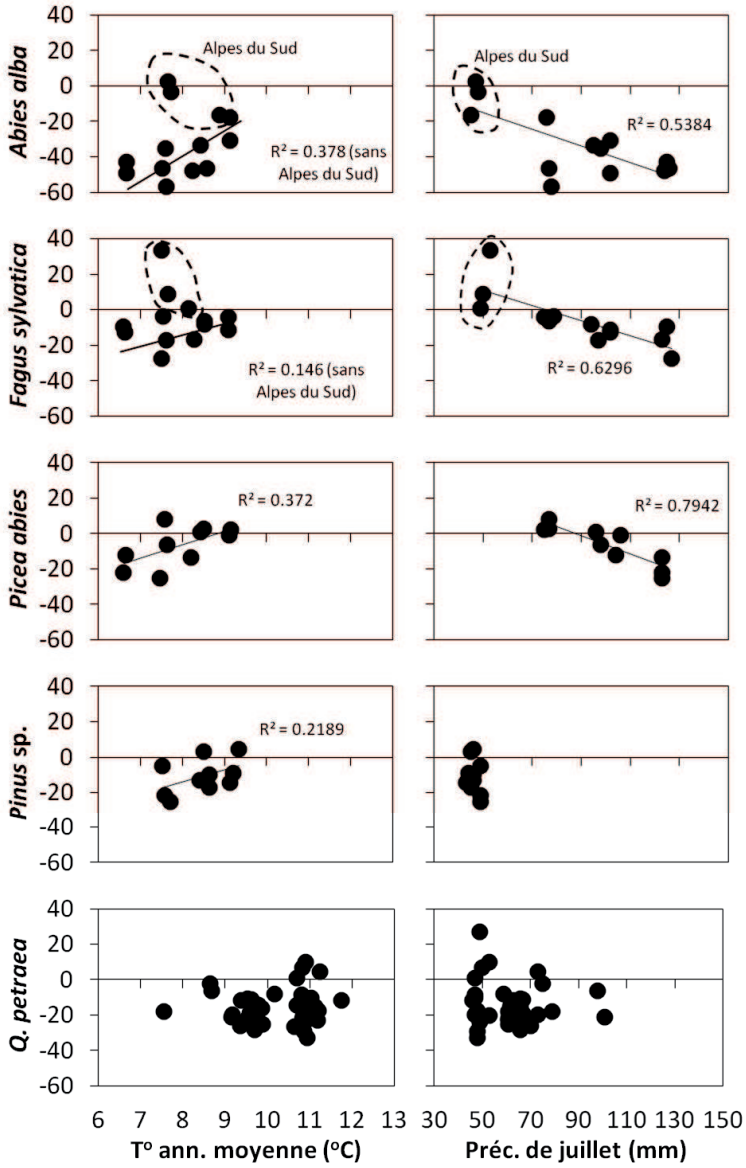
Annexe 2 : Effet du changement de période de calcul des coefficients de corrélation* Bootstrap *(a : 1901-2000 ; b : 1914-1993) sur l'organisation générale du nuage de points du plan PC1-PC2 défini par les analyses en composantes principales*. L'effet est testé sur les données du chapitre 3.3.5 (Massif des Vosges, 35 chronologies moyennes de croissance). La couleur des points dépend de l'essence, le diamètre du niveau de précipitations de juillet trentenaire AURELHY (voir chapitre 3.3.5 pour plus de détails).*

7.2.3 ANNEXE 3 – NOMBRE D'ANNEES CARACTERISTIQUES ET DISPONIBILITE EN EAU DU SOL

Essence	Dry	Mesic	Humid
Abies alba	**33**	**24**	**10**
Fagus sylvatica	/	2	2
Pinus nigra	28	15	30
Pinus sylvestris	17	8	/
Pinus uncinata	7	15	/

Annexe 4 : Détail du nombre d'années caractéristiques par essence et classe de disponibilité en eau (SWA) dans les Alpes du Sud *[voir article [4] (chapitre 3.3.4) pour plus de détails].*

7.2.4 ANNEXE 4 – ECARTS RELATIFS MOYENS EN 1956



Annexe 4 : Ecarts relatifs moyens en 1956 présentés par essence et pour les gradients climatiques trentenaires *[1961-1990, Bénichou et Le Breton (1987)]. L'équation et le coefficient de détermination de la régression linéaire sont présentés quand la relation est significative au seuil de 5 %. Les pointillés noirs mettent en évidence les chronologies des Alpes du Sud pour* Abies alba *et* Fagus sylvatica*. Nombre de chronologies :* Abies alba *: 13 ;* Fagus sylvatica *: 13 ;* Picea abies *: 10 ;* Pinus *sp. : 11 ;* Quercus petraea *: 36.*