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

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

présentée et soutenue publiquement par

Marie CHARRU

le 5 avril 2012

La productivité forestière dans un environnement changeant

Caractérisation multi-échelle de ses variations récentes à partir des données de l'Inventaire Forestier National (IFN) et interprétation environnementale

Directeur de thèse : **Mériem FOURNIER**
Co-directeur de thèse : **Jean-Daniel BONTEMPS**

Jury

M. Hubert HASENAUER, Professeur, Universität für Bodenkultur (BOKU), Autriche	Rapporteur
M. Pierre COUTERON, Directeur de recherches, UMR AMAP, IRD, Montpellier	Rapporteur
M. Eric DUFRÊNE, Directeur de Recherches, UMR ESE, CNRS, Orsay	Examinateur
M. Benoît COURBAUD, HDR, UR EMGR, IRSTEA, Grenoble	Examinateur
M. Olivier BOURIAUD, Dr, Institut de recherches et d'aménagements sylvicoles, Roumanie	Examinateur
M. Jean-Christophe HERVÉ, Directeur technique de l'IFN, Nogent s/s Vernission	Examinateur
Mme. Mériem FOURNIER, HDR, Directrice d'unité, UMR LERFoB, Agroparistech, Nancy	Directeur de thèse
M. Jean-Daniel BONTEMPS, Dr, UMR LERFoB, Agroparistech, Nancy	Co-directeur de thèse

UMR 1092 – Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB)
14 rue Girardet, 54000 Nancy, France

LA PRODUCTIVITÉ FORESTIÈRE DANS UN ENVIRONNEMENT CHANGEANT

CARACTÉRISATION MULTI-ÉCHELLE DE SES VARIATIONS RÉCENTES À PARTIR DES DONNÉES DE L'INVENTAIRE FORESTIER NATIONAL (IFN) ET INTERPRÉTATION ENVIRONNEMENTALE

FOREST PRODUCTIVITY IN A CHANGING ENVIRONMENT

A MULTI-SCALE ASSESSMENT OF RECENT PRODUCTIVITY VARIATIONS BASED ON THE NATIONAL FOREST INVENTORY (IFN) DATA AND ENVIRONMENTAL INTERPRETATION

À mon Pépé

(C'est quand même lui l'grand-père !)

Amour n'est rien qu'il ne croisse à l'extrême :
Croître est sa loi ; il meurt d'être le même,
Et meurt en qui ne meure point d'amour.
Vivant de soif toujours inassouvie,
Arbre dans l'âme aux racines de chair
Qui vit de vivre au plus vif de la vie
Il vit de tout, du doux et de l'amer
Et du cruel, encor mieux que du tendre.
Grand Arbre Amour, qui ne cesses d'étendre
Dans ma faiblesse une étrange vigueur,
Mille moments que se garde le coeur
Te sont feuillage et flèches de lumière !
Mais cependant qu'au soleil du bonheur
Dans l'or du jour s'épanouit ta joie,
Ta même soif, qui gagne en profondeur,
Puise dans l'ombre, à la source des pleurs...

Paul Valéry*, Le Dialogue de L'Arbre*

AVANT PROPOS

Le présent travail de thèse est une des concrétisations du partenariat stratégique qui s'est progressivement mis en place, à partir des années 2000, entre le Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB, UMR INRA-ENGREF puis INRA-AgroParisTech) et l'Inventaire Forestier National (IFN). À la suite de premiers travaux conduits en collaboration sur le déterminisme environnemental de la productivité d'espèces forestières (Seynave et al. 2005, 2008), et à l'initiative de Jean-François Dhôte, alors Directeur d'Unité du LERFoB, les premières « journées IFN-LERFoB » voyaient le jour en 2004. Ces journées devaient permettre d'atteindre une meilleure connaissance mutuelle, et d'identifier puis discuter plus systématiquement les sujets de recherche et de valorisation d'intérêt commun. L'édition 2007 de ces journées était formalisée plus avant, selon cinq thèmes identifiés comme prioritaires, dont l'un était relatif à la productivité forestière et son évolution temporelle.

Ce dernier thème venait en effet en prolongement de la thèse de doctorat réalisée au LERFoB par Jean-Daniel Bontemps, sur la caractérisation des changements de la productivité forestière ayant affecté le Hêtre et le Chêne sessile en France au cours du XXe siècle (Bontemps 2006), et dirigée par Jean-Christophe Hervé (enseignant-chercheur dans l'unité LERFoB) et Jean-François Dhôte. Ces travaux ont permis de mettre en évidence le caractère spécifique (Bontemps et al. 2012) et les variations régionales (Bontemps et al. 2011) des réponses de long-terme de la productivité forestière aux changements de l'environnement, dans un contexte où les études antérieures se concentraient essentiellement sur le quart Nord-Est de la France. En janvier 2007, lors de l'édition de ces « journées », le LERFoB donnait ainsi une communication (Bontemps 2007a) visant à rapprocher les travaux conduits au LERFoB (Dhôte et Hervé 2000, Bontemps 2006) de ceux plus exploratoires déjà conduits avec ou par l'IFN, respectivement dans le cadre du programme de recherche DEFORPA sur le dépérissement forestier (Houllier et al. 1995) ou de travaux financés par le GIP ECOFOR, et menés par Gérôme Pignard à la Cellule d'Evaluation des Ressources (CER) de l'IFN (IFN 2000).

Bien que la mobilisation des données d'inventaires sur ce sujet eût été identifiée et encouragée au niveau européen en raison de leur caractère systématique dans l'espace et par conséquent selon de larges gradients environnementaux, et répété dans le temps (Spiecker 1999), elle restait – et reste encore – tout à fait anecdotique, s'agissant de la mise en place d'approches de modélisation statistique visant à séparer les différents facteurs de la productivité forestière dans ce type de données (rôle de l'âge, du capital sur pied, de la sylviculture, et des facteurs de la fertilité; Elfving et Tegnhammar 1996 en Suède, Gschwantner 2006 en Autriche). En France, le recul autorisé par la base de données de l'IFN, de l'ordre d'une trentaine d'années, autorisait une exploration des variations récentes de la productivité avec une portée déjà significative. Une première proposition de recherches sur les données de l'Inventaire, portant sur le caractère spécifique, la variabilité spatiale du phénomène, et la relation entre facteurs du milieu et variations de productivité était donc formulée (Bontemps 2007a).

Il revient à Claude Vidal (Directeur de l'IFN) et à Jean-Christophe Hervé (devenu depuis Directeur Technique de l'IFN) d'avoir soutenu et encouragé cette proposition, et d'avoir incité à la définition d'un projet large, financé par l'IFN, incluant un master de recherche et sa continuation par un programme de thèse, qui fut formulé la même année (Bontemps 2007b). Ce programme fut repris comme annexe scientifique et technique (Hervé 2007) d'une convention de recherche entre l'INRA et l'IFN (IFN INRA 2007, N° 2007-CER-4-231). Cette convention prévoyait une extension des travaux à un large ensemble d'espèces de la ressource nationale (Chênes sessile et pédonculé, Epicéa commun, Sapin pectiné, Pin sylvestre et Douglas), et incluait en outre, dans sa partie réciproque et finalisée, la mise en place d'outils de suivi de la productivité forestière à l'échelle nationale, au sein de l'IFN. Ces outils devaient reposer sur les approches de modélisation visées dans le projet de thèse, permettant la séparation des effets contextuels (peuplements et sylviculture) et des effets permanents (« fertilité ») où à variation rapide (climat) de l'environnement sur la productivité, puis la mise en place d'une cartographie de la composante environnementale de la productivité à l'échelle nationale et de son suivi pour les inventaires annuels ultérieurs résultant de la nouvelle méthode d'inventaire (IFN 2006).

Les premiers travaux ont été conduits en 2008 sur le Hêtre et le Chêne sessile dans le Nord de la France par Marie Charru, jeune ingénieur agronome et auteur de la présente thèse, dans le cadre de son stage de master. Ils ont d'abord permis de mettre en évidence des évolutions de productivité de l'ordre de +20 à +40% sur 30 ans compatibles avec les diagnostics antérieurs, ainsi que des variations régionales (Charru 2008). Ils ont également ouvert le champ à une recherche de l'effet explicite des facteurs environnementaux sur la productivité, et leur rôle dans la modulation de ces changements historiques (Charru et al. 2010). Cette thèse, réalisée au LERFoB sous la direction de Jean-Daniel Bontemps, en constitue le prolongement, et l'extension à de nombreuses espèces et contextes régionaux (les espèces méditerranéennes comme le Pin d'Alep et le Chêne pubescent se sont entretemps substituées au Douglas à des fins d'extension des contextes étudiés). Outre le panorama élargi sur les changements de productivité, par espèce et à des échelles locale à nationale, permis par le caractère systématique de l'échantillonnage de l'IFN, ce travail propose également une exploration du rôle des facteurs environnementaux dans ces changements.

Un des résultats les plus marquants de ce programme réside sans doute dans la grande variabilité spatiale des tendances de productivité mises en évidence pour chaque espèce, que se soit par la comparaison de contextes régionaux contrastés dans leur aire de distribution, ou dans les fluctuations locales – allant souvent jusqu'à des inversions de signe du signal – mises en évidence par une approche originale de spatialisation du phénomène au niveau régional. La recherche parallèle des effets environnementaux vient souligner toute la complexité du déterminisme de tels changements, et permet d'en comprendre la forte dépendance temporelle et contextuelle.

Cette variabilité spatiale rend malaisée la formulation de résultats synthétiques de portée générale, ou de visions simples ayant vocation à orienter la gestion. Elle vient donc souligner

tout l'intérêt que revêt la mise en place systématique dans l'espace, répétée dans le temps, et par espèce, d'indicateurs de suivi de la productivité à partir de la nouvelle méthode annuelle d'inventaire forestier, et voulue dans la composante finalisée de la convention signée entre l'INRA et l'IFN. Nous renouvelons donc aujourd'hui le souhait que cette collaboration puisse être menée jusqu'à son terme, dans un contexte où l'IFN a rejoint l'Institut Géographique National (IGN), pour former le nouvel Institut National de l'Information Géographique et Forestière, établissement public à caractère administratif dépositaire d'une mission explicite de recherche.

Jean-Daniel Bontemps

Nancy, Avril 2012

RÉFÉRENCES

Bontemps J-D. 2006. Evolution 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 cous du XXe siècle. Thèse de 3e cycle, ENGREF, Nancy, 357p.

Bontemps J-D. 2007a. Evolution de la productivité forestière – theme 5. Journées IFN-LERFoB, 24-25 Janvier 2007, Nancy, 36 diapositives.

Bontemps J-D. 2007b. Caractérisation de l'évolution récente de la productivité des hêtraies et chênaies sessiles régulières en France et de sa variabilité spatiale : application aux données de l'Inventaire Forestier National (IFN). Projet de recherche, LERFoB, 6p.

Bontemps J-D, Hervé J-C, Leban J-M, Dhôte J-F. 2011. Nitrogen footprint in a long-term observation of forest growth over the twentieth century. - Trees 25: 237-251.

Bontemps J-D, Hervé J-C, Duplat P, Dhôte J-F. 2012. 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: DOI: 10.1111/j.1600-0706.2011.20080.x

Charru 2008. Caractérisation de l'évolution récente de la productivité des peuplements réguliers de hêtre et de chêne sessile dans le Nord de la France à partir des données de l'Inventaire Forestier National. Mémoire de master, Master FAGE, AgroParisTech, Nancy, 47 p.

Charru M, Seynave I, Morneau F, 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.

Dhôte J-F, Hervé J-C. 2000. Changements de productivité dans quatre forêts de chênes sessiles depuis 1930: une approche au niveau du peuplement. Annals of Forest Science 57(7):651-680.

Elfving B, Tegnhammar L. 1996. Trends of tree growth in Swedish forests 1953-1992 : an analysis based on sample trees from the National Forest Inventory. Scandinavian Journal of Forest Research: 11(1):26-37.

Gschwantner T. 2006. Growth changes according to the data of the Austrian National Forest Inventory and their climatic causes. PhD dissertation, BFW, Wien, Austria, 90p.

Hervé J-C. 2007. Analyse des accroissements et de la production en surface terrière et de leur évolution récente sur le territoire de la France métropolitaine. Projet d'annexe scientifique et technique à une convention de recherche entre l'INRA et l'IFN, 7p.

Houllier F, Pignard G, Schmitt F, Bertrand P. 1995. Medium-term evolution of forest productivity in the French mountains: the use of National Forest Inventory data, 157-173. In Landmann G., Bonneau M. (éditeurs). Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 461p.

IFN. 2000. Analyse de l'évolution de la productivité des forêts françaises au cours des 25 dernières années à partir des données de l'Inventaire forestier national, Cellule d'Evaluation de la Ressource. In GIP Ecofor, convention de recherche 99.38 « Productivité des forêts en France », 51p.

IFN. 2006. Observer la forêt française : mission première de l'IFN. IF 12, 12p.

IFN, INRA, 2007. Projet de recherche sur l'analyse et la modélisation de la croissance radiale des arbres et des peuplements forestiers. Convention IFN N° 2007-CER-4-231. 11p.

Seynave I, Gégout J-C, Hervé J-C, Dhôte J-F. 2008. Is the spatial distribution of European beech (*Fagus sylvatica L.*) limited by its potential height growth? Journal of Biogeography 35: 1851-1862.

Seynave I, Gégout J-C, Hervé J-C, Dhôte J-F, Drapier J, Bruno E, Dumé G. 2005. *Picea abies* site index prediction by environmental factors and understorey vegetation: a two-scale approach based on survey databases. Canadian Journal of Forest Research 35: 1669-1678.

Spiecker H. 1999. Growth trends in European forests - Do we have sufficient knowledge?, 157-169. In Karjalainen T., Spiecker H., Laroussinie O. (editors). Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe. EFI Proceedings n°27, EFI, Joensuu (Finlande), 285p.

REMERCIEMENTS

Ce travail de thèse n'aurait pas pu être mené à bien sans la contribution de nombreuses personnes que je tiens ici à remercier.

Je remercie tout d'abord l'IFN, et plus précisément Claude Vidal et Jean-Christophe Hervé, d'avoir soutenu et financé ce projet de recherche élaboré avec le LERFoB. Mes remerciements vont également à François Morneau, qui a assuré la transmission des données et a fait preuve d'une grande disponibilité pour me fournir une aide précieuse concernant leur utilisation.

Je tiens à remercier le LERFoB, et en particulier ses directeurs successifs, Jean-François Dhôte pour m'avoir accueilli au sein de laboratoire lors de mon stage de master, et Mériem Fournier pour avoir accepté de prendre la direction officielle de ma thèse. Je remercie également Jean-Claude Gégout pour m'avoir accueillie au sein de l'équipe Ecologie Forestière.

Cette thèse ne se serait pas aussi bien déroulée sans l'encadrement de grande qualité de Jean-Daniel Bontemps, co-directeur de ma thèse. Son esprit bouillonnant d'idées a été très stimulant pour faire avancer ma réflexion lors de discussions parfois (très) tardives, et son enthousiasme pour mon travail m'a maintes fois redonné du courage dans les moments où je me sentais désorientée. Je le remercie aussi pour m'avoir appris la rigueur scientifique et m'avoir guidée dans le monde redouté (sinon redoutable) des statistiques. Son aide a également été inestimable dans ses relectures approfondies de mes écrits, articles ou manuscrit de thèse.

Je remercie les membres de mon comité de thèse, Jean-Claude Gégout, Christine Deleuze, Hendrik Davi, Jean-Christophe Hervé et Ingrid Seynave, pour avoir participé à la réflexion et à l'orientation de mes travaux. Je remercie également les membres de mon jury de thèse, Hubert Hasenauer et Pierre Couteron pour avoir accepté d'être les rapporteurs de mon travail, et Eric Dufrêne, Olivier Bouriaud, Benoît Courbaud et Jean-Christophe Hervé pour avoir accepté d'être mes examinateurs lors de la soutenance.

J'ai reçu au sein du LERFoB, et en particulier de l'équipe écologie forestière, le soutien de nombreuses personnes. Je tiens à ce titre à remercier particulièrement Ingrid Seynave pour son aide dans l'extraction de données IFN et dans la réflexion sur la sélection des placettes et le calcul des variables à l'échelle du peuplement. J'ai également beaucoup apprécié notre collaboration sur le déterminisme environnemental de la productivité. Je remercie également Christian Piedallu pour son aide concernant l'utilisation des données environnementales cartographiées et leur interprétation, ainsi que Vincent Pérez pour les extractions de données SIG et ses conseils pour l'utilisation d'ArcGis et d'ArcInfo (bien complémentés par les conseils avisés de Gabriela Riofrio-Dillon !). Je tiens à remercier François Lebourgeois pour nos discussions sur l'autécologie des espèces, ainsi que pour sa relecture très constructive d'un chapitre de ma thèse. Je suis très reconnaissante envers Romain Bertrand qui m'a aidée à résoudre mon problème de ré-échantillonnage, entre autres problèmes de statistiques et de programmation, ainsi qu'à Jean-Claude Pierrat pour les discussions sur les diverses méthodes statistiques que j'ai utilisées. Enfin je remercie Pierre Mérian pour avoir supporté mes questions pendant trois ans, et y avoir toujours répondu patiemment et de manière constructive. Je

remercie enfin chaleureusement l'équipe administrative du Lerfob, et en particulier Sophie Barthélémy, Hélène Busch et Nathalie Morel, pour leur efficacité et leur disponibilité.

Mes trois ans et demi de thèse ne se seraient pas aussi bien déroulés sans un soutien moral à toute épreuve. Je remercie à ce titre mes compagnons de thèse : Pierre pour sa bonne humeur quotidienne et les sorties vélo, ski de fond ou escalade, Romain pour ses encouragements et son génépi, Gabriela pour son oreille attentive, Michaël pour tous les bons moments passés ensemble, et Tony pour ses bons repas. Une mention spéciale à Linde pour les folles soirées, les cueillettes de sorcières, les petits restos du midi, et ses petites attentions. Enfin je remercie l'ensemble des thésards et stagiaires du Lerfob que j'ai pu côtoyer au cours de ces années, au cours des rencontres organisées ou des pots improvisés. Un grand merci à François, Bernard et Bruno de m'avoir donné l'occasion de voir des arbres et des fleurs « en vrai » en me permettant de participer à des sorties de terrain des étudiants. Je remercie également tous les membres de l'équipe pour les discussions animées lors des (longues) pauses café et quelques mémorables repas d'équipe.

Mes années à Nancy ont été l'occasion de nombreuses rencontres musicales. Je remercie en premier lieu les Cornichons Masqués, Jean-Marc, Betty, Pierric, Uriel, et Eudes, de m'avoir confié leur micro, ainsi que Nico et Hélène qui nous ont rejoints par la suite. Tous ces bons moments passés en répétition, en concerts et en apéros resteront d'excellents souvenirs (merci aussi à mon fan-club de fifons !). Une pensée également pour Karim et Oualid avec qui j'ai eu beaucoup de plaisir à improviser, ainsi que pour Jérôme mon professeur de chant. Parmi les autres belles rencontres nancéennes, je remercie Manuel pour tout ce que nous avons pu partager, ainsi que Jeanne, Sophie, Nadège, Fred, Brate, Mary, Jérémy et Ophélie pour les apéros, soirées, repas et balades qui ont parsemé de bons moments la dernière année de ma thèse. Un merci spécial à David pour avoir été à mes côtés au cours de cette dernière année, rayon de soleil et fenêtre ouverte sur le monde. S'il n'a pas contribué à l'avancement de ma thèse (!), nos discussions m'ont permis de prendre de la hauteur sur mon travail et d'y trouver un intérêt nouveau. Merci également à toute la famille Brayer pour m'avoir chaleureusement accueillie, pour les bons petits plats du dimanche (et des autres jours), et pour le jardin qui a inspiré une bonne partie de ce manuscrit.

Je remercie enfin tout ceux qui m'ont accompagnée de loin et que je n'ai vu que trop peu souvent au cours de ces années : mes chères Perrine, Marianne et Marion qui ont toujours été là dans les bons comme dans les mauvais moments ; ma famille qui a toujours été présente, que ce soit pour m'encourager, me réconforter ou m'envoyer du soleil. Je remercie tout particulièrement mes parents et mes deux sœurs, Camille et Alice, pour leur soutien pendant toute cette période nancéenne. Leurs attentions m'ont permis, malgré la distance, de me sentir bien entourée et de ne jamais me sentir seule.

GUIDE DE LECTURE

Après un chapitre d'Introduction générale, le chapitre I décrit les approches développées dans cette thèse ainsi que les données utilisées.

Le chapitre II présente deux articles de rang A publiés au cours de la thèse, qui constituent une base pour les approches développées par la suite. Le premier est une étude de cas de l'estimation de tendances historiques de la productivité à partir des données IFN, pour le hêtre dans le Nord-est de la France. Le deuxième concerne des travaux sur l'estimation de la loi d'auto-éclaircie pour 11 espèces de la forêt française.

Les chapitres III, IV et V correspondent à trois chapitres de résultats. Le chapitre III présente une étude du déterminisme environnemental de la productivité pour 8 espèces à l'échelle de leur aire de répartition en France. Le chapitre IV concerne l'estimation de tendances historiques de la productivité pour ces 8 espèces à l'échelle de la France, ainsi qu'une analyse des causes potentielles de ces changements. Le chapitre V présente une analyse des variations spatiales des changements de productivité, à l'échelle inter- et intra-régionale. La documentation de ces variations spatiales sert de base à une approche spatio-temporelle de recherche d'effets environnementaux explicatifs de ces changements. Un troisième article relatif à cette approche est en préparation, et est présenté en annexe 5 du manuscrit.

Enfin le chapitre VI est un chapitre de discussion générale, constitué d'une synthèse des résultats obtenus, d'une discussion sur les approches utilisée et une mise en perspective conceptuelle des résultats.

Les annexes 1 et 2 présentent des précisions méthodologiques relatives au chapitre 1, et les annexes 3 et 4 sont des compléments de résultats pour l'ensemble des espèces, quand l'exemple d'une seule espèce a été donné dans le corps du manuscrit.

RÉSUMÉ

Contexte. Des changements de croissance ont été documentés pour le XXe siècle dans de nombreuses régions en Europe. Cependant une évaluation exhaustive des changements de productivité, à une large échelle géographique, avec une analyse de leur hétérogénéité spatiale et de la diversité interspécifique de la réponse fait encore défaut. Les variations spatiales et interspécifiques de ces changements peuvent également servir à comprendre leur déterminisme environnemental. L'objectif de ce travail de thèse est d'évaluer les changements récents de la productivité forestière aux échelles nationale, régionale et locale en France, et de rechercher leurs causes environnementales, à partir d'une approche de modélisation statistique de l'accroissement en surface terrière du peuplement (ΔG) et d'indicateurs environnementaux (séries temporelles et cartes issues de SIG). Nous avons utilisé les données de l'inventaire forestier national français pour 8 espèces dont la niche écologique et la distribution diffèrent (*Fagus sylvatica, Quercus robur, Quercus petraea, Quercus pubescens, Picea abies, Abies alba, Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis*), observées en peuplements purs et réguliers considérés comme des systèmes de référence.

Objectifs. Notre premier objectif était d'étudier le déterminisme environnemental de la productivité des différentes espèces sur leur aire de distribution. L'accroissement en surface terrière a été corrigé des effets de la densité et du stade de développement du peuplement, et prédit à partir d'un ensemble d'indicateurs environnementaux couvrant les facteurs énergétiques, hydriques et trophiques, en utilisant une technique de régression PLS (Partial Least Squares). Des cartes de productivité ont été élaborées. Notre deuxième objectif était d'évaluer les variations historiques de l'accroissement en surface terrière, corrigé des effets de la densité, du stade de développement et des indicateurs environnementaux permanents dont l'effet était significatif, et d'analyser leur hétérogénéité spécifique et spatiale. Des chronologies de l'accroissement en surface terrière ont été estimées aux échelles nationale et régionale. Les variations intra-régionales de ces changements ont également été spatialisées grâce à une technique de régression GWR (Geographically Weighted Regression). Notre troisième objectif était de rechercher une interprétation environnementale des changements observés, à partir d'une approche corrélative entre les variations historiques de la productivité et des séries temporelles du climat, et entre les variations spatiales des changements de productivité et des indicateurs environnementaux permanents.

Résultats. Nous présentons les facteurs ayant un effet sur la productivité des différentes espèces à l'échelle nationale, et montrons des différences dans l'importance relative des facteurs énergétiques, hydriques et trophiques. Les cartes de productivité suggèrent que l'aire de distribution des espèces n'est pas toujours limitée par les conditions environnementales affectant la croissance. Entre 1980 et 2005, nous observons des tendances positives, modales ou non significatives pour toutes les espèces à l'exception des deux espèces méditerranéennes dont la productivité a diminué, soulignant ainsi la variabilité interspécifique de ces changements. Nous identifions un rôle des évènements climatiques extrêmes (sécheresse de 2003) sur les tendances de court terme. Nous observons de fortes variations spatiales des

changements de productivité, autant dans leur intensité que dans leur signe, aux échelles régionale et intra-régionale. Ces résultats remettent en question la pertinence d'une évaluation moyenne à large échelle et soulignent le caractère contextuel des estimations. Nous mettons en évidence le rôle du réchauffement climatique récent dans les tendances observées, mais nous n'avons pas pu tester les effets historiques de l'augmentation du taux de CO_2 atmosphérique et des dépôts azotés. L'hétérogénéité spatiale des tendances est en partie expliquée par des interactions avec les conditions hydriques, thermiques et trophiques.

Conclusions. Ce travail fournit une évaluation plurispécifique et multi-échelle de la réaction de la productivité des espèces arborées à un environnement changeant. Nous avons souligné le caractère spécifique des changements de productivité et leur caractère contextuel, du fait de différences dans l'autécologie des espèces et de variations spatiales des facteurs limitants. Une étude approfondie de l'effet des facteurs environnementaux et de leurs interactions complexes est nécessaire pour la prédiction de la productivité future des espèces.

Mots-clés : productivité forestière – changements de croissance – variations spatiales - distribution – limites d'aire – indicateurs environnementaux – changement climatique - autécologie – courbe de réponse – données IFN – modélisation statistique – loi d'auto-éclaircie.

ABSTRACT

Context. Growth trends have been reported in many regions of Europe over the twentieth century. However, an integrated assessment of productivity changes, including focus on a wide geographical scale, analysis of spatial heterogeneity, and the inter-specific diversity of growth responses is still lacking. Spatial and specific variations in these changes can also serve to uncover their environmental determinism. The aim of this Ph.D work was to assess recent changes in forest productivity on a national, regional and local scale in France, and to investigate their potential environmental causes, based on statistical modeling approaches of stand basal area increment (BAI), and time-series and GIS maps of environmental indicators. We used the French NFI data for 8 species of contrasted ecological niches and distributions (*Fagus sylvatica, Quercus robur, Quercus petraea, Quercus pubescens, Picea abies, Abies alba, Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis*), taken in pure and even-aged stands considered as reference communities.

Objectives. A first objective was to assess the environmental determinism of tree species productivity over their distribution area. BAI corrected from the effects of stand stocking and developmental stage was predicted from a set of environmental indicators covering energetic, water, and nutritional factors, using Partial Least Squares (PLS) regression. Productivity maps were computed. A second objective was to assess recent historical variations in tree species BAI filtered out from the effects of stocking, developmental stage and environmental indicators of significant effects, and to investigate their specific and spatial heterogeneity. BAI chronologies were estimated on national and regional scales. Intra-regional spatial patterns in these changes were also assessed using Geographically Weighted Regression (GWR). A third objective was to give an environmental interpretation of the changes observed, based on a correlative analysis between historical variations in productivity and climatic time series, and between spatial patterns of productivity changes and stationary environmental indicators.

Results. We identified the main factors influencing tree species productivity on a national scale, and showed inter-specific differences in the relative importance of energetic, water and nutritional factors. The productivity maps suggested that species distribution ranges are not always limited by environmental conditions. Between 1980 and 2005, the trends reported were positive, modal or non-significant for all species, except the two Mediterranean species for which productivity decreased, highlighting inter-specific differences in these changes. We also underlined the role of major climatic events (2003 drought) in featuring short-term trends. We observed strong variations of productivity changes, both in intensity and sign, on a regional and intra-regional scale. These results question the relevance of wide-scale average assessments and highlight their context-dependence. The role of recent climatic warming in featuring the BAI trends was highlighted. However we could not test the historical effect of the recent increase in atmospheric CO_2 concentration and nitrogen deposition. Interactions with water status, temperature and nutritional conditions accounted for reported spatial heterogeneity in BAI trends.

Conclusions. This work provides an enriched scale- and species-dependent assessment of tree species reaction to a changing environment. We emphasized the species- and context

dependence of productivity changes, due to differences in species autecology and spatial variations in the limiting factors. Further focus on the effect of environmental factors and their complex interactions is needed for the prediction of species future productivity.

Keywords: forest productivity - growth changes - spatial variations - distribution - range limits – environmental indicators - climatic change - autecology - response curve - NFI data – statistical modelling – self-thinning relationship.

LISTE DES PRINCIPALES ABRÉVIATIONS

Variables climatiques

Pour les variables climatiques, le chiffre accolé au nom de la variable (de 1 à 12, ex : Tn1) correspond au mois de l'année.

BH : Bilan hydrique climatique mensuel

DH : Déficit hydrique mensuel

ETP : Evapotranspiration potentielle mensuelle

P : Précipitations mensuelles

Rad : Radiations (rayonnement global) mensuelles

RU : Réserve utile mensuelles

Tn : Températures minimales mensuelles

Tx : Températures maximales mensuelles

Autres variables environnementales

C/N : rapport carbone sur azote du sol

pH : indicateur de l'acidité du sol

RUM : Réserve utile maximale du sol

S/T : Taux de saturation en bases échangeables du sol

Termes statistiques

GWR : Geographically Weighted Regression

MSEP : Mean Square Error of Prediction

OLS : Ordinary Least Squares

PLS : Partial Least squares

PRESS : Predictive Error Sum of Squares

r : Coefficient de corrélation

R^2 : Coefficient de détermination

RMSEP : Root Mean Square Error of Prediction

RSE : Residual Standard Error

RSS : Residual Sum of Squares

Variables dendrométriques

ΔG : accroissement brut en surface terrière du peuplement (sur 5 ans)

D_g : diamètre quadratique moyen du peuplement

EC : épaisseur d'écorce individuelle

H_0 : Hauteur dominante du peuplement

IF : Indice de fertilité

ir_5 : Accroissement radial individuel cumulé sur les dix dernières années

RDI : Relative Density Index (indice de densité relative)

Espèces arborées

Ch Ped : Chêne pédonculé (*Quercus robur* L.)

Ch Pub : Chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd.)

Ch Ses : Chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.)

Epi : Epicéa (*Picea abies* Karst.)

Het : Hêtre (*Fagus sylvatica* L.)

Pin Alep : Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill)

Pin syl : Pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.)

Sap : Sapin (*Abies alba* Mill.)

Termes géographiques

MC : Massif Central

NE : Nord-est

NO : Nord-ouest

SE : Sud-est

SO : Sud-ouest

Autres

IFN : Inventaire Forestier National

SIG : Système d'Information Géographique

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION 29

1 CONTEXTE GÉNÉRAL 31

1.1 LES ESPECES ARBOREES DANS UN ENVIRONNEMENT CHANGEANT 31

1.2 LES CHANGEMENTS DE CROISSANCE FORESTIERE 31

1.3 ENJEUX ECOLOGIQUES, POLITIQUES ET ECONOMIQUES 32

2 LA PRODUCTIVITÉ FORESTIÈRE ET SES VARIATIONS : DÉFINITIONS ET CONCEPTS 34

2.1 LA PRODUCTIVITE FORESTIERE 34

2.2 DETERMINANTS DE LA PRODUCTIVITE FORESTIERE 34

2.3 VARIATIONS ET CHANGEMENTS DE LA PRODUCTIVITE FORESTIERE 36

3 ÉLÉMENTS DE MÉTHODOLOGIE SUR L'ÉTUDE DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITÉ 41

3.1 CARACTERISATION D'UN CHANGEMENT DE PRODUCTIVITE 41

3.2 INTERPRETATION ENVIRONNEMENTALE DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITE 45

3.3 CONNAISSANCE DE L'AUTECOLOGIE DES ESPECES 47

4 ÉTAT DE L'ART ET LACUNES IDENTIFIÉES 49

4.1 ÉTAT DE L'ART 49

4.2 LACUNES IDENTIFIEES 54

5 CONTRIBUTIONS DES DONNÉES IFN A L'ÉTUDE DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITÉ 58

5.1 PANORAMA DE LA CONTRIBUTION DES DONNEES IFN 58

5.2 PROPRIETES GENERALES DES DONNEES D'INVENTAIRE, AVANTAGES ET INCONVENIENTS 59

5.3 L'IFN EN FRANCE 61

6 OBJECTIFS DE LA THÈSE 62

7 PLAN DE TRAVAIL 64

I – MATÉRIEL ET MÉTHODES 65

1 STRATÉGIE D'ÉTUDE ET APPROCHES UTILISÉES 67

1.1 DEMARCHE DE MODELISATION 67

1.2 DETERMINISME ENVIRONNEMENTAL DE LA PRODUCTIVITE 70

1.3 CARACTERISATION DES CHANGEMENTS HISTORIQUES DE LA PRODUCTIVITE 71

1.4 RECHERCHE D'UNE INTERPRETATION ENVIRONNEMENTALE DES CHANGEMENTS HISTORIQUES DE LA PRODUCTIVITE 72

2 PRÉSENTATION DES ESPÈCES 75

2.1 DISTRIBUTION A L'ECHELLE EUROPEENNE 75

2.2 DISTRIBUTION EN FRANCE 75

2.3 TRAITS ECOLOGIQUES DES ESPECES ETUDIEES 77
2.4 IMPORTANCE DE CES ESPECES EN FRANCE 78
3 LES DONNÉES IFN UTILISÉES 79
3.1 PRESENTATION DE LA METHODE D'INVENTAIRE 79
3.2 PREPARATION DES DONNEES ET SELECTION DES PLACETTES 83
4 CALCUL DES INDICATEURS DENDROMÉTRIQUES DU PEUPLEMENT 88
4.1 CALCUL DE L'ACCROISSEMENT EN SURFACE TERRIERE SUR 5 ANS DES PLACETTES 88
4.2 CALCUL DES AUTRES VARIABLES DENDROMETRIQUES DU PEUPLEMENT 90
5 INDICATEURS ENVIRONNEMENTAUX DISPONIBLES 96
5.1 INDICATEURS STATIONNAIRES 97
5.2 INDICATEURS DYNAMIQUES 101
5.3 RECAPITULATIF DES DONNEES ENVIRONNEMENTALES DISPONIBLES 104

II – ÉTUDES PRÉLIMINAIRES SUR LES POTENTIALITÉS DES DONNÉES IFN 107

1 INTRODUCTION 109
2 ARTICLE 1 : CHANGEMENTS RÉCENTS DE LA PRODUCTIVITÉ FORESTIÈRE : UNE ANALYSE DES DONNÉES DE L'INVENTAIRE FORESTIER NATIONAL POUR LE HÊTRE (FAGUS SYLVATICA L) DANS LE NORD-EST DE LA FRANCE 111
2.1 OBJECTIFS DE L'ARTICLE 111
2.2 METHODES 111
2.3 RESULTATS PRINCIPAUX 112
2.4 PERSPECTIVES 112
2.5 ARTICLE 1 *IN EXTENSO* 113
3 ARTICLE 2 :DIFFÉRENCES INTERSPÉCIFIQUES ET CURVILINEARITÉ DE LA LOI D'AUTO-ÉCLAIRCIE ÉVALUÉE À PARTIR DE DONNÉES D'INVENTAIRE POUR 11 ESPÈCES DES MILIEUX TEMPÉRÉS 127
3.1 OBJECTIFS DE L'ARTICLE 127
3.2 METHODES 128
3.3 RESULTATS PRINCIPAUX 128
3.4 PERSPECTIVES 128
3.5 ARTICLE 2 *IN EXTENSO* 129

III - DÉTERMINISME ENVIRONNEMENTAL DE LA PRODUCTIVITÉ 143

1 INTRODUCTION 147
1.1 CONTEXTE 147
1.2 OBJECTIFS 147

2 MATÉRIEL ET MÉTHODES 148
2.1 DONNEES UTILISEES 148
2.2 ÉLABORATION D'UN INDICATEUR DE PRODUCTIVITE A STADE DE DEVELOPPEMENT ET DENSITE CONSTANTS 148
2.3 METHODE STATISTIQUE : LA REGRESSION PLS 149
2.4 CARTOGRAPHIE DE LA PRODUCTIVITE 155
3 RÉSULTATS 157
3.1 CALCUL DE L'INDICATEUR DE PRODUCTIVITE A STADE DE DEVELOPPEMENT ET DENSITE CONSTANTS 157
3.2 RESULTATS DE LA PROCEDURE DE REGRESSION PLS 157
3.3 CARTOGRAPHIE DE LA PRODUCTIVITE 169
4 DISCUSSION 172
4.1 ÉVALUATION DE L'APPROCHE DEVELOPPEE 172
4.2 ELEMENTS GENERAUX POUR L'INTERPRETATION DES RESULTATS SUR LE DETERMINISME ENVIRONNEMENTAL DE LA PRODUCTIVITE 176
4.3 DETERMINISME ENVIRONNEMENTAL DE LA PRODUCTIVITE DES ESPECES 180
4.4 DIFFICULTES DANS LA COMPARAISON AUX TRAVAUX EXISTANTS 192
4.5 VARIATIONS SPATIALES DE LA PRODUCTIVITE 196

IV - CARACTÉRISATION DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITÉ À L'ÉCHELLE DE LA FRANCE ET INTERPRÉTATION ENVIRONNEMENTALE 201

1 INTRODUCTION 205
1.1 CONTEXTE 205
1.2 OBJECTIFS 205
2 MATÉRIEL ET MÉTHODES 206
2.1 MODELES DE PRODUCTIVITE 206
2.2 PROCEDURE DE RE-ECHANTILLONNAGE DES PLACETTES 207
2.3 AJUSTEMENT DES TENDANCES PAR BOOTSTRAP 214
2.4 INTERPRETATION ENVIRONNEMENTALE DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITE 216
3 RÉSULTATS 218
3.1 MODELES DE PRODUCTIVITE 218
3.2 VARIATIONS HISTORIQUES DE LA PRODUCTIVITE A L'ECHELLE NATIONALE 223
3.3 INTERPRETATION ENVIRONNEMENTALE DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITE 232
4 DISCUSSION 240
4.1 MODELES DE PRODUCTIVITE 242
4.2 PROCEDURE DE RE-ECHANTILLONNAGE 244
4.3 VARIATIONS HISTORIQUES DE LA PRODUCTIVITE A L'ECHELLE NATIONALE 245
4.4 INTERPRETATION ENVIRONNEMENTALE DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITE 250

4.5 VARIABILITE INTERSPECIFIQUE DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITE 255
4.6 INFLUENCE DE L'ECHELLE TEMPORELLE CONSIDEREE 255

V - ANALYSE ET SPATIALISATION DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITÉ DANS DES CONTEXTES RÉGIONAUX 259

1 INTRODUCTION 263
1.1 CONTEXTE 263
1.2 OBJECTIFS 263
2 MATÉRIEL ET MÉTHODES 265
2.1 SELECTION DES ZONES D'INTERET 265
2.2 CARACTERISTIQUES ENVIRONNEMENTALES DES COUPLES ESSENCE-REGION SELECTIONNES 269
2.3 DETERMINISME ENVIRONNEMENTAL DE LA PRODUCTIVITE A L'ECHELLE REGIONALE 273
2.4 ESTIMATION DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITE 273
2.5 INTERPRETATION ENVIRONNEMENTALE DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITE 278
3 RÉSULTATS 280
3.1 DETERMINISME ENVIRONNEMENTAL DE LA PRODUCTIVITE A L'ECHELLE REGIONALE 280
3.2 CHRONOLOGIES REGIONALES ET SPATIALISATION DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITE 283
3.3 INTERPRETATION ENVIRONNEMENTALE DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITE 295
4 DISCUSSION 302
4.1 COHERENCE DES RESULTATS DE L'APPROCHE AUTECOLOGIQUE AVEC LES GRADIENTS ENVIRONNEMENTAUX COUVERTS REGIONALEMENT 303
4.2 VARIATIONS SPATIALES DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITE 305
4.3 INTERPRETATION ENVIRONNEMENTALE DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITE 312
4.4 CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITE ET POSITION DANS L'AIRE DE DISTRIBUTION DES ESPECES 320

VI - DISCUSSION GÉNÉRALE 323

1 RAPPEL DU CONTEXTE ET DES OBJECTIFS 325
2 RÉFLEXION SUR LES APPROCHES UTILISÉES 326
2.1 ADEQUATION DES DONNEES IFN POUR CE TYPE D'ETUDE 326
2.2 ÉVALUATION DE LA CONSTRUCTION METHODOLOGIQUE 328
3 SYNTHÈSE DES RÉSULTATS 331
3.1 ESPECES DE MONTAGNE : SAPIN ET ÉPICEA 331
3.2 ESPECE CONTINENTALE : LE HETRE 332
3.3 ESPECES SUBATLANTIQUES : LES CHENES SESSILE ET PEDONCULE 334
3.4 ESPECES MEDITERRANEENNES : CHENE PUBESCENT ET PIN D'ALEP 335
3.5 ESPECE PAN-EUROPEENNE : LE PIN SYLVESTRE 336

4 MISE EN PERSPECTIVE CONCEPTUELLE DES RÉSULTATS 337
4.1 REPONSE DE LA PRODUCTIVITE SUR DE LARGES GRADIENTS ENVIRONNEMENTAUX. 337
4.2 LIEN ENTRE LE DETERMINISME ENVIRONNEMENTAL DE LA PRODUCTIVITE ET L'AIRE DE DISTRIBUTION DES ESPECES 339
4.3 CHANGEMENTS HISTORIQUES DE LA PRODUCTIVITE 342
4.4 FACTEURS EN CAUSE DANS LES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITE 345
5 CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES 346
5.1 PRINCIPALES CONCLUSIONS 346
5.2 PERSPECTIVES DE RECHERCHE 347

BIBLIOGRAPHIE 351

ANNEXES 375

ANNEXE 1 : COEFFICIENTS AJUSTES POUR ESTIMER LA CIRCONFERENCE A 1.30 M A PARTIR DE LA CIRCONFERENCE A LA SOUCHE, ET POUR ESTIMER L'EPAISSEUR D'ECORCE A PARTIR DE LA CIRCONFERENCE A 1.30 M 377
ANNEXE 2 : RECONSTITUTION DE L'ACCROISSEMENT BRUT EN SURFACE TERRIERE DE PEUPLEMENTS REGULIERS, A PARTIR DES MESURES D'IR_5 (D'APRES BONTEMPS ET CHARRU, 2008). 379
ANNEXE 3 : REPRESENTATION DES EFFETS AJUSTES PAR REGRESSION PLS POUR CHAQUE ESPECE. 381
ANNEXE 4 : RESULTATS DU RE-ECHANTILLONNAGE DES PLACETTES PAR ESPECE. 389
ANNEXE 5 : ARTICLE 3 – ARE GROWTH CHANGES OF TREE SPECIES IN ACCORDANCE WITH SPECIES RELATIONSHIPS TO THE ABIOTIC ENVIRONMENT? 395

INTRODUCTION

1 CONTEXTE GÉNÉRAL

1.1 Les espèces arborées dans un environnement changeant

La présence des espèces végétales en un endroit donné ainsi que leur capacité à croître et à se reproduire sont déterminées par des contraintes environnementales physiques et biotiques. L'étude de la relation entre les espèces et leur environnement physique a conduit au concept de niche écologique (Hutchinson, 1957), qui résume les conditions environnementales nécessaires à la croissance et à la survie d'une espèce donnée. Dans l'espace géographique, la niche écologique d'une espèce se restreint à son aire de distribution, qui se définit comme l'ensemble des points de l'espace où les conditions environnementales sont favorables à sa croissance et à sa survie, qu'elle a pu effectivement coloniser, où elle est plus compétitive que d'autres espèces (Pulliam, 2000) et où elle n'a pas été éliminée par la gestion.

Cette forte dépendance des espèces végétales à leur milieu les rend très sensibles à toute modification de l'environnement. Les dernières décennies ont connu des changements environnementaux importants et rapides : augmentation du taux de CO_2 atmosphérique et réchauffement climatique (IPCC, 2007), augmentation des dépôts atmosphériques liés à l'activité industrielle et à l'intensification de l'agriculture (Asman *et al.*, 1988; Hastings *et al.*, 2009). Les conséquences de ces changements ont été observées sur la phénologie et la distribution des espèces (Walther, 2004; Parmesan, 2006) ainsi que sur la productivité des écosystèmes (Myneni *et al.*, 1997; Nemani *et al.*, 2003; Quinn Thomas *et al.*, 2010).

Un changement des conditions environnementales peut induire différents types de réponse en fonction de son intensité et de la résilience des espèces. Une perturbation de l'environnement de faible intensité et de courte durée peut induire une réponse non plastique, caractérisée par un retour à la normale dès que les conditions redeviennent favorables. C'est par exemple le cas des fluctuations climatiques journalières ou interannuelles qui n'ont pas d'effet à long terme. Si le changement est plus important et perdure dans le temps, l'espèce peut s'adapter aux nouvelle conditions par plasticité phénotypique (Abrams, 1994; Fierst, 2011), ce qui lui permet de persister dans son aire de distribution. De fortes modifications des conditions environnementales peuvent également conduire à un changement de l'aire de distribution d'une espèce du fait d'une colonisation vers des zones devenues favorables (Lenoir *et al.*, 2008; Thuiller *et al.*, 2008) et de phénomènes d'extinction dans les zones devenues défavorables à sa survie (Penuelas et Boada, 2003).

1.2 Les changements de croissance forestière

Du fait de la longue durée de vie des espèces ligneuses, les écosystèmes forestiers sont particulièrement sensibles aux changements de l'environnement. En effet les arbres se caractérisent par une longue phase juvénile (non reproductive) de plusieurs années et une faible capacité de

dispersion (moins de 100m par an; Aitken *et al.*, 2008) ne leur permettant pas de migrer rapidement si les conditions deviennent défavorables (Brubaker, 1986).

Il est donc probable que les changements de l'environnement affectent la croissance des arbres bien avant qu'ils ne se traduisent par un changement d'aire de distribution ou une adaptation, faisant de la croissance des arbres un indicateur particulièrement sensible de l'effet des changements environnementaux (Dobbertin, 2005).

Les premières mises en évidence de changements de croissance remontent aux années 1980, dans des études dendrochronologiques révélant une tendance à l'accélération de la croissance radiale au cours du siècle dernier (Lamarche *et al.*, 1984; Becker, 1987). Par la suite, le constat d'une augmentation de la productivité forestière s'est confirmé à l'échelle européenne (Spiecker *et al.*, 1996b) et mondiale (Boisvenue et Running, 2006). Cependant des travaux plus récents ont fait état de diminutions récentes de croissance en particulier en région méditerranéenne et au niveau des marges Sud de distribution des espèces (Jump *et al.*, 2006; Piovesan *et al.*, 2008).

Ces changements de productivité ont très tôt été rapprochés de l'augmentation du taux de CO_2 atmosphérique (Lamarche *et al.*, 1984) et du réchauffement climatique (Graumlich *et al.*, 1989). L'effet d'une fertilisation par les dépôts azotés atmosphérique a également été suggéré (Kahle *et al.*, 2008a; Bontemps *et al.*, 2011a). Les travaux visant à déterminer les causes de ces changements se sont accumulés mais il n'existe pas de consensus sur le rôle respectif des différents facteurs (Jacoby et Darrigo, 1997; Nadelhoffer *et al.*, 1999; Hyvönen *et al.*, 2007; Kahle *et al.*, 2008a) et de leurs multiples interactions (Huang *et al.*, 2007; Hyvönen *et al.*, 2007) sur les changements survenus.

1.3 Enjeux écologiques, politiques et économiques

La caractérisation de ces changements de croissance et la compréhension de leurs causes représentent des enjeux majeurs de plusieurs points de vue.

D'un point de vue écologique, **l'étude des relations entre les modifications de l'environnement et la croissance des arbres et des forêts est une des clés de la compréhension de leur fonctionnement et des mécanismes d'adaptation des végétaux aux variations du milieu**. Par ailleurs les changements de croissance peuvent être considérés comme un précurseur des changements d'aire de distribution des espèces arborées (Jump *et al.*, 2006). Ces changements pourraient avoir pour conséquence des remplacements d'espèces du fait de l'exclusion des espèces les moins compétitives (Loehle, 1998), et affecter la biodiversité des forêts (Hansen *et al.*, 2001).

Les changements de croissance sont également un **enjeu politique important dans le contexte des politiques de fixation de carbone pour atténuer le changement climatique** (Newell et Stavins, 2000). Les activités forestières ont été explicitement introduites dans le protocole de Kyoto en raison du puits de carbone qu'elles peuvent constituer (UNFCCC, 1998). En effet la biomasse

ligneuse des forêts de l'hémisphère Nord représente un puits de carbone de 0.68 milliards de tonnes de carbone par an (Myneni *et al.*, 2001). La quantification de l'impact que pourrait avoir une accélération de la croissance sur les capacités de stockage de carbone par les forêts est donc un enjeu très important, même si le puits de carbone que représentent les forêts est seulement temporaire (Korner, 2006).

Les changements de productivité peuvent également avoir des répercussions économiques car **toute la filière bois pourrait être affectée par l'accélération de la croissance** du fait de modifications dans l'approvisionnement et les prix du bois, (Tromborg *et al.*, 1999; Irland *et al.*, 2001).

D'un point de vue sylvicole, **une augmentation de la vitesse de croissance conduit à la nécessité d'adapter les pratiques de gestion** (Spittlehouse et Stewart, 2003). La diminution de la durée des révolutions (les arbres arrivent à maturité plus rapidement) nécessite une intensification des rythmes de récolte (von Teuffel, 1999; Bastien *et al.*, 2000) et une adaptation des stratégies de renouvellement (Dhôte *et al.*, 2000). L'accélération de la croissance risque aussi d'augmenter la vulnérabilité des forêts aux évènements extrêmes telles que les tempêtes. En effet les arbres hauts sont plus sensibles au vent, d'où une nécessité d'améliorer la stabilité des forêts grâce à des mesures sylvicoles adaptées (Ruel, 1995).

Si le siècle dernier a été le théâtre de changements environnementaux importants, il est très probable que l'environnement continue de se modifier dans les décennies à venir. Ainsi le groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (IPCC) prévoit une augmentation du taux de CO_2 de 400 ppm à 700 ppm entre 2000 et 2100, et un réchauffement de 2.3°C à 5.3°C en Europe du Nord et de 2.2°C à 5.1°C dans le sud de l'Europe et la région méditerranéenne (scénario A1B ; IPCC, 2007). Par ailleurs les scénarios climatiques prédisent une augmentation de la fréquence d'évènements extrêmes tels que les canicules (Meehl et Tebaldi, 2004) et les sécheresses (IPCC, 2007). En revanche, alors que les dépôts atmosphériques (NO_x, SO_x) ont beaucoup augmenté au cours du siècle dernier, leur niveau a diminué au cours des dernières années (EMEP ; www.emep.int) et devrait rester stable en Europe (Galloway *et al.*, 2004).

Ces scénarios amènent à s'interroger sur l'avenir des forêts : l'augmentation de productivité constatée au siècle dernier va-t-elle se poursuivre, ou faut-il s'attendre à une atténuation du phénomène ou à des renversements de situation ? Les diminutions de productivité constatées dans certains contextes semblent indiquer que le phénomène n'est pas universel. **Une caractérisation des changements de croissance passés à large échelle ainsi que la compréhension du rôle des différents facteurs environnementaux dans ces changements sont des clés indispensables pour prédire les évolutions futures de la croissance.**

2 LA PRODUCTIVITÉ FORESTIÈRE ET SES VARIATIONS : DÉFINITIONS ET CONCEPTS

2.1 La productivité forestière

La productivité primaire brute (GPP) correspond à la biomasse totale produite par photosynthèse par unité de temps et de surface. La productivité primaire nette (NPP) se définit comme la biomasse restante après avoir soustrait les pertes par respiration, et représente environ 50% de la productivité primaire brute (**Fig 1b**; Pretzsch, 2009). En sciences forestières, la NPP d'un peuplement est restreinte à la biomasse ligneuse (woody NPP) ou biomasse ligneuse aérienne (woody aerial NPP) (**Fig 1c**). On exclut donc la biomasse racinaire et foliaire. Sur une période donnée, on tient compte de la biomasse produite par les arbres morts ou prélevés (Pretzsch, 2009). La productivité forestière peut s'exprimer en tonnes de matière sèche/ha/an (biomasse) mais est plus couramment exprimée en volume/ha/an. La productivité (P) d'un peuplement correspond alors à l'accroissement en volume total des tiges entre deux dates :

$$P = \Delta V_{vif} + \Delta V_{prélevé} + \Delta V_{mort} \qquad \text{Eq. 1}$$

où ΔV_{vif} , $\Delta V_{prélevé}$ et ΔV_{mort} correspondent à l'accroissement en volume des arbres vivants, des arbres prélevés au cours de la période et des arbres morts au cours de la période, respectivement.

L'accroissement en volume prend en compte les deux composantes de la croissance, primaire et secondaire. Il est également courant d'exprimer la productivité d'un peuplement en surface terrière (m^2/ha/an). La surface terrière se définit comme la somme des aires des sections horizontales à 1.30 m des arbres du peuplement, ramenée à l'hectare (m^2/ha). On ne s'intéresse alors qu'à la composante radiale de la croissance (croissance secondaire).

2.2 Déterminants de la productivité forestière

La productivité d'un peuplement dépend de facteurs endogènes liés à la structure du peuplement, et de facteurs exogènes liés à l'environnement.

Parmi les facteurs endogènes, on peut citer l'effet du stade de développement. Dans les peuplements réguliers (*i.e.* homogènes en âge), la productivité augmente rapidement au cours des premières années du développement jusqu'à atteindre un maximum, puis diminue progressivement avec le vieillissement (**Fig 2** ; Ryan *et al.*, 1997). Cette décélération peut s'expliquer par des phénomènes physiologiques (coût de maintenance, diminution de conductance hydraulique ; Yoder *et al.*, 1994), mais aussi par des changements de structure du peuplement au cours du développement (Smith et Long, 2001).

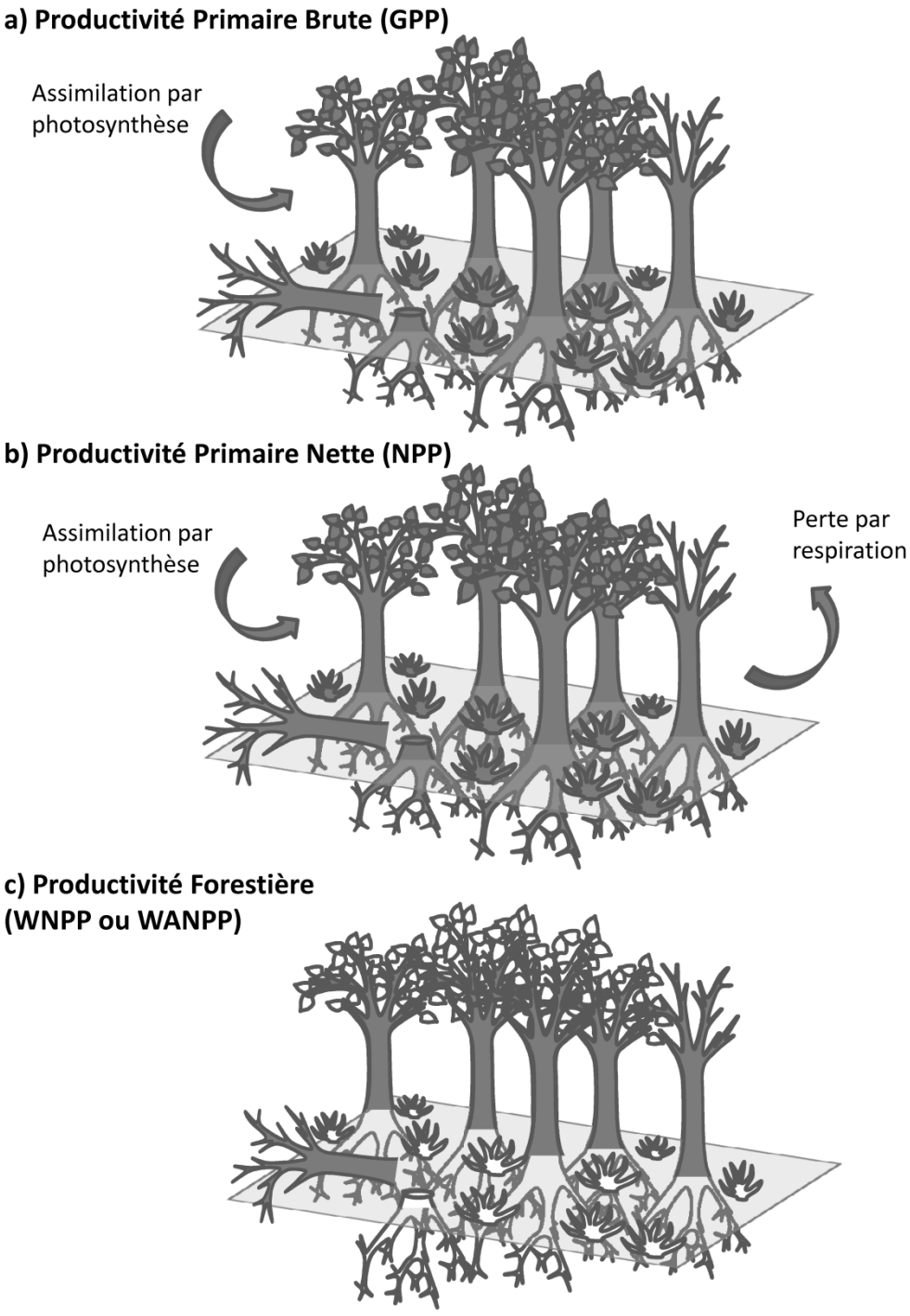


Figure 1 : Représentation des compartiments pris en compte (en gris foncé) pour le calcul de (a) la productivité primaire brute, (b) la productivité primaire nette et (c) la productivité forestière.

Le niveau de densité d'un peuplement a un effet positif sur sa productivité (Pretzsch, 2009) ce qui correspond à l'optimisation de l'utilisation des ressources du milieu (Enquist *et al.*, 1999). Cependant il n'est pas évident que la productivité soit optimale pour les densités maximales (situation d'autoéclaircie; Reineke, 1933). Il existe en effet deux hypothèses concernant la relation productivité-densité : la "thinning response hypothesis" (Skovsgaard et Vanclay, 2008) suggère que la productivité est maximale pour les densités maximales, alors qu'Assmann (1970) suggère que la productivité est maximale pour une densité suboptimale (**Fig 3**; Pretzsch, 2009).

Parmi les facteurs exogènes, les facteurs énergétiques, hydriques et trophiques ont un rôle très important. Ainsi la température et le rayonnement solaire affectent la photosynthèse (Berry et Bjorkman, 1980), la disponibilité en eau dans le sol affecte le fonctionnement racinaire, et la transpiration foliaire (Cruiziat *et al.*, 2002), et la richesse nutritive du sol affecte la croissance des plantes (Chapin, 1980; Ericsson, 1995). Le taux de CO_2 atmosphérique influence également l'assimilation carbonée en modulant l'activité photosynthétique (Ainsworth et Rogers, 2007; Ellsworth *et al.*, 2011) et améliore l'efficience d'utilisation de l'eau (Picon *et al.*, 1996). Parmi ces facteurs abiotiques on peut distinguer les conditions environnementales (température, l'humidité atmosphérique, l'acidité du sol) qui ne sont pas consommées par les plantes mais qui affectent leurs processus physiologiques, des ressources (radiations, eau, nutriment, CO_2) qui sont consommées par les plantes (Pretzsch, 2009; **Fig 4**). On peut également distinguer des facteurs stationnaires ou permanents comme les conditions climatiques moyennes, le niveau trophique et la capacité de stockage d'eau du sol, des facteurs instantanés tels que les fluctuations du climat. Les espèces n'ont pas toute la même sensibilité à ces différents facteurs. **L'autécologie, fondée sur le concept de la niche écologique (Hutchinson, 1957), s'intéresse aux exigences d'une espèce vis-à-vis des facteurs du milieu, afin de définir ses limites de tolérance et ses préférences pour un ensemble de facteurs environnementaux.** Cette discipline permet donc d'identifier, pour chaque espèce, les conditions environnementales favorables à sa croissance.

Des facteurs biotiques tels que les attaques par des insectes pathogènes ou des maladies peuvent également affecter la productivité des peuplements (Lovett *et al.*, 2006). Par ailleurs, les interventions humaines ont un effet sur la productivité des peuplements en modifiant leur structure (mode de gestion, interventions sylvicoles) ou en agissant sur les facteurs abiotiques (amendements calcaires, fertilisation, ramassage des rémanents, pâturage ; Glatzel, 1999).

2.3 Variations et changements de la productivité forestière

La productivité des peuplements est donc dépendante des facteurs biotiques et abiotiques, et tout changement dans ces facteurs peut la modifier à plus ou moins long terme. Cependant l'effet des variations temporelles des facteurs peut être très différent selon l'échelle et la résolution temporelle considérées.

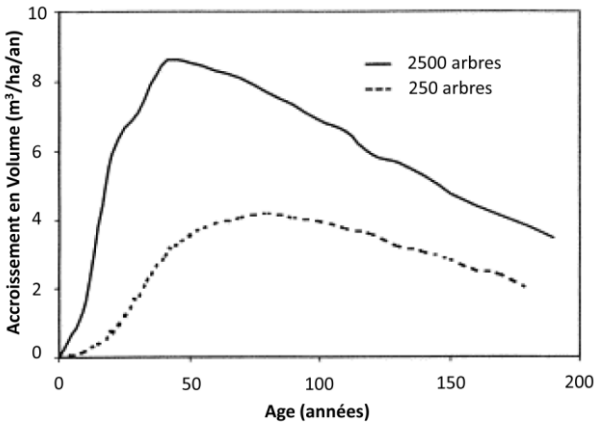


Figure 2 : Relation entre l'accroissement en volume et l'âge d'un peuplement (tiré de Smith et Long, 2001)

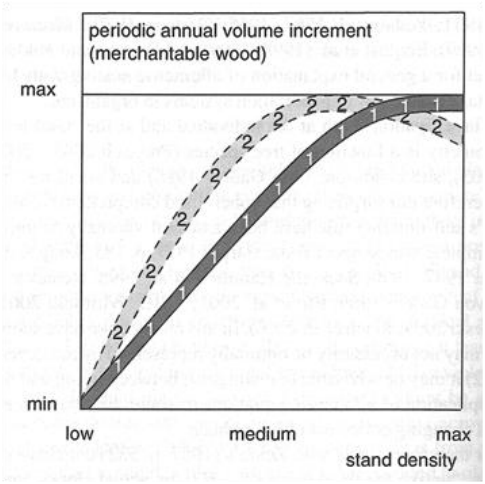


Figure 3 : Relation entre l'accroissement en volume et la densité d'un peuplement (tiré de Pretzsch, 2009*). 1 : hypothèse d'une productivité maximale pour une densité maximale (Skovsgaard et Vanclay, 2008). 2 : hypothèse d'une productivité maximale pour une densité suboptimale (Assman, 1970).*

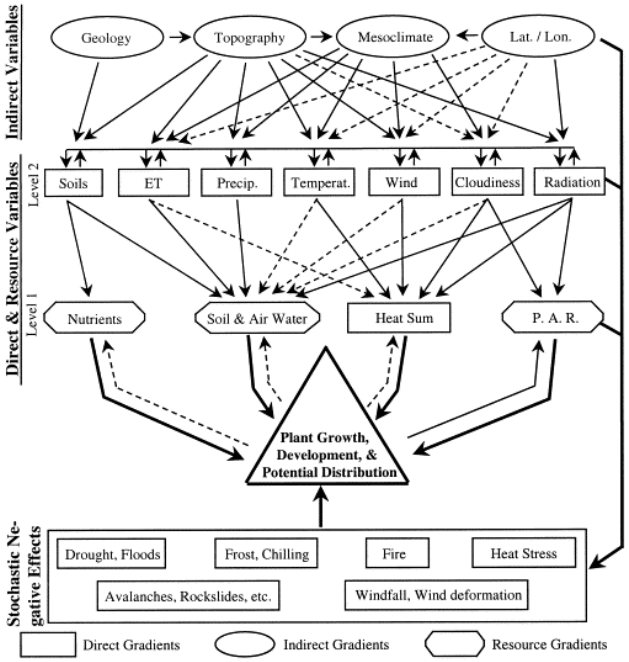


Figure 4 : Schéma synthétique des facteurs environnementaux abiotiques affectant la croissance des arbres (tiré de Guisan et Zimmermann, 2000). *On peut distinguer les variables directes et indirectes décrivant les conditions environnementales, et les variables de ressource.*

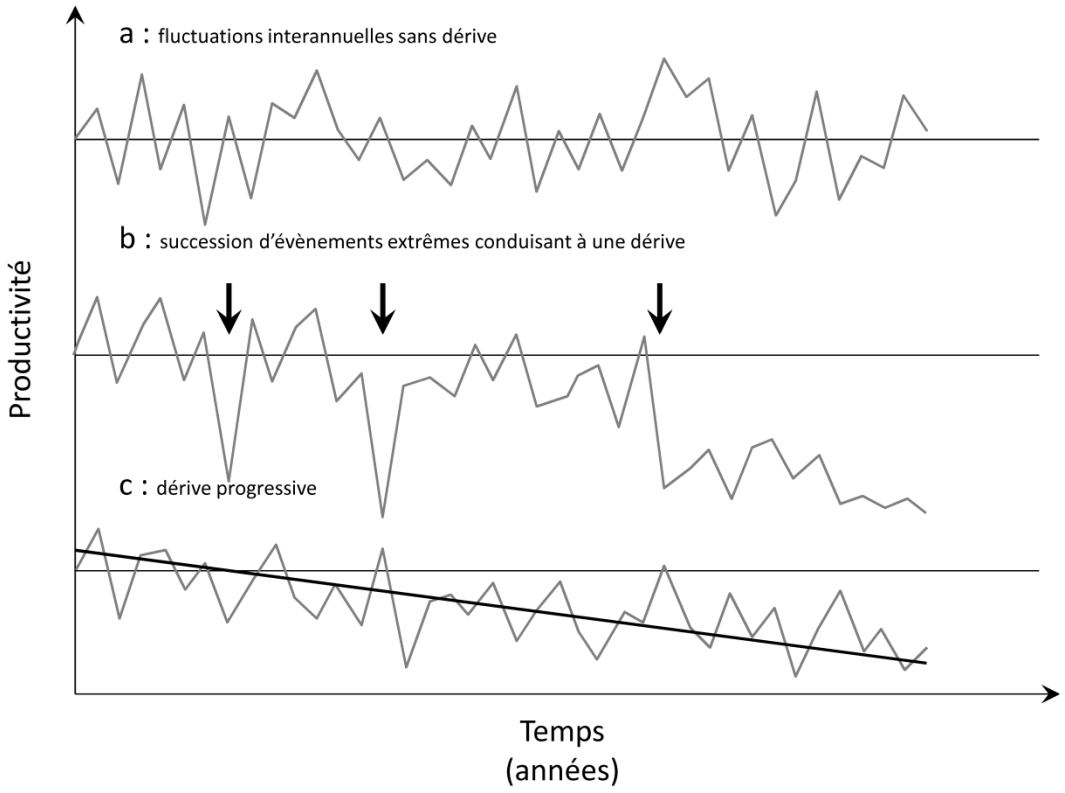


Figure 5 : Illustration théorique des variations de la productivité à différentes échelles de temps, pouvant ou non conduire à une dérive à long terme*. (a) pas de dérive de productivité malgré des fluctuations annuelles ; (b) une succession d'évènements extrêmes (flèches noires) conduit à une dérive (diminution de la résilience) ; (c) la dérive progressive d'un facteur de l'environnement entraîne une dérive de la productivité.*

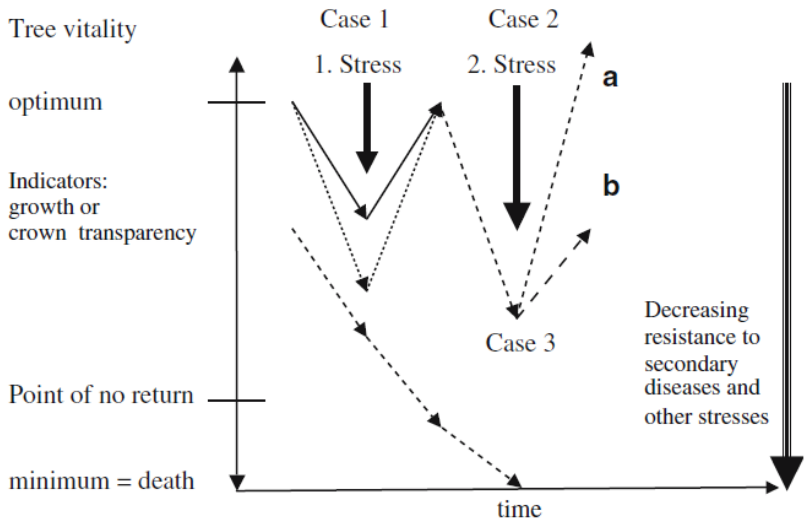


Figure 6 : Illustration théorique des réactions de la croissance à des stress ponctuels et répétés. *Cas 1 : selon l'intensité du stress, la croissance de l'arbre peut revenir à la normale (résilience) ou mener à la mort si franchissement du point de non retour. Cas 2 : un deuxième stress peut affecter plus profondément la croissance l'arbre, qui peut revenir à un niveau de croissance supérieur (a) ou inférieur (b, déclin de la résistance au stress) au niveau initial (d'après Dobbertin, 2005).*

2.3.1 Évènements ponctuels

Certains facteurs modifient la productivité de manière temporaire, l'évènement étant en général suivi d'un retour à la normale si la perturbation ne dépasse pas le seuil de tolérance (notion de résilience ; Gunderson, 2000). C'est par exemple le cas des fluctuations de productivité liées aux fluctuations interannuelles du climat. **Ainsi la productivité peut fluctuer en permanence d'une année sur l'autre sans nécessairement induire de tendance à long terme (processus stationnaire ; Fig 5a).**

Outre les fluctuations interannuelles du climat, il peut survenir des évènements extrêmes pouvant modifier très fortement la productivité. C'est le cas des tempêtes, des sécheresses majeures, des incendies ou des attaques par des pathogènes ou des ravageurs (Bréda et Badeau, 2008). La capacité de rétablissement dépend de la durée et de la fréquence du stress (Manion, 1981; Dobbertin, 2005). Si le peuplement est suffisamment résilient, c'est à dire capable d'absorber une forte perturbation sans changer d'état (Gunderson, 2000) la productivité peut revenir à la normale après l'évènement (Dobbertin, 2005 ; **Fig 6**). Cependant un évènement extrême peut fortement affaiblir les arbres d'un peuplement et les rendre plus sensibles aux évènements suivants (Bréda et Badeau, 2008 ; **Fig 6**). **Dans ce cas, il se pourrait qu'une succession d'évènements extrêmes mène à une dérive à long terme de la productivité, même si les conditions moyennes sont stationnaires (Fig 5b).**

2.3.2 Dérive progressive

Certains facteurs peuvent présenter des variations à long terme et conduire à des évolutions tendancielles de la productivité. C'est par exemple le cas des pollutions atmosphériques qui peuvent entrainer des déclins prononcés de la croissance (Mielikaïnen et Sennov, 1996) ou des tendances climatiques à long terme (Esper *et al.*, 2002). (**Fig 5c**)

Il peut donc être difficile de séparer les tendances de croissance à long terme de changements temporaires de la croissance dus à des évènements ponctuels (Spiecker *et al.*, 1996a). On entend par tendance de croissance "une déviation à long-terme de la vitesse de croissance induite par des modifications de l'environnement" (Spiecker, 1999b). Pour détecter des tendances de croissance, le recul temporel considéré et le nombre d'observations doivent être suffisamment importants. Le niveau de référence joue également un rôle fondamental dans la mise en évidence de tendance. En effet si la période de référence correspond à un niveau de croissance particulièrement bas (élevé) par rapport aux conditions moyennes, on peut facilement conclure à une augmentation (diminution) de productivité alors qu'on se trouve en fait dans une période de rétablissement après un évènement ponctuel (**Fig 7**). **L'échelle temporelle considérée est donc un élément fondamental à prendre en compte pour caractériser les changements de productivité.**

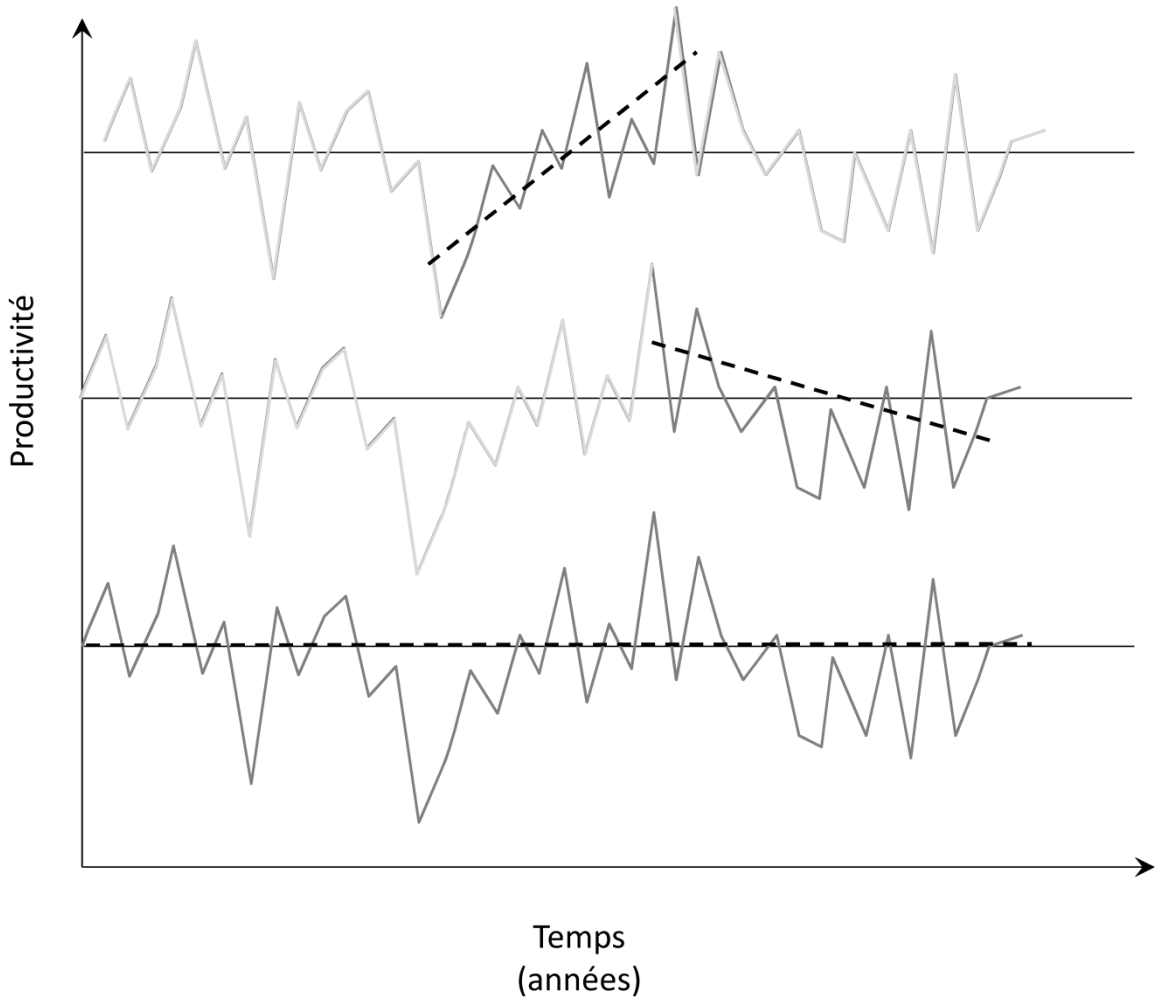


Figure 7 : Illustration de l'influence de l'échelle temporelle considérée et du niveau de productivité aux extrémités de la période considérée sur les variations identifiées. *La portion gris foncé de la courbe correspond à la portion de la chronologie considérée pour évaluer les variations tendancielles de la productivité. Les tirets noirs correspondent à la tendance ajustée sur la portion considérée.*

3 ÉLÉMENTS DE MÉTHODOLOGIE SUR L'ÉTUDE DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITÉ

L'étude des changements de croissance a commencé dans les années 1980, et différentes approches méthodologiques ont été utilisées pour caractériser ces changements. Nous allons donc présenter les différents types de données et approches utilisées pour caractériser les changements de productivité et déterminer leurs causes environnementales.

3.1 Caractérisation d'un changement de productivité

La caractérisation des changements de productivité ne peut se faire qu'à partir de données d'observation de la croissance passée. Pour être utilisables ces données doivent répondre à certains critères :

1 - La productivité d'un peuplement se définit par son accroissement en volume ou en surface terrière (section 2.1). **Les données doivent donc permettre de reconstituer ces accroissements à l'échelle du peuplement.**

2 - **Le recul temporel et la résolution des observations doivent être suffisants** pour caractériser des changements de productivité historiques.

3 - La productivité est fortement déterminée par l'âge et la densité des peuplements (section 2.2). Par ailleurs la recherche d'un changement historique nécessite de pouvoir décorréler l'effet de l'âge d'un effet historique. Il faut donc pouvoir **contrôler ces effets par un échantillonnage approprié**.

4 - La productivité est fortement dépendante des conditions environnementales (section 2.2), la recherche d'un changement historique nécessite de pouvoir décorréler les effets de l'**environnement de la date**. Par ailleurs, pour obtenir des tendances représentatives d'une région donnée, **il faut que l'échantillonnage soit représentatif des gradients environnementaux couverts** dans cette région.

3.1.1 Données disponibles

Trois types de données de croissance peuvent être utilisés pour caractériser les changements de productivité : les données issues de placettes permanentes, les données d'analyse rétrospective de la croissance, et les données des inventaires forestiers nationaux (Spiecker *et al.*, 1996b).

Les données rétrospectives de croissance ont été largement mises à contribution pour caractériser des changements de productivité. A partir de rondelles ou de carottes prélevées dans les arbres, on peut analyser les largeurs de cernes annuels d'accroissement radial sur des individus sélectionnés et (Lamarche *et al.*, 1984; Becker, 1989). On peut également reconstituer la croissance en hauteur d'arbres individuels grâce à la technique d'analyse de tige pour détecter des changements de croissance en hauteur (Untheim, 1996; Bontemps *et al.*, 2009). Ces méthodes rétrospectives ont

l'avantage de couvrir de très larges périodes (échelle du siècle). Cependant le coût de mise en œuvre (surtout pour les analyses de tige) compromet l'obtention d'échantillons couvrant de larges échelles spatiales (échelle locale voire régionale) et tend à restreindre les gradients environnementaux échantillonnés et la résolution spatiale des observations sur ces gradients. Dans le plan âge-date, l'échantillonnage est triangulaire (il manque les très vieux arbres d'il y a longtemps ; Dhôte *et al.*, 2000) ce qui restreint le nombre d'arbres utilisables pour rechercher une tendance historique. Ces approches rétrospectives reposent sur le fait que les arbres dominants sont représentatifs du peuplement et qu'ils sont peu affectés par la compétition (Becker *et al.*, 1995). Cependant il se peut que des changements de statut compétitif aient lieu au cours de la vie des peuplements (Cherubini *et al.*, 1998). On peut donc questionner la représentativité des arbres dominants quand l'histoire du peuplement n'est pas connue (Spiecker, 1999b; Bontemps *et al.*, 2010a). Dans le cas de la croissance radiale, l'absence de données sur l'histoire des peuplements et les opérations sylvicoles survenues sur les placettes est une limite dans la mesure où elle ne permet pas de contrôler l'effet de la densité.

Les placettes permanentes sont des placettes expérimentales destinées à assurer un suivi de la dynamique des peuplements. Elles procurent des informations précises sur la croissance des peuplements grâce à des mesures répétées dans le temps et l'enregistrement des opérations sylvicoles permet de contrôler l'effet de la densité. Elles permettent donc d'obtenir une vision de la productivité à l'échelle du peuplement (Pretzsch, 1996; Dhôte et Hervé, 2000). Les premières placettes expérimentales ayant été installées il y a plus d'un siècle, le recul temporel autorisé est en général assez important (plusieurs décennies à 1 siècle). Cependant du fait de leur coût de maintenance, les réseaux manquent souvent de réplication et l'échantillonnage n'est souvent pas représentatif de larges gammes de conditions environnementales (Dhôte et Hervé, 2000). L'échelle spatiale considérée est en général régionale. Dans le plan âge-date l'échantillonnage est en parallélogramme ce qui permet de décorréler l'âge de la date sur une longue période.

Les inventaires forestiers nationaux fournissent une vision systématique et régulièrement mise à jour de la ressource forestière d'un pays. Les données de croissance relevées permettent d'évaluer les changements de productivité des peuplements à large échelle spatiale (échelle nationale) et sur de larges gradients environnementaux (Arovaara *et al.*, 1984; Elfving et Tegnhammar, 1996; Nellemann et Thomsen, 2001). Cependant leur caractère récent (le premier inventaire a été mis en place en Finlande en 1920) et la faible résolution temporelle des mesures (cycles d'environ 10 ans) peut rendre difficile la distinction entre les tendances à long terme et les fluctuations à court terme (Spiecker, 1999b). Dans le plan âge-date, si la ressource forestière est équilibrée, l'échantillonnage est rectangulaire (à toutes les dates, tous les âges sont représentés) ce qui permet de bien décorréler ces facteurs pour mettre en évidence un changement historique.

Le **tableau 1** récapitule les forces et les faiblesses des trois types de données présentées ci-dessus.

	Données rétrospectives		Placettes permanentes	Données IFN
	Croissance radiale	**Croissance en hauteur**		
Objet mesuré	Un échantillon d'arbres dominants		Peuplement	Un échantillon du peuplement
Possibilité d'échantillonnage dans l'espace				
Amplitude spatiale	Bonne (grands effectifs, plans stratifiés /environnement)	Limitée par la lourdeur des mesures (analyse de tige)	Médiocre (dépend de l'existant)	Excellente (échelle nationale)
Résolution spatiale	Bonne, dépend de l'effort d'échantillonnage		Mauvaise	Excellente (Kilométrique, systématique)
Possibilité d'échantillonnage dans le temps				
Amplitude temporelle	100-200 ans		70-100 ans (selon disponibilité)	30-70 ans (selon disponibilité)
Résolution temporelle	1 an		3 à 10 ans	10 à 12 ans
Forme du plan âge-date	En triangle		En parallélogramme	En rectangle (si la forêt est équilibrée)
Qualités et défauts des plans d'échantillonnage pour l'étude des changements à long terme				
Pertinence peuplement	Moyenne (risque de tendances sylvicoles)	Bonne	Excellente	Bonne (limitée par faible taille des placettes)
Possibilité de contrôler la densité	Impossible	Bonne (indépendance de la hauteur dominante)	Excellente	Bonne (limitée par faible taille des placettes)
Qualité de la séparation âge-date	Manque vieux arbres du passé		Dépend de l'existant	Facile (si la forêt est équilibrée)
Qualité de la séparation âge-station	Bonne		Dépend de l'existant	Difficile (progression par département)
Rapidité de collecte des données	Très rapide	Rapide	Très lente	Très lente

Tableau 1 : Récapitulatif des caractéristiques des trois types de données utilisables pour étudier les changements de productivité et de leur pertinence *(Modifié d'après Dhôte et al, 2000)*

3.1.2 Détection d'un changement de productivité

Après les premières mises en évidence de changements de croissance (Arovaara *et al.*, 1984; Lamarche *et al.*, 1984) de nombreux travaux ont visé à confirmer le phénomène par des méthodes

de détection d'une déviation de la croissance observée à une référence (Spiecker *et al.*, 1996b). Une première approche consiste à comparer la croissance d'arbres ou de peuplements ayant poussé à des dates différentes dans des sites comparables au plan des conditions environnementales et des pratiques sylvicoles (Untheim, 1996). Il est également possible de comparer la croissance de générations successives sur un site donné. Enfin la méthode de comparaison de la croissance observée à des tables de production ou d'autres modèles de croissance (par exemple courbes de croissance en hauteur) préétablis a été très largement mise à contribution (Pretzsch, 1996; Mellert *et al.*, 2008). Cependant, une déviation de la croissance de référence ne peut être interprétée comme un changement de productivité lié à l'environnement que si les conditions de fertilité, le régime sylvicoles et les caractéristiques des peuplements sont identiques entre les peuplements ayant servi à élaborer la référence et les peuplements observés (Spiecker, 1999b).

Les études visant à comparer des indicateurs moyens entre inventaires successifs permettent également de détecter des changements de productivité (Kauppi *et al.*, 1992; Houllier *et al.*, 1995; Kiviste, 1999; Pignard, 2000), mais ne permettent pas de déterminer s'ils sont dus à des effets de gestion (évolution de l'âge moyen, exploitation, utilisation des sols...) ou à des effets de l'environnement.

3.1.3 Recherche d'une chronologie historique de la productivité, toutes choses égales par ailleurs

Le deuxième type d'approche consiste à estimer des chronologies de croissance pour identifier une dérive au cours du temps.

La méthode dendrochronologique consiste à étudier l'évolution temporelle d'un indice de croissance radiale calculé à partir des largeurs de cernes et corrigé de l'effet de l'âge par une méthode de standardisation (Becker *et al.*, 1995). Elle est basée sur des arbres dominants sélectionnés pour leur moindre sensibilité à la compétition. Cependant les possibles changements de statut compétitifs font que cette relative indépendance pourrait n'avoir pas été vérifiée tout au long de la vie de l'arbre (Cherubini *et al.*, 1998). Les différentes méthodes de standardisation, qui n'ont pas de base statistique, ne permettent pas toujours de séparer de manière adéquate l'effet de l'âge de l'effet de la date (Cook *et al.*, 1995; Spiecker, 1999b). Il existe cependant des méthodes appropriées pour estimer des changements de croissance historiques (Bontemps et Esper, 2011)

Le besoin de caractériser finement les changements de productivité et de les quantifier à l'échelle du peuplement a nécessité le développement d'approches de modélisation. En effet grâce à un plan d'échantillonnage approprié permettant de décorréler les effets des différents facteurs, la modélisation permet d'identifier l'effet de chaque facteur isolément des autres. Il est ainsi possible de contrôler les effets de la densité, du stade de développement et de l'environnement pour isoler un effet historique de la date et de le quantifier.

Seules les approches de modélisation permettent de séparer les effets des différents déterminants de la productivité de manière adéquate et de tester l'existence d'un effet historique de la date (Spiecker, 1999b; Dhôte et Hervé, 2000; Bontemps *et al.*, 2009). Ce type d'approche est pourtant rare dans la littérature (voir Elfving et Tegnhammar, 1996; Dhôte et Hervé, 2000; Gschwantner, 2006; Bontemps *et al.*, 2009) bien que Spiecker (1999) a souligné cette lacune.

3.2 Interprétation environnementale des changements de productivité

Les facteurs environnementaux susceptibles d'avoir évolué au cours du temps et d'avoir induit ces changements sont très nombreux, souvent corrélés et susceptibles d'interagir à de multiples niveaux. Ainsi le XXe siècle a simultanément connu une augmentation du taux de CO_2 atmosphérique, un réchauffement climatique et une augmentation des dépôts atmosphériques (NO_x, SO_x), ces trois facteurs étant susceptibles d'affecter la productivité des forêts. Pour comprendre l'effet de ces facteurs et de leurs interactions sur la croissance, et déterminer leurs rôles respectifs dans les changements passés, plusieurs approches ont été développées, chacune présentant ses propres forces et faiblesses.

3.2.1 Approches expérimentales

Les approches expérimentales permettent de tester l'effet de différents facteurs et de leurs interactions sur la croissance en conditions contrôlées. **Elles sont donc un élément clé pour déterminer si les variations dans le niveau d'un facteur ont un réel effet sur la croissance et pour quantifier l'impact relatif de différents facteurs et de leurs interactions. Cependant ces résultats sont difficilement extrapolables à large échelle spatiale et temporelle** du fait de la courte durée des expérimentations (quelques années) par rapport à la durée de vie des arbres (plusieurs dizaines à centaines d'années), et de la particularité des conditions expérimentales par rapport aux conditions naturelles (Ceulemans et Mousseau, 1994). Par exemple les arbres matures réagissent différemment des jeunes plants utilisés dans les expériences, et les changements par pallier en conditions expérimentales manquent de réalisme par rapport aux évolutions qui ont lieu de manière graduelle en conditions naturelles (Ceulemans et Mousseau, 1994; Luo et Reynolds, 1999). Les expériences à l'échelle de l'écosystème pour tester l'effet de l'augmentation du taux de CO_2 atmosphérique (FACE; Nowak *et al.*, 2004; Korner *et al.*, 2005), des dépôts azotés (projet NITREX ; Emmett *et al.*, 1998), ou du réchauffement (Rustad *et al.*, 2001) représentent une avancée majeure dans le réalisme des conditions environnementales. Cependant la lourdeur des dispositifs à mettre en œuvre pour se rapprocher des conditions réelles limite fortement la mise en place de ce type d'expériences.

3.2.2 Approches de modélisation

Les modèles à base de processus ont permis des avancées importantes dans la compréhension et la quantification des effets relatifs de différents facteurs et de leurs interactions sur la productivité (Battaglia et Sands, 1998; Landsberg, 2003). Ces modèles sont basés sur les processus physiologiques de l'arbre, comme la photosynthèse, la respiration, et l'allocation du carbone aux différents organes (Medlyn *et al.*, 2011). Ils ont permis de réaliser des simulations pour étudier l'impact des changements environnementaux sur la productivité forestière de manière rétrospective (Hasenauer *et al.*, 1999; van Oijen *et al.*, 2008) ou de manière prospective (Sabate *et al.*, 2002; Loustau *et al.*, 2005). On peut distinguer les différentes approches de modélisation selon l'échelle spatiale considérée (peuplement, région, globe), le niveau des processus représentés (échelle de la feuille, du peuplement, pas de temps horaire, mensuel, décennal), et la prise en compte ou non des changements de distribution des espèces (Medlyn *et al.*, 2011). Les inconvénients majeurs de ces modèles sont la difficulté de leur paramétrage, et le manque de connaissances sur les interactions entre les processus, pouvant faire varier fortement les prédictions (Luckai et Larocque, 2002; van Oijen *et al.*, 2008).

Par ailleurs, si ces modèles permettent de tester des hypothèses sur la base de processus connus, **ils ne constituent pas une démonstration formelle du rôle des changements environnementaux dans les changements de productivité passés.**

3.2.3 Approches corrélatives

Les approches corrélatives, basées sur des données de croissance et des chronologies d'évolution des facteurs environnementaux, sont les plus adaptées à l'investigation des causes des changements de productivité (Nellemann et Thomsen, 2001; Kahle *et al.*, 2008a; Bontemps *et al.*, 2011a). Grâce à des modèles statistiques, on peut établir la relation entre l'évolution de la croissance et les variations temporelles des facteurs environnementaux, et identifier les facteurs responsables des changements observés (Kahle *et al.*, 2008a).

La principale difficulté réside dans la séparation adéquate des différents facteurs ayant pu avoir un rôle (Kahle *et al.*, 2008c). En effet les plans d'échantillonnage sont rarement orthogonaux au plan des facteurs environnementaux, rendant difficile la séparation de leurs effets souvent confondus. En outre des facteurs non environnementaux comme les changements d'usage des territoires (Glatzel, 1999) et la gestion sylvicole peuvent également avoir un rôle dans les changements de croissance, et sont malheureusement rarement documentés. Par ailleurs, les études basées sur l'observation ne peuvent qu'identifier des relations corrélatives mais non causales (Kahle *et al.*, 2008c).

Ces approches n'ont été que très rarement mises à profit sur des indicateurs de productivité et sur de larges amplitudes spatiales du fait du manque de données concernant à la fois la croissance, les caractéristiques environnementales, la gestion et

l'évolution temporelle de différents facteurs environnementaux susceptibles d'avoir un effet (Kahle *et al.*, 2008a).

3.3 Connaissance de l'autécologie des espèces

L'interprétation environnementale des changements de productivité est indissociable de la connaissance de la niche écologique des espèces et du déterminisme environnemental de leur croissance. **En effet l'évolution d'un facteur ne peut avoir d'effet sur la croissance que si l'espèce réagit aux variations de ce facteur**.

3.3.1 Déterminisme environnemental de l'aire de distribution

La méthode la plus répandue pour étudier la niche écologique des espèces est la modélisation environnementale de leur distribution (Iverson et Prasad, 1998; Guisan et Zimmermann, 2000; Austin, 2002). La distribution observée (ou aire de répartition) se définit comme la portion de territoire géographique occupée par l'ensemble des populations de cette espèce sur la zone étudiée et correspond, au plan spatial, à la niche réalisée (niche fondamentale restreinte à la partie effectivement colonisée par l'espèce et où celle-ci est plus compétitive que d'autres espèces ; Pulliam, 2000). Ces travaux ont contribué à la compréhension des exigences des différentes espèces et au déterminisme des limites de distribution. **Cependant, les résultats sont biaisés du fait qu'ils sont basés sur la niche réalisée et non la niche fondamentale** (Loehle et LeBlanc, 1996). En effet il a été montré que les arbres peuvent souvent pousser au delà de leurs limites de distribution (Bonan et Sirois, 1992; Loehle, 1998), ce qui pointe la faiblesse de l'indicateur de présence des espèces pour définir leur autécologie.

3.3.2 Déterminisme environnemental de la croissance

L'étude du déterminisme environnemental de la croissance des espèces est une alternative très pertinente. En effet les traits de croissance d'une espèce ont un rôle adaptatif (King, 1990; Kleinschmit, 1993) et la mesure conjointe des conditions environnementales et de la vitesse de croissance est un bon moyen pour déterminer l'autécologie d'une espèce (Pulliam, 2000). **L'analyse des rythmes de croissance paraît plus pertinente encore dans le cas d'espèces arborées**, dont la longévité et la faible vitesse de colonisation (Brubaker, 1986) rendent difficile l'étude des causes limitant leur distribution, alors que la croissance répond fortement à l'environnement (Jump *et al.*, 2006). Les travaux visant à étudier le déterminisme environnemental de la croissance sont principalement fondés sur des études dendrochronologiques (Dittmar *et al.*, 2003; Lebourgeois *et al.*, 2005), sur des analyses de la productivité fondées sur des classes de productivité (Proe *et al.*, 1996; Bateman et Lovett, 1998) ou sur l'indice de fertilité défini comme la hauteur dominante du peuplements à un âge de référence donné (Fries *et al.*, 1998; Ung *et al.*, 2001; McKenney et Pedlar, 2003; Seynave *et al.*, 2005; Seynave *et al.*, 2008; Albert et Schmidt, 2010).

3.3.2.1 Travaux de dendroécologie

La dendroécologie, fondée sur la méthode dendrochronologique (Fritts, 1976), vise à l'étude de l'écologie des espèces en analysant la réponse de la croissance radiale annuelle des arbres aux variations interannuelles des facteurs climatiques, et en échantillonnant les espèces sur des gradients environnementaux (Di Filippo *et al.*, 2007). Les études dendroécologiques ont fortement contribué à la compréhension de la sensibilité des espèces forestières au climat (Dittmar *et al.*, 2003; Di Filippo *et al.*, 2007 ; Friedrichs *et al.*, 2009 ; Lebourgeois *et al.*, 2010b; Lebourgeois et Mérian, 2011).

Une des limites majeures de la dendroécologie est qu'elle ne s'intéresse qu'à l'effet de la variabilité interannuelle du climat sur la croissance, et non à son effet moyen. En outre, les autres facteurs du milieu (nutrition, réserve en eau, climat moyen) ne peuvent être pris en compte que sous la forme de leurs interactions avec les effets du climat annuel, mais pas en tant qu'effet direct sur la croissance. Cette discipline ne donne donc qu'une vision partielle de l'autécologie d'une espèce.

3.3.2.2 Travaux sur l'indice de fertilité

L'indice de fertilité (hauteur dominante du peuplement à un âge de référence donné) est depuis longtemps utilisé pour caractériser la productivité potentielle d'un site pour une espèce donnée (Skovsgaard et Vanclay, 2008). Les premiers travaux visant à modéliser le déterminisme environnemental de l'indice de fertilité remontent aux années 1970 (Czarnowski *et al.*, 1971; Hagglund et Lundmark, 1977). Ces travaux présentent l'avantage de faire émerger les facteurs déterminant la productivité d'une espèce à grande échelle (Ung *et al.*, 2001; Seynave *et al.*, 2005; Seynave *et al.*, 2008; Albert et Schmidt, 2010; Watt *et al.*, 2010).

L'indice de fertilité présente cependant certaines limites comme indicateur de productivité potentielle (Vanclay, 1994). C'est en effet un indicateur indirect qui ne représente que la composante verticale de la productivité. Par ailleurs les courbes hauteur-âge nécessaires au calcul de l'indice de fertilité ne sont pas toujours disponibles pour toutes les espèces et la variabilité régionale de cette relation (Duplat et Tran-Ha, 1997; Martin-Benito *et al.*, 2008) remet en cause la fiabilité de l'indice de fertilité si elle n'est pas prise en compte (Bontemps *et al.*, 2007).

4 ÉTAT DE L'ART ET LACUNES IDENTIFIÉES

4.1 État de l'art

4.1.1 Caractérisation des changements de productivité

4.1.1.1 La productivité a changé au cours du siècle dernier

Il ne fait aujourd'hui plus de doute que la productivité des forêts a augmenté au cours du siècle dernier. Ces changements ont été mis en évidence à partir d'approches, d'indicateurs et de types de données très différentes, à l'échelle européenne (Spiecker *et al.*, 1996b) et mondiale (Boisvenue et Running, 2006). Alors que les faiblesses de certaines approches peuvent remettre en question la validité des résultats individuels, l'accumulation d'observations allant dans le sens d'un changement marqué est une preuve indiscutable de l'effet des changements de l'environnement sur la croissance des forêts (Spiecker *et al.*, 1996b; Parmesan et Yohe, 2003).

Le **tableau 2** présente une synthèse des changements constatés sur la croissance des arbres et/ou des peuplements en Europe. Alors que le siècle dernier semble avoir été le théâtre d'une augmentation assez générale de la productivité forestière (Spiecker *et al.*, 1996b), de récents travaux font état de déclins de croissance au cours des dernières décennies, en particulier en région méditerranéenne et dans les marges sud de distribution des espèces (Jump *et al.*, 2006; Piovesan *et al.*, 2008; Sarris *et al.*, 2011).

4.1.1.2 Les changements de productivité varient dans l'espace

Certains travaux ont montré des différences de tendances dans l'espace. Ainsi, Kellomaki et Kolstrom (1994) ont observé que la productivité de plusieurs espèces avait plus augmenté dans le Nord que dans le Sud de la Finlande. Pour l'Epicéa, la tendance était même opposée dans le Sud. Vila *et al.* (2008) ont reporté une inversion de la tendance de croissance radiale du Pin sylvestre entre les hautes (tendance négative) et les basses (tendance positive) altitudes dans le Sud-Est de la France. Messaoud et Chen (2011) ont trouvé que la croissance en hauteur de l'épinette noire avait plus augmenté dans l'Ouest de la Colombie britannique que dans l'Est. Bontemps *et al.* (2011a) ont constaté une augmentation de la croissance du Hêtre plus importante dans le Nord-Est que dans le Nord-Ouest de la France.

4.1.1.3 Les différentes espèces réagissent de manière contrastée

Par ailleurs il a été montré que, dans une région donnée, différentes espèces pouvaient présenter des comportements différents sur une même période. Par exemple Bontemps *et al.* (2011b) ont montré une intensité différente entre les tendances de croissance du Hêtre et du Chêne dans le Nord-est de la France. Gschwantner (2006) a comparé les tendances de productivité de 8 espèces (épicéa, sapin, mélèze, pin sylvestre, pin noir, pin cembro, hêtre et chêne) sur 20 ans en Autriche et a observé que la croissance en surface terrière a diminué pour toutes les espèces sauf

	Pays/région	Espèce	Marge de distrib	Période	Type de données	Indicateur de croissance	Méthode	Tendance observée	Auteurs
Europe du Nord	Fennosc N	Pin syl	Nord	2150	DR	d	dendrochrono	0	Zetterberg et al 1996 *
	Finlande et Russie NO	Pin syl, Epi, Boul	Nord	100	DR + PP	d, V	mixte	-/0/+	Mielikäinen & Sennov 1996 *
	Russie NO	Pin syl	Nord	100-300	DR	d		0	Sinkevich & Lindholm 1996 *
	Finlande	Pin syl	Nord	100/70	DR + PP	h, d, V	mixte	0	Mielikäinen & Timonen 1996 *
	Suède et Norvège	Pin syl, Epi	Nord	>70	IFN + PP	h, G, V	mixte	+	Elfving et al 1996 *
	Suède	Pin syl	Nord	90	IFN + PP	h	comp IF	+/0	Elfving & Nyström 1996 *
	Suède	Pin syl, Epi	Nord	40	IFN	h, g	modèle	+	Elfving & Tegnhammar 1996
	Suède	Pin syl, Epi	Nord	40	PP	h	comp IF	+	Eriksson & Karlson 1996 *
	Norvège	Epi	Nord	50	IFN	d	comp cyc inv	+ puis -	Nellemann & Thomsen 2001
	Estonie	Pin syl, Epi	Nord	40		h	comp IF	+	Kiviste 1999
Europe Centrale	Danemark	Het		70	PP	h	comp gen succ	+	Skovsgaard & Henriksen 1996 *
	Allemagne	Epi		25-110	IFN + DR	h	comp j/v	+	Wenk & Vogel 1996 *
	Allemagne	Epi, Sap, Pin syl, Het, Ch ses		20/150	IFN + DR+ PP	h, d, G, V	comp tab prod	+/-	Pretzsch 1996 *
	Allemagne	Epi, Het		70/110	DR	h, d	comp j/v	+	Untheim 1996 *
	Europe centrale	Epi, Sap, Pin syl, Het		>30	IFN + DR + PP	h, d, V	mixte	+/0	Sterba 1996 *
	Europe centrale	Pin syl, Epi		40	PP + DR	h	comp j/v, comp IF	+	Kahle et al 2008
	France	Epi, Sap, Het, Ch ses, Ch ped, Pin lar		150	DR	d	dendrochrono	+	Badeau et al 1996 *
	France N	Ch ses		60	PP	G	modèle	+	Dhôte & Hervé 2000
	France N	Ch ses		190	DR	d	dendrochrono	+	Bergès et al 2000
	France N	Het		100	DR	H_0	comp j/v	+	Bontemps et al 2009
	Suisse	Epi		90	DR	d	mixte	+	Schneider & Hartmann 1996 *
	Suisse	Epi, Sap		60	DR	d	mixte	+	Bräker 1996 *
	Suisse	Epi, Sap, Het, autres		15-25	IFN	d	comp cyc inv	+	Köhl 1996 *
	Suisse	Epi, Sap, Het		70/100	PP	d, G	comp tab prod	+	Zingg 1996 *
	Autriche	Ttes spc, Epi		30/100	IFN incl. DR	d, g, h	mixte	+	Schadauer 1996 *
	Autriche	Epi		30	IFN incl. DR	d	dendrochrono	+	Hasenauer et al 1999
	Autriche	Epi, Sap, Het, Pin noir, Pin syl, Pin cemb, Mel, Chene		20	IFN DR	h, g	modèle	+/-	Gschwantner 2006
	Slovénie	Het		30	DR	h, d, v	mixte	+	Kotar 1996 *
	Europe	Het		100	DR	d	dendrochrono	+/-	Dittmar et al 2003
Europe du Sud	Espagne	Pin syl, Pin noir, Het, Ch liège, Ch mirbeck	Sud	50-100	IFN	h, V	comp j/v		Montero et al 1996 *
	Portugal	Pin mar, Eucal, Peupl	Sud	20/40	IFN + DR + PP	h, d, V, G	mixte	-/0/+	Tomé et al 1996 *
	France SE	Ch pub	Nord	100	DR		dendrochrono	+	Rathgeber et al 1999
	France SE	Pin syl, Pin alep	Sud/Nord	100	DR	d	dendrochrono	+/-	Vila et al 2008
	Espagne NE	Het	Sud	30	DR	g	dendrochrono	-	Jump et al 2006
	Espagne NE	Het	Sud	80	DR	g	dendrochrono	+	Penuelas et al 2008
	Espagne NE	Pin syl	Sud	100	DR	g	modèle	+	Martinez-Vilalta et al 2008
	Italie N	Het	Sud	25/30	DR	g	dendrochrono	-	Piovesan et al 2008
	Grèce	Pin alep		80	DR	d	dendrochrono	-	Sarris et al 2011

Tableau 2 : Synthèse bibliographique des travaux sur les changements de productivité observés en Europe au cours du siècle dernier.
Les références dotées d'un astérisque sont issues de Spiecker et al (1996). ***Type de données*** *IFN : données d'inventaire forestier national ; DR : données rétrospectives ; PP : données de placettes permanentes.* ***Indicateur de croissance*** *– d : diamètre individuel ; h : hauteur individuelle ; H_0 : hauteur dominante du peuplement ; g : surface terrière individuelle ; G : surface terrière du peuplement ; V : volume du peuplement ; IF : indice de fertilité.* ***Méthode*** *dendrochrono : dendrochronologie ; comp j/v = comparaison de peuplements jeunes et vieux ; comp gen succ =comparaison de générations successives ; comp tab prod : comparaison à des tables de production ; comp cyc inv = comparaison de cycles d'inventaire ; modèle = élaboration d'un modèle de croissance.* ***Tendance*** *+ : tendance positive ; - : tendance négative ; 0 : pas de tendance.*

pour le sapin, alors que la croissance en hauteur a augmenté pour toutes les espèces résineuses et a diminué pour les espèces feuillues.

4.1.2 Déterminisme environnemental des changements de productivité

Il existe de nombreux travaux de synthèse faisant l'état de l'art sur l'effet de l'augmentation du taux de CO_2 atmosphérique (Ceulemans et Mousseau, 1994; Saxe *et al.*, 1998; Norby *et al.*, 1999; Korner, 2006) du réchauffement (Rustad *et al.*, 2001; Saxe *et al.*, 2001; Way et Oren, 2010), des dépôts atmosphériques (Matson *et al.*, 2002; Hogberg *et al.*, 2006) et de leur importance respective sur la productivité des écosystèmes (Hyvönen *et al.*, 2007) et sur la croissance forestière (Cannell, 1999). Nous reporterons ici les principaux résultats ayant contribué à la compréhension des causes des changements de productivité observés.

4.1.2.1 Augmentation du taux de CO_2 atmosphérique

L'effet de l'augmentation du CO_2 atmosphérique sur la croissance des arbres a été suggéré pour la première fois dans les années 1980 (Arovaara *et al.*, 1984; Lamarche *et al.*, 1984). Afin de rechercher l'effet du CO_2 sur la croissance, de nombreuses expérimentations en conditions contrôlées ont été réalisées. Ces travaux ont montré de manière générale une stimulation de la croissance de plants exposés à de fortes concentrations de CO_2 (Curtis et Wang, 1998; Norby *et al.*, 1999). Cependant des travaux sur des arbres matures (expériences FACE, Free Air CO_2 Enrichment) ont montré que le CO_2 n'avait qu'un effet à court terme sur la croissance des arbres adultes (Korner *et al.*, 2005). L'effet direct de l'augmentation du taux de CO_2 atmosphérique comme moteur des tendances à long terme de la croissance est donc peu probable (Jacoby et Darrigo, 1997; Huang *et al.*, 2007).

4.1.2.2 Réchauffement climatique

La croissance des arbres répond fortement à la température, comme en témoignent de nombreuses études dendroécologiques (Lebourgeois et Mérian, 2011). **La forte corrélation entre la température et la croissance des arbres a suggéré un rôle important du réchauffement climatique dans les changements de productivité forestière observés au cours du XXe siècle** (Graumlich *et al.*, 1989). Par ailleurs les expériences réalisées en conditions contrôlées montrent une stimulation de la croissance de jeunes arbres par la température (Rustad *et al.*, 2001; Saxe *et al.*, 2001; Way et Oren, 2010), confirmant l'effet positif d'un réchauffement climatique. Myneni *et al.* (1997) ont également montré que l'augmentation des températures à la surface du globe avait induit une augmentation de productivité des forêts dans l'hémisphère Nord. **L'augmentation des températures peut également avoir un effet néfaste sur la croissance si la disponibilité en eau est limitante**. En effet le rôle de l'augmentation du stress hydrique a été suggéré dans des diminutions de croissance en contextes secs (Piovesan *et al.*, 2008; Sarris *et al.*, 2011).

4.1.2.3 Augmentation des dépôts azotés atmosphériques

La productivité des forêts tempérées est étroitement liée à la disponibilité en azote, qui a un effet positif sur la croissance des arbres (Nadelhoffer *et al.*, 1985; Hogberg *et al.*, 2006). **Dans l'hémisphère Nord, l'azote est très souvent un facteur limitant pour la croissance des arbres** (Vitousek et Howarth, 1991), **et l'augmentation des dépôts azotés liés à l'industrialisation, aux transports et à l'intensification de l'agriculture a été pointée comme un facteur probable de l'augmentation de la croissance des arbres au cours des dernières décennies** (Binkley et Hogberg, 1997). En effet des expériences de fertilisation ont montré une réaction positive de la croissance à l'apport d'azote (Nilsson et Wiklund, 1992; de Vries *et al.*, 2003; Footen *et al.*, 2009), bien que cet effet puisse s'inverser en cas de saturation (Aber *et al.*, 1998; Magill *et al.*, 2004). Bien que le rôle des dépôts azotés dans la séquestration de carbone des forêts tempérées a été remis en cause (Nadelhoffer *et al.*, 1999), de récents travaux portant sur des observations de long terme ont souligné leur rôle dans les changements de productivité observés en Europe (Nellemann et Thomsen, 2001; Kahle *et al.*, 2008a; Mellert *et al.*, 2008; Solberg *et al.*, 2009; Bontemps *et al.*, 2010b) et aux Etats-Unis (Quinn Thomas *et al.*, 2010).

4.1.2.4 Autres facteurs

La fraction diffuse des radiations solaires a fortement augmenté depuis 1940 du fait de variations de la nébulosité et de la teneur en aérosols (Mercado *et al.*, 2009) et pourrait avoir eu un rôle dans les changements de productivité observés.

Des facteurs non environnementaux peuvent également être impliqués dans les changements de croissance à plus ou moins long terme comme des changements de gestion (Spiecker *et al.*, 1996b) ou des changements d'utilisation des sols (Glatzel, 1999; Caspersen *et al.*, 2000).

4.1.2.5 Interactions entre les facteurs environnementaux

Une des causes du manque de consensus sur l'importance relative des différents facteurs dans les changements de productivité, réside dans le fait que leurs interactions sont nombreuses. Par exemple, il a été montré que **la fertilisation par le CO_2 dépend du type de sol** (Egli et Korner, 1997) **et de la disponibilité en azote** (Nowak *et al.*, 2004; Huang *et al.*, 2007; Norby *et al.*, 2010). En effet là où les nutriments limitent la croissance, la production pourrait ne pas augmenter en réponse à l'augmentation de la concentration en CO_2 (Korner *et al.*, 2005). Là où la nutrition n'est pas limitante, il se pourrait également que l'augmentation de productivité engendre une diminution progressive de l'azote disponible dans le sol et conduise à une limitation progressive par l'azote (Luo *et al.*, 2004; Johnson, 2006). Par ailleurs **l'élévation du taux de CO_2 améliore l'efficience d'utilisation de l'eau** (Morison, 1993; Picon *et al.*, 1996), **qui pourrait contrecarrer les effets négatifs du manque d'eau dans les contextes de sécheresse** (Huang *et al.*, 2007). Cependant de récents travaux ont montré que l'augmentation de l'efficience d'utilisation de l'eau du fait de l'élévation du taux de CO_2 ne s'était pas accompagnée d'une accélération de la croissance en contexte méditerranéen (Penuelas *et al.*, 2008; Peñuelas *et al.*, 2011). L'augmentation de la température agit sur la vitesse

de minéralisation dans le sol et donc sur la disponibilité en azote (Rustad *et al.*, 2001; Melillo *et al.*, 2011), qui pourrait conduire à une augmentation de la croissance (Stromgren et Linder, 2002). **L'augmentation de l'azote disponible pourrait même être le principal effet d'une augmentation de la température sur la croissance** (Melillo *et al.*, 2011). Par ailleurs la photosynthèse est stimulée par la température (Berry et Bjorkman, 1980), et il a été montré qu'un réchauffement pouvait amplifier l'effet positif d'une augmentation de CO_2 sur la photosynthèse (Long, 1991; McMurtrie et Wang, 1993). L'effet de cette interaction sur la croissance des arbres n'est cependant pas évident, du fait d'une augmentation parallèle de la respiration avec la température (Dewar *et al.*, 1999). La température interagit aussi fortement avec la disponibilité en eau. **L'augmentation des températures conduit souvent à une augmentation du stress hydrique, qui pourrait avoir plus d'impact sur la croissance que le réchauffement lui-même** (Ciais *et al.*, 2005), en particulier dans les contextes où l'eau est limitante.

Par ailleurs des phénomènes d'adaptation des plantes aux déséquilibres des ressources (Hypothèse de limitation multiple; Bloom *et al.*, 1985; Chapin *et al.*, 1987) pourraient modifier la réponse des forêts à un changement donné dans la disponibilité d'un facteur (Rastetter *et al.*, 1997).

4.1.2.6 Changement de déterminisme entre XXe et XXIe siècle ?

Si les causes des changements de productivité varient en fonction du contexte environnemental du fait des multiples interactions entre les facteurs en jeu, il se pourrait également que les causes des changements varient au cours du temps. Ainsi, van Oijen *et al* (2008) ont montré que si les changements de productivité survenus au cours du XXe siècle ont été principalement induits par l'augmentation des dépôts azotés, il est probable qu'au XXIe siècle le CO_2 et le climat aient un rôle prépondérant, du fait de la diminution et de la stabilisation des dépôts azotés. Il a également été montré que la fertilisation par les dépôts azotés pouvait mener à un déséquilibre nutritif (Katzensteiner *et al.*, 1992; Jonard *et al.*, 2011) du fait de la limitation de la croissance par d'autres nutriments essentiels (Berger et Glatzel, 2001). Par ailleurs, l'effet bénéfique du CO_2 pourrait s'atténuer en cas de limitation par l'azote (Luo *et al.*, 2004; Johnson, 2006). De même, si l'augmentation de température a favorisé la croissance au cours du XXe siècle, il se pourrait que dans le futur la contrainte hydrique devienne plus importante du fait de l'augmentation de la fréquence d'épisodes de sécheresse (IPCC, 2007).

4.1.3 Autécologie des espèces

4.1.3.1 Travaux de dendroécologie

Les études dendroécologiques ont pour avantage d'analyser le rôle de variables climatiques mensuelles sur la croissance radiale des arbres, ce qui a permis de mettre en évidence des réponses saisonnières contrastées aux températures et aux précipitations (Dittmar *et al.*, 2003; Lebourgeois *et al.*, 2010b). Ces travaux ont permis de comprendre le déterminisme climatique des variations interannuelles de la croissance radiale pour de nombreuses espèces, à partir de

placettes localisées sur des gradients environnementaux plus ou moins larges : échelle de la forêt (Lebourgeois *et al.*, 2004), du massif (Rolland *et al.*, 1999; Macias *et al.*, 2006), de la France (Lebourgeois *et al.*, 2005) ou de l'Europe (Dittmar *et al.*, 2003). Cependant comme mentionné plus haut, ces travaux ne permettent pas d'évaluer l'effet des conditions environnementales moyennes et ne donnent qu'une vision partielle de l'autécologie d'une espèce.

4.1.3.2 Travaux sur l'indice de fertilité

Les travaux sur l'indice de fertilité ont largement contribué à la compréhension du déterminisme environnemental de la productivité des espèces. La disponibilité croissante de données d'inventaire à large échelle et de données environnementales issues de SIG a permis d'établir les relations entre l'indice de fertilité et les facteurs de l'environnement à large échelle pour différentes espèces (Ung *et al.*, 2001; McKenney et Pedlar, 2003; Watt *et al.*, 2010). En France, les travaux de Seynave *et al* (2005, 2008) ont permis, à partir des données de l'inventaire forestier national, d'identifier les facteurs clés pour la croissance en hauteur de l'épicéa et du hêtre à l'échelle de leur aire de distribution en France. Certains de ces travaux ont mené à l'élaboration de cartes de productivité stationnelle (Ung *et al.*, 2001; Seynave *et al.*, 2008; Watt *et al.*, 2010).

4.1.3.3 Travaux sur un indicateur de productivité

A notre connaissance, la seule approche visant à étudier le déterminisme environnemental d'un indicateur direct de la productivité a été développée par Watt *et al* 2010. Cette dernière étude est particulièrement intéressante car elle met en parallèle le déterminisme environnemental de l'indice de fertilité et du 300 index (accroissement annuel en volume à l'âge de référence de 30 ans et à une densité de référence de 300 tiges/ha). **Il apparait que certains facteurs sont communs aux deux indicateurs, alors que d'autres semblent être spécifiques à la croissance primaire ou secondaire**.

4.2 Lacunes identifiées

4.2.1 Caractérisation des changements de productivité

Si la productivité des forêts est bien en augmentation, il convient encore de mieux chiffrer l'intensité du phénomène à l'échelle du peuplement en utilisant des indicateurs classiques de la productivité (Dhôte *et al.*, 2000). Du fait de la rareté des approches de modélisation pourtant les plus appropriées pour isoler un changement historique toutes choses égales par ailleurs (Dhôte et Hervé, 2000; Bontemps *et al.*, 2009), **une quantification du phénomène à large échelle spatiale et sur des indicateurs de productivité à l'échelle du peuplement fait encore défaut** (Spiecker, 1999b) malgré des avancées récentes (Gschwantner, 2006).

Par ailleurs l'échelle considérée est en général limitée et les éclairages ne sont souvent que régionaux (Becker *et al.*, 1995; Jump *et al.*, 2006; Bontemps *et al.*, 2009) ou consistent en des comparaisons d'un nombre limité de régions (Dhôte et Hervé, 2000). **Ces travaux ne permettent donc pas d'extrapoler les changements observés à l'échelle de la ressource**.

Les seules études produisant des résultats à l'échelle nationale sont basées sur les inventaires forestiers nationaux (Arovaara *et al.*, 1984; Elfving et Tegnhammar, 1996; Hasenauer *et al.*, 1999; Gschwantner, 2006).

On a pu observer que les changements de productivité peuvent varier d'une région à l'autre pour certaines espèces, **mais on manque d'information sur la variation des changements de productivité dans l'espace, en fonction de gradients environnementaux.** En particulier il serait intéressant de connaitre l'effet de la position dans l'aire de répartition d'une espèce sur le niveau de changement de productivité.

La littérature manque de travaux visant à comparer les comportements de plusieurs espèces avec des méthodes identiques, et quand cela a été fait le nombre d'espèces considérées est souvent très restreint (voir Elfving et Tegnhammar, 1996; Vila *et al.*, 2008; Friedrichs *et al.*, 2009). Peu d'études ont donc pu établir la variabilité interspécifique des changements de productivité (mais voir Gschwantner 2006 ; Quinn Thomas *et al.*, 2010). Alors qu'on peut s'attendre à des réactions contrastées des espèces aux changements de l'environnement (Saxe *et al.*, 2001; Way et Oren, 2010) **le panorama de la variabilité interspécifique des changements de productivité est encore lacunaire**.

4.2.2 Déterminisme environnemental des changements de productivité

Alors que les approches expérimentales et de simulation ont amplement contribué à la compréhension de l'effet des facteurs environnementaux sur la croissance, la quantification de l'effet respectif de ces différents facteurs basée sur des observations de long terme demeure le seul moyen de démonstration formelle. **Le manque de données adéquates permettant de relier la croissance passée à des chronologies d'évolution de différents facteurs à large échelle spatiale et temporelle est une limitation majeure pour réaliser ce type de travaux** (Prietzel *et al.*, 2008). Les projets Recognition (Karjalainen et Schuck, 2008) et Forest Focus (de Vries, 2009) ont permis, en combinant des approches basées sur l'observation et la modélisation, de mettre en évidence le rôle majeur de l'azote dans les changements de croissance en Europe. Cependant **dans le projet Recognition le nombre d'espèces considérées (3) est limité et la couverture spatiale n'est pas assez importante** pour étudier les variations des changements et de leurs causes le long de gradients environnementaux (les résultats concernent principalement l'Europe Centrale et la Scandinavie). **Dans le projet Forest Focus la couverture spatiale est plus homogène sur l'Europe, mais les données ne concernent qu'une période de 5 ans** et les résultats ne permettent pas de démontrer le rôle des facteurs environnementaux sur les changements passés de la croissance. **Aucune étude de ce type n'a été réalisée en France sur un grand nombre d'espèces.**

4.2.3 Autécologie des espèces

L'identification des causes des changements de productivité est indissociable de la connaissance du déterminisme environnemental de la croissance. Les résultats des travaux de dendroécologie et de modélisation environnementale de l'indice de fertilité ont contribué à la connaissance de l'autécologie des espèces. Cependant les travaux de dendroécologie ne donnent qu'une vision

partielle de l'autécologie (variations interannuelles liées au climat) et ne sont basés que sur des arbres dominants, dont la sensibilité au climat n'est pas forcément extrapolable à l'échelle du peuplement (Mérian et Lebourgeois, 2011).

L'indice de fertilité est également basé sur la croissance des arbres dominants et ne tient compte que de sa composante verticale. Sa fiabilité est par ailleurs limitée dans un contexte d'environnement changeant (section 3.3.2.2). **Les variations saisonnières de la réponse au climat sont rarement prises en compte dans les études fondées sur la prédiction environnementale de l'indice de fertilité** (températures moyennes de saison de végétation ou des mois les plus secs, somme des degrés jours supérieurs à 5°C ou températures moyennes annuelles; Ung *et al.*, 2001; McKenney et Pedlar, 2003; Albert et Schmidt, 2010; Beaulieu *et al.*, 2011). Cependant les rares études qui ont pris en compte des effets saisonniers ont mis en évidence des effets contrastés des températures, avec un effet négatif des températures hivernales sur la croissance en hauteur (Seynave *et al.*, 2008) et sur les classes de productivité (Proe *et al.*, 1996). **La non-prise en compte de ces effets saisonniers limite la compréhension du rôle du climat sur la croissance.**

Il n'existe pas à notre connaissance de travaux sur le déterminisme environnemental d'un indicateur de productivité pour un grand nombre d'espèce et à l'échelle de leur aire de répartition, à l'exception de l'étude de Watt *et al* (2010) sur un indicateur de productivité en volume. Ici encore le manque de données adéquates explique en grande partie cette lacune. Il est donc nécessaire d'approfondir notre compréhension du rôle des facteurs de l'environnement sur la productivité des espèces à l'échelle de leur aire de distribution, chose rendue possible par les données des inventaires forestiers nationaux d'une part, et des données environnementales issues de SIG d'autre part.

4.2.4 Influence de l'échelle spatiale dans l'étude des changements de productivité

Les facteurs environnementaux déterminant la productivité (section 2.2) varient dans l'espace et conduisent à des variations spatiales du niveau de productivité. **Ces différents déterminants varient à des échelles spatiales différentes** : certains varient à l'échelle globale (CO_2) ou régionale (températures), d'autres dépendent de la topographie locale (précipitations, pollution atmosphérique) et des propriétés du sol (disponibilité en eau et en nutriments; Egli et Korner, 1997; Nellemann et Thomsen, 2001).

Ceci implique que les facteurs limitant la productivité d'une espèce donnée peuvent différer selon la région considérée et selon l'échelle d'étude (facteur localement limitant). **Un même changement environnemental peut avoir des conséquences très variables selon le contexte**. Par exemple un réchauffement peut avoir un effet positif si la disponibilité en eau n'est pas limitante, et négatif s'il conduit à un stress hydrique. De même l'effet des dépôts azotés dépend de nombreux facteurs comme la nature du sol, le climat ou le type d'écosystème (Matson *et al.*, 2002).

Si l'on ajoute à cela que les changements de l'environnement varient dans l'espace (Eastaugh *et al.*, 2011), **on peut s'attendre à des réponses très contrastées des espèces selon les contextes (Messaoud et Chen, 2011; Seydack *et al.*, 2011), et donc au diagnostic de tendances différentes dans l'espace (Kellomaki et Kolstrom, 1994; Messaoud et Chen, 2011) et selon l'échelle considérée (Eastaugh *et al.*, 2011)**.

La **figure 8** est une illustration théorique des différentes tendances de productivité que l'on peut diagnostiquer pour une espèce donnée selon l'échelle et la région considérée. Ainsi, la tendance nationale (**Fig 8a**) peut ne pas être représentative de ce qui peut se passer régionalement (**Fig 8b, c, d**), et à l'inverse une tendance régionale n'est pas extrapolable à large échelle. Ce même phénomène peut se produire entre l'échelle régionale et l'échelle locale (**Fig 8e, f, g**). **Ainsi l'échelle d'observation a une forte influence sur les changements constatés, qui ne sont pas extrapolables à d'autres contextes que ceux dans lesquels ils ont été observés.**

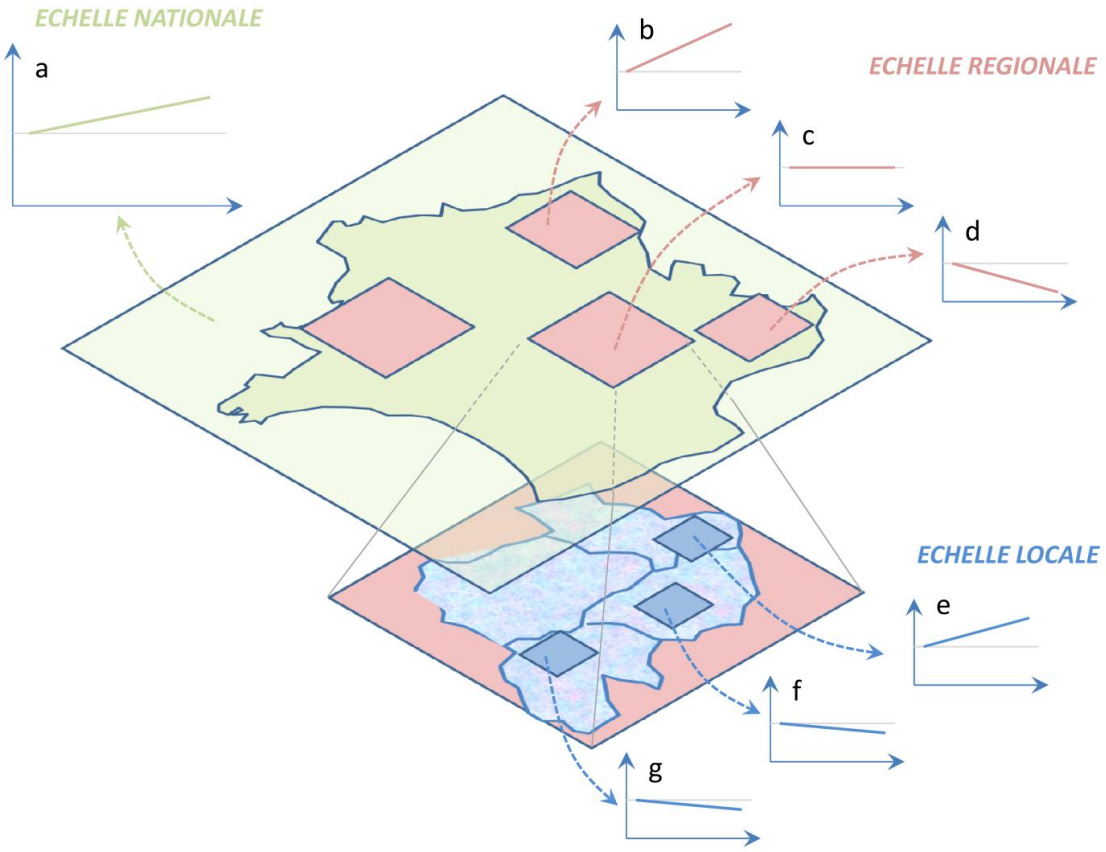


***Figure 8 : Illustration de la variabilité spatiale des tendances, et de l'influence de l'échelle d'étude sur les changements observés**. (a) : Tendance observée à l'échelle nationale. (b), (c) et (d) : Variations régionales des tendances, pouvant être opposées dans l'espace, dont la moyenne correspond à la tendance observée à l'échelle nationale. (e), (f) et (g) : Variations locales d'une tendance régionale nulle, pouvant masquer des changements opposés à l'échelle locale.*

Cette illustration questionne la pertinence d'une tendance moyenne, qui n'a en définitive aucun sens concret si les variations autour de cette moyenne sont très importantes. **À notre connaissance il n'existe pas dans la littérature de travaux permettant d'évaluer la sensibilité des tendances diagnostiquées et de leur déterminisme environnemental à l'échelle d'étude.** Ce type d'analyse nécessite la disponibilité d'observations à large échelle et systématiques dans l'espace, conditions qui ne peuvent être remplies à ce jour que par les données des inventaires forestiers nationaux.

5 CONTRIBUTIONS DES DONNÉES IFN A L'ÉTUDE DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITÉ

5.1 Panorama de la contribution des données IFN

Les données des inventaires forestiers nationaux ont été relativement peu mises à profit dans l'étude des changements de productivité. Leur caractère récent en Europe et le faible recul temporel autorisé – le premier inventaire national a été réalisé en Finlande dans les années 1920 – est probablement une des causes de la rareté de leur utilisation. D'après une étude bibliométrique réalisée sur le Web of Science, les premières occurrences du mot clé "National Forest Inventory" remontent à 1984, et l'utilisation de ces données n'a pris un réel essor que dans les années 1990 (**Fig 9**). Leur utilisation a été croissante au cours du temps, avec une « explosion » du nombre d'études à la fin des années 2000. Il apparait clairement que l'accumulation des cycles d'inventaires a permis de répondre à un nombre croissant de questions, d'où un intérêt de plus en plus marqué de la communauté scientifique.

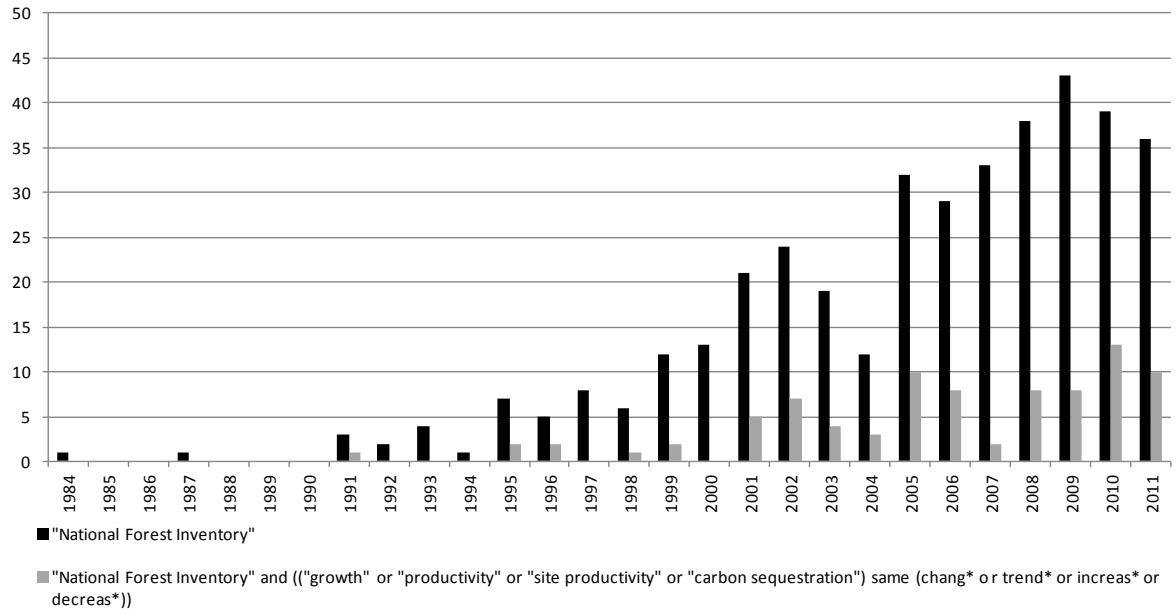


Figure 9 : Analyse bibliographique sur le « Web of Science » pour évaluer le nombre de travaux utilisant les données d'inventaire (en noir), et la part de ces travaux traitant des changements de productivité (en gris).

En affinant la recherche pour sélectionner les travaux sur les changements de productivité (**Fig 9**) le nombre d'études sélectionnées se réduit fortement, et on constate qu'elles sont principalement datées des années 2000. Bien que la recherche ne soit pas exhaustive, ce résultat traduit la faible contribution des données IFN pour étudier les changements de productivité. Ce n'est en effet pas la vocation première des inventaires forestiers nationaux (Williams, 1998), et les quelques études existantes font état de nombreuses difficultés méthodologiques rencontrées lors de leur utilisation (changements dans les méthodes d'inventaire et des définitions au cours du temps, manque d'information sur l'histoire des peuplements recensés) (Spiecker, 1999b).

Les contributions visant à étudier les changements de productivité à partir de données d'inventaires forestiers nationaux se caractérisent par une grande diversité méthodologique : comparaison entre inventaires successifs pour mettre en évidence des tendances (Arovaara *et al.*, 1984; Houllier *et al.*, 1995; Pignard, 2000) ou rares approches de modélisation (Elfving et Tegnhammar, 1996; Gschwantner, 2006). On constate également une grand variété des indicateurs de productivité utilisés (variables individuelles ou à l'échelle du peuplement, statiques ou dynamiques). Ces différences méthodologiques sont en partie liées à la méthode d'inventaire elle même : placettes d'inventaire temporaires ou permanentes, disponibilité plus ou moins grande de données d'accroissement, nombre et périodicité des cycles d'inventaire. C'est en général l'échelle nationale qui est considérée dans ces travaux, avec cependant des éclairages régionaux dans certains cas (Houllier *et al.*, 1995; Pignard, 2000; Martinez-Vilalta *et al.*, 2008; Eastaugh *et al.*, 2011). Les comparaisons interspécifiques sont rares dans la littérature, et les travaux ne concernent en général qu'une espèce. Cependant certaines approches multi-spécifiques ont mis en évidence une hétérogénéité des changements de productivité selon les espèces (Houllier *et al.*, 1995; Elfving et Tegnhammar, 1996; Pignard, 2000; Gschwantner, 2006).

5.2 Propriétés générales des données d'inventaire, avantages et inconvénients

Amplitude spatiale et caractère systématique : La principale caractéristique des inventaires forestiers nationaux est leur caractère systématique dans l'espace à l'échelle d'un pays, basé sur une procédure d'échantillonnage statistique, garante de la **représentativité des différents types de forêts et des gradients environnementaux couverts**. Ceci permet de procéder à des analyses à l'échelle de la ressource forestière nationale, mais également d'étudier des phénomènes à l'échelle régionale et de procéder à des comparaisons. **Alors que l'échelle nationale a souvent été exploitée dans les travaux sur les changements de productivité** (Arovaara *et al.*, 1984; Elfving et Tegnhammar, 1996; Hasenauer *et al.*, 1999; Kiviste, 1999; Gschwantner, 2006), **la possibilité de changer d'échelle et de procéder à des comparaisons régionales a rarement été mise en valeur** (Houllier *et al.*, 1995; Nellemann et Thomsen, 2001).

Recul temporel : Le recul temporel des données IFN varie d'un pays à l'autre. Les inventaires forestiers nationaux ont été initiés dans les pays nordiques dans les années 1910-1920 (Suède, Finlande, Norvège), mais n'ont été introduits dans les autres pays européens qu'après la seconde guerre mondiale (France : 1958 ; RDA, Autriche, Espagne : 1960s ; Suisse : 1980s ; RFA : 1987). Aux Etats-Unis les premiers inventaires à large échelle datent de 1928 mais les procédures n'ont été harmonisées entre les états qu'en 1990 (Tomppo *et al.*, 2010). **Ce caractère récent explique la faible contribution des inventaires à l'étude des changements de productivité dans les dernières décennies**. **Cependant le recul temporel est aujourd'hui suffisant pour évaluer des changements de productivité à moyen terme**.

Résolution temporelle : Un cycle d'inventaire, permettant d'obtenir des résultats à l'échelle nationale, a une durée moyenne de 10 à 12 ans. **La résolution temporelle des observations est donc assez grossière**, et ne permet souvent que de procéder à des comparaisons d'indicateurs entre cycles successifs (Arovaara *et al.*, 1984; Houllier *et al.*, 1995; Nellemann et Thomsen, 2001). Cependant le prélèvement de carottes d'accroissement peut permettre d'accéder à des séries temporelles de croissance radiale à l'échelle nationale (Hasenauer *et al.*, 1999).

Caractère plurispécifique : Une des conséquences du caractère systématique des inventaires est la **disponibilité de données pour un grand nombre d'espèces**, permettant de procéder à des comparaisons interspécifiques. **Cette propriété a cependant rarement été mise à contribution** dans les études sur les changements de productivité (Houllier *et al.*, 1995; Elfving et Tegnhammar, 1996; Gschwantner, 2006).

Géo-localisation des placettes : La géo-localisation des placettes permet de coupler les données d'inventaire à celles de systèmes d'information géographique (SIG). Cette propriété a été mise à profit pour étudier le déterminisme environnemental de l'indice de fertilité, et produire des cartes de cet indice pour une espèce donnée (Proe *et al.*, 1996; Seynave *et al.*, 2008). Il est également possible de **coupler les coordonnées des placettes à des chronologies d'évolution de facteurs environnementaux** (par exemple séries climatiques), pour étudier le déterminisme environnemental des changements de productivité (Gschwantner, 2006).

Précision des données: La précision des mesures dendrométriques des inventaires n'égale pas celle des données de recherche. En effet les inventaires n'ont pas été mis en place pour obtenir des données précises localement mais pour donner une vision à large échelle de la ressource forestière. Ainsi les accroissements radiaux sont souvent mesurés sur le terrain et sont sujets à plus d'erreurs de mesure (cernes manquants, difficulté de distinguer les cernes sur certaines espèces), et les accroissements en hauteur, quand ils sont mesurés, sont très peu fiables (Kiviste, 1999; Pignard, 2000). Par ailleurs l'estimation de variables de type « peuplement » sur des placettes d'inventaire de taille restreinte (7 ares pour l'IFN en France) peut être biaisée par des hétérogénéités locales du peuplement ou par des effets de bord (seuil de prise en compte des arbres). **Malgré ces sources**

d'erreur à l'échelle locale, la force des données IFN réside dans le nombre d'observations disponibles et permet de disposer d'estimations fiables à l'échelle régionale ou nationale.

Changements de méthodes et de définitions : Pour satisfaire l'évolution des besoins et des préoccupations des utilisateurs et améliorer la qualité des données, les inventaires forestiers nationaux ont été soumis à des changements de méthodes (échantillonnage, mesure) et de définitions des variables au cours du temps. **Ces changements méthodologiques nuisent à l'homogénéité temporelle des données et sont un problème majeur dans la reconstitution des évolutions passées de la productivité**. Il est en effet souvent nécessaire d'écarter certaines données non homogènes (souvent les plus anciennes) et de prendre de nombreuses précautions d'homogénéisation.

5.3 L'IFN en France

En France, l'Inventaire Forestier National (IFN) a été créé en 1958 pour mieux connaître et caractériser la ressource forestière nationale. Le premier inventaire a concerné la Gironde et les Landes en 1960. Les inventaires départementaux ont permis d'obtenir une première couverture nationale en 1980 (1er cycle). Deux cycles complets ont succédé à ce premier cycle, et un 4e cycle a été réalisé sur une fraction des départements (**Fig 10**). En 2004, la méthode d'échantillonnage a été révisée pour produire des résultats actualisés plus fréquemment (en particulier suite à des évènements exceptionnels) et disponibles à différentes échelles spatiales pour répondre aux besoins de plus en plus diversifiés des utilisateurs. L'échantillonnage département par département a été remplacé par un sondage systématique couvrant l'ensemble du territoire chaque année avec une plus faible densité de points (**Fig 10**).

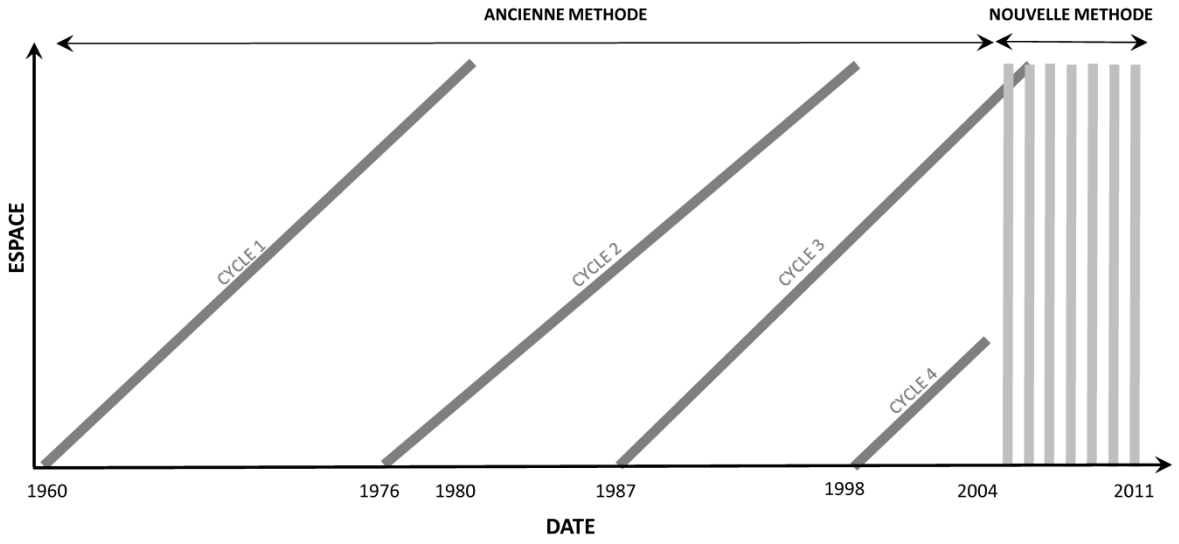


Figure 10 : Schématisation de la procédure d'inventaire de l'IFN en France dans le plan espace-date. *Progression département par département dans l'ancienne méthode, remplacée par une couverture annuelle totale dans la nouvelle méthode.*

Les mesures et observations faites sur les placettes ont évolué et se sont enrichies au cours du temps. L'inventaire était destiné à sa création à la connaissance des superficies boisées et de la ressource forestière, et seules des données concernant les peuplements forestiers, les arbres et la végétation herbacée étaient relevées. Dans les années 1980 l'acquisition supplémentaire de données environnementales a été menée. Après une période de mise en place dans les régions méditerranéenne et du Nord-Est, la réalisation de relevés phytoécologiques a été généralisée à l'ensemble de la France au début des années 1990. Par ailleurs de nouvelles informations sont relevées depuis quelques années, telles que des données phytosanitaires, des informations relatives aux lisières, au bois mort, etc. La nouvelle méthode permet également d'accéder à des estimations du prélèvement en forêt grâce à un retour sur les points tous les 5 ans.

L'IFN offre aujourd'hui une base de données forestière unique en France, caractérisée par une couverture nationale, un échantillonnage systématique et un suivi dans le temps.

6 OBJECTIFS DE LA THÈSE

Cette thèse vise à **caractériser les changements de productivité survenus en France** au cours des dernières décennies pour un grand nombre d'espèces, et à **étudier le déterminisme environnemental de ces changements**, à partir des données de l'inventaire forestier national. **Notre approche sera centrée sur l'étude des peuplements purs et réguliers, considérés comme des systèmes de référence** et pour lesquels il existe une théorie dendrométrique de la production (Houllier, 1994). Nous adopterons une **approche de modélisation statistique de la productivité**, visant à contrôler les effets des principaux déterminants de la productivité (stade de développement, densité, environnement) afin d'isoler un effet historique de la date. **Notre approche est basée sur l'étude du comportement de 8 espèces, différant au plan de leurs caractéristiques écologiques et leur aire de distribution** : hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.), chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.), chêne pédonculé (*Quercus robur* L.), chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd.), pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.), pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.), sapin pectiné (*Abies alba* Mill.), et épicéa (*Picea abies* Karst.). Nous disposons ainsi d'essences feuillues et résineuses, d'essences de plaine et de montagne, ayant des distributions continentales, pan-européennes ou méditerranéennes (voir chapitre I).

1. Notre premier objectif est d'établir l'autécologie de la productivité de ces 8 espèces, afin :

1.1 d'identifier les facteurs les plus déterminants pour leur croissance

1.2 d'analyser le lien entre la croissance et la distribution observée des espèces

L'objectif 1.1 est un préliminaire indispensable pour comprendre le déterminisme environnemental des changements de productivité (section 3.3), alors que les connaissances sur le déterminisme environnemental de la croissance des espèces restent lacunaires (section 3.3). Nous tirerons parti

des larges gradients environnementaux couverts par les données IFN pour analyser l'autécologie des 8 espèces à large échelle. Cette approche permettra également d'analyser le lien entre croissance et distribution des espèces (objectif 1.2) pour étudier son rôle dans la distribution des espèces.

2. Notre deuxième objectif est de caractériser les variations de la productivité survenues dans les dernières décennies pour les différentes espèces pour :

2.1 quantifier les changements historiques à l'échelle nationale toutes choses étant égales par ailleurs

2.2 étudier l'hétérogénéité des changements historiques survenus selon les espèces

2.3 analyser les variations de ces changements dans l'espace et selon l'échelle considérée

L'objectif 2.1 correspond au besoin de quantifier les changements de productivité à l'échelle de la ressource par une méthode de modélisation appropriée permettant de contrôler les différents facteurs affectant la productivité et d'identifier un signal historique. Nous tirerons parti pour cela de l'emprise nationale des données IFN et de leur recul temporel d'environ 30 ans, permettant d'évaluer des changements à moyen terme (section 5.3). L'approche multi-spécifique (objectif 2.2) permettra de déterminer si la réponse est homogène entre les espèces ou si on observe des différences spécifiques d'évolution de la productivité (section 4.2.1). L'objectif 2.3 vise à combler les lacunes relatives à la variation spatiale des changements de productivité et à l'influence de l'échelle d'étude dans les tendances observées (section 4.2.3). Grâce à l'échantillonnage systématique de l'IFN (section 5.3), nous pourrons passer de l'échelle nationale à l'échelle régionale pour procéder à des comparaisons interrégionales des changements, puis explorer les variations de ces changements à une échelle intra-régionale de façon continue (**Fig 8**).

3. Notre troisième objectif est d'étudier le déterminisme environnemental des changements de productivité observés pour :

3.1 fournir une interprétation environnementale des changements observés à l'échelle nationale

3.2 étudier le caractère spécifique de la réponse de la productivité aux changements de l'environnement

3.3 analyser l'influence des facteurs localement limitants pour la productivité et de la position dans l'aire de distribution des espèces sur les changements observés

L'objectif 3.1 concerne la compréhension des changements observés à l'échelle nationale à partir de la corrélation entre les changements de productivité et l'évolution des facteurs environnementaux dans le temps. Nous avons en effet mis en évidence que les approche corrélatives pour expliquer les changements observés étaient trop peu nombreuses (section 4.2.2). Nous baserons cette approche sur les résultats de l'approche autécologique (objectif 1). Grâce à

notre approche plurispécifique nous pourrons également déterminer si toutes les espèces réagissent aux mêmes facteurs de la même manière ou si on constate des différences dans leur réponse aux changements de l'environnement (objectif 3.2), en fonction de leur autécologie. Enfin l'objectif 3.3 vise à explorer l'influence des facteurs localement limitants sur la réaction des espèces aux changements de l'environnement, pouvant induire des variations dans l'espace des changements de productivité observés (objectif 2.3).

7 PLAN DE TRAVAIL

Ce manuscrit est divisé en 6 chapitres. Le premier chapitre présente les données et méthodes utilisées. Le deuxième chapitre est constitué de deux articles publiés au cours de cette thèse constituant des étapes préliminaires à l'étude des changements de productivité à partir des données IFN. Le troisième chapitre concerne l'étude du déterminisme environnemental de la productivité des 8 espèces présentées ci-dessus à l'échelle de leur aire de distribution en France (objectif 1). Le quatrième chapitre concerne la caractérisation des changements de productivité de ces 8 espèces à l'échelle nationale (objectifs 2.1 et 2.2) ainsi que l'interprétation environnementale de ces changements (objectifs 3.1 et 3.2). Le cinquième chapitre vise à étudier les variations spatiales des changements de productivité à l'échelle régionale et à l'échelle locale (objectif 2.3), et à utiliser ces variations dans l'espace des changements pour mieux cerner leurs causes (objectifs 3.1 et 3.3).

Ainsi, alors que nous avons défini nos objectifs avec une logique thématique (autécologie, caractérisation des changements, déterminisme environnemental des changements), le manuscrit est découpé selon une logique d'échelle (autécologie à l'échelle nationale, caractérisation des changements et déterminisme environnemental à l'échelle nationale, variations spatiales des changements et de leurs causes environnementales). Le chapitre 6 est une synthèse des résultats obtenus et ouvre sur des perspectives de recherche.

I – MATÉRIEL ET MÉTHODES

1 STRATÉGIE D'ÉTUDE ET APPROCHES UTILISÉES

Nous avons adopté dans cette thèse une approche de modélisation statistique de la productivité en fonction de ses principaux déterminants, pour des peuplements purs et régulier. La structure des modèles est la même pour toutes les approches développées dans ce manuscrit (autécologie, diagnostic des variations de la productivité et déterminisme environnemental de ces variations). **Nous allons présenter dans cette section la démarche générale de modélisation et le choix des indicateurs utilisés. Nous exposerons également de manière très synthétique les stratégies d'étude développées dans chaque chapitre**, de manière à donner une vision d'ensemble de la logique de la thèse. Un schéma de synthèse de la stratégie d'étude sera présenté à la fin de cette section (**Fig 1.2**). La description détaillée des méthodes et des techniques spécifiques à chaque approche sera exposée dans la section « méthodes » des chapitres correspondants.

1.1 Démarche de modélisation

Notre démarche de modélisation s'appuie sur la théorie dendrométrique de la production pour les peuplements purs et réguliers (Houllier, 1994).

1.1.1 Structure générale des modèles

La productivité d'un peuplement dépend de son stade de développement, du niveau de densité et des facteurs énergétiques, hydriques et trophiques (Introduction, section 2.2). L'effet de ces facteurs de l'environnement est souvent résumé dans la notion de fertilité du site. On peut donc exprimer la relation entre la productivité (P) et ses principaux déterminants comme suit :

$$P = f(\text{stade de développement, densité, fertilité}) \qquad \text{Eq 1.1}$$

On peut exprimer cette relation par une formulation de type potentiel-réducteur (Leary et Holdaway, 1979), où le potentiel correspond aux effets du stade de développement et de la fertilité, alors que le niveau de densité intervient comme un réducteur (Dhôte et Hervé, 2000) :

$$P=f_1(\text{stade de développement, fertilité})*f_2(\text{densité}) \qquad \text{Eq 1.2}$$

Cette relation est souvent explicitée par une structure multiplicative entre les effets (Leary et Holdaway, 1979; Dhôte et Hervé, 2000) ce qui revient à écrire :

$$P=g_1(\text{stade de développement}) \,.\, g_2(\text{fertilité}) \,.\, g_3(\text{densité}) \qquad \text{Eq 1.3}$$

La recherche d'une tendance historique de la productivité revient à rechercher une variation de la productivité qui soit attribuable aux variations de l'environnement (réchauffement climatique, dépôts azotés, augmentation du taux de CO_2 atmosphérique), et donc de la fertilité. **Le terme de fertilité devient alors dépendant de la date** et on peut écrire :

$$\text{Fertilité}(t) = \text{fertilité}_0 * f(\text{date}) \qquad \text{Eq 1.4}$$

où fertilité$_0$ représente la part stationnaire du niveau de fertilité, qui peut être modifié par l'effet de la date. Dans le cadre multiplicatif de l'équation 1.3, on peut écrire la relation suivante :

$$P = g_1(\text{stade de développement}) . g_2(\text{fertilité}_0) . g_3(\text{densité}) . g_4(\text{date}) \quad \text{Eq 1.5}$$

L'effet de la date permet d'isoler le signal historique des variations de la productivité.

1.1.2 Indicateurs utilisés

1.1.2.1 Indicateur de productivité

La productivité d'un peuplement s'apprécie usuellement par sa capacité de production en volume (m^3/ha/an). Cependant, le manque de fiabilité, ou l'absence, des mesures des accroissements en hauteur dans les relevés IFN empêche leur utilisation dans une analyse de la productivité en volume (Pignard, 2000). **Ainsi, nous avons défini la productivité comme l'accroissement brut (biologique) en surface terrière des peuplements sur 5 ans ramené à l'hectare (ΔG, m^2/ha/5ans)**, variable plus directement mesurable (Dhôte et Hervé, 2000).

1.1.2.2 Indicateur de densité

Les conditions de densité peuvent influencer la production en modifiant le niveau du capital productif au sein du peuplement. Ces conditions de densité peuvent se résumer dans un indice de densité du peuplement tel que le RDI (Relative Density Index), basé sur la loi d'auto-éclaircie (Reineke, 1933). La loi d'auto-éclaircie est une relation allométrique entre le diamètre quadratique moyen et le nombre maximal de tiges de même diamètre qu'un peuplement pourrait tolérer avant que ne se manifeste une mortalité spontanée (Reineke, 1933). Elle permet donc de déterminer la densité maximale d'un peuplement de diamètre moyen donné. Le RDI est défini comme le rapport entre le nombre de tiges d'un peuplement et le nombre de tiges maximal de même diamètre qu'il pourrait contenir, et varie donc dans l'intervalle [0,1]. Le détail de son calcul est présenté en section 4.2.1.

1.1.2.3 Indicateur de stade de développement

Le stade de développement, pouvant s'apprécier par les dimensions du peuplement, est souvent résumé par son âge. **Cependant, l'âge des peuplements est souvent mal renseigné dans les données IFN** (voir section 3.1.3.2), ce qui n'en fait pas une bonne variable candidate pour rendre compte de cet effet. Par ailleurs, dans un contexte de changement de productivité, des peuplements de même âge mais ayant poussé à des dates différentes ont nécessairement des dimensions différentes, les peuplements les plus jeunes étant plus avancés en développement que les plus vieux. En comparant des accroissements à âge identique, on risque alors d'occulter ces différences et de voir une partie de l'effet du stade de développement se reporter sur l'effet de la date (Bontemps, 2006). On fait donc l'hypothèse que la productivité est davantage sous contrôle dimensionnel que d'âge, laquelle est bien justifiée par ailleurs (Yoda *et al.*, 1963; Valentine, 1997;

Enquist *et al.*, 1999). **Parmi les variables dimensionnelles du peuplement, la hauteur dominante (H_0), définie comme la hauteur moyenne des 100 plus gros arbres à l'hectare, est une mesure appropriée du stade de développement dans la mesure où elle présente une variation monotone, et indépendante de la sylviculture, contrairement aux dimensions liées à la croissance secondaire (surface terrière, diamètre quadratique moyen).**

1.1.2.4 Indicateur de fertilité

La fertilité peut se définir comme l'effet global des facteurs environnementaux sur la productivité des peuplements. La notion de fertilité de la station s'apprécie, dans une de ses approches indirectes la plus répandue (**approche phytocentrique**) par un indice de fertilité (IF), défini comme étant la hauteur dominante du peuplement à un âge de référence (Skovsgaard et Vanclay, 2008). Cet indice est le plus utilisé en foresterie du fait de la forte liaison usuelle entre hauteur dominante et production totale dans les peuplements purs et réguliers, indépendamment de leur fertilité et de leur densité (loi de Eichhorn ; Assman, 1970). Cependant cet indice synthétique ne permet pas de contrôler de manière directe l'effet des facteurs de l'environnement, ni d'évaluer les effets de leurs variations respectives. Par ailleurs les courbes hauteur-âge nécessaires au calcul de l'indice de fertilité ne sont pas toujours disponibles pour toutes les espèces. Enfin la stationnarité de l'indice de fertilité est également remise en question par les changements de croissance en hauteur au cours du temps (Elfving et Tegnhammar, 1996; Bontemps *et al.*, 2009). **Nous avons utilisé un indice de fertilité millésimé dans une approche exploratoire (Charru *et al.*, 2010 ; Chapitre II).**

Dans l'optique d'étudier les causes des variations historiques de la productivité, nous avons ensuite opté pour un contrôle plus direct de la fertilité par des facteurs de l'environnement (**approche géocentrique**) afin d'évaluer leur rôle respectif dans les variations de la productivité. Les facteurs de l'environnement ayant un rôle majeur sur la productivité de chaque espèce ont été identifiés par une approche d'autécologie de la productivité, présentée en section 1.2. Les facteurs identifiés ont ensuite été introduits dans le modèle de productivité (Eq. 1.5).

1.1.3 Forme finale du modèle

Nous avons remplacé le stade de développement, la densité et la fertilité par les indicateurs susmentionnés dans le modèle de productivité (Eq. 1.5) :

$$\Delta G = g_1(H_0) \,.\, g_2(IF_0 \,/\, Fact_0) \,.\, g_3(RDI) \,.\, g_4(date) \qquad \text{Eq 1.6}$$

Où IF_0 et $Fact_0$ correspondent à la part stationnaire de l'indice de fertilité et des facteurs environnementaux, respectivement.

Nous avons ensuite linéarisé ce modèle de productivité par une transformation logarithmique. Cette transformation est préférable quand les données présentent une distribution log-normale

(Xiao *et al.*, 2011). La distribution asymétrique de l'accroissement en surface terrière pour l'ensemble des espèces (voir **Fig 1.1** pour le chêne sessile) justifie cette transformation.

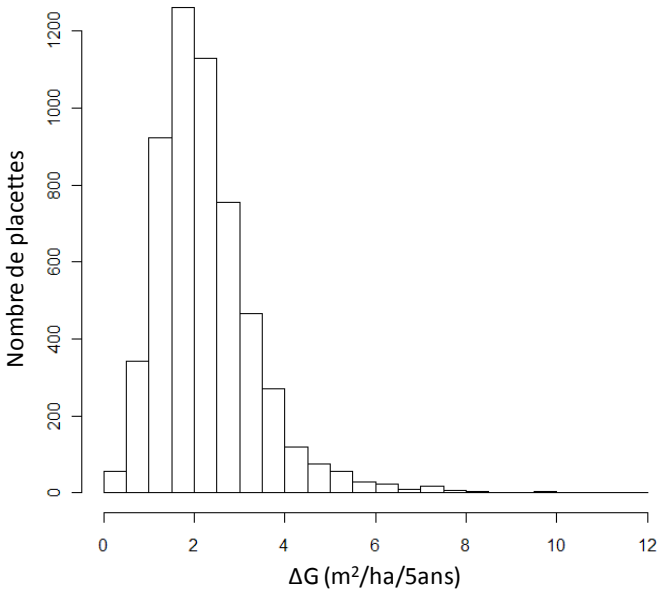


Figure 1.1 : Histogramme de la distribution des accroissements en surface terrière pour le chêne sessile.

Le modèle 1.6 prend donc la forme :

$$\log(\Delta G) = \log(g_1(H_0)) + \log(g_2(IF_0 / Fact_0)) + \log(g_3(RDI)) + \log(g_4(date)) + \varepsilon \qquad \text{Eq 1.7}$$

où ε suit une loi normale $N(0, \sigma^2)$, soit :

$$\mathbf{\log(\Delta G) = h_1(H_0) + h_2(IF_0 / Fact_0) + h_3(RDI) + h_4(date) + \varepsilon} \qquad \mathbf{Eq\ 1.8}$$

où h_1, h_2, h_3 et h_4 correspondent aux transformations logarithmiques des fonctions g_1, g_2, g_3 et g_4.

Ce modèle de productivité est à la base de l'ensemble des approches de cette thèse.

1.2 Déterminisme environnemental de la productivité

Le premier objectif de cette thèse est d'étudier l'autécologie des espèces en étudiant le déterminisme environnemental de leur productivité à l'échelle nationale (objectif 1). Nous avons pour cela élaboré un indicateur de productivité à stade de développement et niveau de densité constants à partir de l'équation 1.3, afin qu'il ne dépende que de l'environnement :

$$P_{cor} = \frac{P}{g_1(H_0).g_3(RDI)} = g_2(\text{fertilité(t)}) \qquad \text{Eq 1.9}$$

où fertilité(t) correspond à la définition de l'équation 1.4. En prenant le logarithme de cette expression on obtient :

$$\log(P_{cor}) = \log(P) - (\hat{h}_1(H_0) + \hat{h}_3(RDI)) = h_2(\text{fertilité}(t)) + \varepsilon \qquad \text{Eq 1.10}$$

En remplaçant le terme de fertilité par des facteurs environnementaux on obtient :

$$\log(\Delta G_{cor}) = \log(\Delta G) - (\hat{h}_1(H_0) + \hat{h}_3(RDI)) = h_{21}(Fact_1(t)) + \ldots + h_{2n}(Fact_n(t)) + \varepsilon \qquad \text{Eq 1.11}$$

où $Fact_1(t)$,…, $Fact_n(t)$ correspondent à un ensemble de facteurs couvrant les besoins, énergétiques, hydriques et trophiques des plantes, et dynamiques dans le temps (voir section 5.2).

Afin de déterminer pour chaque espèce lesquels de ces facteurs sont les plus déterminants pour la productivité, nous avons utilisé une technique de régression PLS, présentée en détail dans le chapitre III, section 2.3. Cette approche nous a permis d'établir l'autécologie de chacune des espèces considérée. Les modèles de régression PLS ont également été utilisés pour produire des cartes de productivité pour toutes les espèces (Chapitre III, section 2.4).

1.3 Caractérisation des changements historiques de la productivité

1.3.1 Caractérisation d'un changement historique à l'échelle nationale

Pour caractériser les changements historiques de la productivité à l'échelle nationale (objectif 2.1), nous avons ajusté le modèle 1.8 pour chaque espèce, en remplaçant le terme de fertilité par les facteurs sélectionnés dans l'approche autécologique (section 1.2) pour chaque espèce :

$$\log(\Delta G) = h_1(H_0) + h_3(RDI) + h_{21}(Fact_{01}) + \ldots + h_{2k}(Fact_{0k}) + h_4(\text{date}) + \varepsilon \qquad \text{Eq 1.12}$$

où $Fact_{01}$, …, $Fact_{0k}$ sont les facteurs sélectionnés dans l'approche autécologique pour chaque espèce, sous leur forme stationnaire (voir section 5.1). Nous avons ainsi pu isoler un effet historique de la date et caractériser les variations historiques de la productivité (Chapitre IV).

1.3.2 Caractérisation et spatialisation des changements historiques à l'échelle régionale

Le modèle 1.12 a ensuite été dérivé à l'échelle régionale pour une sélection de couples essence-région (Chapitre V). Cette approche a permis de procéder à des comparaisons régionales des changements de productivité observés pour une espèce donnée (objectif 2.3).

Enfin, pour chacun des couples essence-région sélectionnés, nous avons ajusté ces modèles par une technique de régression spatialisée (régression GWR, voir chapitre V section 2.4.2) permettant d'obtenir des estimations locales des variations historiques de la productivité et de produire des cartes de ces variations :

$$\log(\Delta G) = h_1(H_0) + h_3(RDI) + h_{21}(Fact_{01}) + \ldots + h_{2k}(Fact_{0k}) + h_{4(x,y)}(\text{date}) + \varepsilon \qquad \text{Eq 1.13}$$

où $Fact_{01}$, …, $Fact_{0k}$ sont les facteurs sélectionnés dans une approche autécologique régionale pour chaque espèce sous leur forme stationnaire (voir section 5.1) et $h_{4(x,y)}$ correspond aux estimations locales des changements de productivité.

1.4 Recherche d'une interprétation environnementale des changements historiques de la productivité

Afin d'essayer de donner une interprétation environnementale des changements historiques de la productivité (objectif 3), nous avons utilisé une approche corrélative temporelle et spatiale.

1.4.1 Approche temporelle

L'approche temporelle consiste à confronter les changements historiques de la productivité mises en évidence (h_4(date)) aux variations historiques des facteurs environnementaux déterminant la productivité de chaque espèce (facteurs sélectionnés dans l'approche autécologique). **On fait donc l'hypothèse que les changements historiques de la productivité sont dus à l'évolution historique des facteurs déterminant les variations de la productivité dans l'espace (ergodicité).**

$$h_4(\text{date}) = f(\text{Fact}_1(t), \ldots, \text{Fact}_k(t)) \qquad \text{Eq 1.14}$$

où $\text{Fact}_1(t)$, …, $\text{Fact}_k(t)$ sont les variations historiques des facteurs sélectionnés dans l'approche autécologique pour chaque espèce. Cette approche temporelle a été mise en œuvre à l'échelle nationale (Chapitre IV) et à l'échelle régionale (Chapitre V).

1.4.2 Approche spatiale

L'approche spatiale consiste à étudier le déterminisme environnemental des variations spatiales des changements de productivité mis en évidence à l'échelle intra-régionale pour chaque couple essence région (section 1.3.2) :

$$h_{4(x,y)}(\text{date}) = f(\text{Fact}_{01}, \ldots, \text{Fact}_{0k}) \qquad \text{Eq 1.15}$$

où Fact_{01}, …, Fact_{0k} sont des facteurs environnementaux stationnaires. Cette approche est basée sur l'hypothèse que la relation entre le niveau des changements historiques de la productivité et les facteurs environnementaux permanents est un moyen de déterminer les causes de ces changements historiques de la productivité.

1.4.3 Schéma de synthèse de la stratégie de thèse

La **figure 1.2** récapitule les approches développées dans cette thèse.

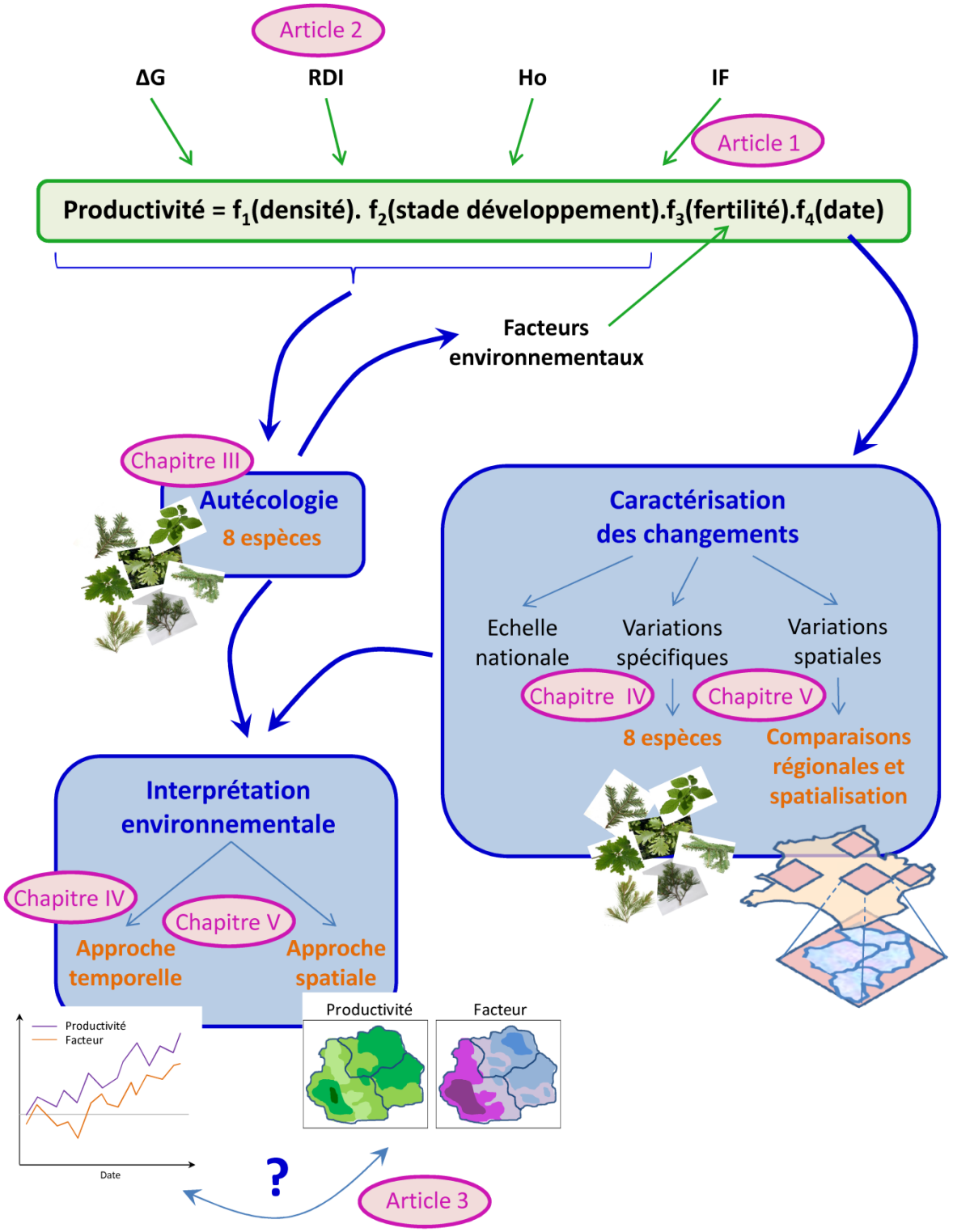


Figure 1.2 : Résumé des différentes approches développées dans cette thèse et leurs interrelations.

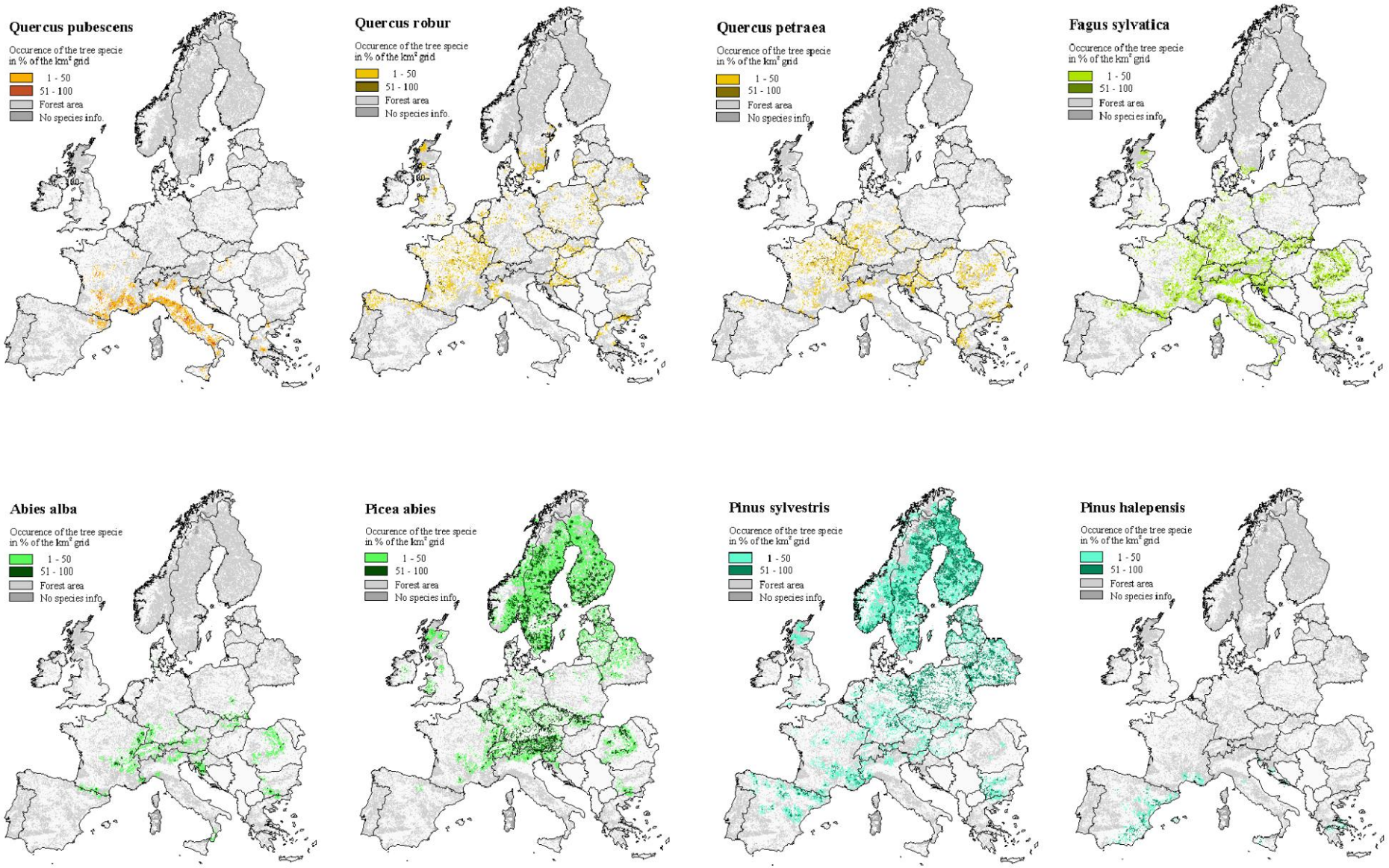


Figure 1.3 : Cartes des distributions des 8 espèces étudiées à l'échelle européenne.
(source Afoludata : http://afoludata.jrc.ec.europa.eu/index.php/public_area/tree_species_distribution)

2 PRÉSENTATION DES ESPÈCES

Nous avons tiré parti du caractère plurispécifique des données de l'IFN pour étudier les différences de comportement des espèces du point de vue de leur autécologie et de leur réaction aux changements de l'environnement. Nous avons sélectionné 8 espèces qui diffèrent fortement au plan de leur aire de distribution et de leurs traits écologiques : le chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.), le chêne pédonculé (*Quercus robur* L.), le chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd.), le hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.), le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.), l'épicéa commun (*Picea abies* Karst.), le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) et le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.). Par ailleurs, elles font partie des essences de production les plus importantes en France.

2.1 Distribution à l'échelle européenne

La distribution des 8 espèces à l'échelle européenne est présentée sur la **figure 1.3.** Le chêne sessile et le chêne pédonculé sont des espèces continentales subatlantiques et le hêtre commun est une espèce continentale. Elles sont présentes en Europe du Nord, de l'Espagne à la Pologne, et à la Mer Noire. Elles ne s'étendent pas au delà de la pointe sud de la Suède. Parmi ces trois espèces, le chêne pédonculé est celle qui s'étend le plus vers le Nord-Est (Scandinavie, Russie), et le hêtre est celle qui s'étend le moins vers l'Ouest.

Le sapin pectiné est une espèce périalpine et a une aire de distribution réduite en Europe, principalement cantonnée aux massifs montagneux, à une altitude modérée. A l'inverse, l'épicéa et le pin sylvestre ont des distributions qui s'étendent de la zone boréale (Nord de la Russie, Scandinavie) à l'Europe centrale, essentiellement dans les massifs montagneux pour l'épicéa commun. Le pin sylvestre descend encore plus au Sud jusqu'en Espagne, et a l'aire de distribution la plus large parmi les espèces sélectionnées. Le chêne pubescent et le pin d'Alep sont des essences méditerranéennes dont la distribution s'étend du Nord de l'Afrique au sud de la France, et peuvent se rencontrer sur tout le pourtour méditerranéen.

2.2 Distribution en France

La France correspond à des positions différentes dans les aires de distribution des espèces étudiées (**Fig 1.3** et **1.4**). Pour les chênes sessile et pédonculé, le Nord-Est de la France se situe dans la partie centrale de leur distribution, alors que le Sud de la France constitue les marges Sud de ces espèces. On les trouve partout en France sauf dans la zone méditerranéenne. Pour le hêtre qui est une espèce plus continentale, la France constitue la marge occidentale de sa distribution. Il est présent dans tout le Nord de la France et dans les massifs montagneux. Pour le sapin et l'épicéa on se situe en marge Sud-Ouest de leur distribution (**Fig 1.3**) et ces deux espèces sont surtout localisées dans les massifs montagneux (**Fig 1.4**).

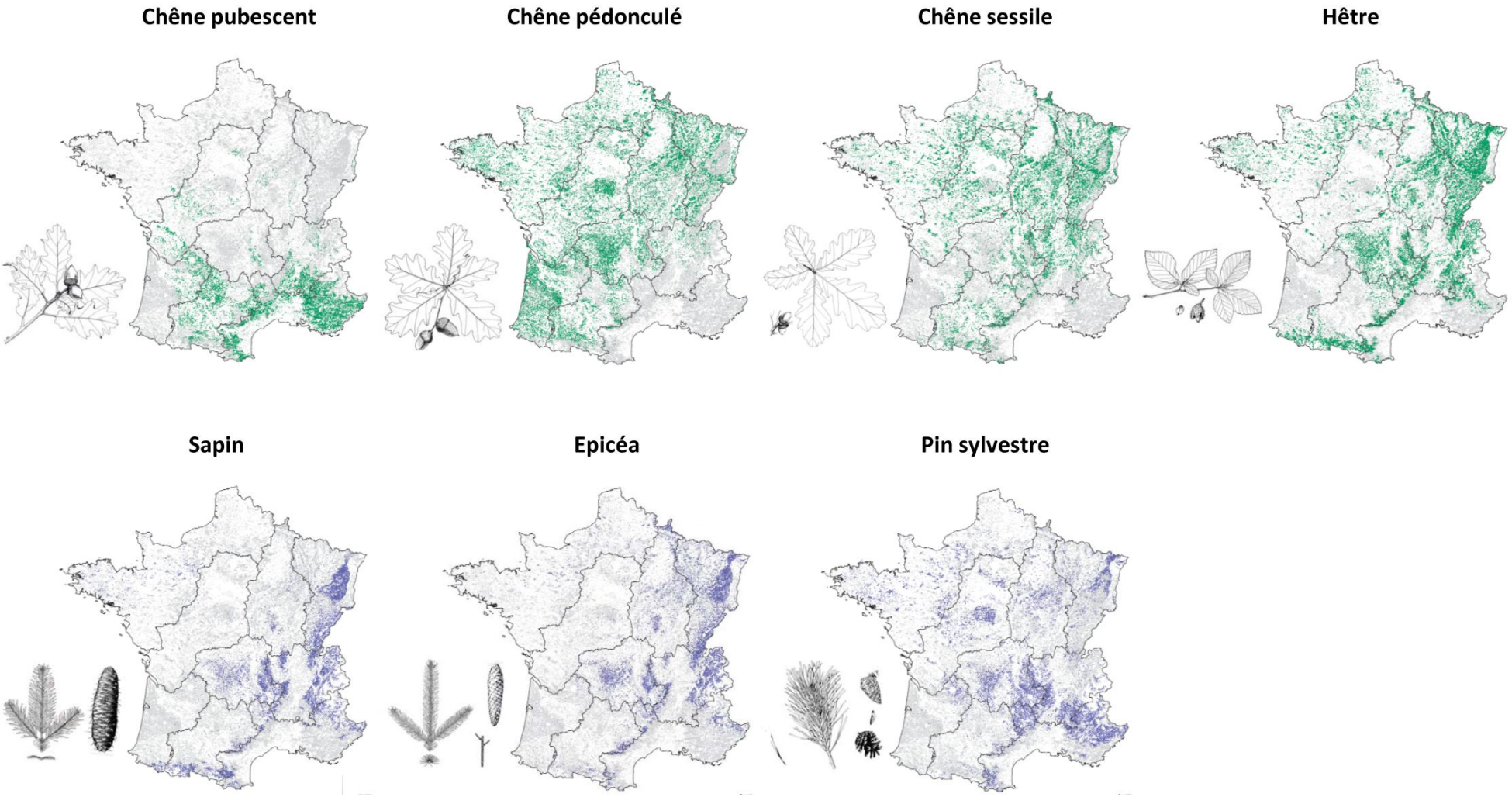


***Figure 1.4 : Cartes des distributions pour 7 des espèces étudiées en** France (indisponible pour le pin d'Alep ; source Inventaire Forestier National, 2008b).*

Le chêne pubescent et le pin d'Alep ne sont présents que dans le Sud de la France (**Fig 1.4**) qui constitue la marge Nord de leur aire de distribution (**Fig 1.3**). Alors que la distribution du pin d'Alep est cantonnée au pourtour méditerranéen, le chêne pubescent est également présent dans le Sud-Ouest de la France et s'étend un peu plus au Nord que le pin d'Alep.

2.3 Traits écologiques des espèces étudiées

Les espèces sélectionnées présentent une grande variété de traits et de niches écologiques. La différence de phénologie foliaire entre les feuillus et les résineux induit des différences dans le cycle végétatif annuel des arbres et leur phénologie. En effet les résineux sont capables de conserver une activité photosynthétique en hiver (Guehl, 1985), et la persistance des feuilles permet une reprise de la croissance plus précoce que les feuillus. Ces espèces sont également variées du point de vue de leur apparition dans le gradient successionnel (**Tab 1.1**). Alors que les chênes sont plutôt des espèces post pionnières héliophiles (peu tolérantes à l'ombrage), le hêtre, le sapin et l'épicéa sont des espèces dryades qui sont très tolérantes à l'ombrage et apparaissent en fin de succession (**Tab 1.1**). Les pins sont très héliophiles et sont intolérants à l'ombrage. Les feuillus sont peu tolérants au froid, le sapin et l'épicéa sont moyennement tolérants, alors que les pins sont tolérants au froid (Bugmann, 1996 ; **Tab 1.1**).

Essence	Feuillus/résineux	Feuille	Tolérance au froid[1]	Tolérance à l'ombrage[2]	Tolérance à la sécheresse[2]	Gradient successionel[3]
Chêne sessile	feuillu	caduque	-	2.31	4.1	Nomade
Chêne pédonculé	feuillu	caduque	-	2.45	2.88	Nomade
Chêne Pubescent	feuillu	caduque	-	2.73	3.02	Post_pionnière
Hêtre	feuillu	caduque	-	4.56	2.4	Dryade
Sapin	résineux	persistante	-+	4.6	1.81	Dryade
Epicéa	résineux	persistante	-+	4.45	1.75	Nomade
Pin Sylvestre	résineux	persistante	+	1.67	4.34	Nomade
Pin d'Alep	résineux	persistante	+	1.35	4.97	Nomade

Tableau 1.1 : Présentation de quelques traits écologiques des espèces étudiées *(sources : [1]Bugmann, 1996; [2]Niinemets et Valladares, 2006 ; [3]Rameau et al., 1989)*

La **figure 1.5** résume les gradients environnementaux couverts par chacune des espèces dans ses occurrences en peuplements purs et réguliers en France. On trouve ces différentes espèces dans des conditions environnementales assez contrastées. Le sapin, l'épicéa et le pin sylvestre sont présents en moyenne à plus haute altitude que les autres espèces. Cependant, alors que le Sapin et l'épicéa se trouvent dans des contextes plutôt frais et humides, le pin sylvestre est présent dans des contextes légèrement plus chauds et plus secs. Le hêtre est présent sur une large gamme d'altitude. On le trouve plus souvent en plaine, mais il peut être présent à des altitudes aussi élevées que

l'épicéa et le sapin. Les chênes sont des espèces de plaine et se trouvent dans des contextes thermiques plus chauds que les espèces précédentes. Alors que les chênes sessile et pédonculé préfèrent les sols profonds et bien approvisionnés en eau, comme en témoigne la réserve utile maximale élevée sur leur aire de distribution, le chêne pubescent se trouve dans des contextes plutôt défavorables du point de vue de la réserve en eau du fait de sa bonne tolérance à la sécheresse (**Tab 1.1**). De même les chênes sessile et pédonculé poussent sur des sols plutôt acides alors que le chêne pubescent est présent en milieu calcaire. Le pin d'Alep se caractérise par sa présence dans des milieux chauds, secs et très calcaires comme en témoigne le pH moyen très élevé pour cette espèce.

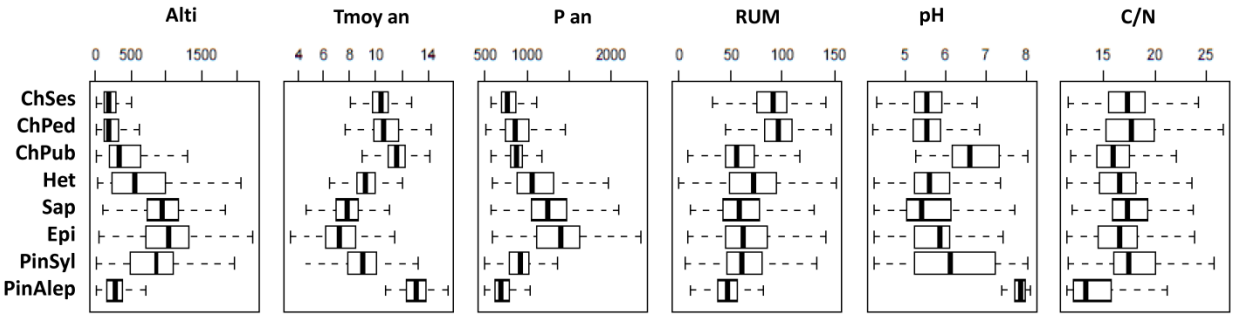


Figure 1.5 : Répartition des espèces en fonction de différent indicateurs environnementaux : *l'altitude (Alti, m),la température moyenne annuelle (Tmoy an, °C), les précipitations moyennes annuelles (P an, mm), la réserve utile maximale (RUM, mm), le pH et le C/N. L'altitude est issue d'un MNT au pas de 50m (BDALTI, IGN), les températures et les précipitations sont extraites du modèle AURELHY (Bénichou et LeBreton, 1987), la RUM est extraite d'un modèle spatialisé (Piedallu et al, 2011) et le pH et le C/N sont extraits de cartes obtenues par bioindication (Piedallu, comm. pers.). Voir section 5 pour le détail des variables.*

2.4 Importance de ces espèces en France

Les espèces sélectionnées font partie des principales essences de production françaises. Leur importance est considérable du fait des surfaces forestières et des volumes sur pied qu'elles représentent (**Tab 1.2**).

Du point de vue de la surface couverte, les feuillus sont largement dominants en France. Les chênes sessile, pédonculé et pubescent et le hêtre sont les plus répandues et constituent 59% des surfaces feuillues en France et 42% de la surface forestière totale. Pour les résineux, c'est le pin maritime qui arrive en tête, mais l'épicéa, le pin Sylvestre et le sapin correspondent à 46% de la surface, soit 14% de la surface forestière totale (Inventaire Forestier National, 2010).

Du point de vue du volume sur pied, les chênes sessile et pédonculé et le hêtre sont les plus importants et représentent plus de la moitié (54%) du volume sur pied des feuillus en France, et représentent 34% du volume sur pied toutes espèces confondues. L'épicéa, le sapin et le pin sylvestre représentent 58% du volume des résineux en France, et 21% du volume toutes espèces confondues (Inventaire Forestier National, 2010).

Ainsi les 8 espèces que nous avons sélectionnées correspondent à 57% de la surface forestière française et 60% du volume sur pied. L'étude de leur productivité et de ses évolutions est donc un fort enjeu environnemental et économique. Nous avons reporté les statistiques nationales de chaque espèce dans le **tableau 1.2**.

	Espèce	Surface où l'espèce est majoritaire *(1000 ha)*	Surface en PP *(1000 ha)*	Prop. de la surface en PP *(%)*	Volume sur pied *(Mm^3)*	Surface terrière *(Mm^2)*	Accroissement en surface terrière *(10^3 m^2/an)*
Feuillus	**Chêne sessile**	1645 ± 50	762 ± 35	46	281 ± 11	31.6 ± 1.1	676 ± 24
	Chêne pédonculé	1940 ± 58	705 ± 37	36	285 ± 10	35.5 ± 1.1	829 ± 30
	Chêne Pubescent	1352 ± 50	832 ± 41	62	96 ± 5	19.3 ± 0.9	417 ± 21
	Hêtre	1394 ± 49	611 ± 34	44	261 ± 12	32.5 ± 1.3	787 ± 29
Conifères	**Sapin**	558 ± 31	282 ± 22	51	175 ± 13	17.9 ± 1.2	556 ± 34
	Epicéa	593 ± 33	343 ± 26	58	185 ± 14	19.9 ± 1.3	677 ± 52
	Pin Sylvestre	914 ± 42	524 ± 32	57	143 ± 8	21.6 ± 1.1	499 ± 29
	Pin d'Alep	217 ± 24	127 ± 18	59	15 ± 2	-	-

Tableau 1.2 : Statistiques sur la surface couverte par les 8 espèces étudiées, leur volume sur pied total, leur surface terrière totale et leur accroissement en surface terrière annuel total, à l'échelle de la France. *PP = peuplement pur. (source Inventaire Forestier National, 2010).*

3 LES DONNÉES IFN UTILISÉES

Nous commencerons par une présentation de la méthode d'inventaire et des changements survenus dans les protocoles, puis nous exposerons les procédures d'homogénéisation des données et de sélection des placettes appropriées pour notre étude.

3.1 Présentation de la méthode d'inventaire

Les premiers cycles d'inventaire (de 1976 à 2004) consistaient en un inventaire systématique, département par département, des formations boisées et arborées, sur des placettes temporaires. Un cycle d'inventaire s'étalait sur une douzaine d'années et couvrait l'ensemble du territoire national. Le premier cycle d'inventaire documenté a commencé en 1976, et deux à trois cycles sont disponibles selon les départements en 2004, date après laquelle la méthode d'inventaire a subi de profondes modifications au plan de l'échantillonnage. La période couverte par les données de l'ancienne méthode est donc de 28 ans. **Cette méthode département par département implique que seule une fraction des départements est échantillonnée chaque année, et induit un déséquilibre espace-date. On ne peut obtenir de résultats à l'échelle nationale qu'à la fin du cycle.**

L'IFN réalise depuis novembre 2004 les opérations d'inventaire sur l'ensemble du territoire français au moyen d'un échantillon systématique aléatoire défini pour une période de dix ans, dont

un dixième est échantillonné chaque année et est également systématique. **Cette nouvelle méthode assure une couverture nationale tous les ans et résout le problème du déséquilibre espace-date.**

3.1.1 Ancienne méthode (1976–2004)

L'exécution d'un inventaire départemental consistait en une séquence d'opérations étalées sur une durée de 3 à 5 ans, conduites en 4 phases (**Fig 1.6**). Après avoir effectué un sondage systématique sur le territoire (Phases 1 et 2), des mesures au sol sont effectuées sur tous les points interceptant une formation boisée (Phase 3). Ces mesures au sol comprennent 1) une description de la formation et de la station (structure, composition en essences, exploitabilité, topographie, sol, humus flore), 2) un recensement des arbres forestiers, 3) une description et une mesure d'âge et des dimensions d'un sous échantillon d'arbres recensés, 4) une mesure radiale des arbres de ce sous échantillon

La taille des échantillons pour un département moyen était de 1200 points-forêt en phase 3.

3.1.2 Nouvelle méthode (2004–…)

Dans la nouvelle méthode tout point d'inventaire est rattaché à un nœud d'une grille à maille carrée de 1 km de côté, et donc 1 km² de surface, mise en place pour une période de dix ans sur l'ensemble du territoire métropolitain. Chaque année on utilise un dixième du réseau des nœuds, ou fraction annuelle, choisis de manière à former une grille à maille carrée de 10 km de côté (**Fig 1.7**). Chaque fraction annuelle présente ainsi la même propriété de répartition uniforme dans l'espace ; elle comporte 55 000 nœuds et environ 80 000 points d'inventaire. La phase 3 est la même que dans l'ancienne méthode (**Fig 1.6**).

Nous avons utilisé dans cette thèse 4 fractions annuelles de la nouvelle méthode désignées par l'année de la fin de l'inventaire : 2005, 2006, 2007 et 2008.

3.1.3 Les relevés de terrain

Nous ne mentionnons ici que les données qui présentent un intérêt pour notre étude. Le lecteur pourra se référer au « Manuel du Chef d'Equipe » (Inventaire Forestier National, 1994) et aux « Instructions pour les Mesures et Observations de Terrain » (Inventaire Forestier National, 2008a) pour une description plus détaillée.

3.1.3.1 Caractéristiques du peuplement

Ces caractéristiques, dendrométriques ou environnementales, sont relevées dans une placette circulaire de 25 m de rayon (**Fig 1.8**). Elles concernent entre autres la structure forestière, le couvert du peuplement, le type et la densité de régénération, ainsi que les caractéristiques environnementales de la placette (type de sol et d'humus, profondeur de sol, charge en cailloux, facteurs trophiques, topographie, relevé floristique).

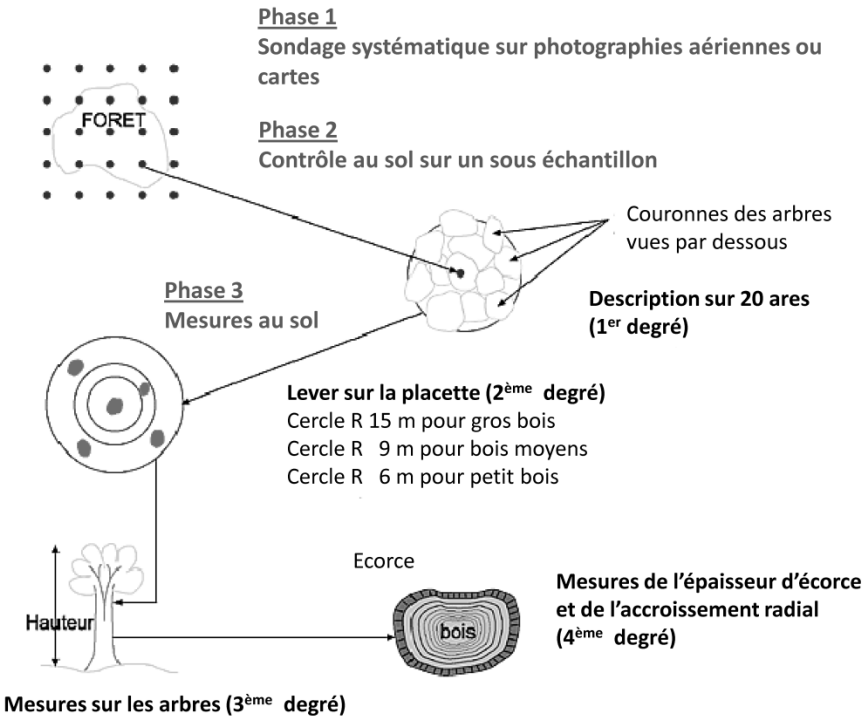


Figure 1.6 : Illustration des 3 premières phases d'inventaire (source IFN).

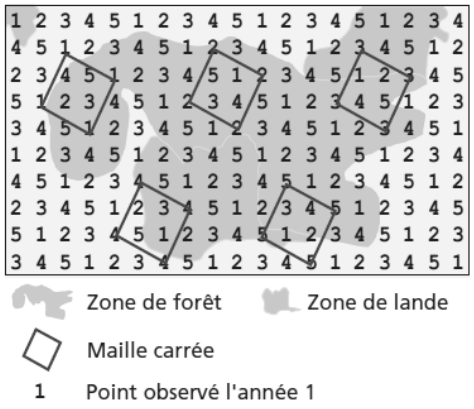


Figure 1.7 : Échantillon complet systématique dans l'espace et dans le temps pour la nouvelle méthode (source IFN). *Les numéros correspondent aux fractions annuelles d'inventaire, et permettent de définir les mailles annuelles.*

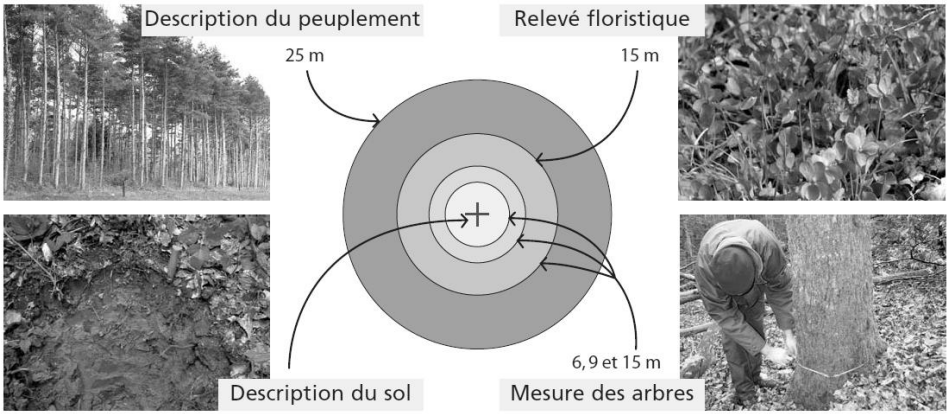


Figure 1.8 : Schéma d'une placette d'inventaire et caractéristiques relevées (source IFN).

3.1.3.2 Mesures dendrométriques

Pour l'inventaire systématique des arbres du peuplement, seuls les arbres dont le diamètre à 1.30 m est supérieur au seuil d'inventaire de 7.5 cm sont recensés. Le relevé s'appuie sur trois placettes concentriques de rayons 6 m, 9 m et 15 m (**Fig 1.8**) :

-placette de 6 m pour la prise en compte des petits bois (arbres vifs de diamètre à 1.30 m compris entre 7.5 cm et 22.4 cm)

-placette de 9 m pour la prise en compte des moyens bois (arbres vifs de diamètre à 1.30 m compris entre 22.5 cm et 37.4 cm)

-placette de 15 m pour la prise en compte des gros bois (arbres vifs de diamètre à 1.30 m supérieur à 37.5 cm), de tous les arbres morts, des chablis, et des souches des arbres exploités recensables.

Parmi les caractéristiques relevées ou mesurées sur chaque arbre, on peut mentionner l'espèce botanique, le diamètre à 1.30 m (mesuré à l'aide d'un compas forestier), la hauteur totale, l'épaisseur d'écorce, l'état végétatif, la forme, le statut d'arbre de futaie ou de taillis et sa situation dans l'étagement des cimes qui l'environnent.

L'âge n'est documenté que pour certains sujets à partir d'un carottage à cœur à 1.30 m de hauteur. Dans l'ancienne méthode cette mesure concerne deux arbres vifs (ou souches) appartenant à la plus grosse classe de dimension, et un arbre vif (ou souche) appartenant aux autres classes représentées. Dans la nouvelle méthode, elle ne concerne que deux arbres du sous peuplement des dominants (6 plus gros arbres sur la placette de 15 m de rayon). **L'âge du peuplement, et son homogénéité restent donc des grandeurs difficiles à documenter avec précision.**

On dispose de plus d'une variable dynamique, l'ir_5, correspondant à l'accroissement radial individuel cumulé sur les 5 dernières années précédant l'inventaire. Les ir_5 sont mesurés sur des carottes prélevées à 1.30 m à l'aide d'une tarrière de Pressler, perpendiculairement au plan formé par l'arbre et le piquet repère du centre de la placette, de manière à ne pas choisir la direction de sondage. Les carottes sont lues sur le terrain au moyen d'une loupe et d'un réglet gradué à 0.5mm ou d'une loupe micrométrique (**Fig 1.9**). La mesure ne prend pas en compte le cerne formé pendant l'année en cours, afin d'éviter des biais liés au stade de formation du cerne à la date de l'inventaire.

Ce sont ces données d'accroissement qui, combinées aux mesures de diamètre et d'épaisseur d'écorce et à la documentation des souches (circonférence) et des arbres morts permettent d'accéder à un accroissement brut du peuplement en surface terrière.



Figure 1.9 : De gauche à droite, mesure de circonférence, carottage et lecture d'ir_5 et ir_{10} sur le terrain

3.2 Préparation des données et sélection des placettes

Nous avons sélectionné dans la base de données de l'IFN les placettes correspondant à des peuplements purs et réguliers pour chaque espèce. Nous avons également cherché à nous affranchir de peuplements trop jeunes (part importantes d'arbres non recensables) ou présentant des caractéristiques trop particulières. Nous avons basé notre sélection sur une série de critères dendrométriques et de caractéristiques des peuplements. Les modifications des procédures d'inventaire entre l'ancienne et la nouvelle méthode ont mené à des changements de définitions de certaines variables, à des suppressions et à des ajouts de nouvelles variables. Afin d'assurer l'homogénéité des critères de sélection entre les deux méthodes, nous avons dû établir des équivalences entre les variables.

3.2.1 Critères de structure des peuplements

On entend par structure des peuplements l'ensemble des caractéristiques liées à la composition en essences, la répartition des statuts sociaux, et la structure d'âge du peuplement.

3.2.1.1 Structure forestière

Nous n'avons retenu que les placettes en futaie régulière. Nous avons pour cela sélectionné les placettes en futaie régulière selon la variable "structure forestière" de l'IFN (variable SFO), évaluée sur la placette de 25 m de rayon. Cette variable a changé de définition entre l'ancienne et la nouvelle méthode : alors qu'elle était basée sur une appréciation très qualitative dans l'ancienne méthode, sa définition est basée sur les taux de couvert relatifs des sous peuplements de taillis et de futaie dans la nouvelle méthode. Ce changement de définition a pu entrainer des variations dans le classement d'un peuplement en futaie régulière. Par ailleurs, la fraction 2005 est très particulière car la structure forestière a été calculée a posteriori et non observée sur le terrain. Les modalités ne sont donc pas compatibles avec celles de l'ancienne méthode, ni celles des fractions suivantes, pour lesquelles la structure forestière est à nouveau évaluée sur le terrain.

Pour pallier ces changements de définition, nous avons élaboré une variable supplémentaire pour sélectionner les placettes en futaie régulière. Nous avons calculé pour chaque placette sa proportion de taillis en surface terrière ainsi que l'écart type relatif des hauteurs. Nous avons considéré que les placettes dont la proportion de taillis était inférieure à 25% (critère nouvelle méthode) et l'écart type relatif des hauteurs était inférieur à 30% (critère ancienne méthode) étaient de structure régulière. Cette variable, calculée sur la placette de 15 m de rayon (relevé dendrométrique), a été utilisée en plus de la variable de structure forestière de l'IFN (modalité « futaie régulière ») pour sélectionner les peuplements en futaie régulière dans l'ancienne et la nouvelle méthode.

3.2.1.2 Pureté spécifique

Un seuil de pureté des peuplements a été fixé à une **proportion en surface terrière de l'essence principale supérieure à 70 %**. Cependant ce seuil a été rehaussé à 90% pour nos travaux sur la loi d'auto-éclaircie, nécessitant un contrôle plus strict de la fermeture du peuplement (Chapitre II).

3.2.1.3 Taille du massif

Nous n'avons conservé que la forêt au sens IFN, définis par un couvert d'arbres forestiers sur une surface minimale de 4ha et d'une largeur minimale de 25m.

3.2.1.4 Couvert du peuplement

Le degré d'occupation du sol par le peuplement, c'est à dire le couvert absolu total du peuplement, était caractérisé dans l'ancienne méthode par la "consistance" du peuplement (variable CONS) évaluée sur la placette de 25 m de rayon. Cette variable a été supprimée dans la nouvelle méthode, mais nous avons pu reconstituer une variable similaire à partir des taux de couverts des différentes strates relevés sur la placette de 25 m de rayon dans la nouvelle méthode. Les modalités de relevé des taux de couverts ayant évolué entre les différentes fractions de la nouvelle méthode, nous avons créé un variable synthétique correspondant à la somme des taux de couvert libre de la futaie et du taillis pour la fraction 2005 (variable TCL10), et au taux de couvert absolu de la strate recensable pour les fractions 2006, 2007 et 2008 (variable TCA10). **Nous n'avons conservé que les peuplements dont le couvert absolu total, correspondant au rapport entre la surface occupée par les cimes et la surface décrite, était supérieur à 50%**. Ceci a permis d'écarter les peuplements trop ouverts, en fin de régénération ou ayant connu une histoire ou des perturbations trop particulières.

3.2.1.5 Placettes contenant des arbres suspects

Les placettes comportant des arbres à fort houppier (suspectés d'être des réserves de TSF) ou des têtards ont été supprimées dans la mesure où on pouvait les soupçonner de ne pas répondre aux critères de la futaie régulière. Par ailleurs, quelques placettes contenant des brins de taillis ayant accès à la lumière ont été écartées. Dans l'ancienne méthode, la variable "type arbre" permettait de

savoir pour chaque arbre pris en compte s'il était de futaie ou de taillis, s'il présentait une forme particulière (têtard, émonde, houppier important...) et quel était sa situation dans l'étagement des cimes. Cette variable a été supprimée dans la nouvelle méthode. Cependant la variable "forme de l'arbre" permet de savoir si l'arbre est têtard, à faible houppier, à fort houppier ou émondé et la variable "origine" permet de savoir si l'arbre est issu de rejet ou de semence. La situation dans l'étagement des cimes peut être approchée par la variable "taux de couvert libre de l'arbre".

3.2.1.6 Présence de lisière ou de bordure

Dans la nouvelle méthode, la présence de lisière ou de bordure est renseignée, et nous a permis d'écarter des peuplements dont la structure pouvait en être affectée. Cette sélection n'a pas pu être faite pour l'ancienne méthode.

3.2.2 Critères de dynamique des peuplements

La dynamique des peuplements rassemble toutes les caractéristiques liées à l'évolution dans le temps du peuplement, à savoir la régénération, la croissance, la compétition et la mortalité, qu'elles soient dues à des phénomènes naturels ou déterminées par des actions sylvicoles. Les placettes ont été filtrées sur les critères suivants :

3.2.2.1 Évolution du peuplement

La notion d'évolution d'un peuplement regroupe les opérations de régénération, de changement de régime ou de composition en essence, ou les reboisements. L'évolution de chaque placette sur les 40 dernières années est renseignée dans l'ancienne méthode (variable EVO) ce qui nous a permis de sélectionner les peuplements correspondant à un état de gestion continue en futaie régulière avec occupation forestière ancienne du sol (placettes où aucune opération n'était survenue dans les 40 dernières années), pour que la tendance observée ne risque pas d'être due à des effets de gestion. Dans la nouvelle méthode seul le changement d'essence au cours des 15 dernières années est renseigné (variable changess). Cependant les opérations de régénération sont renseignées de manière implicite dans la variable "jeune peuplement", et la variable "ancienne couverture du sol", correspondant à la couverture du sol 15 ans avant inventaire, permettant d'évaluer si le peuplement est assez ancien. Nous avons donc combiné les informations de ces variables pour sélectionner les peuplements anciens, où la couverture du sol était la même que 15 ans auparavant, où aucun changement d'essence n'était survenu dans les 15 dernières années.

3.2.2.2 Densité de la régénération

Dans le protocole IFN, les mesures dendrométriques ne sont réalisées que sur les arbres dont le diamètre est supérieur à 7.5 cm (section 3.1.3.2). **Dans les cas d'un peuplement en régénération, les jeunes arbres ne sont donc pas recensés, ce qui peut conduire à une forte sous-estimation de l'accroissement en surface terrière du peuplement**. Dans l'ancienne

Critère	Seuils et modalités	
	Ancienne Méthode	**Nouvelle Méthode**
Structure et Composition	Structure forestière = futaie régulière Prop. en surface terrière de taillis < 25% ETR des hauteurs < 30%	Structure forestière = futaie régulière Prop en surface terrière de taillis<25% ETR des hauteurs < 30%
	Taille du massif> 5ha Consistance du peuplement >=50%	Taille du massif> 5ha Taux de couvert absolu >=50%
	Essence prépondérante = espèce considérée Prop. en surface terrière de l'essence prépondérante > 70% Composition = Peuplement pur	Essence prépondérante = espèce considérée Prop. en surface terrière de l'essence prépondérante > 70% Composition = Peuplement pur
	Nb d'arbres à fort houppier = 0 Nb d'arbres têtards = 0 Nb de brins de taillis ayant accès à la lumière = 0	Nb d'arbres à fort houppier = 0 Nb d'arbres têtards = 0 -
	- -	Pas de lisière Pas de bordure
Dynamique	Densité de la régénération > 500 brins/ha	Peuplement recensable (plus de 10% du couvert est recensable)
	Aucune évolution du peuplement dans les 40 dernières années	Pas de changement d'essence dans les 15 dernières années Couverture du sol 15 ans auparavant = forêt fermée Pas de coupe dans les 5 dernières années (fraction 2008 uniquement)

Tableau 1.3 : Récapitulatif des critères de sélection des placettes IFN et des seuils utilisés.

	Nb de placettes initial	Nb de placettes sélectionnées	Taux de sélection (%)
Chêne pubescent	12903	929	7.20
Chêne pédonculé	38749	3831	9.89
Chêne sessile	31997	4919	15.37
Hêtre	25876	6438	24.88
Sapin	12883	3675	28.53
Epicéa	14885	2572	17.28
Pin sylvestre	22079	7277	32.96
Pin d'Alep	4033	1066	26.43

Tableau 1.4 : Nombre de placettes en peuplement pur pour chaque espèce dans la base de données IFN, nombre de placettes à l'issue de la procédure de sélection, et proportion correspondante de placettes sélectionnées.

méthode, la densité de la régénération est renseignée (variable REGEPO) et nous n'avons conservé que les peuplements dont la densité de la régénération était inférieure à 500 brins d'avenir par hectare. Dans la nouvelle méthode en revanche, cette variable n'existe plus. La seule information disponible concerne la recensabilité du peuplement (variable recens). Nous n'avons donc conservé dans la nouvelle méthode que les peuplements recensables, définis comme les peuplements dont au moins 10% du couvert est constitué d'arbres recensables.

3.2.2.3 Occurrence d'éclaircies

Le recensement des souches est très important pour la reconstitution des accroissements en surface terrière de la placette, dans la mesure où les arbres ont participé à la productivité biologique sur une fraction de la période de 5 ans (section 4.1.1.3). Dans le protocole IFN de l'ancienne méthode, les souches étaient recensées si la date de la coupe était estimée à moins de 5 ans. C'est également le cas dans les trois premières fractions de la nouvelle méthode, mais à partir de la fraction 2008, les souches ne sont plus recensées. Afin d'éviter une sous-estimation des accroissements en surface terrière du peuplement pour cette fraction due à la non-prise en compte de la contribution des arbres exploités, **nous avons utilisé la variable "type de coupe" pour éliminer les placettes où une coupe partielle ou ponctuelle était survenue dans les 5 dernières années (fraction 2008 uniquement)**.

3.2.3 Autres critères

Les placettes dont la hauteur dominante ne pouvait pas être calculée (hauteur des arbres non renseignée) ont été écartées. En effet cette variable est indispensable pour la modélisation de l'accroissement en surface terrière (section 1.1.2).

3.2.4 Bilan de la sélection

Le **tableau 1.3** résume les critères de sélection avec les variables IFN utilisées, les seuils et modalités retenues pour l'ancienne et la nouvelle méthode. Le nombre de placettes sélectionnées pour chaque espèce est indiqué dans le **tableau 1.4**, ainsi que la proportion du nombre de placettes initial. **On constate que les placettes en peuplements purs et réguliers satisfaisant à tous les critères de sélection constituent une proportion relativement faible de la bas d'échantillonnage initiale, allant de 7 à 33% selon les espèces.**

4 CALCUL DES INDICATEURS DENDROMÉTRIQUES DU PEUPLEMENT

Cette section vise à présenter le calcul des indicateurs dendrométriques nécessaires à l'élaboration des modèles présentés dans la section 1 à partir des données de l'IFN.

4.1 Calcul de l'accroissement en surface terrière sur 5 ans des placettes

4.1.1 Accroissements à reconstituer et notations

On ne dispose de mesures des variables d'état des arbres et des peuplements qu'à la date t de l'inventaire (**Fig 1.10**). L'ir_5 permet de reconstituer ces variables 5 ans auparavant, et de calculer des accroissements en surface terrière (ΔG) sur 5 ans. Chaque peuplement est constitué d'arbres vivants (v; vivants sur pied ou chablis) et d'arbres non vivants (nv; morts sur pieds ou coupés), dont les accroissements (ΔG_v, ΔG_{nv}) seront reconstitués selon des méthodes appropriées à chaque cas. La figure résume les différents accroissements à reconstituer.

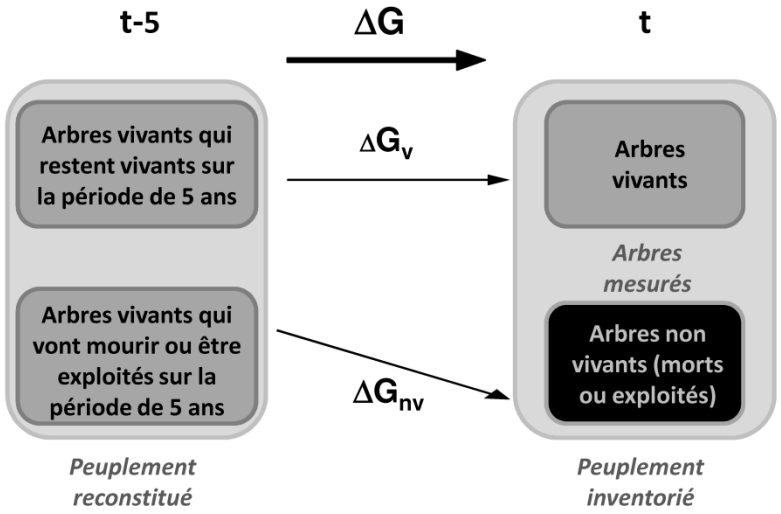


Figure 1.10 : Schématisation des accroissements à reconstituer sur la période de 5 ans précédent la date d'inventaire (t). *v = vivant ; nv = non vivant.*

4.1.2 Hypothèses de calcul

Certaines hypothèses ont été nécessaires pour reconstituer les accroissements en surface terrière :

- La section à 1.30 m est supposée circulaire,

- On utilise des diamètres sous écorce, et les accroissements s'entendent sous écorce également, pour estimer une production de bois. La variation de l'épaisseur d'écorce sur une période de 5 ans est supposée négligeable pour les espèces considérées. Ainsi les calculs d'accroissement ont été effectués à partir des diamètres sur écorce, de l'épaisseur d'écorce finale et des ir_5 et ir_{10},

- Dans le cas d'un franchissement du seuil de recensement en cours de période, seule la part d'accroissement après franchissement du seuil est prise en compte. **On considère donc un**

accroissement brut au seuil de 7.5 cm de diamètre sur écorce, ce qui implique en particulier que le sous étage n'est pas pris en compte pour les peuplements adultes. Les précautions prises pour les peuplements jeunes – filtres sur la densité de régénération (section 3.2), le diamètre moyen et le RDI (section 4.2.5) – font que ces situations doivent être rares.

4.1.3 Reconstitution des variables manquantes

4.1.3.1 Épaisseur d'écorce

L'épaisseur d'écorce n'est renseignée que pour les arbres vifs, d'où la nécessité de la reconstituer pour les arbres non vifs. Par ailleurs, pour les arbres vifs, cette épaisseur d'écorce est soit mesurée soit reconstituée à l'aide d'un tarif d'écorce dont l'origine était assez imprécise (Morneau, *comm. pers.*). Afin de travailler avec des valeurs homogènes, nous avons reconstitué l'épaisseur d'écorce de l'ensemble des arbres pour lesquels elle n'avait pas fait l'objet d'une mesure. Nous avons pour cela ajusté des régressions linéaires entre l'épaisseur d'écorce et la circonférence à 1.30 m des arbres vifs dont l'épaisseur d'écorce était mesurée, en utilisant l'ensemble des données ancienne et nouvelle méthode, pour chacune des essences principales. Les coefficients utilisés pour chaque espèce sont présentés dans l'**annexe 1**.

4.1.3.2 Diamètre à 1.30 m des arbres exploités

Les arbres exploités sont pourvus d'une mesure de leur circonférence à la souche C_0 (sauf dans la fraction 2008 de la nouvelle méthode pour laquelle on a exclu les placettes où une coupe avait eu lieu dans les 5 années précédant l'inventaire, section 3.2.2.2). Nous avons pu reconstituer leur diamètre à 1.30 m par des régressions linéaires spécifiques entre ces deux variables sur les arbres vifs pour lesquels elles étaient toutes deux mesurées ($R^2 > 0.90$), en considérant l'ensemble des données ancienne et nouvelle méthode pour chaque espèce. Les coefficients utilisés pour chaque espèce sont présentés dans l'**annexe 1**.

4.1.3.3 Reconstitution de l'accroissement en surface terrière à partir des ir_5

Nous indiquons les grandes étapes de la reconstitution des accroissements. Le lecteur se référera à l'**annexe 2** (Bontemps et Charru, 2008) pour connaître le détail de la procédure.

Cette reconstitution se fonde sur les ir_5. La première étape consiste à reconstituer les accroissements individuels ir_5 des arbres non vifs (morts, exploités ou chablis) pour lesquels cette variable n'est pas mesurée. Un estimateur de l'ir_5 moyen des arbres vifs a été calculé pour chaque placette, et utilisé pour calculer l'accroissement des individus pour lesquels il n'était pas renseigné. Il a été modulé de 2 façons :

- par un indice de statut social individuel, défini par le rapport du diamètre individuel de l'arbre au diamètre quadratique moyen de la placette, D_i/D_g),

- par la fraction temporelle d'une durée de 5 ans pendant laquelle les arbres actuellement perdus ont pu croître (Inventaire Forestier National, 1994 ; **Annexe 2**).

Un accroissement en surface terrière du peuplement est ensuite calculé par sommation des accroissements individuels en surface terrière. Pour ceux des arbres qui auraient franchi le seuil de recensement au cours de la période, on ne prend en compte que la part d'accroissement correspondant à un diamètre supérieur à 7.5cm.

4.2 Calcul des autres variables dendrométriques du peuplement

4.2.1 Indice de densité : RDI

La loi d'auto-éclaircie (Reineke, 1933 ; voir section 1.1.2.2) s'exprime au moyen d'une allométrie entre la densité maximale d'un peuplement (N_{max}) et son diamètre quadratique moyen (D_g) :

$$N_{max} = a.D_g^b \qquad \text{Eq 1.17}$$

Cette relation devient linéaire dans le plan log – log ce qui permet de définir la droite d'auto-éclaircie, caractérisée par son ordonnée à l'origine log(a) et sa pente b :

$$\log(N_{max}) = \log(a) + b.\log(D_g) \qquad \text{Eq 1.18}$$

où N_{max} est la densité maximale du peuplement (nombre de tiges par hectare), D_g le diamètre quadratique moyen (en cm), a et b sont respectivement l'ordonnée à l'origine et le coefficient d'allométrie de la relation d'auto-éclaircie.

Le RDI correspond au rapport entre la densité d'un peuplement et la densité maximale qu'il pourrait tolérer pour un même diamètre moyen. Il est calculé à partir de la densité et du diamètre quadratique moyen des peuplements selon la relation suivante :

$$RDI = \frac{N}{N_{max}} = \frac{N}{\exp(\log(a)+b.\log(D_g))} \qquad \text{Eq 1.19}$$

où N est la densité observée sur la placette (nombre de tiges par hectare).

La loi d'auto-éclaircie a longtemps été considérée comme une loi générale avec un paramètre de pente commun à toutes les espèces (Reineke, 1933; Yoda *et al.*, 1963). Cependant certains travaux travaux ont montré le caractère spécifique de cette relation (Pretzsch et Biber, 2005). Pour pouvoir calculer un RDI pour chaque essence, il faut donc disposer de droites d'auto-éclaircie spécifiques. Cependant il n'existe pas dans la littérature d'équations d'auto-éclaircie pour toutes les espèces, et quand elles existent on constate une forte variabilité des paramètres de pente et d'ordonnée à l'origine pour une espèce donnée et selon les régions.

Nous avons donc décidé d'ajuster des relations d'auto-éclaircie pour nos 8 espèces à partir des données de l'IFN. Nous avons pour cela mis à profit la méthode de « Stochastic Frontier Analysis » (SFA), permettant d'ajuster une droite « maximum » à un jeu de données. Cette méthode

provenant des sciences économiques (Aigner *et al.*, 1977) a été utilisée avec succès dans la littérature pour ajuster des droites d'auto-éclaircie (Bi *et al.*, 2000; Weiskittel *et al.*, 2009). **Nos travaux ont permis de confirmer le caractère spécifique de la droite d'auto-éclaircie, et nous avons également mis en évidence une courbure de cette relation dans le plan log-log pour certaines espèces**, phénomène déjà constaté par certains auteurs (Pretzsch, 2006; Schütz et Zingg, 2010; Zeide, 2010). Cette courbure a été formalisée au moyen d'une relation polynômiale du second degré :

$$\log(N_{max}) = \log(a)+b.\log(D_g) + c.\log(D_g)^2 \qquad \text{Eq 1.20}$$

Nos résultats sur le caractère spécifique et la curvilinéarité de la relation d'auto-éclaircie, évalués à l'échelle de la ressource forestière pour un grand nombre d'espèces, ont fait l'objet d'une publication dans la revue Annals of Forest Science (Charru *et al.*, 2011). Cet article sera présenté en détail dans le chapitre II.

Nous ne reporterons ici que les coefficients ajustés pour chaque espèce, qui ont été utilisés pour calculer le RDI de chaque espèce (**Tab 1.5**). Dans le cas d'une relation linéaire le RDI a été calculé selon l'équation 1.19. Dans le cas d'une relation curvilinéaire, il a été calculé selon la relation :

$$RDI = \frac{N}{\exp(\log(a) + b\log(D_g)+c.(\log(D_g))^2)} \qquad \text{Eq 1.21}$$

Espèce	log(a)	b	c
Chêne pubescent	12.270	-1.809	-
Chêne pédonculé	12.138	-1.758	-
Chêne sessile	12.681	-1.911	-
Hêtre	9.790	-	-0.296
Sapin	4.700	3.000	-0.718
Epicéa	10.043	-	-0.287
Pin sylvestre	2.279	4.701	-1.023
Pin d'Alep	9.575	-	-0.299

Tableau 1.5 : Coefficients des relations d'auto-éclaircies ajustées dans Charru et al (2011). *log(a) correspond à l'ordonnée à l'origine de la relation, b correspond au terme linéaire, et c correspond au terme quadratique quand celui-ci est significatif (voir Eq 1.21).*

Ce RDI vaut pour la placette en fin d'accroissement, et **on fait l'hypothèse que ces valeurs instantanées en fin de période résument les effets des conditions de densité ayant prévalu au cours de l'accroissement.**

4.2.2 Stade de développement : hauteur dominante du peuplement

La hauteur dominante à la date d'inventaire a été calculé pour toutes les placettes en sélectionnant les arbres du futaie dominants de l'essence considérée, et en calculant la hauteur moyenne des n-1 plus gros arbres d'âge connu sur une surface de n ares (Matèrn, 1975).

4.2.3 Fertilité

4.2.3.1 Indice de fertilité

L'indice de fertilité a été calculé pour le hêtre à partir des mesures d'âge et de hauteur. L'âge du peuplement a été calculé en faisant la moyenne des âges mesurés sur les arbres dominants (section 3.1.3.2) et la hauteur dominante a été calculée selon la méthode exposée en section 4.2.2. L'indice de fertilité, ou hauteur dominante à un âge de référence donné, a été calculé à partir de modèles de croissance en hauteur dominante élaborés pour une gamme de classes de fertilité, prenant en compte l'effet des changements de croissance en hauteur au cours du XXe siècle (Bontemps *et al.*, 2009). Les faisceaux de courbes ainsi obtenus sont donc millésimés en prenant l'année 1900 comme date de référence (Bontemps *et al.*, 2007).

4.2.3.2 Facteurs environnementaux

Les facteurs environnementaux utilisés pour contrôler la fertilité sont présentés dans la section 5. Parmi l'ensemble des facteurs considérés, ceux qui sont les plus déterminants de la productivité de chaque espèce seront identifiés dans l'approche autécologique (Chapitre III).

4.2.4 Date médiane de l'accroissement

Dans les données de l'IFN, la date courante de l'inventaire n'est pas toujours renseignée, et on ne dispose dans certains cas que de l'année de référence correspondant à l'année pendant laquelle un maximum de placettes ont été inventoriées dans un département donné, associée aux dates de début et de fin d'inventaire dans ce même département. Il est alors possible d'attribuer à chaque placette l'année la plus probable de son inventaire (incertitude de 1 an). **Nous avons choisi de dater les accroissements en fonction de l'année médiane de la période de 5 ans pendant laquelle ils se sont formés**. Le cerne de l'année en cours n'étant jamais pris en compte dans les mesures d'ir$_5$, il a fallu prendre soin de retrancher un an à l'année d'inventaire pour obtenir la date finale de l'accroissement de la période récente.

4.2.5 Sélection a posteriori des placettes

Nous avons procédé à une nouvelle sélection après calcul de ces nouvelles variables, en considérant un seuil de 0.1 pour le RDI et de 10 cm pour le diamètre quadratique moyen (D_g) de la placette, afin d'éliminer des peuplements qui se trouveraient en limite de seuil de recensement.

4.2.6 Bilan

Le **tableau 1.6** fournit des statistiques sur les indicateurs dendrométriques calculés pour chaque espèce. On constate que le sapin et l'épicéa sont les deux espèces pour lesquelles l'accroissement en surface terrière est le plus élevé, suivies par le hêtre et le pin sylvestre, les chênes sessile et pédonculé, et le pin d'Alep. Le chêne pubescent est l'espèce qui a le plus faible accroissement en surface terrière. Le chêne pubescent, le pin d'Alep et le pin sylvestre ont les hauteurs dominantes les plus faibles, alors qu'elle est d'un ordre de grandeur similaire pour les autres espèces. Il en va de même pour le RDI qui est plus faible en moyenne pour les pins et le chêne pubescent que pour les autres espèces.

Les placettes sélectionnées pour chaque espèce sont représentées sur la **figure 1.11.**

	ΔG (m^2/ha/5ans)				H_0 (m)				RDI				IF (m)			
Espèce	Qt5%	Moy	Med	Qt95%	Qt5%	Moy	Med	Qt95%	Qt5%	Moy	Med	Qt95%	Qt5%	Moy	Med	Qt95%
Chêne pubescent	0.46	**1.46**	1.29	3.00	8.00	**13.77**	13.50	20.50	0.23	**0.68**	0.66	1.21				
Chêne pédonculé	0.83	**2.20**	2.01	4.20	13.46	**21.17**	21.13	29.04	0.28	**0.72**	0.70	1.26				
Chêne sessile	0.98	**2.34**	2.14	4.31	14.00	**23.28**	23.17	33.17	0.30	**0.72**	0.70	1.18				
Hêtre	0.96	**2.79**	2.40	6.03	13.81	**24.59**	24.60	35.42	0.31	**0.75**	0.72	1.30	14.41	**27.16**	28.19	36.45
Sapin	1.32	**3.91**	3.44	8.05	16.00	**25.18**	25.25	33.90	0.37	**0.78**	0.77	1.27				
Epicéa	1.56	**4.92**	4.35	10.09	14.23	**24.41**	24.45	33.67	0.29	**0.72**	0.70	1.20				
Pin sylvestre	0.79	**2.63**	2.32	5.47	7.40	**15.40**	14.80	25.50	0.24	**0.69**	0.65	1.30				
Pin d'Alep	0.65	**2.01**	1.82	4.07	7.50	**12.33**	12.10	17.62	0.19	**0.59**	0.55	1.16				

Tableau 1.6 : Statistiques sur les indicateurs dendrométriques du peuplement calculés à partir des données IFN pour 8 espèces, pour les peuplements purs et réguliers sélectionnés (section 3.2.2.4). *Qt5% et Qt95% sont les quantiles de la distribution des variables aux niveaux de 5% et 95% respectivement, Moy est la moyenne et Med est la médiane de la distribution de variables.*

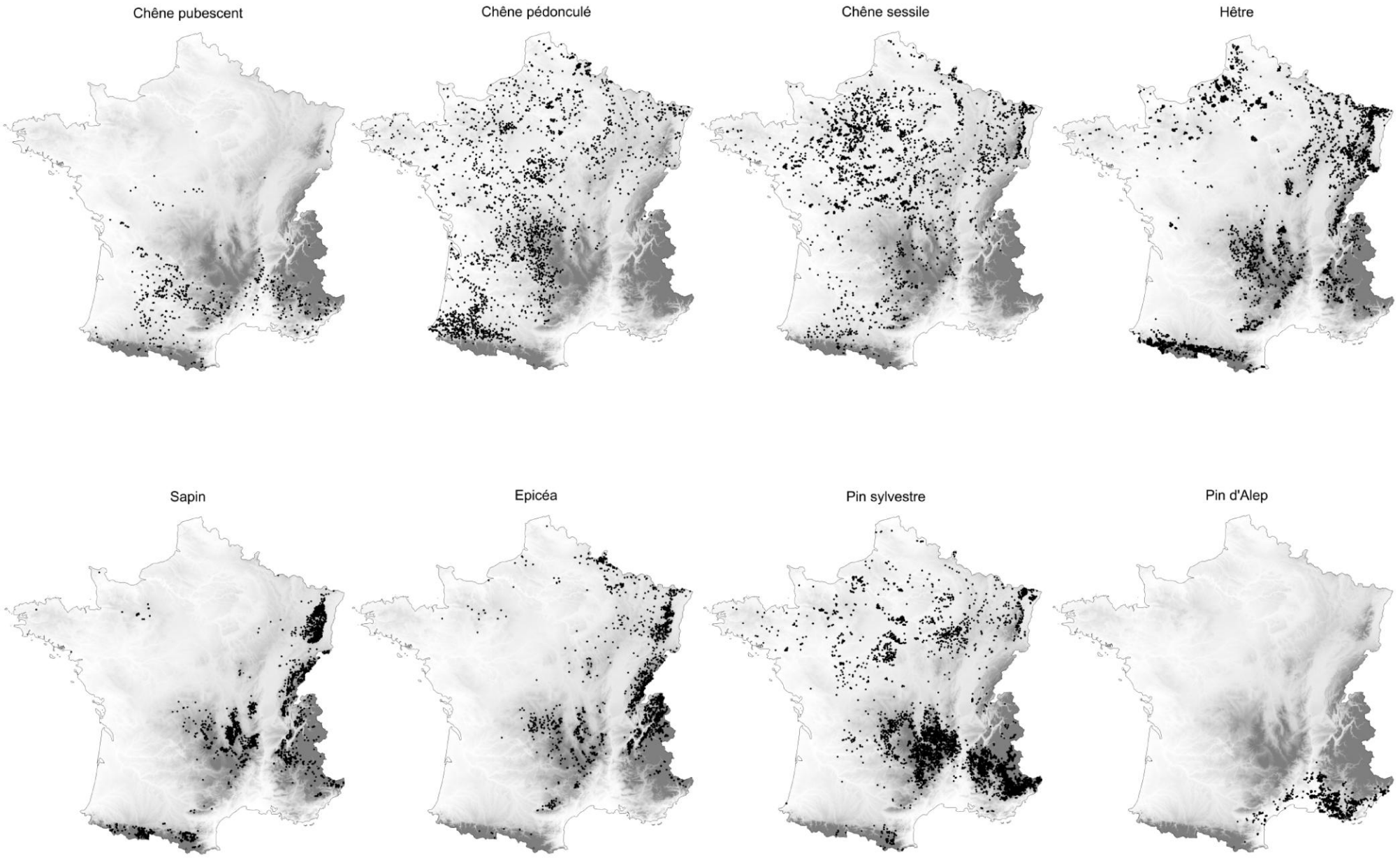


Figure 1.11 : Placettes IFN issues de la procédure de sélection pour les 8 espèces. Les niveaux de gris représentent l'altitude.

5 INDICATEURS ENVIRONNEMENTAUX DISPONIBLES

Un certain nombre d'indicateurs environnementaux relatifs à chaque placette ont été extraits de sources de données externes à l'IFN. Nous avons considéré un ensemble de facteurs couvrant les besoins énergétiques, hydriques et trophiques des arbres (Pretzsch, 2009). Nous avons considéré deux grands types d'indicateurs, répondant à des besoins différents pour les différentes approches développées dans ce manuscrit : des indicateurs stationnaires ou permanents correspondant à des caractéristiques stationnelles (climat normal, caractéristiques de sol et radiations extraites de couches SIG), et des indicateurs dynamiques (séries climatiques, caractéristiques du sol calculées à partir des données environnementales de l'IFN).

Il est important de noter que ces indicateurs environnementaux ne sont accessibles que dans deux cas :

- si les coordonnées de la placette sont renseignées, auquel cas on peut extraire des valeurs spatialisées des facteurs environnementaux quand on dispose de cartes de ces facteurs (climat, topographie, nutrition), et attribuer un poste météorologiques à la placette pour en extraire des séries temporelles du climat,

- ou si les variables environnementales IFN sont renseignées dans les relevés (calcul de réserves utiles, estimation de pH, S/T, C/N par bio-indication à partir du relevé floristique (Gégout *et al.*, 2003).

Les jeux de données pour lesquels les facteurs environnementaux sont disponibles sont donc plus restreints que les jeux de données originaux (Tab 1.7). Aucune placette du premier cycle ne dispose de coordonnées ni de données environnementales de l'IFN. Concernant le deuxième cycle, la proportion de placettes disposant de coordonnées est de 29% pour le chêne pubescent, 60% pour le chêne pédonculé, et supérieur à 70% pour les autres espèces. Par contre très peu de placettes disposent de données environnementales IFN : la proportion ne dépasse pas 15%. Pour le troisième cycle, plus de 90% des placettes disposent de coordonnées pour toutes les espèces, sauf pour le chêne pubescent (73%). La proportion de placettes disposant de données environnementales IFN varie de 62 à 95% selon les espèces. Pour le cycle 4 et la nouvelle méthode, quasiment toutes les placettes disposent de coordonnées et de données environnementales.

	Placettes sélectionnées						Placettes sélectionnées pourvues de coordonnées						Placettes sélectionnées pourvues de données environnementales IFN					
Espèce	**CYC1**	**CYC2**	**CYC3**	**CYC4**	**NM**	**TOT**	**CYC1**	**CYC2**	**CYC3**	**CYC4**	**NM**	**TOT**	**CYC1**	**CYC2**	**CYC3**	**CYC4**	**NM**	**TOT**
Chêne pubescent	0	312	431	93	93	**929**	0	89	313	93	93	**588**	0	1	283	93	92	**469**
Chêne pédonculé	180	1531	1441	378	301	**3831**	0	914	1315	378	300	**2907**	0	76	934	378	300	**1688**
Chêne sessile	220	2117	1957	196	429	**4919**	0	1595	1815	196	429	**4035**	0	265	1590	196	429	**2480**
Hêtre	394	3062	2457	244	281	**6438**	0	2353	2371	244	281	**5249**	0	297	2139	244	279	**2959**
Sapin	195	1579	1470	188	243	**3675**	0	1162	1387	188	243	**2980**	0	226	1140	188	242	**1796**
Epicéa	109	1201	855	85	322	**2572**	0	966	851	85	322	**2224**	0	144	740	85	319	**1288**
Pin sylvestre	336	3507	2675	294	465	**7277**	0	2634	2627	294	465	**6020**	0	147	2110	293	463	**3013**
Pin d'alep	0	538	447	0	81	**1066**	0	538	434	0	81	**1053**	0	0	425	0	81	**506**

Tableau 1.7 : Bilan du nombre de placettes sélectionnées, du nombre de placettes pourvues de coordonnées géographiques et du nombre de placettes pourvues de données environnementales IFN (relevé florsitique, variables édaphique), par cycle d'inventaire de l'ancienne (CYC) et de la nouvelle (NM) méthode et total.

5.1 Indicateurs stationnaires

Les indicateurs moyens ont été extraits d'un SIG grâce aux coordonnées des placettes IFN. **Les coordonnées des placettes IFN sont données avec une imprécision de 1 km pour des raisons de confidentialité statistique**. Pour pallier cette incertitude sur la localisation des placettes, **nous avons considéré une valeur moyenne des indicateurs sur un rayon de 1 km autour de la placette.**

5.1.1 Facteurs énergétiques

5.1.1.1 Températures

Nous avons extrait des températures moyennes (Tmoy), minimales (Tn) et maximales (Tx) mensuelles du modèle spatialisé de Météo-France AURELHY (Bénichou et Le Breton, 1987), qui consistent en des moyennes mensuelles sur la période 1961-1990. La résolution spatiale de ce modèle est de 1 km.

5.1.1.2 Radiations

Les radiations sont avec les températures des descripteurs fondamentaux du bilan énergétique dans l'environnement des arbres. Les radiations mensuelles (Rad) ont été calculées à partir des prédictions spatialisées du modèle Hélios (Piedallu et Gégout, 2007) à une résolution de 1 km. Ce modèle prend en compte la topographie (pente, exposition, altitude, ombrage par le relief environnant) ainsi que la nébulosité moyenne sur la période 1971-2000 et la latitude.

5.1.2 Facteurs hydriques

5.1.2.1 Précipitations

Nous avons extrait des précipitations mensuelles (P) du modèle spatialisé de Météo-France AURELHY (Bénichou et Le Breton, 1987) à la résolution de 1 km, qui consistent en des moyennes mensuelles sur la période 1961-1990.

5.1.2.2 Évapotranspiration potentielle : ETP

L'évapotranspiration potentielle (ETP) correspond au flux d'eau sous forme gazeuse vers l'atmosphère d'une partie des précipitations (évaporation ou transpiration de la biomasse) pour un couvert de type gazon, dans le cas où la quantité d'eau évaporable ou transpirable n'est pas limitée (Choisnel, 1992). Elle n'est conditionnée que par les conditions climatiques ambiantes (Lebourgeois et Piedallu, 2005). Nous avons calculé des ETP mensuelles avec la formule de Turc (1961), prenant en compte les températures et les radiations, qui est considérée comme la plus proche de mécanismes physiques sous-jacents (Lebourgeois et Piedallu, 2005) :

$$ETP = A(0.2388Rad + 50)\frac{T_{moy}}{T_{moy}+15} \qquad \text{Eq 1.22}$$

où Rad est le rayonnement global en Joules/cm² extrait du modèle Hélios (Piedallu et Gégout, 2007), T_{moy} est la température moyenne mensuelle et A vaut 0.40 sauf pour le mois de février où il vaut 0.37 (Lebourgeois et Piedallu, 2005).

5.1.2.3 Bilan hydrique

Nous avons calculé des bilans hydriques (BH) mensuels, correspondant à la différence entre les entrées (précipitations) et les sorties (ETP) d'eau.

$$BH = P - ETP \qquad \text{Eq 1.23}$$

5.1.2.4 Réserve utile maximale

La réserve utile maximale en eau (RUM) reflète la capacité du sol à stocker l'eau, et conditionne, en grande partie, la capacité de résistance des arbres à des réductions de précipitations et à des sécheresses pendant la saison de croissance (Lebourgeois, 2010). Nous avons extrait une valeur de RUM d'une couche spatialisée sous SIG à une résolution de 500 m, obtenue à partir du krigeage des valeurs calculées sur les placettes IFN (Piedallu *et al.*, 2011) à partir des données de texture et de profondeur de chaque horizon, de la charge en cailloux et de la présence d'affleurements rocheux, en utilisant les coefficients de texture de Al Majou *et al.* (2008):

$$RUM = (1-Affroc)\sum_{i}((1-\sqrt[3]{Cail_i})(\theta 20_i - \theta 42_i)Ep_i) \qquad \text{Eq 1.24}$$

où AffRoc est la proportion d'affleurements rocheux sur la placette, $Cail_i$ est la charge en cailloux de l'horizon i, $\theta 20_i$ et $\theta 42_i$ sont des coefficients relatifs à chaque horizon. Des travaux antérieurs menés sur le chêne sessile ont montré que cette profondeur de 1 m conférait à la réserve utile calculée un caractère prédictif maximal, par rapport à des profondeurs supérieures ou inférieures (Bergès et Balandier, 2010).

5.1.2.5 Réserves utiles mensuelles.

Les réserves utiles (RU) mensuelles, permettent de caractériser la réserve effective en eau du sol en fonction du mois de l'année, et ainsi caractériser plus finement que par la réserve utile

maximale (taille maximal du réservoir à 1m de profondeur) le niveau des réserves effectivement disponibles. Ces réserves utiles mensuelles prennent en compte les précipitations, évapotranspirations, et la réserve utile maximale, supposée saturée en début de saison de végétation, et actualisée chaque mois par le bilan hydrique climatique. Nous avons en plus considéré un frein à l'évaporation quand le niveau mensuel de la réserve utile potentielle (RU en début de mois + P) passe sous le seuil critique de 40% de la RUM (Lebourgeois, 2010). Le niveau mensuel de l'évapotranspiration est dans ce cas proportionnel au rapport de la RU en début de mois au seuil mentionné et se rapproche de l'évapotranspiration réelle (annexe 1 de Bontemps, 2006).

5.1.2.6 Déficit hydrique.

Nous avons également calculé des déficits hydriques mensuels, définis comme la différence entre le flux d'eau sortant théorique (ETP - P), et le flux réel estimé lorsque l'eau se raréfie. Celui-ci permet alors de caractériser une contrainte hydrique affectant les peuplements:

$$DH_n = -(RU_n - RU_{n-1}) + (P_n - ETP_n) \qquad \text{Eq 1.25}$$

Le déficit hydrique est toujours négatif, et vaut 0 quand la différence est positive (pas de déficit).

5.1.3 Facteurs trophiques

5.1.3.1 Définition des indicateurs trophiques considérés

La disponibilité en éléments nutritifs du sol peut être appréhendée par les variables telles que le pH et les rapports C/N et S/T.

pH : Le pH décrit l'acidité du sol (Duchaufour, 2001). Il permet de définir l'état du complexe absorbant, qui désigne l'ensemble des colloïdes (composés humiques et argiles) dotés de charges négatives et susceptibles de retenir les cations sous leur forme échangeable (Duchaufour, 2001).

S/T : T désigne la capacité d'échange cationique totale d'un sol (aussi appelée CEC, Capacité d'Echange Cationique), qui représente la quantité maximale de cations qu'un sol peut retenir sur son complexe adsorbant à un pH donné. S désigne la somme des cations alcalins et alcalino-terreux (Baize, 2000) :

$$S = Ca^{2+} + Mg^{2+} + K^{+} + Na^{+} \qquad \text{Eq 1.26}$$

S et T s'expriment en milliéquivalents pour 100g de sol (mé/100g). Le taux de saturation en bases S/T est un indicateur de la richesse chimique du milieu (Baize, 2000).

C/N : Le rapport C/N est le rapport entre le carbone organique et l'azote total d'un horizon (Baize, 2000). Il est admis que quand le rapport C/N atteint une valeur de 25, il y a équilibre entre la libération d'azote par minéralisation et la consommation par les micro-organismes transformateurs de l'azote libéré (réorganisation). Lorsque le rapport C/N devient inférieur à

25, la libération d'ammonium et de nitrates l'emporte sur la réorganisation et l'alimentation azotée des arbres devient possible (Baize, 2000).

5.1.3.2 Extraction de valeurs bio-indiquées des indicateurs trophiques

La méthode de bio-indication (Gégout *et al.*, 2003) consiste à utiliser la courbe de probabilité de présence d'une espèce pour les différentes valeurs prises par un facteur donné en conditions naturelles. Ces courbes de réponses permettent de déterminer la "valeur indicatrice" d'une espèce, valeur du facteur pour laquelle la probabilité de présence de l'espèce est maximale. La valeur indicatrice des plantes a été calculée à partir de la base de données ECOPLANT du Lerfob (Gégout *et al.*, 2005) qui regroupe des relevés floristiques et des mesures de pH, S/T et C/N réalisées en laboratoire (Gégout *et al.*, 2003). Il est ensuite possible de réaliser une estimation du facteur sur une placette IFN en faisant la moyenne des valeurs indicatrices des espèces présentes sur la placette (**Fig 1.12**).

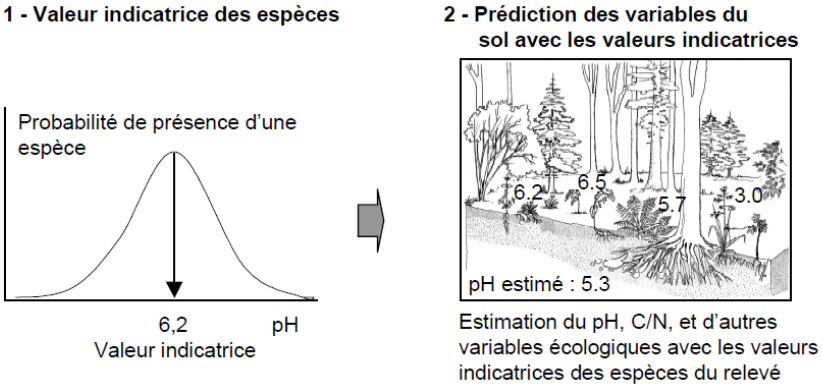


Figure 1.12 : Illustration de la méthode de bio-indication à partir d'un relevé floristique (source Gégout, 2008).

Nous avons extrait une valeur des indicateurs trophiques à partir de cartes obtenues par interpolation des valeurs bio-indiquées à partir de l'ensemble des relevés floristiques de l'IFN, disponibles sous SIG à une résolution de 1 km (http://www.ifn.fr/spip/spip.php?rubrique182&rub=cat pour la carte des pH).

Lorsque les relevés floristiques étaient disponibles sur les placettes, nous avons également utilisé la valeur directement bio-indiquée sur la placette. Cette valeur correspondant à la date d'inventaire, elle peut être considérée comme une variable dynamique dans le temps (voir section 5.2.3).

5.1.4 Dépôts azotés atmosphériques

Nous disposons d'indicateurs de dépôts azotés atmosphériques (NO_3, NH_4, N_{tot}), correspondant aux prédictions des modèles de dépôts de Croisé *et al.* (2005) calibrés sur 27 placettes du réseau CATANEAT (Ulrich *et al.*, 1998). Ces modèles ont été calibrés sur la période 1994-1998, et dépendent de l'altitude, des précipitations annuelles et de la période de l'année. Les prédictions ne sont pas représentatives du niveau de dépôts azotés historique sur les placettes puisqu'elles ne correspondent qu'à la période 1994-1998. Cependant nous

considérons que ces variables peuvent apporter une information intéressante sur les variations spatiales de ces dépôts et contribuer à l'étude des causes potentielles des changements de productivité. Elles seront utilisées dans le chapitre V, dans l'approche de corrélation spatiale des estimations locales des variations historiques de la productivité au niveau local des facteurs environnementaux (voir section 1.4.2).

5.1.5 Topographie

Les variables topographiques (Altitude, Pente, Exposition) on été extraites d'un modèle numérique de terrain à la résolution de 50 m (BD ALTI ®, IGN).

5.2 Indicateurs dynamiques

Le deuxième grand type d'indicateur correspond à des indicateurs dynamiques, caractérisant le niveau historique des différents facteurs environnementaux considérés. **Ces indicateurs permettent de documenter les conditions environnementales** réelles qui ont prévalu sur la période d'accroissement de 5 ans précédent l'inventaire.

Seuls les indicateurs relatifs au climat (précipitations, températures) et au sol (indicateurs trophiques et réserve utile maximale) sont disponibles sous forme dynamique, les premiers étant issus de séries temporelles du climat alors que les seconds sont évalués sur les placettes à la date d'inventaire (voir section 5.1.3.2). Le niveau de radiations n'est disponible que sous la forme moyenne (section 5.1).

5.2.1 Températures et précipitations historiques

Nous avons utilisé les séries temporelles du climat des postes météorologiques de Météo-France, soit un total de 1424 postes, dont 1356 pour lesquels on dispose d'une série de précipitations et 721 pour lesquels on dispose de séries de températures minimales et maximales. La répartition de ces postes sur le territoire est représentée sur la **figure 1.13**. Parmi les chronologies disponibles, certaines résultent d'une procédure d'homogénéisation (Moisselin *et al.*, 2002) pour les éventuels déplacements de postes, changements d'appareil de mesure, etc. 164 séries de températures et 197 séries de précipitations sont homogénéisées.

Pour chaque placette IFN, nous avons recherché le poste météorologique le plus proche dont la série de températures et/ou de précipitations couvrait la période de 5 ans de l'accroissement en surface terrière de la placette. Pour pallier à la distance entre les placettes et les postes, et aux différences climatiques pouvant exister entre les deux (en particulier en cas de différence d'altitude), les séries climatiques des postes attribués à chaque placette ont été corrigés de la différence entre la valeur normale de la variable (1961-1990) extraite du modèle spatialisé AURELHY au niveau du poste, et cette valeur normale extraite pour la placette.

Nous avons ensuite calculé la valeur moyenne des températures minimales et maximales et des précipitations mensuelles sur les 5 ans correspondant à l'accroissement. Ces variables sont donc représentatives du climat moyen pour la période couverte par l'accroissement.

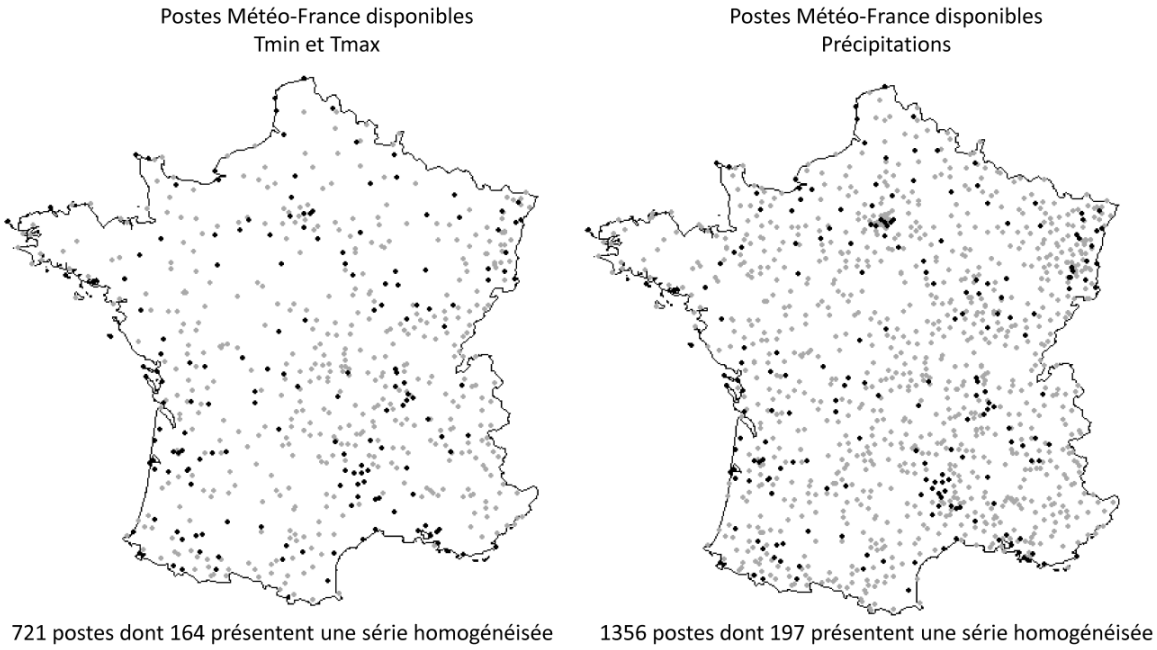


Figure 1.13 : Postes Météo-France disponibles pour les températures (à gauche) et pour les précipitations (à droite). *Les postes présentant des séries homogénéisées sont identifiés en noir.*

	Précipitations						Températures					
	Min	**Q5%**	**Moy**	**Q95%**	**Max**	**Nb Postes**	**Min**	**Q5%**	**Moy**	**Q95%**	**Max**	**Nb Postes**
Chêne pubescent	671	3564	13251	26530	38651	210	671	4544	17778	33303	47985	151
Chêne pédonculé	466	3561	14057	28784	45328	589	475	4824	18230	35830	54998	387
Chêne sessile	382	3391	13673	28719	46981	627	382	4216	18389	37564	56997	408
Hêtre	356	3009	12268	26464	46567	530	445	3946	16080	35204	63307	350
Sapin	224	2506	10082	21016	38595	297	224	3431	12295	24180	65673	221
Epicéa	214	2670	11249	25237	46438	331	214	3096	13378	27890	58860	234
Pin sylvestre	310	2915	12121	26735	44787	528	384	3790	15767	32583	51197	356
Pin d'Alep	430	2608	9907	19237	27807	96	1113	4901	15490	30066	36901	56

Tableau 1.8 : Distribution des distances (en m) entre chaque placette et le poste qui lui est attribué pour les précipitations et pour les températures, pour chaque espèce.

Toutes espèces confondues, la distance moyenne entre une placette IFN et le poste qui lui est attribué est de 16 km pour les températures, et 12 km pour les précipitations (**Tab 1.8**). Cette distance moyenne est plus importante pour les températures du fait du plus faible nombre de postes disponibles. Pour les températures, 90% des placettes se trouvent entre 4 et 33 km du poste, cette distance pouvant exceptionnellement s'élever à 66 km (**Tab 1.8**).

Pour les précipitations, 90% des placettes se trouvent entre 3 et 27 km, cette distance pouvant atteindre au maximum 47 km (**Tab 1.8**).

Le nombre de postes différents utilisés pour chaque espèce. La **figure 1.14** illustre les postes utilisés pour l'épicéa et les distances entre les placettes et les postes.

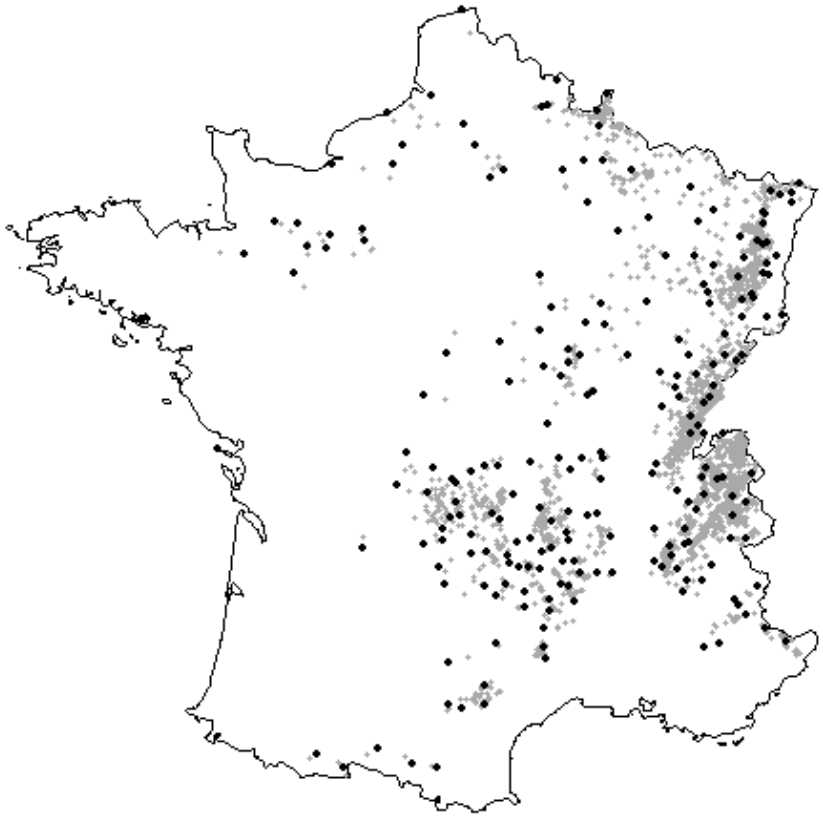


Figure 1.14 : Placettes sélectionnées pour l'épicéa (en gris) et couverture spatiale des postes météorologiques attribués pour les températures (en noir).

5.2.2 Autres facteurs hydriques

5.2.2.1 Evapotranspiration potentielle

L'évapotranspiration potentielle a été calculée selon l'équation 1.22 en utilisant les températures extraites des séries temporelles du climat (section 5.2.1) et les radiations extraites du modèle spatialisé Hélios (section 5.1.1.2) qui elles ne sont pas dynamiques.

5.2.2.2 Bilan hydrique

Le bilan hydrique a été calculé selon l'équation 1.23 en utilisant les précipitations extraites des séries temporelles du climat (section 5.1.1.2) et les ETP partiellement dynamiques (section 5.2.2.1).

5.2.2.3 Réserve utile maximale

Lorsque les variables environnementales nécessaires au calcul d'une réserve utile maximale étaient disponibles dans le relevé IFN, la RUM à une profondeur maximale de 1 m a été calculée à partir de la texture et de la profondeur de chaque horizon, de la charge en cailloux et de la présence d'affleurements rocheux, en utilisant les coefficients de texture de Al Majou (2008) (Piedallu *et al,* 2011 ; Eq 1.24).

5.2.2.4 Réserves utiles mensuelles

Les réserves utiles mensuelles ont été calculées selon la méthode décrite en section 5.1.2.5, en utilisant les séries temporelles des précipitations (section 5.2.1) et de l'évapotranspiration potentielle mensuelle (section 5.2.2.1), et les réserves utiles maximales calculées sur les placettes (section 5.2.2.3).

5.2.2.5 Déficit hydrique

Le déficit hydrique a été calculé selon l'équation 1.25 en utilisant les séries temporelles des réserves utiles (section 5.2.2.4), des précipitations (section 5.2.1) et de l'évapotranspiration potentielle mensuelle (section 5.2.2.1).

5.2.3 Indicateurs trophiques

Quand un relevé floristique avait été réalisé sur la placette, nous avons utilisé les pH, C/N et S/T bio-indiqués par la flore relevée sur les placettes IFN au moment de l'inventaire (Gégout *et al.*, 2003; section 5.1.3.2).

5.3 Récapitulatif des données environnementales disponibles

Le **tableau 1.9** récapitule les indicateurs utilisés dans cette thèse et leur source.

		INDICATEURS STATIONNAIRES			INDICATEURS DYNAMIQUES	
	Indicateur	**Source**	**Résolution spatiale***	**Résolution temporelle**	**Source**	**Résolution temporelle**
Facteurs thermiques	Radiations mensuelles	Hélios[1]	1 km	Moy 30 ans (1971-2000)	-	
	Températures Min mensuelles	AURELHY[2]	1 km	Moy 30 ans (1961-1990)	Séries climatiques (Météo-France) + AURELHY[2]	1 an
	Températures Max mensuelles	AURELHY[2]	1 km	Moy 30 ans (1961-1990)	Séries climatiques (Météo-France) + AURELHY[2]	1 an
Facteurs hydriques	Bilans hydriques mensuels	P (AURELHY[2]), ETP (AURELHY[2] + Hélios[1])	1 km	Moy 30 ans (1961-1990)	P (Météo-France + AURELHY[2]), ETP (Météo-France + Hélios[1])	1 an
	Réserve utile maximale	Lerfob[3]	500 m	Moy 15 ans	Données IFN + Formule[3]	ponctuel
	Réserves utiles mensuelles	RUM (Lerfob[3]), P (AURELHY[2]), ETP (AURELHY[2] + Hélios[1])	1 km	Moy 30 ans (1961-1990)	RUM (Données IFN), P (Météo-France+ AURELHY[2])), ETP (Météo-France) + Hélios[1])	1 an
	Déficits hydriques mensuels	RUM (Lerfob[3]), P (AURELHY[2]), ETP (AURELHY[2] + Hélios[1])	1 km	Moy 30 ans (1961-1990)	RUM (Données IFN), P (Météo-France+ AURELHY[2])), ETP (Météo-France) + Hélios[1])	1 an
Facteurs trophiques	pH	Lerfob	1 km	Moy 15 ans (1989-2004)	Données IFN + bioindication[6]	ponctuel
	S/T	Lerfob	1 km	Moy 15 ans (1989-2004)	Données IFN + bioindication[6]	ponctuel
	C/N	Lerfob	1 km	Moy 15 ans (1989-2004)	Données IFN + bioindication[6]	ponctuel
	Dépôts azotés atmosphériques	P (AURELHY), Altitude (MNT), modèle[4]	1 km	Moy 4 ans (1994-1998)	-	
Topographie	Altitude	MNT[5]	50 m	Permanent	-	-
	Pente	MNT[5]	50 m	Permanent	-	-
	Exposition	MNT[5]	50 m	Permanent	-	-

Tableau 1.9 : Récapitulatif des indicateurs environnementaux stationnaires et dynamiques disponibles.
Les indicateurs stationnaires correspondent à des couches SIG dont nous avons indiqué la source, la résolution spatiale et la résolution temporelle, qui correspond à l'intervalle de temps considéré pour cartographier les différents indicateurs (Moyenne sur x années). Pour les indicateurs dynamiques, calculés sur les placettes, nous avons indiqué la source des données utilisées et leur résolution temporelle. Dans le cas des variables climatiques, la résolution est annuelle, alors que les valeurs calculées à partir des données environnementales IFN sont des valeurs ponctuelles, correspondant à la date de l'inventaire.
[1] Piedallu et Gégout, 2007, [2] Bénichou et Le Breton, 1987, [3] Piedallu et al, 2011, [4] Croisé et al, 2005 [5] BD ALTI®, IGN, [6] Gégout et al, 2003.

II – ÉTUDES PRÉLIMINAIRES SUR LES POTENTIALITÉS DES DONNÉES IFN

1 INTRODUCTION

Ce chapitre est destiné à présenter deux articles publiés au cours de cette thèse concernant les potentialités des données IFN pour étudier les changements de productivité, et pour ajuster des relations d'auto-éclaircie. Ces deux articles sont des étapes préliminaires nécessaires au développement des approches adoptées dans cette thèse.

Le premier article (Charru *et al.*, 2010) constitue une étude de cas visant à présenter la méthode de mise en évidence de variations historiques de la productivité à partir des données IFN, par une approche de modélisation statistique, pour le hêtre dans le Nord-est de la France. Cette première approche a soulevé des questions importantes et a servi de base à l'élaboration de la stratégie de thèse.

Le deuxième article (Charru *et al.*, 2011) est une contribution inattendue de cette thèse, motivée au départ par le besoin de disposer de droites d'auto-éclaircie pour l'ensemble des espèces, afin de pouvoir calculer les RDI nécessaires au contrôle de la densité dans les modèles de productivité (chapitre I section 1.1.2). L'originalité des résultats obtenus nous a incités à publier l'analyse.

2 ARTICLE 1 : CHANGEMENTS RÉCENTS DE LA PRODUCTIVITÉ FORESTIÈRE : UNE ANALYSE DES DONNÉES DE L'INVENTAIRE FORESTIER NATIONAL POUR LE HÊTRE (FAGUS SYLVATICA L) DANS LE NORD-EST DE LA FRANCE

M. Charru, I. Seynave, F. Morneau, J-D. Bontemps

2.1 Objectifs de l'article

Cet article présente une approche exploratoire de mise en évidence de tendances historiques de la productivité, à partir d'une approche de modélisation statistique basée sur les données IFN. Nous nous sommes intéressés ici au Hêtre dans le Nord-Est de la France, afin de pouvoir comparer les résultats obtenus avec des travaux plus anciens réalisés pour la même espèce dans la même région. **Le premier objectif de l'article est d'évaluer les changements récents de la productivité à l'échelle de la ressource régionale**, pour pallier au manque de travaux visant à étudier les changements de productivité à large échelle (Introduction section 4.2.1). **Le deuxième objectif est de rechercher de possibles interactions entre ces changements et les facteurs de l'environnement**, sous l'hypothèse que les changements observés peuvent varier dans l'espace à cause de facteurs localement limitants (Introduction section 4.2.4).

2.2 Méthodes

L'approche de modélisation adoptée dans cet article est celle qui a été présentée dans le chapitre I (section 1) : nous avons élaboré un modèle d'accroissement en surface terrière des peuplements en fonction de la densité (RDI) du stade de développement (hauteur dominante) et de la fertilité, puis nous avons introduit un effet de la date.

Dans un but exploratoire, nous avons testé deux manières de contrôler la fertilité du site : par un indice de fertilité (approche phytocentrique ; Skovsgaard et Vanclay, 2008) ou pas une sélection de facteurs de l'environnement choisis a priori pour couvrir les besoins énergétiques, hydriques et trophiques de la croissance des arbres : radiations moyennes annuelles, température moyenne de saison de végétation, réserve utile estivale et pH (approche géocentrique, voir chapitre I section 1.1.2.4). Nous voulions ainsi pouvoir comparer un indicateur indirect de fertilité traditionnellement utilisé en foresterie (approche phytocentrique) à une approche plus directe de contrôle de la fertilité par des facteurs de l'environnement (approche géocentrique).

Par ailleurs, pour mettre en évidence une possible variation de la tendance historique avec la fertilité, nous avons testé l'interaction entre l'effet de la date et l'indice de fertilité dans l'approche phytocentrique, et les interactions entre la date et chacun des facteurs environnementaux dans l'approche géocentrique.

2.3 Résultats principaux

Les données IFN sont appropriées pour mettre en évidence des changements de productivité. Toutes les variables peuplement calculées à partir des données IFN ont des ordres de grandeur cohérents, et les effets ajustés dans les modèles sont cohérents avec les effets que les variables sont supposées représenter. Nous avons trouvé que le pouvoir prédictif du modèle était meilleur quand la fertilité était contrôlée par l'indice de fertilité qu'avec les facteurs environnementaux présélectionnés. Cependant cette dernière approche permet une interprétation plus directe des facteurs en cause

Nous avons mis en évidence une augmentation de la productivité de l'ordre de 28% entre 1977 et 1987, suivie d'un léger déclin d'environ 5% entre 1987 et 2004. Ces ordres de grandeur sont cohérents avec ceux reportés dans des travaux précédents pour le Hêtre dans le Nord-Est de la France. Nous avons interprété l'augmentation comme un possible rétablissement après l'épisode de sécheresse de 1976, et le déclin récent par une augmentation du stress hydrique sur cette période, terminée par l'épisode de sécheresse de 2003 qui a fortement affecté les forêts françaises.

Nous n'avons pas trouvé d'interaction multiplicative significative entre l'effet de la date et la fertilité, que cette dernière soit contrôlée par l'indice de fertilité ou par des facteurs environnementaux. Nous avons interprété cette absence d'interaction par le fait que le Nord-Est est une zone très favorable à la croissance du Hêtre, et que les gammes des facteurs environnementaux sont peut-être trop restreintes pour mettre en évidence des limitations locales.

2.4 Perspectives

Cet article a permis de présenter la méthode de mise en évidence d'un changement de productivité à partir d'une approche de modélisation basée sur les données IFN.

Nous avons montré la possibilité de contrôler la fertilité par des facteurs environnementaux. Cependant la méthode de sélection a priori des facteurs n'est pas optimale, car nous avons vu que certains de ces facteurs n'étaient pas significatifs dans le modèles (température moyenne de saison de végétation) et il est possible que nous ayons omis des facteurs ayant un effet important. **La sélection des facteurs déterminant la productivité de chaque espèce dans l'approche autécologique (Chapitre III) permettra de pallier cette lacune par un contrôle approprié de la fertilité, spécifique à chaque espèce.**

Nous n'avons pas tenu compte dans cet article du déséquilibre espace-date inhérent aux données IFN (Chapitre I section 3.1). Cependant pour l'extension de l'étude à l'échelle nationale, ce problème d'échantillonnage n'est pas négligeable, et **nous élaborerons une procédure de ré-échantillonnage des placettes pour rétablir l'équilibre dans le temps des conditions environnementales échantillonnées (Chapitre IV section 2.2)**.

L'interprétation environnementale des tendances n'est basée sur aucune corrélation dans cet article, et nous n'avons fait qu'avancer des hypothèses sur le déterminisme possible des

changements observés. La combinaison de l'approche autécologique (chapitre III) et d'une approche corrélative basée sur l'évolution temporelle des facteurs de l'environnement (Chapitres IV et V) permettra d'approfondir la compréhension des causes environnementales des changements. Par ailleurs l'analyse des variations spatiales des changements de productivité confrontée à une analyse des variations spatiales des facteurs limitant la productivité (chapitre V) permettra d'affiner l'interaction date-fertilité.

2.5 Article 1 *in extenso*

Voir page suivante.

Forest Ecology and Management 260 (2010) 864–874

Contents lists available at ScienceDirect

Forest Ecology and Management

journal homepage: www.elsevier.com/locate/foreco

Recent changes in forest productivity: An analysis of national forest inventory data for common beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France

M. Charru[a,*], I. Seynave[b], F. Morneau[c], J.-D. Bontemps[a]

[a] AgroParisTech, ENGREF, UMR 1092, Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB), 14 rue Girardet, 54000 Nancy, France
[b] INRA, Centre de Nancy, UMR 1092, Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB), 54280 Champenoux, France
[c] Inventaire Forestier National (IFN), Direction Technique, Château des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

ARTICLE INFO

Article history:
Received 17 March 2010
Received in revised form 11 May 2010
Accepted 3 June 2010

Keywords:
National forest inventory
Forest resource
Growth trends
Basal area increment
Statistical modelling
Fagus sylvatica

ABSTRACT

Changes in forest growth have been found in European forests and worldwide. However most observations have been derived from samples of restricted size, whose representativeness at a regional forest scale is questionable. National forest inventories provide an interesting perspective for both regional scale assessment of these trends and the investigation of their variations over environmental gradients, but have been little used.

The aim of our work was to carry out an exploratory modelling analysis of productivity changes, based on the French national forest inventory data. The objectives were: (i) to assess recent trends in forest productivity and to investigate a possible recent decline as found in previous studies; and (ii) to investigate trend variations relative to site fertility factors. We focused on pure and even-aged stands of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France, already documented from previous studies based on retrospective data.

The dataset consisted of 925 temporary plots inventoried between 1979 and 2007. We developed two regression models of stand basal area increment (*BAI*) against stand developmental stage (dominant height), site fertility (site index in the *SI* model, environmental indicators in the *EI* model) and stand density (relative density index). The effect of calendar date was tested in order to investigate possible historical trends. Site fertility–date interactions were also tested to investigate the site-dependence of trends.

The fitted models showed a high goodness of fit (adj. R^2 over 0.69). We showed an increase in stand *BAI* of 27.8% between 1977 and 1987, (10.4% between 1979 and 1987). Stand *BAI* then decreased by approximately 5% between 1987 and 2004. We thus confirmed the hypothesis of a recent decline in common beech vitality in its temperate range. The chronologies clearly depicted the effect of severe drought events (1976 and 2003), pointing out the predominant role of water availability in the changes observed. No significant site-dependence of the trend was identified.

© 2010 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Positive growth trends have been reported for the European forests and in other parts of the world (Spiecker et al., 1996; Boisvenue and Running, 2006). However, most of these studies have focused on restricted areas, and the lack of homogeneity in data has prevented an integrated assessment of these trends (Spiecker, 1999). In addition, the role of environmental changes in these trends has not been clearly determined (Hyvönen et al., 2007; Kahle et al., 2008). Whereas some environmental factors vary for global or regional scales (atmospheric CO_2, temperatures), others depend on topography (precipitation, atmospheric pollution) and soil properties (water and soil nutrients; Egli and Körner, 1997; Nellemann and Thomsen, 2001). Historical trends are therefore likely to show spatial variability. However, due to the lack of data covering broad ecological gradients (Spiecker, 1999), the issue has remained poorly covered (Nellemann and Thomsen, 2001).

Three sources of data have been used in previous forest growth studies: retrospective data, growth and yield plot networks and national forest inventories (Spiecker, 1999). These data sources vary in their representativeness of forest scales, their accuracy and the time period covered (Spiecker, 1999). Although retrospective data allow growth patterns to be followed over long periods (Becker, 1989; Bontemps et al., 2009), their greater cost restricts the

* Corresponding author at: UMR 1092, INRA/AgroParisTech, LERFoB, Equipe Ecologie Forestière, 14 rue Girardet, CS 4216, 54000 Nancy, France.
Tel.: +33 3 83 39 68 00; fax: +33 3 83 39 68 78.
E-mail addresses: marie.charru@gmail.com (M. Charru), seynave@nancy.inra.fr (I. Seynave), francois.morneau@ifn.fr (F. Morneau), jean-daniel.bontemps@engref.agroparistech.fr (J.-D. Bontemps).

0378-1127/$ – see front matter © 2010 Elsevier B.V. All rights reserved.
doi:10.1016/j.foreco.2010.06.005

number of plots which can be used, which in turn makes it difficult to obtain spatially representative sampling schemes (Bontemps et al., 2009). Furthermore, in dendrochronological studies, the relevance of radial growth as a proxy for productivity can be questioned owing to its dependence on stand density (Spiecker, 1999). Growth and yield plot networks allow the documentation of whole stand dynamics, resulting in a more direct picture of productivity and its influencial factors (Pretzsch, 1996; Dhôte and Hervé, 2000). However, even these often lack replications, leading to insufficient sampling relative to spatial location and environmental gradients (Dhôte and Hervé, 2000). National forest inventory (NFI) data provide a systematic and regularly updated overview of a country's forested area. Consequently, they are statistically representative of the variability in forest types and environmental gradients, and can be used for detecting historical trends and their environmental control (Elfving and Tegnhammar, 1996; Gschwantner, 2006). As a further advantage, NFI data sample stand-scale indicators.

NFI data have been used to explore productivity changes (Arovaara et al., 1984; Hasenauer et al., 1999; Elfving and Tegnhammar, 1996). However, they were often only used for exploratory assessments and very few studies released growth chronologies (Elfving and Tegnhammar, 1996; Gschwantner, 2006). In France, NFI data were only used for assessing growth trends in mountains, based on a comparison of aggregated forest descriptors over administrative areas (Houllier et al., 1995). Possible reasons lie in the recent character of NFIs in Europe (Spiecker, 1999), in methodological changes over time that challenge the comparison of successive inventories (Elfving and Tegnhammar, 1996), and in the lack of data precision, due to the fact that they were not initially gathered for research purposes (Seynave et al., 2005). An assessment of their reliability is therefore needed.

The first objective of this study was to carry out an exploratory modelling analysis of the French NFI data in order to assess overall stand productivity changes at the regional forest scale, thus avoiding local effects due to forest history/management. We focused on even-aged stands of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France because previous assessments, based on alternative data sources, are available and hence permit a comparison. In this area, Badeau et al. (1996) have shown an increase of +120% in beech radial growth between 1860 and 1992 by a dendrochronological approach. A more recent stem analysis approach (Bontemps et al., 2009) reported a similar pattern in the dominant height growth rate but of half the magnitude. Furthermore, recent growth declines were reported from retrospective data (Bontemps et al., 2009, 2010). Declines in beech vitality have also been found in Mediterranean environments (Jump et al., 2006; Piovesan et al., 2008) and have been hypothesized to be general true throughout European forests. A related objective was, therefore, to test whether such a decline can be shown at regional scale in a temperate area. A second objective of this study was to investigate the site-dependence of productivity changes, and uncover potential limitations due to water (Jump et al., 2006) or nutrient (Kahle et al., 2008; Solberg et al., 2009) availability.

The French NFI is based on a network of temporary plots, hence height increments are not measured. The stand basal area increment over a 5-year period (*BAI*) was thus selected as an indicator of forest productivity. Data from five successive inventories (1979–1988, 1988–2002, 2005, 2006, 2007) were used. Recent historical growth trends were estimated from a statistical modelling approach aimed at controlling the effects of site fertility, stand developmental stage and stand stocking. Site fertility was represented both by the traditional site index (Skovsgaard and Vanclay, 2008) and a set of environmental indicators. Interactions between growth trends and site fertility indicators were investigated.

2. Materials

2.1. The French NFI data

From 1976 to 2004, the NFI method consisted of a systematic grid sampling (1 km × 1 km) in each '*département*' administrative unit (average area of 590,000 ha, hereafter a.u.), and repeated approximately every 12 years (Inventaire Forestier National, 1985; Robert et al., 2010). About 100,000 temporary forest plots were measured over each inventory cycle (with around 1200 forest plots in each a.u.). The systematic sampling design in space ensures that permanent environmental conditions are well balanced with calendar date for a given a.u. In north-eastern France, depending on the a.u., 2–3 cycles are available over the period 1976–2004. However, in this area, only 2 a.u. were inventoried during the first cycle (1976–1978). They were discarded, and only the cycles 2 (1979–1988) and 3 (1988–2002) were used. In 2004, the sampling design was changed in order to cover the whole forested area each year (new method of inventory, hereafter NM). It is now based on a systematic grid of 10 km × 10 km, which is moved 2 km each year thereby ensuring a 1-km coverage every 10 years (2 km coverage in 5 years). From 2005 to 2007, three fractions are available with approximately 7000 forest plots each year (Robert et al., 2010).

Three kinds of data are collected on NFI plots: stand and tree characteristics, and environmental data (topography, soil characteristics and floristic survey; Robert et al., 2010). These data are all collected on concentric circle plots (Fig. 1). Stand characteristics and topography data are assessed in a 25-m radius plot, floristic survey in a 15-m radius subplot and soil characteristics are assessed from a pit dug near the centre of the plot. Tree characteristics are inventoried exhaustively over a countable threshold at a diameter at breast height (*dbh*) of 7.5 cm, in 3 concentric subplots of radii 6, 9 and 15 m, used to measure small (*dbh* from 7.5 to 22.4 cm), medium (*dbh* from 22.5 to 37.4 cm), and large trees (*dbh* over 37.5 cm), respectively. A relative area weight is attributed to each tree depending on its inventory subplot, in order to obtain a per ha quantities. Variables measured on each countable tree include *dbh* and/or *cbh* (accuracy of 1 cm), bark thickness (*BT*; accuracy of 1 mm) measured at breast height, total tree height (*H*; accuracy of 10 cm), measured with a pole or a dendrometer depending on tree size, tree status (high forest tree, dominant or dominated; coppice tree, with or without light access; pollard; dead tree; cut tree from high forest or coppice), and 5-year radial increment under bark (ri_5; accuracy of 1 mm) read in the field from increment cores sampled at breast height using a ruler graduated every 0.5 mm and a magnifying glass graduated every 0.1 mm. In the ri_5, the ring corresponding to the year of inventory is most often partial and is not taken into account. Measurements of the stump circumference at 10 cm above ground level (C_s; accuracy of 1 cm) on all trees allow estimating *dbh* for cut trees using a simple regression. Damaged or cut trees are inven-

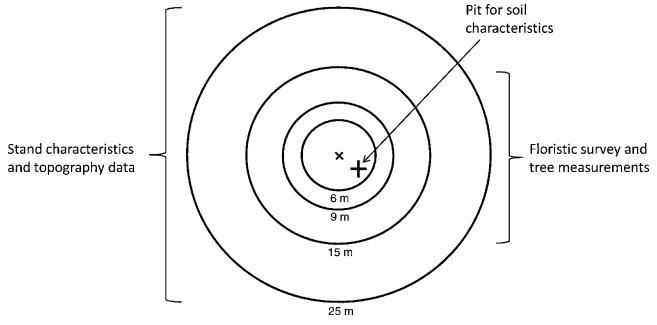


Fig. 1. Design of the NFI sampling plots.

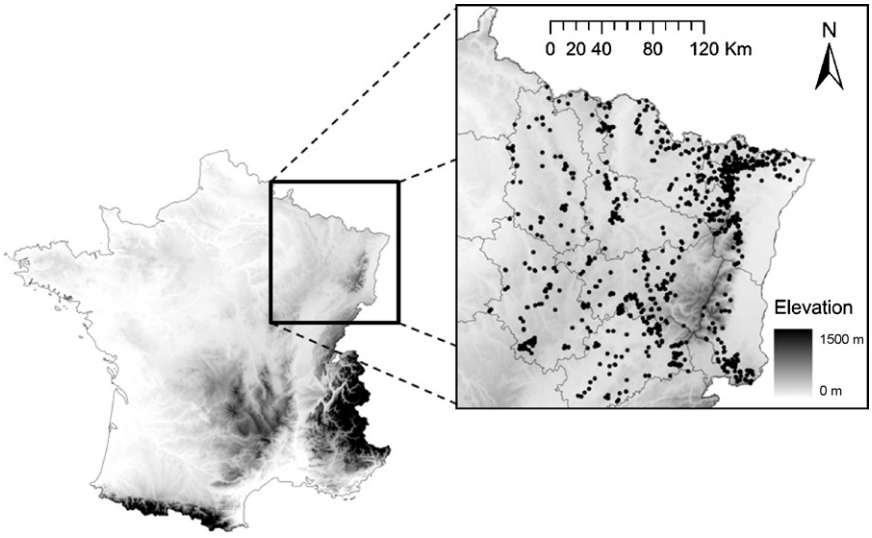


Fig. 2. Map of the NFI beech plots selected over the study area.

toried when the time elapsed since the event (*te*) does not exceed five years (to which case it is documented).

2.2. Plot selection

Selection criteria were applied to target pure and even-aged productive stands of common beech (*F. sylvatica* L.), growing in plains or hills in north-eastern France. The study area encompassed 8 a.u. covering about 4,700,000 ha (Fig. 2). *Stand context and structure*: stands located at an elevation below 800 m a.s.l. or on a slope below 45% were considered. Stand pureness was ensured by selecting plots where beech represented over 70% of the stand basal area. Even-aged stands were selected according to the NFI forest structure variable. Furthermore, we used the tree-status variable to discard plots that did not correspond to regular stands (presence of coppice, pollard or singular trees). Stand establishment was ensured through a minimum total cover of 50% of plot area (40% for data from the new method). We discarded plots where stand age was greater than 170 years (average harvesting age; Office National des Forêts, 2005). As age and topography data were available simultaneously for only 40% of the plots in the old method, a complete screening was not possible for these criteria. *Land use and stand dynamics*: we targeted plots (i) that were historically forested, and that did not ensue from agricultural land; and (ii) where no change in species was carried out within the last 40 years. Because of the NFI countable threshold on *dbh*, tree inventory cannot be exhaustive in a fraction of young stand plots. To avoid plots where the estimate of a total stand *BAI* may suffer underestimation, we discarded plots of a mean quadratic diameter (D_g) below 10 cm. We also excluded plots of a density of regeneration (trees not inventoried) above 500 trees/ha.

2.3. Sampling of stand variables

2.3.1. BAI

The total stand *BAI* was computed in two steps. Individual tree basal area increment under bark (*bai*) was first calculated for living trees, according to the following formula:

$$bai = \frac{\pi}{4}[(dbh - 2BT)^2 - (dbh - 2BT - 2ri_5)^2] \quad (1)$$

where *bai* is in m^2/5-years.

In a second step we reconstituted the individual radial increment for 'lost' trees (dead, cut or damaged within five years preceding inventory), from that reconstituted for living trees. It was calculated as the plot mean quadratic increment (which allows an unbiased reconstitution of a basal area increment) weighted by: (i) a relative social status index defined as the ratio between individual *dbh* and plot mean quadratic diameter (Dhôte, 1999); and (ii) the temporal fraction of the 5-year period preceding inventory (*te*/5), during which lost trees were estimated to have grown (Inventaire Forestier National, 1994). For cut trees, the circumference at breast height (*cbh*) was estimated from a species-specific cbh/C_s simple regression model based on the living trees of the whole dataset. Details of the individual *bai* calculation are provided in the Appendix. The stand level *BAI* was calculated as the sum of the individual *bai*, further weighted by their relative area weight in order to obtain a per ha value. It corresponds to a gross increment in basal area (m^2/ha/5-years) above the countable threshold of 7.5 cm.

2.3.2. Dominant height

Stand developmental stage was represented by dominant height (H_0) for two reasons: (i) while H_0 can be calculated for all plots, only 30% of the plots selected were provided with age measurements; (ii) H_0 is a standard reference for developmental stage in growth and yield theory (Skovsgaard and Vanclay, 2008). H_0 was sampled as the average of the measured total heights of the $n \times 100$ biggest trees at breast height on a plot of $n \times 100\,m^2$ units (Pierrat et al., 1995). The number of trees used in dominant height calculation varied from 1 to 6, depending on the subplot they belonged to (Seynave et al., 2005). The dominant height was then corrected in order to correspond to the midpoint year of the 5-year increment, rather than the last year, using the site curve model of Bontemps et al. (2009) for north-eastern France. The correction was minor, as the original dominant height was diminished by 59 cm on average, while the standard deviation of dominant height over the dataset remained around 6.4 m.

2.3.3. Site fertility

Site fertility was assessed in two ways. First, we considered site index (*SI*) of stands as the traditional indicator of site fertility in forestry (Skovsgaard and Vanclay, 2008; *SI* approach). *SI* was defined as the dominant height at an age of 100 years. Second, in order to obtain a more direct control of environmental conditions, we used a set of exogenous environmental indicators to control site fertility, in an 'environmental indicator' (or *EI*) approach.

Table 1
Repartition of the selected plots by a.u. and inventory cycle for the *SI* and *EI* samples, respectively used in the *SI* and *EI* approaches.

a.u.	Cycle 2 (1980–1989)		Cycle 3 (1989–2003)		NM (2005–2007)	
	SI	*EI*	*SI*	*EI*	*SI*	*EI*
Haute-Marne	35	58	26	26	14	14
Meurthe et Moselle	20	0	71	71	9	9
Meuse	20	0	55	55	17	17
Moselle	20	111	103	103	10	10
Bas-Rhin	122	125	68	68	15	15
Haut-Rhin	55	56	22	22	4	4
Haute-Saône	19	65	57	57	14	14
Vosges	30	0	100	100	19	19
Total	321	415	502	502	102	102

NM = new method of inventory.

2.3.3.1. SI approach. When age was available in addition to H_0, *SI* was calculated using the height model of Bontemps et al. (2009). When age was not available, *SI* was estimated from the *SI* – environment regression model of Seynave et al. (2008). This model was developed from the same height model and was based on NFI plot environmental indicators, making these two *SI* predictions compatible. Plots where *SI* could not be estimated with one of these methods were discarded from the corresponding *SI* sample.

2.3.3.2. EI approach. The environmental indicators were selected to cover the main factors of forest productivity (nutrition, energy and water resources; Pretzsch, 2009) and were calculated from NFI environmental data or from GIS maps. Because NFI plot coordinates are provided at a 1 km resolution to protect the privacy of landowners, GIS indicators were extracted as averages in a 1 km circular neighbourhood.

Soil *pH* was used to account for soil nutritional status (Schoenholtz et al., 2000). It was bio-indicated locally from the vegetation surveys carried out in the NFI plots (Gégout et al., 2003). When no floristic survey was available (24.4% of the plots, mainly in cycle 2), a value of *pH* was extracted from the French bio-indicated soil *pH* map at a 1 km^2 resolution (http://www.ifn.fr/spip/spip.php?rubrique182&rub=cat).

Energy resources were measured by annual solar radiation per unit area (rad_{an}; Pretzsch, 2009, pp. 89–99) and the mean temperature of the growing season taken as April–September for beech (Tm_{49}; Lebourgeois et al., 2005). Annual solar radiation (MJ/cm^2) was calculated using spatial predictions of the Helios model (Piedallu and Gégout, 2007). Mean monthly temperature (°C) for the period 1961–1990 was extracted from the AURELHY map at a 1 km^2 resolution (Bénichou and Le Breton, 1987).

Water availability was described by mean soil water content at a 1 m depth (Bergès and Balandier, 2010) from June to August (SWC_{68}). Monthly *SWC* was calculated according to the principles of Granier et al. (1999) from monthly precipitation (AURELHY map), potential evapo-transpiration (calculated according to Turc's formula; Turc, 1961), and maximal soil water content (SWC_m) calculated from NFI soil texture, depth and stone content data (Baize and Jabiol, 1995). When soil data were not available (19% of the plots, mainly in cycle 2), values of SWC_m were extracted from a GIS map at a 1 km^2 resolution, interpolated from SWC_m estimates over the NFI database (Piedallu, Pers. Comm.).

Samples where site index (*SI* sample) or environmental indicators (*EI* sample) were available differed slightly. Environmental data or geographic coordinates were missing for 70 plots from the second NFI cycle. In addition, *SI* estimation was impossible for 164 plots (Table 1). Consequently, the time period covered in the two samples was different, as the midpoint years, 1977 and 1978, were not represented in the *EI* sample. The effect of this difference was tested on a subsample of the *SI* sample (denoted *SI* subsample) excluding the midpoint years 1977 and 1978.

2.3.4. Stand stocking

Stand stocking was measured by the Relative Density Index (*RDI*), derived from the self-thinning rule (Reineke, 1933). Based on tree counts and their relative area weights, and exhaustive diameter inventory, we computed the mean quadratic diameter and number of trees per ha, and derived *RDI* from the self-thinning equation for common beech in France (Le Goff and Ottorini, 1999).

2.3.5. Date

Each increment was dated according to the midpoint year of the 5-year increment period (*date*).

2.4. Final samples

Plots with singular values of *RDI* (<0.1) and *SI* (*SI* < 5 m) were further rejected. The final samples consisted of 925 (*SI* sample), 855 (*SI* subsample) and 1019 (*EI* sample) beech plots in north-eastern France. Their distribution is summarised in Table 1. In all samples, each a.u. was provided with one or two cycles of the old method (cycle 2: 1979–1988 and cycle 3: 1988–2002), and three fractions of the new method (NM: 2005–2007). In the final samples, 25% and 32% of the plots could not be screened for age and topography criteria, for the *SI* and *EI* samples, respectively.

3. Modelling approach

3.1. Modelling framework

Stand *BAI* was predicted as a multiplicative potential-modifier function (Leary and Holdaway, 1979; Wykoff, 1990) of dominant height (H_0), site fertility (*SF*), and stocking (*RDI*). The formulation was extended to the change in *BAI* over time, introduced as a modifier function of calendar date, leading to the following model:

$$BAI = f_1(H_0) f_2(SF) f_3(RDI) f_4(date) \varepsilon \quad (2)$$

where f_1 to f_4 correspond to potential transformations of the initial variables and ε is an error term.

Eq. (2) was log-transformed to ensure homogeneity of the residual variance and linearise the relationship:

$$\ln(BAI) = g_1(H_0) + g_2(SF) + g_3(RDI) + g_4(date) + \varepsilon \quad (3)$$

where g_1 to g_4 correspond to the log-transformed functions f_1 to f_4.

In the *SI* approach, *SF* was represented by the single variable *SI*. In the *EI* approach, *SI* was replaced by the set of environmental indicators:

$$\ln(BAI) = g_1(H_0) + \sum_{k=1:4} g_{2k}(EI_k) + g_3(RDI) + g_4(date) + \varepsilon \quad (4)$$

where the $g_{2k}(EI_k)$ stand for transformations of the environmental indicators EI_k (potentially Tm_{49}, *pH*, SWC_{68} and rad_{an}).

Table 2
Descriptive statistics for stand and environmental variables for the *SI* and *EI* samples, respectively used in the *SI* and *EI* approaches.

	Mean		5% quantile		95% quantile		Std. Dev.	
	SI	*EI*	*SI*	*EI*	*SI*	*EI*	*SI*	*EI*
BAI (m^2/ha/5-years)	3.7	3.8	1.3	1.3	7.8	7.9	2.1	2.1
H_0 (m)	25.3	25.7	14.1	14.1	35.6	35.9	6.5	6.6
RDI	0.6	0.6	0.3	0.3	1.0	1.0	0.2	0.2
SI (m)	30.4	30.5	22.1	22.5	37.6	37.7	4.6	4.5
pH (*pH* units)		5.1		3.2		6.9		1.2
Tm_{49} (°C)		14.2		13.6		15.1		0.5
SWC_{68} (mm)		114.2		20.1		288.5		87.2
rad_{an} (MJ/cm^2)		412.3		398.1		428.0		10.0

The models were fitted using linear regression based on an ordinary least square criterion, using the *lm* procedure of the R software (R Development Core Team, 2008). A gaussian distribution for the error term was assumed. The explanatory variables were introduced one after another, testing successive linear transformations. At each step, the contribution of the added variable to the variation of ln(*BAI*) was tested using a *F*-test of comparison of nested models. Adjusted R^2 values were also compared. Plots of residuals versus variables were used to check for abnormal curvatures while testing the effects of variables. The significance of parameters was evaluated from regression *t*-tests ($p < 0.05$). We first developed the model with the *SI* approach. We then replaced *SI* by environmental indicators using the same procedure, while other effects were maintained in their initial formulation.

3.2. Introduction of calendar date

We introduced the effect of calendar date once the effects of site fertility, developmental stage and stocking were correctly accounted for in both models. Date was re-parameterized as $t = date - date_{ref}$, where $date_{ref}$ is a reference date for trend estimation (Bontemps et al., 2009), taken as 1985. The effect of calendar date was expressed in three forms: (i) a linear function of *t*; (ii) a quadratic function of *t*, to test for saturation/acceleration patterns; and (iii) a third order polynomial function of *t* to detect possible fluctuations. In the log-transformed model, the effects of calendar date had the following forms:

$$g_{41}(t) = \ln(1 + \alpha t) \quad (5)$$

$$g_{42}(t) = \ln(1 + \alpha t + \beta t^2) \quad (6)$$

$$g_{43}(t) = \ln(1 + \alpha t + \beta t^2 + \gamma t^3) \quad \text{where} \quad g_4\ (date_{ref}) = 0 \quad (7)$$

These models were fitted by non-linear regression based on an ordinary least square criterion, using the *nls* procedure of the R software (R Development Core Team, 2008). The successive date effects were compared using the *F*-test and the adjusted R^2 values.

Logarithmic models were back-transformed to the original formulation, correcting the prediction from the log-transformation bias (Draper and Smith, 1998). We calculated the partial residuals corresponding to the effect of calendar date from the models (3) and (4), in order to superimpose them onto the fitted effect of date (see Section 4.3), as follows:

$$PR_t = \frac{BAI_{obs}}{\exp[g_1(H_0) + g_2(SF) + g_3(RDI) + \sigma^2/2]} \quad (8)$$

where PR_t corresponds to the partial residuals related to the date effect, BAI_{obs} is observed *BAI* and σ^2 is the residual variance of models (3) and (4).

In order to test the effect of the difference in time periods covered in the *SI* and *EI* samples on the trends, the *SI* approach model was fitted on the *SI* subsample.

3.3. Introduction of site–date interactions

The possible site-dependence of the trends was tested by introducing a multiplicative *SI*–date interaction in the non-linear model:

$$g(t, SI) = \ln(1 + \alpha t + \beta t^2 + \gamma t^3 + \delta SI\, t + \eta SI\, t^2 + \varphi SI\, t^3) \quad (9)$$

The effect of calendar date was thus split into an average term, and a *SI*-dependent term. The replacement of *SI* by environmental indicators led to the testing of as many interactions as environmental indicators introduced in the initial model. Each of them was introduced in the model separately, and the degree of the interaction was increased by steps.

4. Results

4.1. Data exploration

Explanatory variables calculated on each plot showed broad distributions (Table 2) consistent with the wide range of conditions considered. The mean and margins of the distributions revealed sound orders of magnitude. No imbalance was found between the *SI* and *EI* samples (Table 2). Correlations between the explanatory variables were low (Table 3), as recommended for multiple regression models (Draper and Smith, 1998). The shape of relationships between ln(*BAI*) and explanatory variables (Fig. 3) showed consistency: ln(*BAI*) increased quite linearly with *SI*, whereas the positive effect of *RDI* suggested a saturation at high densities. Dominant

Table 3
Pearson correlation coefficients for ln(*BAI*) and the explanatory variables.

	ln(*BAI*)	H_0	*RDI*	*SI*	Tm_{49}	SWC_{68}	*pH*	rad_{an}
H_0	−0.35							
RDI	0.61	0.10						
SI	0.38	0.07	0.16					
Tm_{49}	NS	0.10	−0.07	0.10				
SWC_{68}	0.07	NS	NS	0.17	0.07			
pH	−0.09	−0.11	−0.20	−0.12	−0.06	−0.12		
rad_{an}	−0.11	NS	−0.09	−0.19	0.08	0.32	NS	
t	−0.10	NS	−0.09	NS	NS	NS	NS	NS

Correlation coefficients are indicated when the correlation is significant ($p < 0.05$), otherwise NS (non-significant).

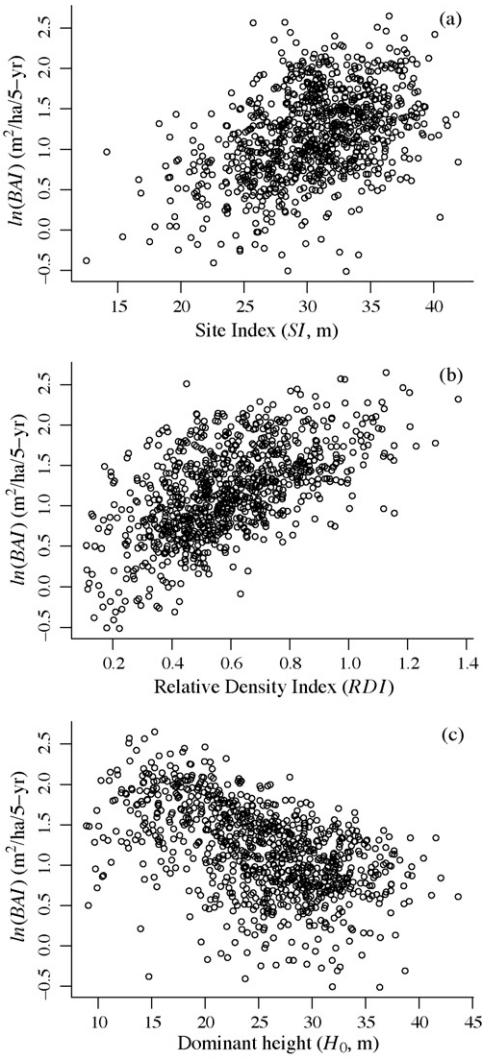


Fig. 3. Relationships between ln(*BAI*) and explanatory variables. (a) Site Index (*SI*), (b) Relative Density Index (*RDI*) and (c) Dominant height (H_0). The dataset corresponds to the *SI* sample.

height had a general negative effect on ln(*BAI*), but an optimum was observed for young stands.

4.2. Model elaboration

4.2.1. SI approach

The contribution of *RDI*, *SI* and H_0 to the variation of ln(*BAI*) was significant. Following data exploration, variables were transformed and progressively combined. The following linear formulation was selected:

$$\ln(BAI) = a + b\,SI + c\ln(RDI) + d\ln(H_0) + e\left(\frac{1}{H_0}\right) + \varepsilon \quad (10)$$

The parameters were all significant and the adjusted R^2 amounted to 78% (Table 4).

Residuals of the latter model (Eq. (10)) plotted over calendar date revealed an increase between 1977 and 1985, followed by a decrease until 1995 and a stagnation until a slight drop between 2003 and 2004 (not presented). The effects of calendar date were introduced successively (Eq. (5)–(7)). The main modelling steps and parameter estimates are summarised in Table 4. The introduction of a linear date effect (Eq. (5)) was not significant ($p < 0.1$). The model was improved slightly but significantly by introducing the quadratic function of t (Eq. (6), $p < 0.001$, adj. R^2 increased by 0.7%) as well as the third order polynomial effect (Eq. (7), $p < 0.001$, adj. R^2 increased by 0.3%). This latter model was retained (adj. R^2 = 79%).

This model was also adjusted on the *SI* subsample. The third order polynomial trend was significant ($p < 0.05$) and the adjusted R^2 amounted to 80%.

The interaction between the third order date effect and *SI* was not significant on the *SI* sample, whatever the degree of the interaction ($p = 0.17$ for first order, 0.11 for second order and 0.21 for third order). However, the sign of the interaction was positive.

4.2.2. EI approach

All environmental indicators were significant except Tm_{49} ($p = 0.24$). The parameterized *EI* model had the following form:

$$\ln(BAI) = a + b_1 SWC_{68} + b_2 pH + b_3 pH^2 + b_4 rad_{an} + c\ln(RDI) + d\ln(H_0) + e\left(\frac{1}{H_0}\right) + \varepsilon \quad (11)$$

A positive effect of SWC_{68}, and a quadratic effect of *pH* with an optimum around 5 *pH* units were found (Table 4). Annual radiation had a negative effect. The adjusted R^2 amounted to 68.6% and was by 9.4% lower than in the *SI* approach. Residuals of the latter model (Eq.

Table 4
Parameter estimates and related statistics for the *SI* and *EI* models with the different effects of calendar date.

	SI approach				*EI* approach		
Date effect	None	Eq. (5)	Eq. (6)	Eq. (7)	None	Eq. (5)	Eq. (6)
Intercept	6.16	6.31	6.81	6.96 ± *1.21*	8.12	8.12	8.13 ± *1.74*
SI (m) (×10²)	4.48	4.48	4.47	4.52 ± *0.37*			
SWC_{68} (mm) (×10⁴)					5.69	5.66	5.25 ± *2.47*
pH (*pH* units) (×10)					4.88	4.90	5.15 ± *1.66*
pH (*pH* units²) (×10²)					−4.74	−4.75	−5.00 ± *1.63*
rad_{an} (MJ/cm²) (×10³)					−5.82	−5.82	−5.91 ± *2.06*
RDI (×10)	7.71	7.72	7.58	7.61 ± *0.43*	8.41	8.41	8.33 ± *0.51*
ln(H_0) (m)	−1.69	−1.73	−1.85	−1.89 ± *0.30*	−1.56	−1.56	−1.56 ± *0.35*
$1/H_0$ (m⁻¹)	−11.73	−12.51	−14.41	−15.01 ± *6.14*	−7.71	−7.76	−7.80 ± *7.15*
t (years) (×10²)		0.23	1.19	0.74 ± *0.44*		0.04	0.69 ± *0.50*
t^2 (years²) (×10⁴)			−7.81	−18.09 ± *6.20*			−5.24 ± *3.40*
t^3 (years³) (×10⁶)				69.80 ± *38.5*			
RSE (ln(m²/ha/5-years))	0.260	0.260	0.255	0.254	0.311	0.312	0.310
Adj. R^2	0.780	0.780	0.787	0.790	0.686	0.685	0.688
F-test *p*-value		0.07	$<10^{-7}$	$<10^{-3}$		0.77	$<10^{-2}$

Numbers in italics correspond to the 95% bilateral confidence intervals for the parameters of the final models. *F*-tests were performed between the successive models of nested date effects.

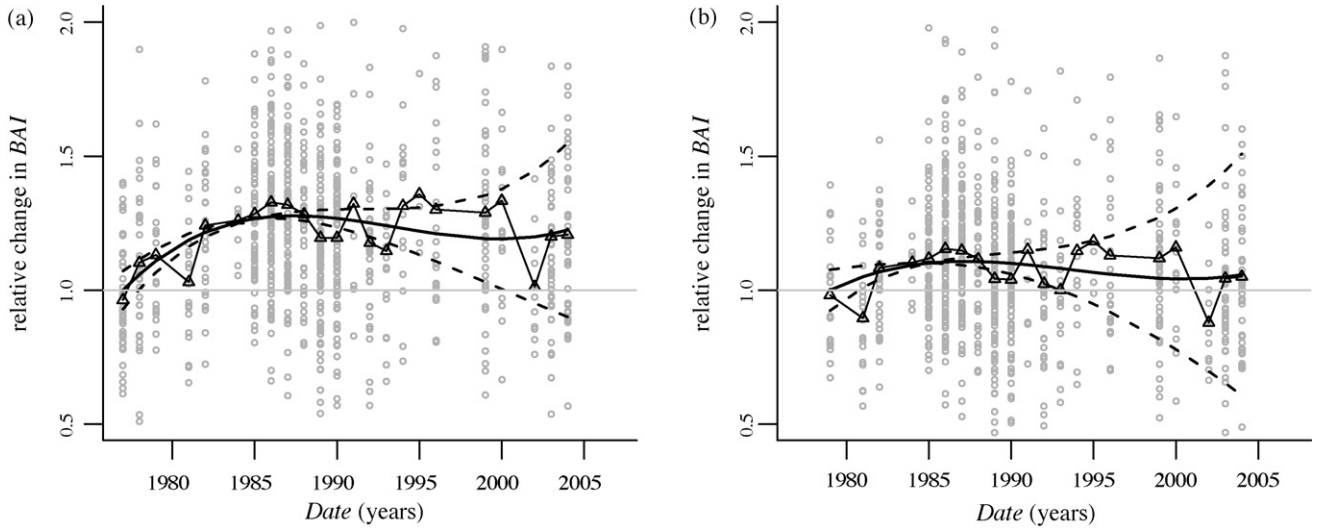


Fig. 4. Mean historical trend in common beech *BAI* in north-eastern France from the *SI* approach (a) on the *SI* sample (reference date: 1977) and (b) on the *SI* subsample (reference date: 1979). Dotted lines represent 95% bilateral confidence intervals related to the mean trend (plain line). Dots correspond to partial residuals related to the effect of calendar date (PR_t). Triangles correspond to the annual means of PR_t.

(11)) plotted over calendar date did not reveal any obvious trend, but suggested a slight increase between 1979 and 1985, followed by a decrease until 1995, and another decrease between 2003 and 2004 (not presented).

The introduction of a linear effect of calendar date was not significant ($p = 0.77$). The quadratic effect was significant ($p < 0.01$; Table 4). Contrary to the *SI* approach model, the third order effect was not significant and we retained the quadratic date effect (adj. $R^2 = 68.8\%$).

We tested an interaction between the second order date effect and each of the environmental variables introduced in the model. None of the interactions were significant. However the following tendencies were detected: the interaction was negative with *pH* ($p = 0.07$), and positive with SWC_{68} ($p = 0.17$).

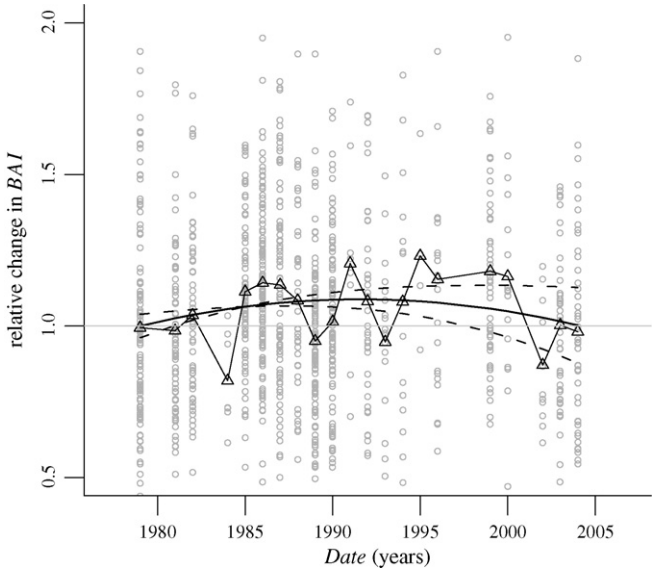


Fig. 5. Mean historical trend in common beech *BAI* in north-eastern France from the *EI* approach (reference date: 1979).
Dotted lines represent 95% bilateral confidence intervals of the mean estimated trend (plain line). Dots correspond to partial residuals related to the effect of calendar date (PR_t). Triangles correspond to the annual means of PR_t.

4.3. Trends observed

Fig. 4a displays the third order polynomial trend and the partial residuals related to the date effect from the *SI* approach on the *SI* sample, plotted over calendar date. Over the period 1977–2004, the *BAI* of beech stands increased by 22.5% in north-eastern France. The change mainly occurred before 1985 (+26.7%) and reached an optimum in 1987 (+27.8%), before decreasing until 2000 (−8.7%) and rose slightly again to reach an overall decrease of −5.3% between 1987 and 2004. Annual means of 5-year *BAI* suggested a drop in productivity in 1988–1989. A new rise was observed in the second half of the 1990s, until a sharp decline in 2002.

Since initial observed *BAI* ranged from 1.59 to 6.45 m^2/ha/5-year over the sample (5% and 95% quantiles of *BAI* distribution between 1977 and 1979, respectively), the actual productivity gain in 2004 thus ranged from 0.36 to 1.45 m^2/ha/5-year, relative to the period 1977–1979.

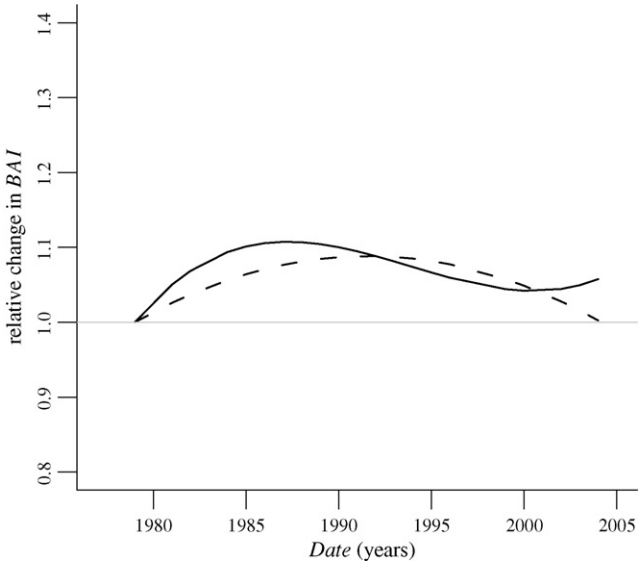


Fig. 6. Comparison of the *BAI* trends fitted with the *SI* approach (*SI* subsample; plain line), and the *EI* approach (*EI* sample; dashed line). Reference date: 1979.

The trend fitted with the same model on the *SI* subsample is represented in Fig. 4b. It depicts a *BAI* increase of +10.4% between 1979 and 1987, followed by a decline of −4.9% to reach the final level of +5.8% in 2004.

The trend fitted with the *EI* approach model showed an increase from 1979 to 1992 (+8.82%), followed by a decrease until 2004 to its original level (Fig. 5). The comparison of the trends fitted with the *SI* approach on the *SI* subsample, and the *EI* approach revealed compatible orders of magnitude (Fig. 6).

5. Discussion

5.1. Reliability of NFI data

The French NFI data have been used in a preliminary approach to investigate stock and growth trends in the French mountains (Houllier et al., 1995) but never to build stand growth models with a control of productivity determinants. Consequently, an assessment of the suitability of these data for such purposes was needed. We thus discuss difficulties concerning the evolution of the NFI methods over time, the inventory plots design and measurement uncertainty.

The sampling design was changed in 2004 in order to cover the forested area each year, rather than around every 12 years. However, the design of sampling plots (concentric circle plots), the countable threshold of 7.5 cm, the field dendrometric measurements (e.g. *cbh*, *dbh*, *H*, ri_5, *BT*) and the floristic survey were not changed, which guarantees comparability of the results. Yet, some variables we used for plot selection were redefined, but it was no big issue to find equivalences between the two methods. For example, the absolute total cover of the stand was formerly coded in 5 classes (10–19%; 20–24%; 25–49%; 50–74%; >75%). This variable was redefined in the new method as a "ground cover" variable. While we selected plots where the total cover was above 50% in the first method, we used the modality "closed forest" corresponding to an absolute total cover above 40% in the new one, which is not likely to affect the results.

The design of sampling plots (concentric circle plots of small area), is likely to induce edge effects in the sampled stand variables (Guero and Houllier, 1990) and plots might not be locally representative of the stand. Salas Gonzalez et al. (1993) found a high variability in the estimation of the stand density and basal area in young stands, where the inventory only relies on the smaller subplot (radius = 6 m). The variability in estimates was shown to decline in older stands due to sampling in subplots of higher area. As we discarded young stands that were too close to the countable threshold, the uncertainty might be limited in our study. Nevertheless, very little information is available regarding the sensitivity of stand variable estimation to the plot design. We also detected stand variable estimates subject to sampling noise (e.g. *RDI* values up to 1.4 in our sample, Fig. 3). However, the use of systematic sampling designs in the NFI grants an absence of systematic bias in these estimates and in their mean relationships at the regional scale. The use of a high number of plots is thus decisive.

As the 5-year radial increments are measured in the field, the uncertainty due to the difficulties when facing false, missing or small rings is probably not negligible. Some variables such as forest structure, cover and tree status also result from a subjective estimation (Houllier et al., 1995; Elfving and Tegnhammar, 1996). An assessment of uncertainty in French NFI measurements is currently in process.

In spite of the difficulties mentioned above, we observed consistent orders of magnitude and ranges for the variables calculated from NFI data. The sign, shape and intensity of the relationships between explanatory variables and the *BAI* were also found sound (Skovsgaard and Vanclay, 2008). This study therefore supports that NFI data are of interest to characterise changes in stand *BAI* at the regional forest scale.

5.2. Modelling approach

The modelling approach was intended to control the effects of stand developmental stage, stand stocking and site fertility in order to isolate a historical trend in stand productivity. The multiplicative approach (Leary and Holdaway, 1979; Wykoff, 1990) is reasonable for extensive variables and allowed the building of a simple model which showed a good predictive ability (Table 4) and did not reveal ill-conditioning.

Dominant height was the variable that explained ln(*BAI*) most strongly (34% of total variance explained). The inverse-of-size effect accounted for the optimum of growth at young ages, and the combined logarithmic effect stood for the slow growth reduction with ageing (Assmann, 1970). The second most contributing variable was *RDI* (26% of total variance explained). The saturating increase of stand productivity with stand density corresponds well with classical observations (Skovsgaard and Vanclay, 2008). *SI* also showed a positive relationship with ln(*BAI*) (19% of total variance explained). The *SI* approach model without date effect showed a high goodness of fit (adj. $R^2 = 78\%$).

As *SI* cannot be observed by definition, the majority of *SI* were derived from a height growth model and measured input variables (age and H_0). However, when the age was not measured (16% of the plots in the *SI* sample distributed between 1984 and 2003), we used Seynave et al. (2008) environmental *SI* model ($R^2 = 59\%$). Consequently, the resulting "environmental *SI*" predictions have a reduced variability. As the number of plots concerned by this environmental prediction is limited, it may moderately affect the variance due to *SI*. However, *SI* might not be the best indicator of site conditions, and this is why we also used an approach based on environmental factors to control site fertility.

The replacement of *SI* by environmental indicators decreased the model adjusted R^2 by 9.4%. The loss in R^2 is consistent with the partial predictive ability of site index by environmental indicators (Seynave et al., 2008; Albert and Schmidt, 2010). Furthermore, we selected the environmental variables in order to grant control of the main influential factors and not on the basis of their explicative power (Seynave et al., 2008), for which detailed exploration falls out of the scope of the present contribution. However, the resulting model allowed for a better interpretability of the environmental factors influencing stand *BAI*. The effect of summer soil water content was positive, showing that *BAI* was higher where the summer water stress was lower, consistent with Lebourgeois et al. (2005) and Dittmar et al. (2003). Soil *pH* exhibited a unimodal response with a maximum around 5 *pH* units as found in Seynave et al. (2008). The decreasing part is likely due to higher observed *pH* on limestone 'plateaux' to which beech is sensitive (Seynave et al., 2008). The effect of solar radiation was negative. However, this relationship may not be directly interpretable as productivity decreases southwards in our sample (Seynave et al., 2008) and radiation showed a strong correlation with latitude in our sample ($r = -0.82$). The non-significance of the mean temperature of the vegetation period could be explained by a restricted temperature gradient over the sample area. Seynave et al. (2008) observed the highest productivities for May temperatures between 12 and 14 °C. In our sample, May temperatures ranged from 11.6 to 13.3 °C, which is within the range of the most favourable conditions. In addition, Seynave et al. showed that May and July temperatures effects were opposite. July temperatures were shown to have a negative effect (Seynave et al., 2008), interpreted as a reduction of water availability. In our model, the negative effect of summer water deficit was taken into account through SWC_{68}.

The choice of a polynomial date effect allowed us to reveal significant fluctuations in productivity. The use of a polynomial function smoothed true productivity variations (Fig. 4). However, the 5-year *BAI* are not suitable to study the inter-annual variability of forest growth, and suggested the use of functions consistent with their temporal precision.

5.3. Mean regional trends

5.3.1. Trends observed

In the *SI* approach, we found an overall increase in beech productivity of 22.5% between 1977 and 2004 in north-eastern France, with a rapid increase between 1977 and 1985, and a decrease until 2004. The trend fitted in the *EI* approach showed an increase of 8.8% between 1979 and 1992, followed by a decline until 2004. The similar order of magnitude between the trends resulting from the *SI* approach on the *SI* subsample, and the *EI* approach (Fig. 6) confirmed that the difference between the trends found was due to the difference in periods covered in the two approaches and not to site fertility control nor to imbalances between the two samples (Table 2). Hence the difference is attributable to the absence of the midpoint years 1977 and 1978 in the *EI* approach, corresponding to a particularly dry period (Lebourgeois et al., 2005; Bréda and Badeau, 2008). This result highlights the fundamental role of singular years in featuring medium-term trends.

The pattern depicting a positive trend followed by a decline is consistent with previous studies on beech productivity in north-eastern France, based on dendrochronological and tree analysis. Badeau et al. (1996) found an increase in annual ring width of 20% in the Vosges mountains, and 11% in the Lorraine lowland, over the period 1975–1990. Bontemps et al. (2009) also found an increase in dominant height growth of beech by approximately 60% between 1950 and 1980, followed by a decrease until the 1990s. These results suggest a transition in beech growth in the mid 1980s. Our approach allowed us to obtain results at the regional forest scale, based on stand *BAI* which is a more direct indicator of productivity than retrospective radial increments used in previous studies. However, in spite of the restricted samples previously considered (Badeau et al., 1996; Bontemps et al., 2009), and differences in indicators used, the changes depicted appear as consistent, indicating that restricted samples were not misleading.

A recent decline was found in both the *SI* and the *EI* approach. Other recent studies also showed a sharp decline of beech productivity in its Mediterranean southern range edge (Jump et al., 2006; Piovesan et al., 2008) since the 1970s. Our results thus confirm the hypothesis of a recent decline of beech productivity at the regional forest scale in its temperate range edge, although it is less pronounced than in the Mediterranean region (Jump et al., 2006).

5.3.2. Environmental interpretation of the regional trends

The low increments of the median years 1977/1978 are attributable to the year 1976 recorded in both increments, and characterised by a particularly intense drought (Lebourgeois et al., 2005; Bréda and Badeau, 2008). Beech has been shown to be sensitive to drought, both in dendroecological studies (Dittmar et al., 2003; Lebourgeois et al., 2005; Di Filippo et al., 2007) and in autecological approaches (Seynave et al., 2008; Albert and Schmidt, 2010). The positive effect of SWC_{68} shown in our study is also consistent with the negative impact of water stress on beech growth. Consequently, the strong increase observed at the beginning of our period may correspond to growth recovery after an extreme drought. Hence, the extremely wet conditions of 1977 (Lebourgeois et al., 2005) may not have been sufficient to restore current productivity levels.

The decline we found at the more recent period is also consistent with the sensitivity of beech to water stress. In north-eastern France mean annual temperatures have remained approximately constant between 1975 and 1985, and have increased dramatically from 1985 to 2007 (+1.5 °C), which corresponds to the period of *BAI* decline. In the meantime, annual precipitation has remained stationary (Météo-France data; Moisselin et al., 2002), leading to an increase in water stress. Furthermore, the period comprehends two major drought events, occurring in 1989 (Lebourgeois et al., 2005) and 2003 (Ciais et al., 2005). The low *BAI* observed for the midpoint years 1989 and 1990 are probably due to the negative impact of the 1989 drought. The very low *BAI* corresponding to the midpoint year 2002, that contains the increments from 2000 to 2004 (Fig. 4), is the consequence of the severe 2003 drought that reduced beech growth in Europe (Ciais et al., 2005; Granier et al., 2007). This interpretation is also consistent with Jump et al. (2006) and Piovesan et al. (2008) who both attributed the decline in the Mediterranean region to long-term drought stress, which is the most limiting factor in this area. The higher sensitivity to drought in the southern range edge of beech may explain why the decline occurred earlier in this context and had a greater intensity.

Over our period, the main driving factors seem to have been temperature and water availability. Because nitrogen deposition has been pointed out as a driver of long-term changes in productivity for the 20th century (Kahle et al., 2008; de Vries et al., 2009), our results thus suggest a transition in growth limiting factors, and point out an increasing role of climatic conditions relative to nutritional factors as advanced in Wamelink et al. (2009).

5.4. Site-dependence of regional trends

We did not find any site-dependence of productivity variations in time, which means that the trend is homogeneous over our sample. This might be due to a relative homogeneity in the environmental conditions represented (Seynave et al., 2008). In addition, we discarded plots located in extreme conditions (e.g. plots above 800 m a.s.l. or over 170 years old) thus restricting site fertility gradients. Furthermore, soil nutritional status is more favourable in north-eastern France (European Commission, 2005) as compared with other areas. Consistently, this area is favourable for beech growth, as shown by Seynave et al. (2008). Mean *BAI* in our sample amounts to 3.7 m^2/ha/5-year, whereas it is only 2.8 m^2/ha/5-year in the national resource. Site index is also higher on average in our sample (30.4 m) than for the national beech resource as a whole (25.8 m).

Another possible reason for the absence of interaction in the *SI* approach could be the reduced variance of the *SI* predicted from Seynave et al. (2008) environmental *SI* model (16% of the plots). However, these interactions were not more apparent in the *EI* approach with more direct environmental indicators, suggesting that the absence of interaction is not due to an artefact.

Non-significant but interesting tendencies were yet suggested in our results. The negative interaction between *date* and soil *pH* suggested a limitation by high *pH* values on the level of change, consistent with the shape of the *pH* effect in our model (optimum around 5 *pH* units) and with Seynave et al. (2008). This interaction is also consistent with the nutrient limitation hypothesis suggested in Kahle et al. (2008). The positive interaction between *date* and SWC_{68} is consistent with the negative effect of water stress on beech productivity mentioned above.

6. Conclusions

The present analysis supported the suitability of NFI data for addressing productivity issues. The variables estimated revealed sound orders of magnitude and accurate relationships, leading to reasonable effects in the models developed. The trends depicted

in both approaches were consistent with previous studies and we confirmed the hypothesis of a recent decline of beech productivity in its sub-continental range at the regional forest scale. NFI data also allowed us to link the changes to well documented climatic events (droughts), indicating their reliability to provide accurate records of extreme events. We did not find any interaction between the historical change and site factors, which may be partly accounted for by a restricted range in environmental conditions. A further assessment over the whole national forested area is thus required to obtain a better insight into the site-dependence of the trends.

Acknowledgements

The authors gratefully thank the French National Forest Inventory (IFN) for providing access to inventory data, and for their technical support.

We also wish to thank Vincent Perez and Christian Piedallu for GIS maps and technical support, Meriem Fournier, Jean-Claude Gégout, François Lebourgeois, Manuel Nicolas, Romain Bertrand and anonymous reviewers for their useful comments on the manuscript, as well as Nick Ledgard for English revision.

Appendix A. Calculation of 5-year stand *BAI* on NFI plots from 5-year individual radial increments (ri_5)

A.1. Estimation for each plot of an average estimate of ri_5

The ri_5 of the dead, cut and damaged trees was estimated from the average ri_5 calculated from the living trees on the plot. In order to keep consistent with the calculation of a *BAI* increment (in area unit), this average was defined as the mean radial increment that leads to the same estimation of *BAI* as that derived from individual increments when it is applied to the population of the living trees for which ri_5 is known. It is denoted $\hat{ri}_5$:

$$\hat{ri}_5 = \frac{1}{2}\left(\left(\frac{\sum_{i\in L}(dbh_i - 2BT_i)^2}{N_L}\right)^{1/2} - \left(\frac{\sum_{i\in L}(dbh_i - 2BT_i - 2ri_5)^2}{N_L}\right)^{1/2}\right) \quad (A.1)$$

where L denotes the population of the living trees, N_L is the number of living trees weighted by the related area weight corresponding to the subplot they belong to (per ha value), dbh_i is the individual diameter at breast height, BT_i is the individual bark thickness at breast height, and ri_5 is the individual 5-year radial increment.

A.2. Reconstitution of ri_5 for the lost trees (dead, cut or damaged)

The average $\hat{ri}_5$ was applied to the dead, cut and damaged trees, after being weighted for two reasons:

- The radial increment of the cut or dead trees is generally lower than the mean increment. It was estimated as proportional to the tree status, defined as the ratio between the *dbh* of a tree at death or harvest time and the mean quadratic diameter of the stand, dbh_i/D_g.
- The dead, cut and damaged trees are counted only if the death or harvest occurred in the last 5 years (Inventaire Forestier National, 1994). Furthermore, the damaged trees are distinguished according to the date of the accident (more or less than 2 years before inventory). Consequently, we introduced a second individual weight, w, corresponding to the temporal fraction during which the tree actually grew (Table A.1).

Table A.1
summary of the weights w attributed according to the tree status.

Tree status		w
Living trees		1
Damaged trees	Less than 2 years	4/5
	More than 2 years	3/10
	No date information	1/2
Cut trees		1/2
Dead trees	$dbh_i/D_g < 0.2$	0
	$dbh_i/D_g > 0.2$	1/2

The weight is based on the hypothesis that the harvests and tree mortality are uniformly distributed over the 5-year period of the increment. For the dead trees, we considered that they were suppressed trees (progressive death) if their tree status dbh_i/D_g was below 0.2. In that case, $w_i = 0$, otherwise $w_i = 1/2$ (accidental death).

The ri_5 of the dead, cut and damaged trees was calculated as follows:

$$ri_{5i} = \frac{\hat{ri}_5\, w_i\, dbh_i}{D_g} \quad (A.2)$$

A.3. Calculation of stand BAI

Stand *BAI* was calculated as the sum of individual *bai*, calculated from the individual ri_5 (measured or estimated), each individual *bai* being weighted by the relative area weight to obtain a per ha value. In order to account for the BAI due to trees recruited during the 5-year period (trees that crossed the countable threshold of 7.5 cm at breast height), we only considered the share of the increment corresponding to a *dbh* over 7.5 cm.

$$BAI = \frac{\pi}{4}\Sigma((dbh_i - 2BT_i)^2 - (\max(dbh_i - 2ri_{5i}, 7.5) - 2BT_i)^2) \quad (A.3)$$

Therefore, the stand *BAI* corresponds to a gross increment above the countable threshold of 7.5 cm at breast height, over a 5-year period.

It was not possible to account for shifts in the inventory subplots to which trees may have belonged during the 5-year period because their position within the plots is basically not known. Consequently, we always attributed the weight that corresponded to the diameter of the tree at the time of inventory.

References

Albert, M., Schmidt, M., 2010. Climate-sensitive modelling of site–productivity relationships for Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). For. Ecol. Manage. 259, 739–749.

Arovaara, H., Hari, P., Kuusela, K., 1984. Possible effect of changes in atmospheric composition and acid rain on tree growth. An analysis based on the results of Finnish National Forest Inventories. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 122, 4–14.

Assmann, E., 1970. The Principles of Forest Yield Study. Pergamon Press, Oxford, New York, Toronto, Sydney, Braunschweig, 506 p.

Badeau, V., Becker, M., Bert, D., Dupouey, J.-L., Lebourgeois, F., Picard, J.-F., 1996. Long-term growth trends of trees: ten years of dendrochronological studies in France. In: Spiecker, H., Mielikaïnen, K., Köhl, M., Skovsgaard, J.P. (Eds.), Growth Trends in European Forests. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 167–181.

Baize, D., Jabiol, B., 1995. Soil Description Guide. Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), Paris, France, 375 p.

Becker, M., 1989. The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. Can. J. For. Res. 19, 1110–1117.

Bénichou, P., Le Breton, P., 1987. Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. La Météorologie 7, 23–34 (In French).

Bergès, L., Balandier, P., 2010. Revisiting the use of soil water budget assessment to predict site productivity of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in the perspective of climate change. Eur. J. Forest Res. 129, 199–208.

Boisvenue, C., Running, S.W., 2006. Impacts of climate change on natural forest productivity: evidence since the middle of the 20th century. Global Change Biol. 12, 862–882.

Bontemps, J.-D., Hervé, J.C., Dhôte, J.F., 2009. Long-term changes in forest productivity: a consistent assessment in even-aged stands. Forest Sci. 55, 549–564.
Bontemps, J.-D., Hervé, J.-C., Dhôte, J.-F., 2010. Dominant radial and height growth reveal comparable historical variations for common beech in north-eastern France. For. Ecol. Manage. 259, 1455–1463.
Bréda, N., Badeau, V., 2008. Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: towards a selection according to hazard tolerance? Comptes Rendus Geosciences Ecosystèmes et événements climatiques extrêmes – Ecosyst. Extreme Clim. Events 340, 651–662.
Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogée, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., et al., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. Nature 437, 529–533.
de Vries, W., Solberg, S., Dobbertin, M., Sterba, H., Laubhann, D., van Oijen, M., Evans, C., Gundersen, P., Kros, J., Wamelink, G.W.W., Reinds, G.J., Sutton, M.A., 2009. The impact of nitrogen deposition on carbon sequestration by European forests and heathlands. For. Ecol. Manage. 258, 1814–1823.
Dhôte, J.F., 1999. Competition based on social rank in sessile oak and beech. Rev. For. Fr. 2, 309–325,. (In French with English summary).
Dhôte, J.F., Hervé, J.C., 2000. Productivity changes in four sessile oak forests since 1930: a stand-level approach. Ann. For. Sci. 57, 651–680.
Di Filippo, A., Biondi, F., Cufar, K., de Luis, M., Grabner, M., Maugeri, M., Saba, E.P., Schirone, B., Piovesan, G., 2007. Bioclimatology of beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Eastern Alps: spatial and altitudinal climatic signals identified through a tree-ring network. J. Biogeogr. 34, 1873–1892.
Dittmar, C., Zech, W., Elling, W., 2003. Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe: a dendroecological study. For. Ecol. Manage. 173, 63–78.
Draper, N.R., Smith, R.I., 1998. Applied Regression Analysis. John Wiley & Sons, New York, 736 p.
Egli, P., Körner, C., 1997. Growth responses to elevated CO_2 and soil quality in beech-spruce model ecosystems. Acta Oecol. Int. J. Ecol. 18, 343–349.
Elfving, B., Tegnhammar, L., 1996. Trends of tree growth in Swedish forests 1953–1992: an analysis based on sample trees from the National Forest Inventory. Scand. J. For. Res. 11, 26–37.
European Commission, 2005. Soil Atlas of Europe. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg, 128 p.
Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Houllier, F., Pierrat, J.-C., 2003. Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. J. Veg. Sci. 14, 55–62.
Granier, A., Bréda, N., Biron, P., Villette, S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. Ecol. Model. 116, 269–283.
Granier, A., Reichstein, M., Bréda, N., Janssens, I.A., Falge, E., Ciais, P., Grunwald, T., Aubinet, M., Berbigier, P., et al., 2007. Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. Agric. For. Meteorol. 143, 123–145.
Gschwantner, T., 2006. Growth changes according to the data of the Austrian National Forest Inventory and their climatic causes. Reprint of the approved Ph.D. Thesis of April 2004. BFW Berichte 133, Wien, 95 p. (In German with English summary).
Guero, M.C., Houllier, F., 1990. The French National forest inventory database. Nature and use of its growth data. Bull. Rech. Agron. Gembloux 25, 49–64,. (In French with English summary).
Houllier, F., Pignard, G., Schmitt, F., Bertrand, P., 1995. Medium-term evolution of forest productivity in the French mountains: the use of National Forest Inventory data. In: Landmann, G., Bonneau, M. (Eds.), Forest Decline and Atmospheric Deposition Effects in the French Mountains. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 157–173.
Hyvönen, R., Ågren, G.I., Linder, S., Persson, T., Cotrufo, M.F., Ekblad, A., Freeman, M., Grelle, A., Janssens, I.A., Jarvis, P.G., Kellomäki, S., Lindroth, A., Loustau, D., Lundmark, T., Norby, R.J., Oren, R., Pilegaard, K., Ryan, M.G., Sigurdsson, B.D., Strömgren, M., Oijen, M., Wallin, V.G., 2007. The likely impact of elevated [CO_2], nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. New Phytol. 173, 463–480.
Hasenauer, H., Nemani, R.R., Schadauer, K., Running, S.W., 1999. Forest growth response to changing climate between 1961 and 1990 in Austria. For. Ecol. Manage. 122, 209–219.
Inventaire Forestier National, 1985. But et méthodes de l'Inventaire Forestier National. Imprimerie nationale, Paris, 68 p.
Inventaire Forestier National, 1994. Manuel du chef d'équipe. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche Inventaire Forestier National, Nogent-sur-Vernisson, 238 p. (In French).
Jump, A.S., Hunt, J.M., Penuelas, J., 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. Global Change Biol. 12, 2163–2174.
Kahle, H.P., Spiecker, H., Unseld, R., Perez-Martinez, P.-J., Prietzel, J., Mellert, K.R.S., Rehfuess, K.-E., 2008. Temporal trends and spatial patterns of height growth changes in relation to changes in air temperature and precipitation, and in relation to levels of foliar nitrogen and nitrogen deposition. In: Kahle, H.P., Karjalainen, T., Schuck, A., Agren, G.I., Kellomaki, S., Mellert, K., Prietzel, J., Rehfuess, K.-E., Spiecker, H. (Eds.), Causes and Consequences of Forest Growth Trends in Europe. EFI, Joensuu (Finland), pp. 127–167.
Le Goff, N., Ottorini, J.M., 1999. Effects of thinning on beech growth. Interaction with climatic factors. Rev. For. Fr. 50, 355–364.
Leary, R.A., Holdaway, M.R., 1979. Modifier function. In: A Generalized Forest Growth Projection System Applied to the Lake States region. USDA For. Serv. Gen. Tech. General Technical Report NC-49, North Central Forest Experiment Station, USDA Forest Service 31–38.
Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., Granier, A., 2005. Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). Trees-Struct. Funct. 19, 385–401.
Moisselin, J.M., Schneider, M., Canellas, C., Mestre, O., 2002. Climate change over France during the 20th century; a study of long-term homogeneized data of temperature and rainfall. La Météorologie 38, 45–56,. (In French with English summary).
Nellemann, C., Thomsen, M.G., 2001. Long-term changes in forest growth: potential effects of nitrogen deposition and acidification. Water Air Soil Pollut. 128, 197–205.
Office National des Forêts, 2005. Guide des sylvicultures : Le hêtre en Lorraine. ONF Lorraine, 88 p. (In French).
Piedallu, C., Gégout, J.C., 2007. Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling. Ann. For. Sci. 64, 899–909.
Pierrat, J.-C., Houllier, F., Hervé, J.-C., Gonzalez, R.S., 1995. Estimation of the mean of the highest values in a finite population. Biometrics 51, 679–686.
Piovesan, G., Biondi, F., Di Filippo, A., Alessandrini, A., Maugeri, M., 2008. Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. Global Change Biol. 14, 1265–1281.
Pretzsch, H., 1996. Growth trends of forests in southern Germany. In: Spiecker, H., Kohl, M., Skovsgaard, J.P., Mielikaïnen, K. (Eds.), Growth Trends in European Forests. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 107–131.
Pretzsch, H., 2009. From primary production to growth and harvestable yield and vice versa. In: Forest Dynamics, Growth and Yield. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 41–99.
R Development Core Team, 2008. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
Reineke, L.H., 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. J. Agric. Res. 46, 627–638.
Robert, N., Vidal, C., Colin, A., Hervé, J.C., Hamza, N., Cluzeau, C., 2010. France. In: Tomppo, E., Gschwantner, T., Lawrence, M., McRoberts, R.E. (Eds.), National Forest Inventories—Pathways for Common Reporting. Springer, Heidelberg, Dordrecht, London, New York, pp. 207–221.
Salas Gonzalez, R., Houllier, F., Lemoine, B., Pierrat, J.C., 1993. Effect of the design and the size of inventory plots on the estimation of stand characteristics. Ann. For. Sci. 50, 469–495.
Schoenholtz, S.H., Miegroet, H.V., Burger, J.A., 2000. A review of chemical and physical properties as indicators of forest soil quality: challenges and opportunities. For. Ecol. Manage. 138, 335–356.
Seynave, I., Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Dhôte, J.-F., 2008. Is the spatial distribution of European beech (*Fagus sylvatica* L.) limited by its potential height growth? J. Biogeogr. 35, 1851–1862.
Seynave, I., Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Dhôte, J.-F., Drapier, J., Bruno, E., Dumé, G., 2005. *Picea abies* site index prediction by environmental factors and understorey vegetation: a two-scale approach based on survey databases. Can. J. For. Res. 35, 1669–1678.
Skovsgaard, J.-P., Vanclay, J.K., 2008. Forest site productivity: a review of the evolution of dendrometric concepts for even-aged stands. Forestry 81, 13–31.
Solberg, S., Dobbertin, M., Reinds, G.J., Lange, H., Andreassen, K., Fernandez, P.G., Hildingsson, A., de Vries, W., 2009. Analyses of the impact of changes in atmospheric deposition and climate on forest growth in European monitoring plots: a stand growth approach. For. Ecol. Manage. 258, 1735–1750.
Spiecker, H., 1999. Overview of recent growth trends in European forests. Water Air Soil Pollut. 116, 33–46.
Spiecker, H., Mielikäinen, K., Köhl, M., Skovsgaard, J.P. (Eds.), 1996. Growth Trends in European Forests. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 376 p.
Turc, L., 1961. Evaluation des besoins en eau d'irrigation, évapotranspiration potentielle. Ann. Agronom. 12, 13–49 (In French).
Wamelink, G.W.W., Wieggers, H.J.J., Reinds, G.J., Kros, J., Mol-Dijkstra, J.P., van Oijen, M., de Vries, W., 2009. Modelling impacts of changes in carbon dioxide concentration, climate and nitrogen deposition on carbon sequestration by European forests and forest soils. For. Ecol. Manage. 258, 1794–1805.
Wykoff, W.R., 1990. A basal area increment model for individual conifers in the northern Rocky Mountains. Forest Sci. 36, 1077–1104.

3 ARTICLE 2 :DIFFÉRENCES INTERSPÉCIFIQUES ET CURVILINEARITÉ DE LA LOI D'AUTO-ÉCLAIRCIE ÉVALUÉE À PARTIR DE DONNÉES D'INVENTAIRE POUR 11 ESPÈCES DES MILIEUX TEMPÉRÉS

M. Charru, I. Seynave, F. Morneau, M. Rivoire, J-D. Bontemps

3.1 Objectifs de l'article

Cet article est une contribution au débat déjà ancien sur la loi d'auto-éclaircie dans les peuplements purs et réguliers. Cette loi allométrique relie le diamètre moyen des arbres d'un peuplement et la densité maximale que peut tolérer ce peuplement avant que ne survienne une mortalité naturelle par hyperdensité (auto-éclaircie). Cette relation est linéaire dans le plan log-log (Reineke, 1933), et la pente de la droite d'auto-éclaircie ainsi obtenue (coefficient d'allométrie) a longtemps été considérée comme une constante pour toutes les espèces (Reineke, 1933; Yoda *et al.*, 1963). Cependant cette universalité a été remise en cause car certains travaux ont montré le caractère spécifique de cette loi d'auto-éclaircie (Weller, 1987; Pretzsch et Biber, 2005). Par ailleurs son caractère allométrique a également été remis en question par des travaux révélant une curvilinéarité de cette relation dans le plan log-log (Zeide, 2010).

Il existe de nombreuses sources de confusion de nature méthodologique empêchant de dégager un panorama clair des travaux existants : **confusion dans les définitions**, **caractère local des ajustements** réalisés sur des placettes permanentes en situation d'hyperdensité, peu nombreuses et ne permettant pas d'échantillonner de larges gradients environnementaux, **et inadéquation des méthodes statistiques utilisées**. Des travaux récents ont proposé une méthode d'ajustement de la loi d'auto-éclaircie à partir d'un grand nombre de placettes dont seulement une fraction est en situation d'auto-éclaircie (Bi *et al.*, 2000). Cette méthode tire parti de la « Stochastic Frontier Analysis » (analyse de frontière stochastique ; Aigner *et al.*, 1977), méthode statistique permettant d'ajuster une loi du maximum conditionnelle à des prédictions. En combinaison avec des données d'inventaire, elle peut permettre d'**estimer la loi d'auto-éclaircie à l'échelle d'une ressource**.

Le premier objectif de cet article est d'ajuster des lois d'auto-éclaircie à partir des données IFN, pour 11 espèces aux caractéristiques écologiques contrastées, et de tester le caractère spécifique de cette relation. Nous fait l'hypothèse qu'une fraction des peuplements représentés dans les données IFN est en situation d'auto-éclaircie. Les larges gammes environnementales couvertes par ces données permettent d'établir une réponse moyenne par espèce à l'échelle de la ressource, et de s'affranchir de l'effet des conditions environnementales locales. **Le deuxième objectif est de tester la curvilinéarité de la relation dans le plan log-log.**

3.2 Méthodes

Nous avons tout d'abord procédé à une sélection des placettes sur des critères de pureté spécifique, de régularité et de fermeture du couvert. Nous avons également écarté les placettes de faible diamètre moyen, où le seuil de recensabilité de 7.5 cm de diamètre de l'IFN pouvait mener à une sous-estimation de la densité, ainsi que les placettes de très gros diamètre où aucune mortalité n'était observable.

Pour chacune des espèces considérées, nous avons ajusté une relation linéaire entre le logarithme népérien du diamètre quadratique moyen des placettes ($logD_g$) et le logarithme népérien du nombre de tiges à l'hectare (logN) par la méthode de Stochastic Frontier Analysis.

$$logN_{max} = a + b.logD_g$$

Nous avons ainsi obtenu pour chaque espèce une estimation de sa droite d'autoéclaircie. Nous avons ensuite procédé à des tests de comparaison des coefficients de pente (b) des droites d'auto-éclaircie obtenues. Nous avons également testé pour chaque espèce la curvilinéarité de la relation en testant la significativité de l'ajout d'un terme quadratique :

$$logN_{max} = a + b.logD_g + c.(logD_g)^2$$

3.3 Résultats principaux

Les données IFN permettent bien de mettre en évidence une relation entre logN et $logD_g$. Nous avons pu ajuster pour chaque espèce une droite d'auto-éclaircie.

Nous avons identifié des différences significatives entre les paramètres de pentes de certaines espèces. Nous avons classé les espèces en 4 groupes au sein desquels les différences de pente ne sont pas significatives, mais entre lesquels la différence est significative. **Nos résultats confirment donc le caractère spécifique de la loi d'auto-éclaircie** et de la « self-tolerance » (ou vitesse d'auto-éclaircie, correspondant au taux de mortalité d'une espèce pour un accroissement en diamètre donné ; Zeide, 1985).

Pour 7 des 11 espèces étudiées, nous avons trouvé une relation significativement curvilinéaire et convexe, que nous avons interprétée comme une diminution de la « self-tolerance » avec le stade de développement (Zeide, 2010). Ce résultat implique qu'on ne procéder à des comparaisons de la « self-tolerance » des espèces qu'à stade de développement donné.

3.4 Perspectives

D'un point de vue pratique, la disponibilité de relations d'autoéclaircie à l'échelle de la ressource pour un grand nombre d'espèces permettra de calculer des RDI sur les placettes et de contrôler la densité dans nos modèles de productivité. Ces travaux fournissent également une perspective pour l'élaboration d'un indicateur de capitalisation des peuplements à large échelle.

Par ailleurs, la variation de la « self-tolerance » des espèces avec le stade de développement peut avoir des implications importantes dans les peuplements mélangés. La stabilité d'un mélange dépend en effet de la

densité relative maximale que peut tolérer chacune des espèces du peuplement (Shaw, 2005). Les variations de « self-tolerance » des espèces avec le stade de développement pourraient donc conduire à des changements dans la dynamique des mélanges au cours du temps.

3.5 Article 2 *in extenso*

Voir page suivante.

Annals of Forest Science
DOI 10.1007/s13595-011-0149-0

ORIGINAL PAPER

Significant differences and curvilinearity in the self-thinning relationships of 11 temperate tree species assessed from forest inventory data

Marie Charru · Ingrid Seynave · François Morneau · Michaël Rivoire · Jean-Daniel Bontemps

Received: 24 May 2011 / Accepted: 7 September 2011
© INRA / Springer-Verlag France 2011

Abstract
• ***Introduction*** In pure and even-aged stands, the allometry between mean tree size and maximum stand density—or self-thinning relationship—has long been considered a constant among tree species. Although the self-thinning allometric coefficient has been shown to be species-dependent, estimates available for a given species also differ. Whether this coefficient truly varies across species thus remains an open issue. A potential cause of variation in the coefficient may lie in a departure from the allometric assumption in the self-thinning relationship.
• ***Methods*** We analysed the species dependence of the self-thinning relationship for 11 temperate and Mediterranean tree species growing in pure and even-aged stands in France based on the French National Forest Inventory (NFI) data. Self-thinning relationships were fitted using a 'stochastic frontier' technique. Pairwise comparison tests of the self-thinning allometric coefficients were implemented. We also investigated the allometric nature of the relationship by testing a linear and a curvilinear model of log density against the log quadratic mean diameter.
• ***Results*** Self-thinning relationships were clearly evidenced from the NFI data and displayed significant differences between species. The curvilinear model was significantly more accurate for 7 out of 11 species and depicted a concave relationship, suggesting a decrease in self-tolerance over ontogeny.
• ***Conclusion*** As a major finding, the self-thinning relationship significantly varies across species. We emphasise the need to consider a high number of species to show such specific variations in the self-thinning relationship. Another important outcome is that the self-tolerance depends on the developmental stage.

Keywords Self-thinning · Allometry · Self-tolerance · Stochastic frontier analysis · Law of maximum · National forest inventory

Handling Editor: Daniel Auclair

Contribution of the co-authors Marie Charru performed data analysis and wrote the manuscript. Ingrid Seynave participated in the data analysis, and discussions, writing and evolution of the manuscript. François Morneau provided the NFI data and associated expertise for their correct exploitation. Michaël Rivoire helped in the technical use of the stochastic frontier analysis. Jean-Daniel Bontemps supervised the whole project, provided statistical expertise on sampling designs, tests, and use of the stochastic frontier analysis, and helped with the redaction. Ingrid Seynave, François Morneau and Jean-Daniel Bontemps contributed to the revision and amelioration of the manuscript.

M. Charru · M. Rivoire · J.-D. Bontemps (✉)
AgroParisTech, ENGREF, Equipe Ecologie Forestière, UMR 1092 Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB),
14 rue Girardet,
54000 Nancy, France
e-mail: jean-daniel.bontemps@engref.agroparistech.fr

M. Charru
e-mail: marie.charru@gmail.com

M. Rivoire
e-mail: michael.rivoire@gmail.com

M. Charru · I. Seynave · J.-D. Bontemps
INRA, Centre de Nancy, UMR 1092 Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB),
54280 Champenoux, France

I. Seynave
e-mail: seynave@nancy.inra.fr

F. Morneau
Inventaire Forestier National, Direction Technique,
Château des Barres,
45290 Nogent-sur-Vernisson, France
e-mail: francois.morneau@ifn.fr

Published online: 11 November 2011

1 Introduction

In forest stands, tree growth can lead to overcrowding and natural mortality—a phenomenon known as self-thinning. Reineke (1933) first showed the allometric nature of the relationship between average tree diameter and maximum stand density in pure and even-aged stands. He found a common allometric coefficient of −1.605 for a variety of tree species. In a wide range of herbaceous species, Yoda et al. (1963) also proposed a single allometric law relating mean plant weight to population density ('−3/2 power law' or self-thinning rule). Although this law has also been shown to apply to tree species (White 1980, Bi 2004), Zeide (2010) has pointed out that self-thinning in tree species is rather driven by increasing crown width, and maximum density is therefore better related to diameter than to volume or biomass. Hereafter, the relationship between mean tree size and stand density is generally termed the 'self-thinning relationship'.

The invariance of the self-thinning allometric coefficient among plant species has been shown experimentally (Gorham 1979; Le Goff et al. 2010). The uniqueness of the allometry between mean tree weight and stand density has also been theoretically highlighted (Enquist 2002). However, many reported estimates of the self-thinning allometric coefficient significantly differ from Reineke's −1.605 (Pretzsch and Biber 2005) or Yoda's −3/2 (Weller 1987). In addition, recent studies have laid emphasis on specific variations in the self-thinning relationship (Pretzsch 2006; Puettmann et al. 1993; Zeide 2010). Nevertheless, the reality of these reported specific variations remains questioned as differences in the allometric coefficient estimates have been found even within a single species. For example, in *Fagus sylvatica* L., it was found to be −1.67 by Le Goff and Ottorini (1999) and −1.79 by Pretzsch and Biber (2005).

Confusion in estimating the self-thinning relationship may have several causes. The first is an issue of definition. Weller (1990) distinguished between the *species boundary line* defined as 'the upper boundary of possible yield–density combinations for a species, using data from the most extreme of several hundred stands' and the *dynamic thinning line* that represents 'the time trajectory of an individual crowded stand'. These two lines may have different slopes for a given species (Weller 1990). They also rely on empirical data of differing nature for their estimation.

Second, the scarcity of overstocked plots in managed forest resources is a major limitation to estimating the self-thinning relationship. Most often, data arise from thinning experiments where control plots are left under natural thinning. Although these stands provide accurate records of dynamic self-thinning trajectories, they are irrelevant for establishing the species boundary line (Pretzsch 2006).

Third, methods used to estimate self-thinning relationships (OLS regression, PCA, quantile regression; Puettmann et al. 1993; Zhang et al. 2005) result in considerable variation in the fits obtained (Pretzsch 2009). Stochastic frontier analysis (SFA; Aigner et al. 1977) is a regression method for data edge analysis that can be applied to every situation where the purpose is to estimate the conditional maximum of a dependent variable, observable in only a fraction of the individuals taken in 'optimal' conditions. SFA is thus an especially relevant technique for estimating the self-thinning relationship from data where only a fraction of plots undergoes self-thinning (Bi et al. 2000).

Fourth, the allometric nature of the self-thinning relationship has also been questioned, with a potential increase in the self-thinning rate (or self-tolerance; Zeide 1985) over ontogeny (Pretzsch 2006; Schütz and Zingg 2010; Zeide 2010). Biologically, this has been interpreted with respect to senescence processes and the lower capacity to fill the wider gaps created by increasingly bigger dead trees (Zeide 2010). Such a curvature may cause variations in the self-thinning allometric coefficients reported for a given species and challenges interspecific comparisons (Pretzsch 2006; Zeide 1985) for which calibration datasets do not encompass the same diameter range. Based on geometrical reasoning regarding the spatial occupancy of tree crowns and their relationship to tree diameter, a self-thinning model that displays such a curvature has been developed by Nilson (1973) (cited in Zeide 2010). In this model, the maximum stand density is expressed as a hyperbolic function of the squared mean diameter. The generated self-thinning relationship curves downward with diameter on a log–log scale, and it was found to fit the data better than Reineke's model (Zeide 2010). Recently, second-order polynomials were also found to provide more accurate fits than linear relationships (Pretzsch 2006; Schütz and Zingg 2010).

In this study, we tested the species dependence of the self-thinning relationship, defined as the relationship between the log stand density ($\ln N$) and the log quadratic mean diameter ($\ln D_g$). We focused on the species maximum boundary (sensu Weller 1990) for 11 temperate and Mediterranean tree species in pure and even-aged stands in France. We used National` Forest Inventory (NFI) data that have never been used for estimating self-thinning relationships, to the best of our knowledge. The NFI data rely on a random systematic sampling of the forested area. Consequently, they are representative of the entire range of conditions where species are encountered in the forest resource, allowing fits of—and comparisons among—average self-thinning relationships in these species. A working assumption was that a fraction of the NFI plots

are located in stands undergoing density-dependent mortality over the species mean diameter range observed. We applied the SFA statistical method. We first fitted linear relationships between $\ln N$ and $\ln D_g$ and tested for between-species differences in the allometric coefficient of self-thinning using multiple pairwise comparison tests. Because apparent differences in this coefficient estimates reported for a given species may be due to a curvature in the self-thinning relationship, we also investigated potential departure from the allometric assumption and tested for an extended curvilinear relationship of self-thinning.

2 Materials

We used three inventory cycles of the French NFI, collected between 1976 and 2004. The sampling relies on a systematic grid (~1 × 1 km) repeated around every 12 years in each 'département' administrative unit (Robert et al. 2010). NFI plots are organised into four circular concentric subplots. Stand attributes are assessed in a 25-m radius plot. Tree inventories are exhaustive over a threshold diameter at breast height (dbh) of 7.5 cm in three concentric subplots of radii 6, 9 and 15 m, used to measure small (dbh from 7.5 to 22.4 cm), medium (dbh from 22.5 to 37.4 cm) and large trees (dbh over 37.5 cm), respectively. A relative area weight is attributed to each subplot to obtain quantities per hectare. The measured variables include dbh and vegetative state (living, dead, harvested).

We selected pure and even-aged plots of 11 broadleaved and coniferous species: common beech (*F. sylvatica* L.), sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.), pedunculate oak (*Quercus robur* L.), pubescent oak (*Quercus pubescens* Willd.), Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.), maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton.), Corsican pine (*Pinus nigra* Arn. subsp. *laricio* (Poir.) Maire var. *Corsicana* (Loud.) Hyl.), Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco.), silver fir (*Abies alba* Mill.) and Norway spruce (*Picea abies* Karst.). The samples cover the entire distribution of these species in France. Stand pureness was controlled by selecting plots where species represented over 90% of the plot basal area. Even-aged stands were selected using information on the forest structure available in the NFI data. We further discarded open forests where the total cover was <50% of the stand basal area and that would be of no interest for the purpose of estimating self-thinning relationships.

The NFI countable threshold at dbh=7.5 cm may lead to the underestimation of stand density for small-diameter stands and prevent the identification of those undergoing self-thinning. For the sake of caution, we therefore rejected plots under a quadratic mean diameter of 15 cm. In addition, we enquired whether putative self-thinning conditions may be found for all size classes over the 15-cm diameter threshold. We divided the observed $\ln D_g$ into 20 classes and rejected those whose average mortality rate (the ratio between the number of dead trees documented over the last 5 years and the initial number of trees) in the densest 10% of plots was null at both extremities of the $\ln D_g$ distribution. Depending on species, this criterion led us to increase the lower diameter threshold by 1–5 cm and to set an upper diameter threshold (from 33 to 50 cm; see Table 1). This precaution was intended to discard diameter classes where self-thinning was not likely to occur and not to select stands experiencing self-thinning. The mortality rates in the densest 10% of plots for each retained $\ln D_g$ class averaged 2.45% over all species (1–5% depending on the species), whereas it amounts to 1.89% in the whole dataset (0.7–2.9 depending on the species).

In order to avoid potential imbalances between site conditions and diameter, we analysed the distribution of the quadratic mean diameter (three classes) within each type of French biophysical classification of the forested area (Inventaire Forestier National 2009; http://cartoser.ifn.fr/carto/afficherCarto) covered by each species. This classification follows the usual specifications of the land and resource classification approach (Bailey et al. 1978). The first level is based on a subdivision of France according to macroclimatic, geological and topographical criteria (11 classes). The second is based on the ecological and floristic NFI data and combines: (1) a refined subdivision of the territory in homogeneous areas regarding climate, topography, geology, soil characteristics and flora and (2) an aggregation of the NFI 'forest habitat types'. This classification resulted in the definition of 86 biophysical areas. For each species, biophysical areas where the three diameter classes were not represented were rejected from the analysis (from 5 to 31 areas, corresponding to 1–20.7% of the plots; Table 1). The final number of plots exceeded 1,000 for all species, except for Aleppo pine, pubescent oak, Corsican pine and Douglas fir (between 300 and 960; Table 1).

3 Methods

3.1 Stochastic frontier analysis

The SFA technique (Aigner et al. 1977) consists in fitting the maximum boundary (or frontier) of a predicted variable (Y) conditionally on the predictors. The principle is to assume a left-tailed distribution for the residuals, which features a law of maximum and allows positioning of the maximum boundary onto the data. In the SFA in particular,

Table 1 Main characteristics of the NFI plots selected to estimate the self-thinning relationships (see Section 3)

	No. of plots	Stand density (trees/ha)			Quadratic mean diameter (cm)			Lower diameter threshold	Upper diameter threshold	Mean pureness (%)	No. of removed ecological areas (% of plots removed)
		Mean	Min	Max	Mean	Min	Max				
Pubescent oak	429	630.3	39.3	1,984.5	21.2	15.0	36.5	15.0	37.0	98.6	14 (9.8)
Pedunculate oak	1,244	481.0	39.3	2,205.0	26.0	15.1	36.9	15.0	37.0	97.7	11 (2.2)
Sessile oak	1,110	649.5	39.3	2,544.5	23.0	15.0	30.0	15.0	30.0	97.5	19 (3.7)
Common beech	2,409	589.4	14.1	2,710.3	27.3	16.0	40.0	16.0	40.0	98.1	18 (2.2)
Scots pine	3,995	782.4	39.3	3,301.0	22.2	15.0	33.0	15.0	33.0	98.7	19 (2.7)
Aleppo pine	698	499.7	28.3	2,672.2	23.5	15.0	40.0	15.0	40.0	99.3	5 (2.2)
Corsican pine	357	566.5	67.6	1,945.2	30.5	18.0	49.8	18.0	50.0	98.7	31 (20.7)
Maritime pine	5,153	524.4	39.3	3,517.1	26.3	16.0	37.0	16.0	37.0	99.3	10 (0.7)
Norway spruce	1,301	756.1	42.4	3,652.3	29.2	15.0	45.0	15.0	40.0	97.9	17 (3.2)
Silver fir	1,778	653.3	70.7	2,908.0	29.6	15.0	44.9	15.0	45.0	97.5	10 (1.0)
Douglas fir	957	632.8	28.3	2,661.2	28.1	20.0	49.6	20.0	50.0	99.1	11 (4.2)

a two-component error distribution is assumed in Y. The first component is a left-tailed error term representing negative deviations that cause departure from the maximum level in Y. The second is a classical error term with a symmetric distribution of comparatively low variance, representing random deviations around Y. The result is a left-tailed (and possibly modal) distribution. In its simplest form, the stochastic frontier model can be written as

$$Y = \beta \mathbf{X} + (v - u) \tag{1}$$

where Y is the predicted variable, $\mathbf{X}$ is a matrix of predictors, β is a parameter vector to be estimated, and v and u are the symmetric and right-tailed asymmetric error terms, respectively, assumed to be independent of each other and independently and identically distributed across observations (Coelli 1996). The error component u is positive and modelled as the right side of the truncation at quantile zero of a normal distribution $N(\mu, \sigma_u^2)$ (Coelli 1996). μ can be 0 (resulting in a half-normal distribution) or can take positive or negative values (resulting in a modal or monotonic distribution, respectively). The second error component v is assumed to be normal with zero mean and constant variance σ_v^2.

Battese and Corra (1977) further proposed the following parameterization:

$$\sigma^2 = {\sigma_u}^2 + {\sigma_v}^2, \qquad \gamma = {\sigma_u}^2/\sigma^2 \tag{2}$$

γ lies between 0 and 1 and indicates the relevance of a stochastic frontier model: a small γ indicates that the symmetric random error prevails, whereas a high γ indicates the significance of the asymmetric error component. As a salient aspect of the SFA methodology, no prior assumption is required on σ^2 and γ. They are estimated in the statistical criterion optimization (see below), which makes the approach flexible.

3.2 SFA model for self-thinning

Maximum stand density is expressed as a function of the quadratic mean diameter. At a given developmental stage, this measure reflects both the oriented effects of site occupancy by trees due to growth and density-dependent mortality and the effects of random external factors such as management, climatic variations, diseases, or plot history (Bi et al. 2000; Weiskittel et al. 2009). Assuming a linear self-thinning relationship, Eq. 1 is therefore specified as

$$\ln N = a + b \ln D_g + (v - u) \tag{3}$$

where a and b are parameters of the self-thinning line, and $v - u$ is the composite error term whose parameters are estimated in the procedure.

We then tested for the significance of a curvature with the quadratic mean diameter. Following Schütz and Zingg (2010), we tested the effect of an additional quadratic term:

$$\ln N = a + b \ln D_g + c(\ln D_g)^2 + (v - u) \tag{4}$$

Parameters a, b, c, σ^2, γ and μ were estimated by maximum likelihood using the package 'frontier' version 0.996-10 (Coelli and Henningsen 2010) implemented in R software (R Development Core Team 2009). The significance of all parameters was assessed using standard Student's t tests. The adequacy of a stochastic frontier model to represent the data better than a traditional OLS regression, i.e. the

significance of the composite error term skewness (Bi 2004), was tested using a chi-square likelihood ratio test for nested models (Coelli 1995), hereafter denoted as LRT_1. To further assess whether a truncated normal distribution for u was more appropriate than a half-normal distribution (significance of μ), we computed a second likelihood ratio test (LRT_2) relative to a model with $\mu=0$ (Bi 2004). The significance of an additional quadratic term in the self-thinning relationship (Eq. 4) was assessed from a comparison with the simpler model (Eq. 3) using a third likelihood ratio test (LRT_3). In cases where the linear term was no longer significant, LRT_3 could not be applied (same number of parameters). Therefore, we performed an Akaike information criterion (AIC) comparison to assess model improvement due to the quadratic term.

When linear self-thinning relationships were fitted (Eq. 3), exhaustive between-species pairwise comparisons of slope estimates were performed using bilateral Student's t tests. Based on these comparisons, groups of species significantly differing with respect to their allometric coefficient estimates were built. When fitting quadratic relationships (Eq. 4), we calculated their first derivatives with respect to the quadratic diameter (slope of the tangent denoted S), given by

$$S = b + 2c\ \ln D_g \tag{5}$$

where b and c are the parameters given in Eq. 4. We plotted and compared them over a D_g range between 15 and 50 cm.

4 Results

4.1 Linear self-thinning relationships

The notion of a maximum in the relationship between $\ln N$ and $\ln D_g$ was clearly identified in the NFI data (Fig. 1). Table 2 summarises the fits of linear self-thinning relationships. The intercept and slope were highly significant for all species. LRT_1 was significant for all species ($p<10^{-15}$, except for Corsican ($<10^{-7}$) and Aleppo ($<10^{-8}$) pines), indicating that the error distribution was strongly asymmetric. The estimate for μ was around −2, which significantly improved the models according to the LRT_2 (p from 10^{-2} to 10^{-15}) in all cases, except Corsican and Aleppo pines ($p=0.05$ and 0.67, respectively). For these two species, a truncated normal distribution was no more adequate than a half-normal distribution.

Figure 2a depicts the self-thinning lines fitted for all species. The three oak species, as well as the Aleppo and maritime pines, reached similar maximum densities that were all below those of the other coniferous species. Common beech had an intermediate position: it neighboured species of the highest densities for small diameters and those of lowest densities for larger diameters. The slopes of the self-thinning lines are compared visually in Fig. 2b, by removing the intercept to Eq. 1. Table 3 summarises significant differences in the slope estimates between different species resulting from the t test procedure. We could define four groups of species between which the slope estimates significantly differed (Tables 3 and 4). The groups were not strongly overlapping, and it was also possible to identify exclusive species groups showing no overlap (Table 4).

4.2 Quadratic self-thinning relationships

Three different patterns were observed when fitting quadratic self-thinning relationships (Table 5). (1) For Corsican pine, and the three oak species, the quadratic term was not significant according to LRT_3 and the linear relationship model was retained. (2) For Douglas fir, silver fir and Scots pine, the quadratic term in $\ln D_g$ significantly improved the models according to LRT_3 ($p<10^{-4}$, $<10^{-9}$ and $<10^{-7}$, respectively) and always had a negative coefficient indicating a concave self-thinning relationship. (3) For common beech, Norway spruce, maritime pine and Aleppo pine, the quadratic term was also negative and significant according to LRT_3 ($p=3.10^{-4}$, 0.02, 7.10^{-4} and 0.01, respectively), but the linear term in $\ln D_g$ was no longer significant according to the t test and was discarded. The AIC difference (≤4) between the latter model and the linear one confirmed the usefulness of a quadratic term (Burnham and Anderson 2002). LRT_1 remained highly significant for all species and μ again amounted to around −2 for all species, with the exception of Corsican and Aleppo pine, for which it was not significant according to LRT_2.

The relative position of the curves fitted with the quadratic self-thinning relationships provided indications similar to those obtained with linear relationships (Fig. 3). The curvature of the self-thinning relationship varied from very strong for Douglas fir and Scots pine, to flat for Corsican pine, and the three oak species (non-significance of the quadratic term). Given the strong curvature in some of these relationships, comparisons of the slopes at a given quadratic diameter were necessary (Fig. 4). The strongest curvature was observed for Scots pine and Douglas fir whose slopes decreased by approximately 200% over their diameter range (Fig. 4). The slope of silver fir also steepened with D_g (−180%, Fig. 4). The curvature was of a similar amplitude for common beech, Aleppo pine, Norway spruce and maritime pine (around −35%, Fig. 4). Among these species, beech and Aleppo pine had the steepest slopes, followed by Norway spruce and maritime pine. The slopes of Corsican pine and the three oak species remained constant across developmental stages. Consequently, species ranking according to self-tolerance was dramatically modified between early and late developmental stages (Fig. 4).

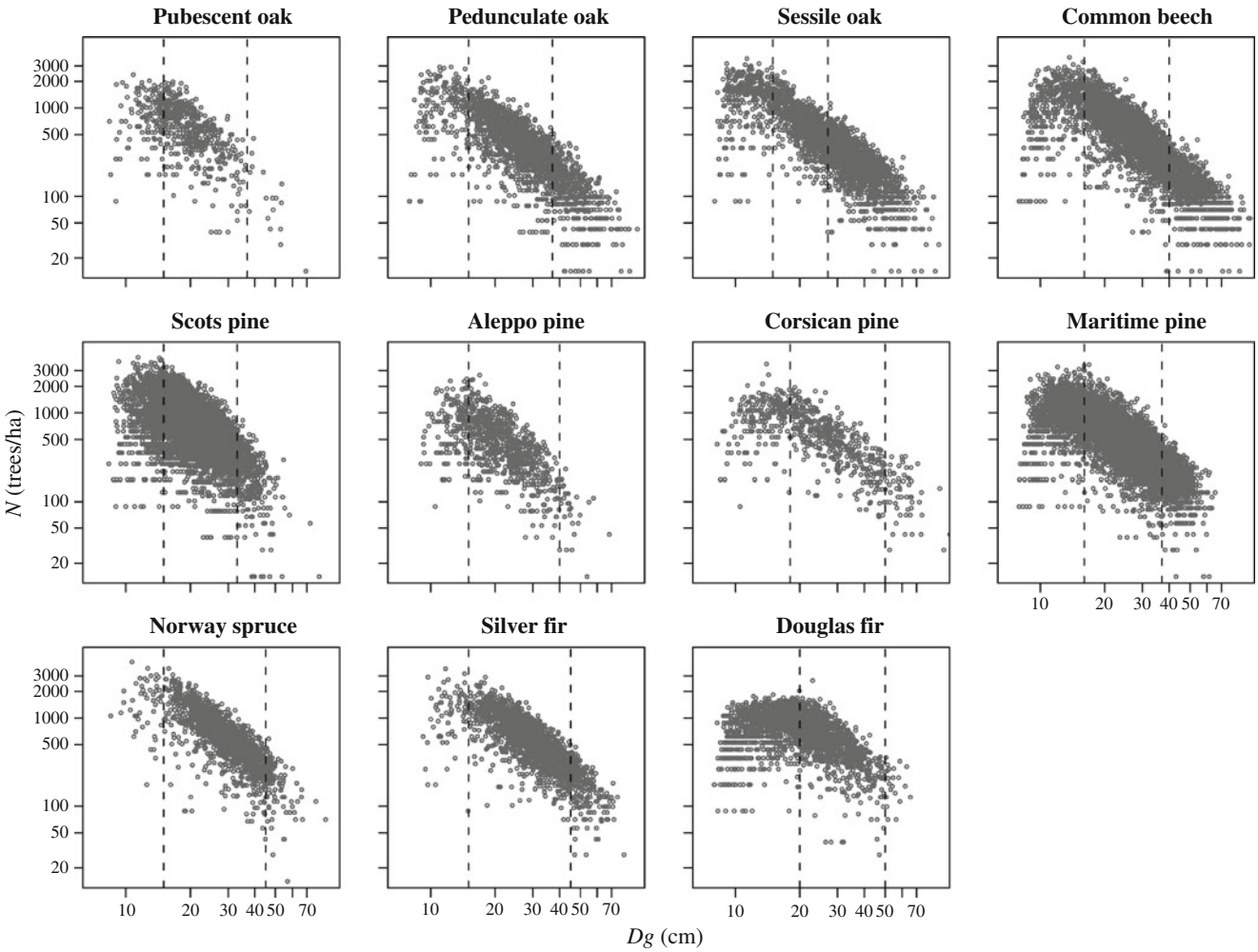


Fig. 1 N–D_g relationships for the 11 temperate and Mediterranean species studied, plotted on a log–log scale. *Dashed lines* represent the upper and lower diameter thresholds

5 Discussion

We tested whether the self-thinning relationship varied among tree species. Because nonlinearity in this relationship may cause apparent differences in the allometric coefficient estimates reported for a given species, we also tested the linearity of this relationship. We used a homogeneous dataset based on NFI data for 11 temperate and Mediterranean species and estimated self-thinning relationships using stochastic frontier analysis (SFA), a relevant technique for assessing conditional laws of the maximum.

5.1 Suitability of NFI data to estimate self-thinning relationships

NFI data have never been used to fit self-thinning relationships. For all species, realistic raw $\ln N$–$\ln D_g$ relationships were found (Fig. 1). Concern for self-thinning conditions to be found along the entire range of diameters considered led us to set upper/lower thresholds on the quadratic mean diameter based on two criteria: (1) avoid plots where stand density could be underestimated (NFI lower countable threshold) and where it may result in an artificial curvature of the $\ln N$–$\ln D_g$ relationship at low diameters (Schütz and Zingg 2010) and (2) observe true mortality in the densest 10% of plots for each $\ln D_g$ class. The observed mortality rates (2.45% on average over the last 5 years) indicated that self-thinning conditions were likely, even if they constituted no formal evidence for it. Our aim was only to discard diameter classes where self-thinning was not likely to occur and not to select stands experiencing self-thinning. The diameter ranges selected were sometimes very restricted (e.g. sessile oak) because no mortality could be observed in large diameter classes, which is a limit of NFI data.

5.2 Control of site conditions

The intercept of the self-thinning relationship has been shown to depend on site fertility (Bi 2004; Weiskittel et al.

Table 2 Parameter estimates and goodness of fits for linear models of self-thinning relationships

	Intercept (trees/ha)	$\ln D_g$ (cm)	σ^2 (trees/ha)	logLik	γ	LRT_1	μ (trees/ha)	LRT_2
Pubescent oak	12.270	−1.809	2.190	−316.683	0.971	***	−2.917	*
	0.283	*0.094*	*1.285*		*0.017*		*2.470*	
Pedunculate oak	12.138	−1.758	1.731	−820.640	0.965	***	−2.585	***
	0.161	*0.049*	*0.401*		*0.009*		*0.865*	
Sessile oak	12.681	−1.911	1.238	−562.624	0.961	***	−2.181	***
	0.181	*0.058*	*0.198*		*0.009*		*0.503*	
Common beech	12.950	−1.941	1.321	−1451.857	0.946	***	−2.236	***
	0.110	*0.034*	*0.143*		*0.008*		*0.356*	
Scots pine	11.993	−1.615	1.338	−3,137.467	0.933	***	−1.324	***
	0.125	*0.039*	*0.322*		*0.013*		*0.689*	
Aleppo pine	12.512	−1.881	0.612	−562.740	0.861	***	0.200	*ns*
	0.277	*0.081*	*0.166*		*0.036*		*0.407*	
Corsican pine	12.104	−1.653	1.166	−204.123	0.936	***	−2.089	*ns*
	0.211	*0.065*	*0.477*		*0.025*		*1.357*	
Maritime pine	11.982	−1.711	0.854	−2,669.932	0.903	***	−1.757	***
	0.079	*0.024*	*0.058*		*0.010*		*0.193*	
Norway spruce	13.086	−1.878	1.222	−639.428	0.962	***	−2.168	***
	0.108	*0.033*	*0.219*		*0.004*		*0.564*	
Silver fir	12.621	−1.779	0.853	−658.444	0.006	***	−1.797	***
	0.108	*0.032*	*0.083*		*0.007*		*0.273*	
Douglas fir	12.133	−1.646	1.128	−511.402	0.941	***	−2.061	***
	0.189	*0.057*	*0.141*		*0.012*		*0.371*	

Standard errors are in italics. LRT_1 corresponds to the likelihood ratio test between the model fitted by OLS and the stochastic frontier model fitted by maximum likelihood (significance of a left-tailed distribution for the residuals). LRT_2 corresponds to the likelihood ratio test of μ (existence of a mode in the left-tailed distribution of residuals)

ns non-significant

***$p < 0.001$; **$p < 0.01$; *$p < 0.05$

2009). The aim of our study was not to investigate variations in the self-thinning relationship with site conditions but to estimate and compare the maximum species boundaries (sensu Weller 1990) over their distributional

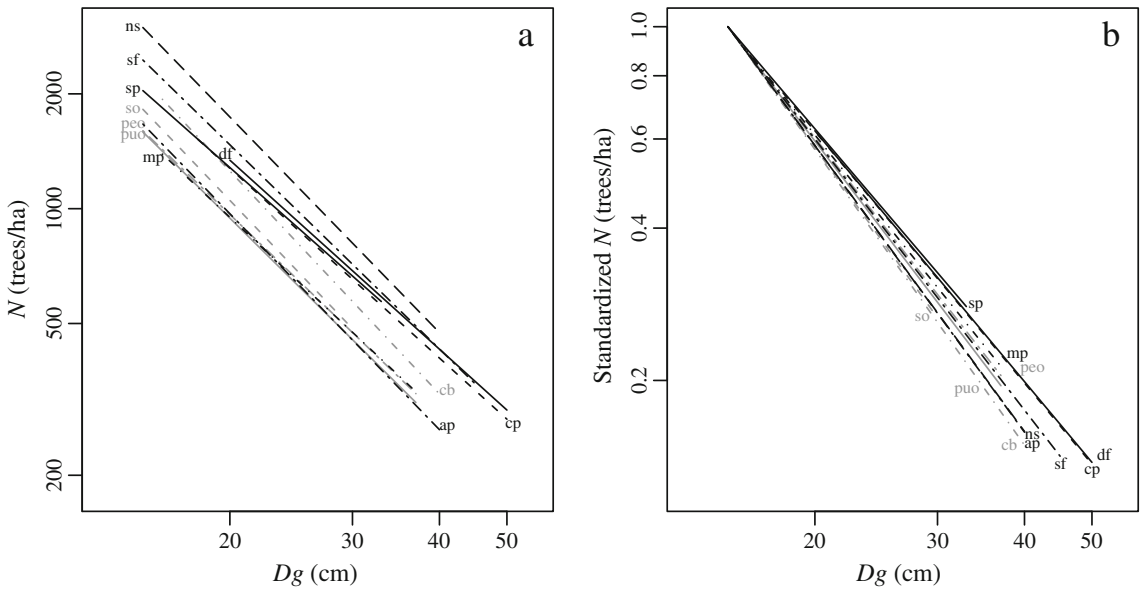


Fig. 2 **a** Fits of linear relationships plotted on a log–log scale for the 11 species studied. **b** Comparison of the allometric coefficients of self-thinning estimates obtained by removing the intercept to Eq. 1. *puo* pubescent oak, *peo* pedunculate oak, *so* sessile oak, *cb* common beech, *sp* Scots pine, *ap* Aleppo pine, *cp* Corsican pine, *mp* maritime pine, *ns* Norway spruce, *sf* silver fir, *df* Douglas fir

Table 3 Between-species differences in the allometric coefficients of self-thinning as assessed from a Student's *t* test

	Scots pine	Douglas fir	Corsican pine	Maritime pine	Pedunc. oak	Silver fir	Pubesc. oak	Norway spruce	Aleppo pine	Sessile oak
Scots pine	*ns*									
Douglas fir	*ns*	*ns*								
Corsican pine	*	*ns*	*ns*							
Maritime pine	*	*ns*	*ns*	*ns*						
Pedunculate oak	***	*	*	*	*ns*					
Siver fir	*	*ns*	*ns*	*ns*	*ns*	*ns*				
Pubescent oak	***	***	**	***	*	*	*ns*			
Norway spruce	**	**	*	*	*ns*	*ns*	*ns*	*ns*		
Aleppo pine	***	***	**	***	*	*	*ns*	*ns*	*ns*	
Sessile oak	***	***	***	***	**	***	*ns*	*ns*	*ns*	*ns*

ns non-significant

***$p < 0.001$; **$p < 0.01$; *$p < 0.05$

range in France. However, imbalances in site conditions over the diameter range may induce biases or artificial curvature in the self-thinning relationship estimates. We controlled for these imbalances using the French biophysical classification of forests (Inventaire Forestier National 2009; see Section 2).

5.3 Relative position of linear self-thinning relationships

The maximum attainable density is known to be positively related to species shade tolerance (Jack and Long 1996). The species ranking at D_g=20 cm showed a significant positive correlation (r=0.62, p=0.04) with the degree of shade tolerance (Niinemets and Valladares, 2006; http://www.esapubs.org/archive/mono/M076/020/appendix-A.htm). As shade-tolerant species, Norway spruce, silver fir and common beech displayed self-thinning relationships that occupied a higher position in the $\ln N$–$\ln D_g$ plane (Fig. 2) than those of light-demanding pine and oak species. However, Douglas fir, Scots pine and Corsican pine reached unexpectedly high maximum densities given their low shade tolerance, suggesting that factors other than light resource may favour stocking (Shirley 1943; Zeide 1985). The specific differences in crown allometry and growing space efficiency might also be a promising perspective in the understanding of specific differences in the self-thinning relationship (Pretzsch and Schutze 2005). Indeed, recent works have pointed out that these specific characteristics affected the packing capacity of a stand. Pretzsch and Schutze (2005) observed that common beech had higher space occupancy than Norway spruce and was less efficient in space exploitation due to differences in branching and resource allocation. This was shown to affect the maximum stocking (Schütz and Zingg 2010).

5.4 Species variations in allometric coefficient of self-thinning

The significant between-species differences in the self-thinning allometric coefficient invalidate the hypothesis of a constant coefficient among species. The species classifications with respect to the allometric coefficient estimates were similar for 3 species to the classifications of Pretzsch and Biber (2005) who used long-term experimental data from fully stocked stands: common beech < Norway spruce < Scots pine. This remarkable agreement confirms the reliability of NFI data for such assessment and indicates some proximity between the self-thinning boundary sensu

Table 4 Groups of species of non-significantly differing allometric self-thinning coefficients (based on Table 3)

Scots pine	Douglas fir	Corsican pine	Maritime pine	Pedunc. oak	Silver fir	Pubesc. oak	Norway spruce	Aleppo pine	Sessile oak	Common beech
A	A	A								
	B	B	B	B						
				C	C	C				
						D	D	D	D	D

Each group is identified by a unique letter

Table 5 Parameter estimates and goodness of fits for curvilinear models of self-thinning relationships

	Intercept (trees/ha)	$\ln D_g$ (cm)	$\ln D_g^2$ (cm)	σ^2 (trees/ha)	logLik	γ	LRT_1	μ (trees/ha)	LRT_2	LRT_3 or ΔAIC
Common beech	9.790		−0.296	1.359	−1,446.128	0.948	***	−2.270	***	−11.450
	0.058		*0.005*	*0.116*		*0.007*		*0.271*		
Scots pine	2.279	4.701	−1.023	1.368	−3,121.937	0.934	***	−1.410	***	***
	1.624	*1.047*	*0.169*	*0.286*		*0.012*		*0.592*		
Aleppo pine	9.575		−0.299	0.602	−560.725	0.859	***	0.212	*ns*	−4.030
	0.166		*0.013*	*0.160*		*0.034*		*0.394*		
Maritime pine	9.307		−0.272	0.843	−2,665.869	0.900	***	−1.742	***	−8.120
	0.034		*0.003*	*0.089*		*0.012*		*0.292*		
Silver fir	4.700	3.000	−0.718	0.773	−638.180	0.941	***	−1.705	***	***
	0.923	*0.557*	*0.084*	*0.104*		*0.009*		*0.360*		
Norway Spruce	10.043		−0.287	1.259	−636.381	0.964	***	−2.203	***	−6.100
	0.063		*0.005*	*0.123*		*0.005*		*0.295*		
Douglas fir	0.607	5.192	−1.009	1.146	−503.321	0.944	***	−2.080	***	***
	1.095	*0.638*	*0.094*	*0.154*		*0.009*		*0.417*		

Standard errors are in italics. LRT_1 and LRT_2 are as in Table 3. LRT_3 corresponds to the likelihood ratio test of the quadratic term when relevant (see Section 3). ΔAIC is provided when considering models with the same number of parameters

ns non-significant

***$p < 0.001$; **$p < 0.01$; *$p < 0.05$

Weller (1990) and the dynamic self-thinning trajectory of a given species. The slope estimate we found for sessile oak was not the flattest as in Pretzsch and Biber (2005), but this disagreement might be due to the short diameter range covered by our dataset for this species. Groups of non-distinguishable species were identified (up to five species, Table 4), highlighting the necessity of a large number of species to avoid selection biases and properly address the issue. As a main outcome of this study, the existence of non-overlapping groups definitely confirms significant differences in the self-thinning relationship between species.

Despite the common classification with Pretzsch and Biber (2005) for three species, our slope estimates were all steeper by 1–12.8%. A formal comparison between their

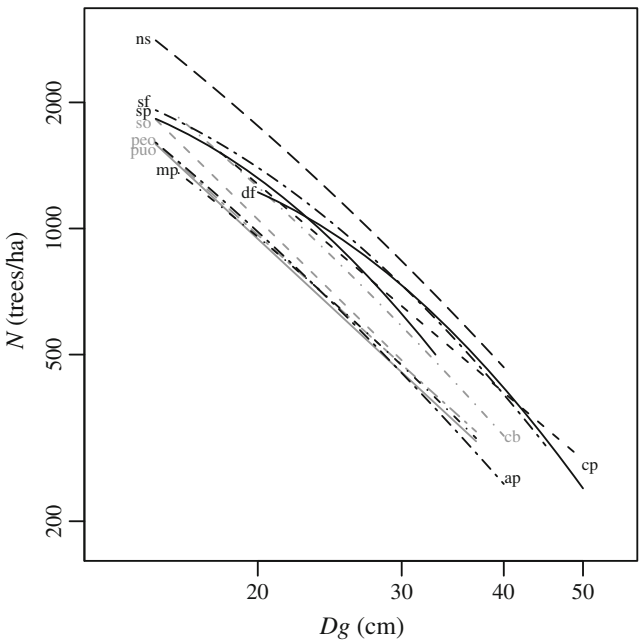


Fig. 3 Fits of the curvilinear relationships found significant among the species studied plotted on a log–log scale. Otherwise, linear relationship. Species abbreviations are as in Fig. 2

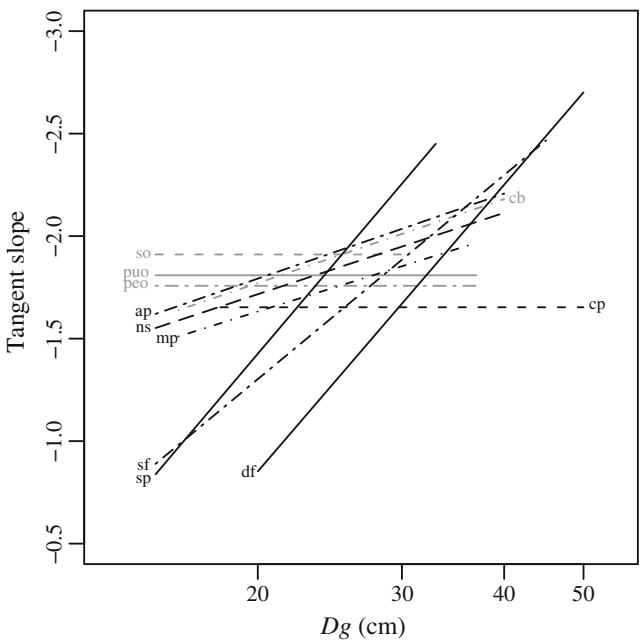


Fig. 4 Variation of the tangent slope of the curvilinear self-thinning relationships with quadratic mean diameter. Species abbreviations are as in Fig. 2

dynamic self-thinning trajectories and our maximum self-thinning boundaries is difficult. However, the minimum mean diameters in their study were below 15 cm for the four species (from 5.7 to 13.4 cm). The curvilinearity of the $\ln N$–$\ln D_g$ relationship evidenced in this study may explain the difference as it would generate flatter slope estimates with lower diameter thresholds and a linear assumption. This might, however, not be the only explanation as the slope we found for sessile oak was steeper, albeit without curvature.

Stand origin was shown to affect the slope of the self-thinning line for Douglas fir, with planted stands having a flatter slope (Weiskittel et al. 2009). In France, Douglas fir is only found in plantations, which may result in an artificially lower slope than for the other species. Corsican and maritime pines are also mostly planted, but a few naturally regenerated stands may be found in the resource as we observed dense young stands (Fig. 1). Their slope estimates might thus not be biased.

5.5 Curvilinearity of the self-thinning relationship

For 7 out of 11 species, the self-thinning relationship was better represented by a quadratic relationship of $\ln D_g$ than a linear one. This highlighted the effect of developmental stage on the self-thinning rate. Curvilinearity of the self-thinning relationship has previously been evidenced for common beech, Norway spruce (Pretzsch 2006; Schütz and Zingg 2010) and Scots pine (Pretzsch 2006). Interestingly, we confirmed the allometric relationship found for sessile oak (Pretzsch 2006). Zeide (2010) suggested an interpretation for the increasing self-thinning rate with stand ageing: (1) as trees get bigger, the gaps created by dead trees widen and (2) in parallel, their higher metabolic cost of maintenance and reduced photosynthetic activity (Yoder et al. 1994) would make bigger trees less able to react to canopy openings. Consequently, an opening in old stands would lead to overstocked yet relatively sparser stands. Although Nilson's (1973) model has been shown to be particularly appropriate to account for the continuous increase in the self-thinning rate with developmental stage (Zeide 2010), it could not be tested with the SFA method because of its nonlinearity in the parameters. The quadratic term in $\ln D_g$ used here also resulted in a curvature of the self-thinning relationship with tree diameter.

5.6 Comparison of species self-tolerance over developmental stage

We found that self-tolerance decreases with developmental stage for several species. The decrease varied from very strong (Scots pine, Douglas fir and silver fir) to null (Corsican pine, pedunculate, pubescent and sessile oaks; Fig. 4), leading to a dramatic change in the ranking of species self-tolerance over developmental stage. This suggests that absolute species comparisons are not meaningful.

Variations in species maximum density with developmental stage have implications for the dynamics of mixed-species communities whose stability or evolution towards pure communities may depend on the relative maximal densities that the admixed species can each tolerate (Shaw 2006). The significant differences in species self-thinning relationships and in their ordering over ontogeny (Figs. 3 and 4) suggest that the dynamics of corresponding mixtures may vary over time. Given that species also differ in their intrinsic growth rate (Lambers and Poorter 1992), a comprehensive assessment of the dynamical consequences of self-thinning variations among tree species, including laws of diameter growth, remains to be conducted.

6 Conclusion

Using stochastic frontier analysis, we fitted self-thinning allometries for 11 temperate species from NFI data. As a main outcome, we confirm that the self-thinning relationship significantly varies across species, from a comparison of the allometric coefficients over a high number of species. We further identified a departure from the allometric assumption in the self-thinning relationships of most species, a finding that has never been shown on such an extensive dataset. The suggested effect of developmental stage on the self-tolerance of tree species has potential significance for the dynamics and stability of mixed-species communities.

Acknowledgements The authors wish to thank the French NFI for providing the data. The anonymous reviewers are also thanked for their helpful comments on a previous version of the manuscript.

Funding This work was funded by INRA.

References

Aigner D, Lovell CAK, Schmidt P (1977) Formulation and estimation of stochastic frontier production function models. J Econom 6:21–37

Bailey RG, Pfister RD, Henderson JA (1978) Nature of land and resource classification—review. J Forest 76:650–655

Battese GE, Corra GS (1977) Estimation of a production frontier model—with application to pastoral zone of eastern Australia. Aust J Agric Econ 21:169–179

Bi HQ (2004) Stochastic frontier analysis of a classic self-thinning experiment. Austral Ecol 29:408–417

Bi HQ, Wan GG, Turvey ND (2000) Estimating the self-thinning boundary line as a density-dependent stochastic biomass frontier. Ecology 81:1477–1483

Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York, p 497

Coelli T (1995) Estimators and hypothesis tests for a stochastic frontier function—a Monte-Carlo analysis. J Prod Anal 6:247–268

Coelli T (1996) A guide to FRONTIER version 4.1: a computer program for stochastic frontier production and cost function estimation. Working Paper 96/07, Center for Efficiency and Productivity Analysis, University of New England, Armidale, Australia, p 33

Coelli T, Henningsen A (2010) Package 'frontier'—stochastic frontier analysis. CRAN

Enquist BJ (2002) Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. Tree Physiol 22:1045–1064

Gorham E (1979) Shoot height, weight and standing crop in relation to density of monospecific plant stands. Nature 279:148–150

Inventaire Forestier National (2009) Les sylvoécorégions (SER) de France métropolitaine—Etude de définition, p 166. http://www.ifn.fr/spip/IMG/pdf/Rapport_ser.pdf. Accessed 10 May 2011.

Jack SB, Long JN (1996) Linkages between silviculture and ecology: an analysis of density management diagrams. Forest Ecol Manag 86:205–220

Lambers H, Poorter H (1992) Inherent variation in growth-rate between higher-plants—a search for physiological causes and ecological consequences. Adv Ecol Res 23:187–261

Le Goff N, Ottorini JM (1999) Effects of thinning on beech growth. Interaction with climatic factors. Rev Forest Fr 50:355–364 (in French)

Le Goff N, Ottorini JM, Ningre F (2010) Evaluation and comparison of size–density relationships for pure even-aged stands of ash (*Fraxinus excelsior* L.), beech (*Fagus silvatica* L.), oak (*Quercus petraea* Liebl.) and sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.). Ann For Sci 68:461–475

Niinemets U, Valladares F (2006) Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. Ecol Monogr 76:521–547

Nilson A (1973) On the theory of programming of thinnings. Collect Estonian Agric Acad Sci 89:136–142 (in Estonian)

Pretzsch H (2006) Species-specific allometric scaling under self-thinning: evidence from long-term plots in forest stands. Oecologia 146:572–583

Pretzsch H (2009) Forest dynamics, growth and yield. Springer, Berlin, pp 41–99

Pretzsch H, Biber P (2005) A re-evaluation of Reineke's rule and stand density index. Forest Sci 51:304–320

Pretzsch H, Schutze G (2005) Crown allometry and growing space efficiency of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed stands. Plant Biol 7:628–639

Puettmann KJ, Hann DW, Hibbs DE (1993) Evaluation of the size–density relationships for pure red alder and Douglas-fir stands. Forest Sci 39:7–27

R Development Core Team (2009) R: a language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria

Reineke LH (1933) Perfecting a stand-density index for even-aged forests. J Agric Res 46:627–638

Robert N, Vidal C, Colin A, Herve JC, Hamza N, Cluzeau C (2010) France. In: Tomppo E, Gschwantner T, Lawrence M, McRoberts RE (eds) National Forest Inventories—pathways for common reporting. Springer, Heidelberg, pp 207–221

Schütz J-P, Zingg A (2010) Improving estimations of maximal stand density by combining Reineke's size–density rule and the yield level, using the example of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.). Ann For Sci 67:507

Shaw JD (2006) Reineke's stand density index: where are we and where do we go from here? Proceedings of the Society of American Foresters 2005 National Convention, Ft. Worth, TX, 2006, p 13 (published on CD_ROM, Bethesda MD, Society of American Foresters)

Shirley HL (1943) Is tolerance the capacity to endure shade? J Forest 41:339–345

Weiskittel A, Gould P, Temesgen H (2009) Sources of variation in the self-thinning boundary line for three species with varying levels of shade tolerance. Forest Sci 55:84–93

Weller DE (1987) A reevaluation of the −3/2 power rule of plant self-thinning. Ecol Monogr 57:23–43

Weller DE (1990) Will the real self-thinning rule please stand up—a reply. Ecology 71:1204–1207

White J (1980) Demographic factors in populations of plants. In: Solbrig OT (ed) Demography and evolution in plant populations. Blackwell, Oxford, pp 21–48

Yoda K, Kira T, Ogawa H, Hozumi K (1963) Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. J Biol Osaka City U 14:107–129

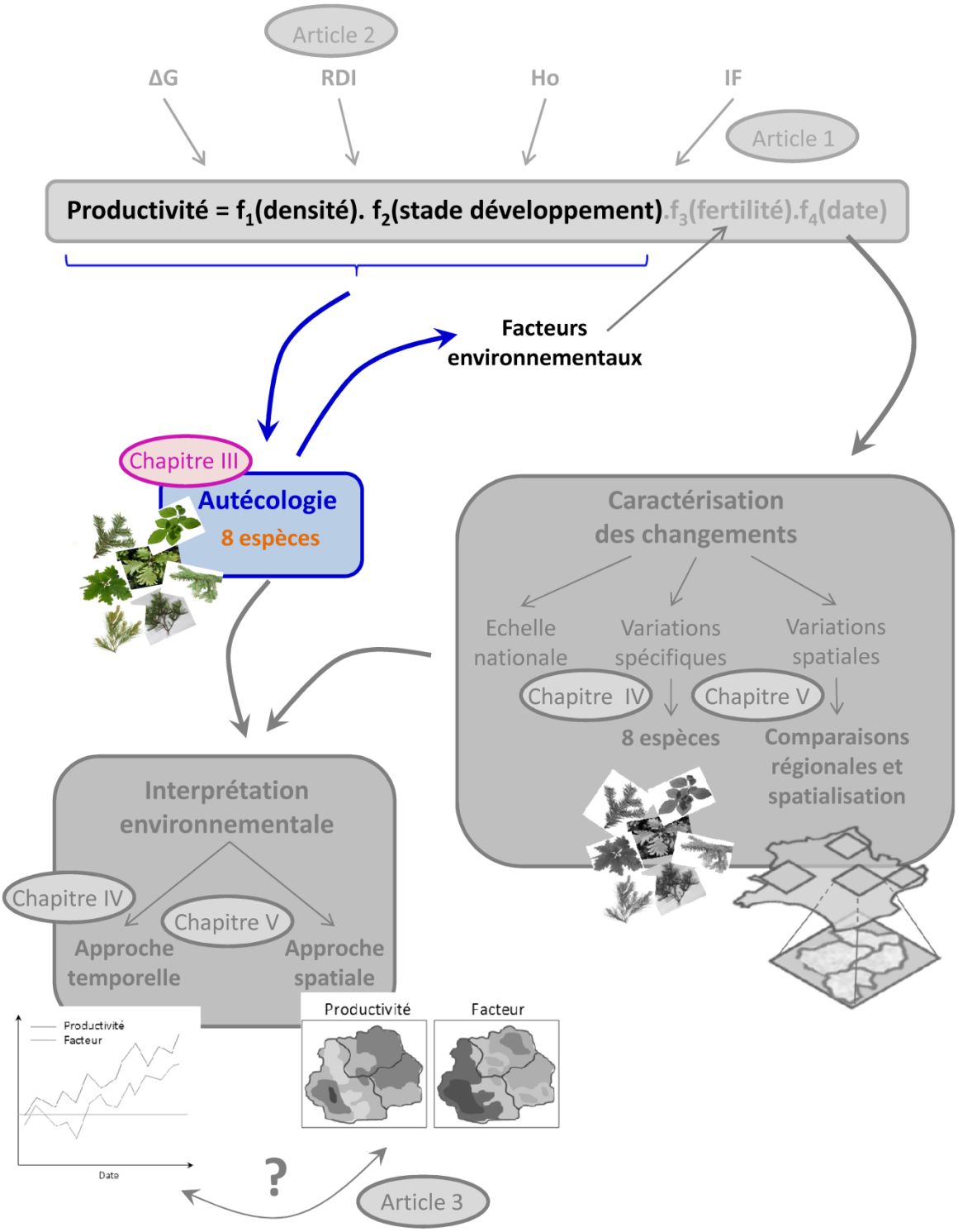
Yoder BJ, Ryan MG, Waring RH, Schoettle AW, Kaufmann MR (1994) Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees. Forest Sci 40:513–527

Zeide B (1985) Tolerance and self-tolerance of trees. Forest Ecol Manag 13:149–166

Zeide B (2010) Comparison of self-thinning models: an exercise in reasoning. Trees-Struct Funct 24:1117–1126

Zhang LJ, Bi HQ, Gove JH, Heath LS (2005) A comparison of alternative methods for estimating the self-thinning boundary line. Can J For Res 35:1507–1514

III - DÉTERMINISME ENVIRONNEMENTAL DE LA PRODUCTIVITÉ


Article 2
ΔG
RDI
Ho
IF
Article 1
Productivité = f1(densité). f2(stade développement).f3(fertilité).f4(date)
Facteurs environnementaux
Chapitre III
Autécologie
8 espèces
Caractérisation des changements
Echelle nationale
Variations spécifiques
Variations spatiales
Chapitre IV
Chapitre V
8 espèces
Comparaisons régionales et spatialisation
Interprétation environnementale
Chapitre IV
Chapitre V
Approche temporelle
Approche spatiale
Productivité
Facteur
Productivité
Facteur
Date
?
Article 3

1 INTRODUCTION

1.1 Contexte

Nous avons mentionné en introduction de ce manuscrit (section 3.3) les lacunes dans la connaissance de l'autécologie des espèces : les travaux concernant le déterminisme environnemental de la distribution observée des espèces (Guisan et Zimmermann, 2000; Austin, 2002), ne reflètent que la niche réalisée et non la niche fondamentale (Loehle et LeBlanc, 1996). Par ailleurs l'analyse du déterminisme environnemental de la croissance reste insuffisante : la dendroécologie ne donne qu'une vision partielle de l'autécologie d'une espèce (section 3.3.1), l'indice de fertilité ne représente que la composante verticale de la croissance et sa fiabilité est remise en cause par les changements environnementaux (section 3.3.2), et il n'existe que très peu de travaux basés sur un indicateur de productivité (section 3.3.3). Par ailleurs les effets saisonniers ne sont pas toujours pris en compte (section 3.3.4).

1.2 Objectifs

Le premier objectif de ce chapitre est d'étudier le déterminisme de la productivité pour 8 espèces forestières sur leur aire de répartition en France (objectif 1.1). Nous élaborerons pour cela un indicateur direct de productivité, défini comme un accroissement en surface terrière corrigé des effets de la compétition et du stade de développement, que nous modéliserons à partir d'indicateurs de l'environnement couvrant les besoins énergétiques (radiations, températures mensuelles), hydriques (bilans hydriques, réserves utiles, et déficits hydriques mensuels) et nutritifs (pH, C/N, S/T) de la croissance.

Le deuxième objectif est d'analyser la relation entre le déterminisme environnemental de la productivité et l'aire de distribution des espèces (objectif 1.2). Nous élaborerons pour cela des cartes de productivité stationnelle en spatialisant les modèles développés, une méthode déjà mise à profit dans des études visant à cartographier l'indice de fertilité (Proe *et al.*, 1996; Seynave *et al.*, 2008) ou la productivité (Watt *et al.*, 2010). Nous confronterons ensuite ces cartes à l'aire de distribution des espèces afin d'analyser le lien entre productivité et marges de distribution des espèces.

2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 Données utilisées

Nous avons utilisé les variables environnementales les plus précises à notre disposition pour évaluer les relations productivité-environnement le plus finement possible, à savoir les variables dynamiques (Chapitre I section 5.2). Les variables climatiques sont issues de séries temporelles du climat, les variables trophiques (pH, S/T, C/N) sont bio-indiquées sur les placettes IFN grâce aux relevés floristiques (Chapitre I section 5.2.3) et les réserves utiles maximales sont celles calculées grâce aux variables de sol de l'IFN (Chapitre I section 5.2.2.3). Seules les radiations sont des variables stationnaires car on ne dispose pas de séries temporelles de la nébulosité (Chapitre I section 5.1.1.2).

2.2 Élaboration d'un indicateur de productivité à stade de développement et densité constants

La productivité forestière dépend du niveau de densité, du stade de développement et de l'environnement (Introduction, section 2.2). Pour isoler les effets environnementaux des effets de la dynamique du peuplement (densité, stade de développement), nous avons calculé un indicateur de productivité corrigé des effets du stade de développement et du niveau de densité (Chapitre I section 1.2 Eq. 1.9). Nous avons pour cela ajusté des modèles de productivité (ΔG) ne prenant en compte que les effets de la densité (RDI) et du stade de développement (hauteur dominante):

$$\log(\Delta G) = f(\mathrm{RDI}) + f(H_0) + \varepsilon \qquad \text{Eq 3.1}$$

où $\varepsilon \sim N(0, \sigma^2)$. Les résidus de ces modèles sont présumés correspondre aux effets de l'environnement sur la productivité, seuls déterminants qui ne sont pas pris en compte. Ces résidus sont utilisés comme indicateur de productivité à niveau de compétition et stade de développement constants.

$$\log(\Delta G_{cor}) = \log(\Delta G) - (\hat{f}(\mathrm{RDI}) + \hat{f}(H_0)) = \hat{\varepsilon} \qquad \text{Eq 3.2}$$

On remarquera que cette productivité vaut à capital et à stade de développement donnés (RDI, H_0). Ceci n'est pas sans cohérence avec la relation de Eichhorn (Eichhorn, 1904) qui stipule une invariance de la relation entre production totale et hauteur dominante avec la fertilité.

$$G_{tot} = f(H_0) \qquad \text{Eq 3.3}$$

La différentiation de la loi de Eichhorn conduit donc à exprimer la productivité comme étant dépendante de la hauteur dominante et de son accroissement :

$$\frac{dG_{tot}}{dt} = \frac{d(f(H_0))}{dt} dH_0 = g(H_0) dH_0 \qquad \text{Eq 3.4}$$

C'est donc le déplacement sur cette trajectoire (dH_0) et non la trajectoire elle-même qui est déterminée par la fertilité. La mesure de ce déplacement est ici cohérente avec celle de l'indice de fertilité (H0 à un âge de référence donné), auquel nous substituons des facteurs environnementaux dans ce chapitre.

2.3 Méthode statistique : la régression PLS

2.3.1 Présentation de la régression PLS

La plupart des travaux visant à analyser le déterminisme environnemental de l'indice de fertilité sont basés sur une approche de régression linéaire multiple (Curt *et al.*, 2001; Seynave *et al.*, 2005; Seynave *et al.*, 2008) simple à utiliser et à interpréter (Aertsen *et al.*, 2010). Cependant, dans des situations où un très grand nombre de variables explicatives potentielles sont disponibles (tableau de prédicteurs X), et peuvent présenter de fortes colinéarités, l'utilisation de cette technique reste peu aisée, car elle repose sur un cheminement itératif conditionnel à l'opérateur, et reste soumise aux instabilités d'effets qui résultent de l'existence de telles colinéarités.

Dans cette situation, la régression PLS (Partial Least Squares, ou Projection to Latent Structure, selon les acceptions) est une technique plus appropriée. Cette méthode a été développée à la fin des années 1960 (Wold, 1975) et a été introduite en chimiométrie à la fin des années 1970 (Geladi et Kowalski, 1986; Martens *et al.*, 1986). Elle consiste à rechercher celles des combinaisons linéaires (ou composantes principales) des prédicteurs de X qui maximisent la prédiction de Y. Ces composantes sont établies successivement sous contrainte d'orthogonalité. La technique présente donc une similitude avec la régression sur composantes principales (ACP) tout en étant plus efficace. En effet dans l'ACP les composantes identifiées résument au mieux le tableau X mais sans avoir spécialement d'intérêt prédictif sur la variable à expliquer (Legendre et Legendre, 1998) ce qui se traduit en pratique par l'obligation de retenir un très grand nombre de composantes principales pour expliquer la variable Y. La régression PLS permet bien entendu une décomposition de la prédiction de la variable Y sur les prédicteurs de départ.

2.3.2 Utilisation de la régression PLS en écologie

La régression PLS a été introduite en écologie dans les années 1990, mais reste d'usage restreint. Elle est pourtant particulièrement adaptée dans la mesure où les prédicteurs environnementaux sont souvent nombreux et corrélés, alors que le nombre d'observations reste quant à lui limité (Carrascal *et al.*, 2009). A titre d'exemple, (Gordo *et al.*, 2008) ont utilisé la régression PLS pour étudier le déterminisme de la variabilité spatiale de la phénologie du chant chez deux espèces d'oiseaux migrateurs, et Thabeet *et al.* (2009) pour étudier le déterminisme climatique de la croissance, de la reproduction et du développement architectural du pin sylvestre.

2.3.3 Algorithme de la régression PLS

Dans une de ses formes, la régression PLS permet de modéliser la liaison entre une variable Y et un bloc de variables X. La première étape consiste à rechercher les composantes orthogonales t_h, combinaisons linéaires des variables X, expliquant au mieux Y. L'équation de régression PLS est ensuite obtenue en régressant Y sur les composantes t_h, puis en exprimant cette régression en fonction des variables X d'origine (Tenenhaus, 1999). L'algorithme de la régression PLS est présenté dans l'**encadré 3.1**.

2.3.4 Choix du nombre de composantes

De par la procédure itérative de l'algorithme de la régression PLS, le pouvoir explicatif est concentré dans les premières composantes et diminue avec le rang des composantes. Avec l'augmentation du nombre de composantes, le risque que les composantes soient liées à des relations aléatoires entre les variables explicatives augmente. Il est donc nécessaire de sélectionner les composantes réellement explicatives.

Le nombre de composantes à retenir est déterminé au moyen de statistiques fondées sur une approche de validation croisée. La procédure de validation croisée consiste à opérer une partition des données disponibles en q fractions. On sépare les données en un premier ensemble formé de q-1 fractions sur lesquelles le modèle sera ajusté, et la fraction restante qui sert de jeu de validation. La procédure est répétée en écartant successivement chacune des fractions, jusqu'à disposer d'une prédiction sur chaque observation. On peut aussi poser q comme étant le nombre N d'observations, auquel cas on procède à une validation croisée LOO (Leave-One-Out). Cependant cette méthode n'est pas appropriée pour sélectionner des variables, car elle a tendance à inclure trop de variables (Mevik et Cederkvist, 2004). **Nous avons utilisé une procédure de validation croisée basée sur 10 fractions, ce nombre étant un bon compromis** entre la variance d'estimation (qui diminue avec le nombre de segments), l'erreur d'estimation et le temps de calcul (Mevik et Cederkvist, 2004).

Les prédictions de la variable Y ($\hat{Y}$) permettent de calculer les carrés des erreurs de prédiction. On calcule les prédictions $\hat{Y}_{h(q)}$ et $\hat{Y}_{h(-q)}$ de Y à l'aide du modèle à h composantes, calculées en utilisant seulement la fraction q, puis toutes les fractions sauf la fraction q, respectivement.

Cette procédure est répétée q fois, en opérant une rotation des fractions dans les jeux d'ajustement et prédiction.

On peut ensuite calculer le $RMSEP_h$ (Root Mean Square Error of Prediction), défini par :

$$RMSEP_h = \sqrt{\frac{1}{N}\sum_{q}\sum_{i}(\hat{Y}_{h(q)i} - Y_i)^2} \qquad \text{Eq 3.5}$$

PRÉSENTATION DE L'ALGORITHME DE RÉGRESSION PLS

Les composantes sont obtenues de manière itérative.

Etape 0 : Soient E_0 la matrice des variables X centrées réduites (X*) et Y_0 la variable Y centrée réduite (Y*).

Etape 1 : On construit une combinaison linéaire t_1 des colonnes de E_0 telle que $t_1=E_0w_1$, avec $||w_1||=1$. On essaie ensuite de maximiser la covariance entre Y_0 et t_1 :

$$\text{cov}(Y_0, t_1) = \text{cor}(Y_0, t_1)*\sqrt{V(t_1)})$$

On obtient donc une variable t_1 aussi corrélée que possible à Y_0. On construit ensuite les régressions :

$$E_0 = t_1p_1' + E_1$$

$$Y_0 = t_1r_1' + Y_1$$

Où p_1 représentent le vecteurs des coefficients de régression de E_0 sur t_1 et r_1 représente le vecteur des coefficients de régression de Y_0 sur t_1.

Etape 2 : On reprend l'étape 1 en remplaçant Y_0 et E_0 par Y_1 et E_1. On obtient donc une nouvelle composantes $t_2=E_1w_2$, combinaison linéaire des colonnes de E_1. D'où les décompositions obtenues par régression :

$$E_0 = t_1p_1' + t_2p_2' + E_2$$

$$Y_0 = t_1r_1' + t_2r_2' + Y_2$$

Etape 3 : On itère la procédure jusqu'à ce que les composantes $t_1,...t_A$ expliquent suffisamment Y_0. Les composantes t_h sont des combinaisons linéaires des colonnes de E_0, et non corrélées entre elles.

De la décomposition :

$$Y_0 = t_1r_1' + ... + t_hr_h' + Y_h$$

on peut déduire les équations de régression PLS :

$$Y^* = b_0 + b_1X_1^* + ... + b_MX_M^* + F_h$$

où b_0, … b_M représentent les coefficients de régression de Y* sur les variables X*.

Encadré 3.1 : Présentation de l'algorithme de régression PLS (d'après Tenenhaus et al. 1995))

où la somme interne est prise sur les observations de la fraction q, et la somme externe est prise sur les fractions 1 à q.

Sur l'ensemble partiel des composantes t_h, on peut également calculer le critère RSS_h (Residual Sum of Squares) correspondant à la somme des carrés résiduelle calculée avec le modèle à h composantes et défini par :

$$RSS_h = \sum_q \sum_i (Y_i - \hat{Y}_{h(q)i})^2 \qquad \text{Eq 3.6}$$

ainsi que le $PRESS_h$ (PRediction Error Sum of Squares) défini par :

$$PRESS_h = \sum_q \sum_i (Y_i - \hat{Y}_{h(-q)i})^2 \qquad \text{Eq 3.7}$$

Le $PRESS_h$ représente donc le manque de précision de la prédiction du modèle à h composantes (Geladi et Kowalski, 1986). Ces deux critères permettent d'évaluer la capacité prédictive du modèle à h composante (R^2 de prédiction ou Q^2 ; Tenenhaus, 1998) :

$$Q^2_h = 1 - \frac{PRESS_h}{RSS_{h-1}} \qquad \text{Eq 3.8}$$

où le dénominateur représente la somme des carrés résiduelle calculée avec le modèle à h-1 composantes.

Le choix du nombre de composantes à retenir est toujours plus ou moins subjectif (Mevik et Wehrens, 2007) : il n'existe pas dans la littérature de consensus sur le critère à utiliser. Le choix se fait le plus souvent sur la base de l'évolution du RMSEP ou du PRESS en fonction du nombre de composantes (Geladi et Kowalski, 1986; Mevik et Wehrens, 2007), en sélectionnant le nombre de composantes au delà duquel le RMSEP ne diminue plus de manière significative voire augmente (critère graphique).

On peut également utiliser le critère du Q^2 pour sélectionner le nombre de composantes à retenir. Tant que le Q^2_h est supérieur à une certaine limite la composante t_h améliore la prédiction de Y de manière significative, et elle est alors conservée dans le modèle. Tenenhaus (1998) suggère de conserver une composante t_h si $Q^2_h \geq 0.0975$.

Enfin, certains auteurs ont fondé leur sélection sur le R^2 partiel des composantes, qui correspond à la part de variance expliquée par chaque composante dans le modèle ajusté sur le jeu de données total. On ne sélectionne alors que les composantes dont le R^2 partiel est supérieur à un certain seuil fixé a priori (5% dans Carrascal *et al.* 2009).

Nous avons testé les critères précédemment cités ainsi qu'un critère visant à utiliser le nombre de composantes permettant d'atteindre 80% du Q^2 maximum obtenu en testant un

très grand nombre de composantes. Nous avons comparé pour chaque critère le nombre de composantes retenues en fonction de chacun des critères.

2.3.5 Contributions des variables

Dans la section précédente, nous avons défini w_h comme le vecteur des coefficients de la combinaison linéaire de la matrice E_{h-1} définissant la composante t_h (encadré 3.1). Sa norme étant égale à 1, w_h^2 peut s'interpréter comme un vecteur des contributions de chaque variable X_j^* à la composante t_h. En multipliant les contributions w_h^2 des variables sur les composantes par le R^2 partiel des composantes, on peut obtenir la contribution globale des variables X_j^* dans l'explication de Y* pour un modèle à h composantes :

$$W_h = \sum_h {w_h}^2 R^2_h \qquad \text{Eq 3.8}$$

où R^2_h est le R^2 partiel de la composante h, et w_h^2 le vecteur de pondération des variables X_j^* sur la composante h.

2.3.6 Test de significativité des variables

L'analyse des contributions des variables a souvent été utilisée pour déterminer l'importance des variables dans l'explication de Y (Gordo *et al.*, 2008). Cependant, une variable peut avoir une forte contribution "par hasard". Il est donc nécessaire d'évaluer la stabilité des relations obtenues entre les variables X et la variable Y. **Elle peut s'apprécier en tirant parti de l'approche de validation croisée.**

Martens et Martens (2000) ont ainsi développé une approche visant à tester la significativité des paramètres estimés par la régression PLS, en se fondant sur un test Jackknife généralisé. Ce dernier tire parti de la famille d'estimations de chaque paramètre obtenues sur chaque segment d'ajustement de la validation croisée, qui permet de calculer une erreur standard pour chaque paramètre. Grâce à l'estimation de la valeur moyenne de chaque paramètre sur le jeu de données total, on peut ensuite réaliser un test de significativité (test de Student) pour chaque paramètre.

Les probabilités critiques n'ont cependant pas de signification quantitative absolue relativement aux seuils de significativité usuels (Wehrens et Mevik, 2007). Elles ne peuvent donc être formellement considérées qu'avec prudence.

2.3.7 Forme des effets

Le manque de réalisme des relations linéaires pour formaliser des réponses biologiques a souvent été critiqué (Austin, 2007). La méthode de régression PLS est basée sur la régression linéaire et nous avons tout d'abord procédé à l'ajustement d'effets linéaires simples des variables. Dans un second temps **nous avons introduit, en plus des effets linéaires, des effets quadratiques pour toutes les variables, afin de mettre en évidence d'éventuelles réponses à optimum ou**

saturantes. Même si ce type de formalisation n'est pas le meilleur du point de vue théorique (Austin, 2007), il permet de tester l'existence de relations curvilinéaires. **Nous ne présenterons que les résultats relatifs aux ajustements avec effets quadratiques.**

2.3.8 Sélection des variables les plus importantes

L'objectif de cette partie étant de déterminer les facteurs environnementaux les plus importants pour la productivité de chaque espèce, nous avons mis au point une procédure de sélection des variables les plus influentes. Compte tenu des mises en gardes sur l'utilisation des probabilités critiques des tests Jackknife (Wehrens et Mevik, 2007), **nous avons basé notre procédure de sélection des variables les plus influentes à la fois sur la significativité et sur la contribution des variables à l'explication de Y.**

Il existe une relation décroissante entre les probabilités critiques du test Jackknife et les contributions globales des variables. Cependant, il peut arriver que des variables soient très significatives alors qu'elles ne contribuent que très peu à la prédiction, ou à l'inverse que des variables aient une forte contribution mais que cet effet soit non significatif (la corrélation est forte par hasard, et l'effet n'est pas identifié comme stable dans la procédure de validation croisée, **Fig 3.1**).

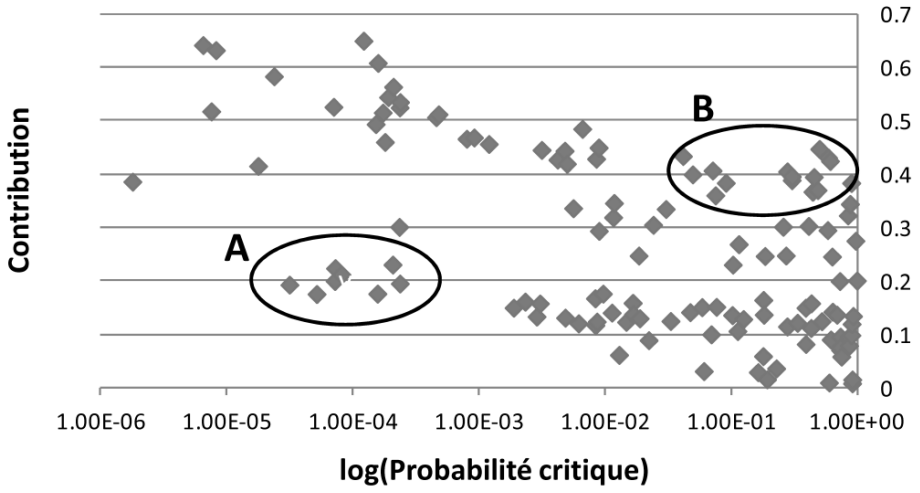


Figure 3.1 : Relation entre les contributions des variables (W_h^2) et les probabilités critiques issues du test jackknife, dans le cas de l'épicéa. *On observe que des variables très significatives peuvent ne pas avoir une forte contribution (A) et qu'à l'inverse des variables ayant une forte contribution peuvent ne pas être significatives (B)*

Notre démarche a donc été de considérer en premier lieu la significativité des variables. Nous avons classé les variables selon l'ordre croissant des probabilités critiques estimées pour leur paramètre. Nous avons ensuite considéré les gains d'explicativité liés à chaque variable en sommant leurs contributions successives.

En dépit du caractère relatif des probabilités critiques, nous avons considéré un seuil heuristique de 5% sur ces dernières, et avons calculé la contribution cumulée des variables dont le probabilité critique était inférieure à ce seuil. Nous avons ensuite sélectionné les variables qui permettaient d'expliquer au minimum 50% de cette contribution. Pour les variables en limite de seuil, nous avons procédé au cas par cas pour déterminer si l'information qu'elles apportaient était redondante avec les variables sélectionnées où si elles apportaient une information supplémentaire, auquel cas nous avons adapté le seuil pour les prendre en compte.

2.3.9 Formes de réponse des variables sélectionnées

Nous avons représenté les effets partiels des variables sélectionnées pour évaluer l'amplitude des réponses, et mettre en évidence d'éventuels effets présentant des seuils/curvilinéarités (effets quadratiques).

2.4 Cartographie de la productivité

Les modèles de régression PLS ajustés pour chaque espèce ont été utilisés pour réaliser des cartes de productivité à densité et stade de développement constants, permettant d'évaluer la variabilité spatiale de la productivité liée aux facteurs de l'environnement. Nous avons utilisé les paramètres des modèles ajustés par PLS pour toutes les espèces, et nous avons substitué les variables stationnaires (couches SIG, Chapitre I section 5.1) aux variables dynamiques, qui ne permettent pas d'obtenir une carte « millésimée ». Nous avons utilisé les indicateurs du climat normal (modèle AURHELY ; Bénichou et Le Breton, 1987), les valeurs de radiations issues du modèle Hélios (Piedallu et Gégout, 2007), les valeurs spatialisées de la RUM (Piedallu *et al.*, 2011), et les valeurs spatialisées des indicateurs trophiques.

Nous avons ensuite restreint les prédictions spatialisées sur la France entière aux aires de distribution prédites par des modèles pédo-climatiques de probabilité de présence des espèces (Piedallu *et al.* 2009 pour l'épicéa, le sapin, le hêtre et le chêne sessile, et Piedallu *comm. pers.* pour les autres). Bien qu'établies avec un jeu de données différent, ces distributions modélisées sont très en cohérence avec les points sélectionnés dans nos échantillons (**Fig 3.2**), à l'exception de l'épicéa dont l'aire modélisée n'inclut pas les placettes présentes dans le Nord-Ouest de la France.

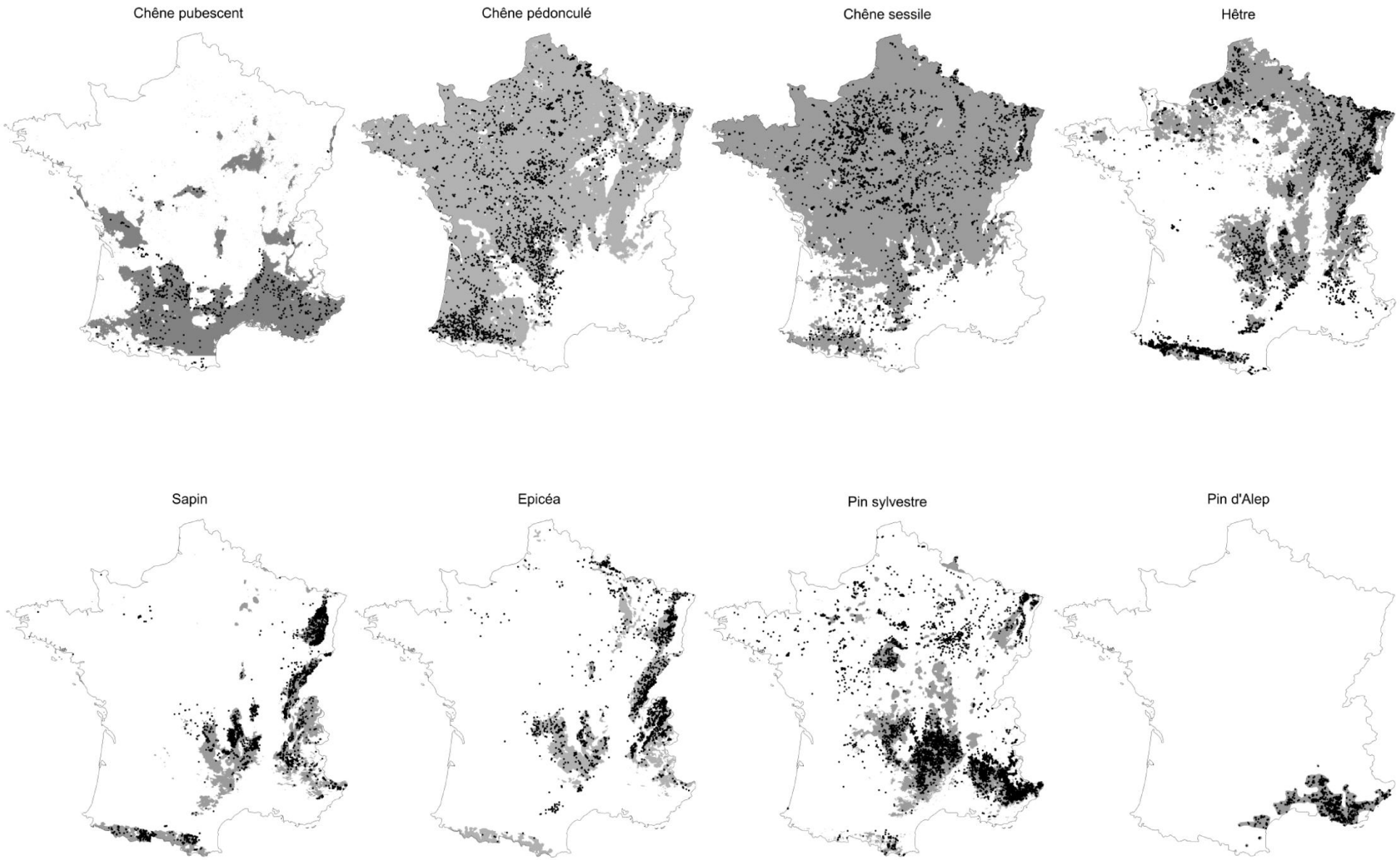


Figure 3.2 : Confrontation des aires de distributions modélisées par Piedallu et al (en gris) à la distribution des placettes IFN utilisées dans cette étude pour les 8 espèces (en noir).

3 RÉSULTATS

3.1 Calcul de l'indicateur de productivité à stade de développement et densité constants

Les modèles de productivité fonction de la compétition et du stade de développement ont été ajustés pour chaque espèce. Les modèles ajustés et leurs statistiques sont résumés dans le **tableau 3.1.**

	Ordonnée à l'origine (m^2/ha/5ans)		log(RDI)		$logH_0$ (m)		$1/H_0$ (m)		R^2 ajusté (%)	Erreur standard résiduelle (m^2/ha/5ans)
	Coef.	ES	Coef.	ES	Coef.	ES	Coef.	ES		
Chêne sessile	2.89	*0.10*	0.69	*0.02*	-0.58	*0.03*			36.5	0.37
Chêne pédonculé	0.44	*0.04*	0.70	*0.02*			11.19	*0.84*	35.2	0.40
Chêne pubescent	0.16	*0.18*	0.64	*0.04*	0.18	*0.07*			41.6	0.41
Hêtre	2.62	*0.11*	0.47	*0.02*	-0.48	*0.03*			14.9	0.52
Sapin	4.27	*0.15*	0.74	*0.03*	-0.84	*0.05*			29.8	0.45
Epicéa	7.78	*0.78*	0.68	*0.03*	-1.70	*0.20*	-12.97	*3.60*	32.8	0.47
Pin Sylvestre	3.51	*0.31*	0.62	*0.02*	-0.63	*0.09*	-10.16	*1.02*	36.7	0.48
Pin d'Alep	4.29	*1.18*	0.74	*0.04*	-1.05	*0.34*	-7.26	*3.80*	45.3	0.43

Tableau 3.1 : Statistiques d'ajustement des modèles de productivité fonction de la densité et du stade de développement (Eq 3.1). *ES= Erreur standard, Coef = coefficient.*

Pour toutes les espèces, l'effet du RDI était mieux représenté par un effet logarithmique positif. L'effet de la hauteur dominante a été le plus souvent représenté par un effet logarithmique négatif, ou par un effet hyperbolique décroissant (Chêne pédonculé), ou par une combinaison des deux (Épicéa, Pin sylvestre, Pin d'Alep). Les R^2 ajustés varient de 15 à 45% selon les espèces, ce qui indique que la part des variations de productivité expliquée par le niveau de densité et le stade de développement est plus ou moins importante selon les espèces. La productivité du Pin d'Alep et du Chêne pubescent semble être fortement déterminée par ces variables dendrométriques, alors que pour le hêtre et le sapin une large part de variance reste inexpliquée.

3.2 Résultats de la procédure de régression PLS

3.2.1 Choix du nombre de composantes

Dans un premier temps nous avons analysé les profils des RMSEP (Eq. 3.5) issus de la procédure de validation croisée (**Fig 3.3**) afin d'identifier le nombre optimal de composantes à retenir (Mevik et Wehrens, 2007).

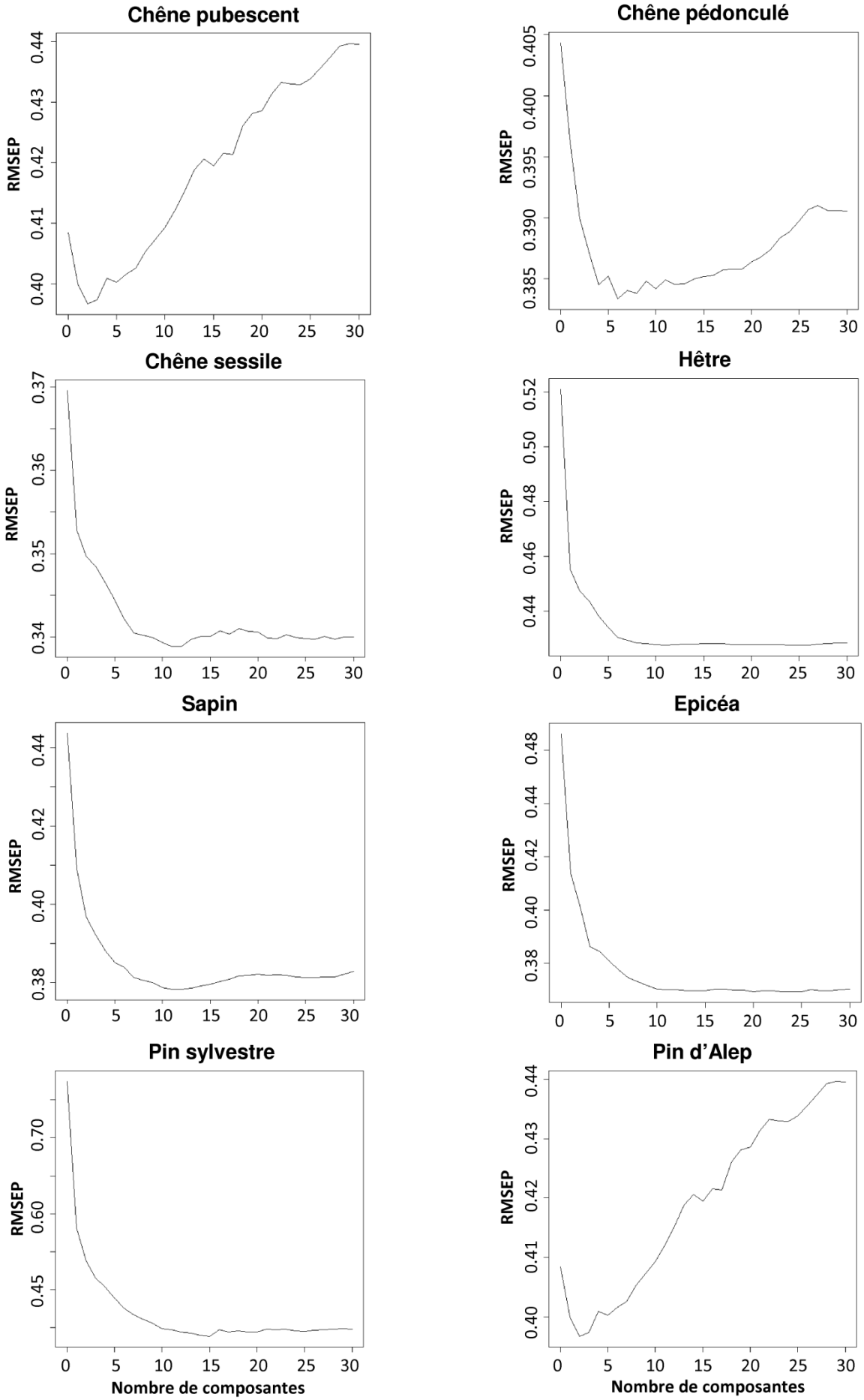


Figure 3.3 : Profils de RMSEP (Root Mean Square Error of Prediction) obtenus pour 30 composantes, pour chacune des espèces.

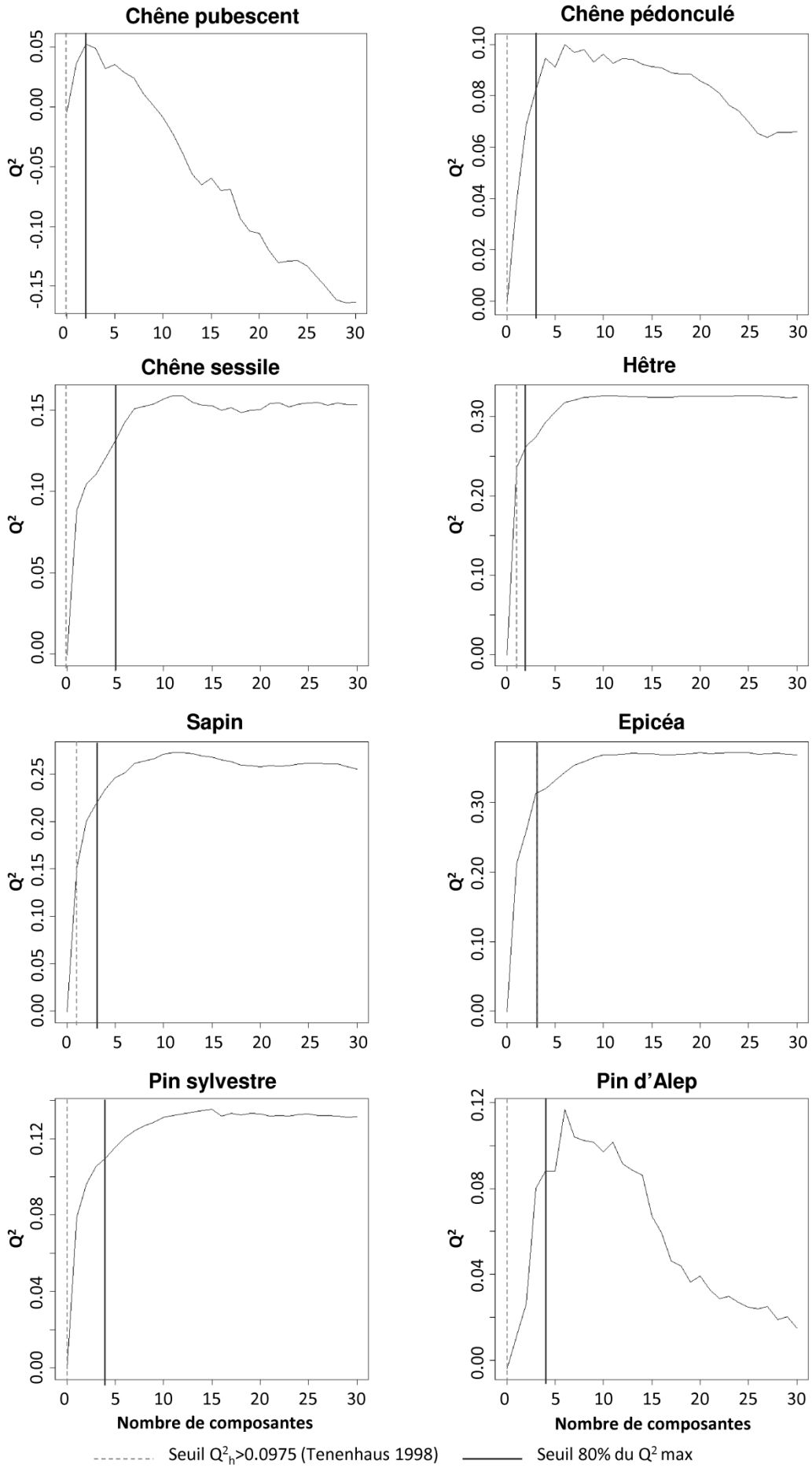


Figure3.4 : Profils de Q^2 de prédiction obtenus pour 30 composantes et représentation du nombre de composantes en considérant le seuil de Tenenhaus (Q^2 >0.0975, tirets gris) et ou le nombre de composantes permettant d'atteindre 80% du Q^2 maximum (trait noir).

Pour 5 espèces sur 8, le minimum des RMSEP se situe aux alentours de 10 composantes, la diminution étant principalement concentrée dans les 5 premières composantes. Pour le Chêne pubescent et le Pin d'Alep, le minimum des RMSEP se situe à 2 composantes. Pour le Chêne sessile ce minimum se situe à 6 composantes, mais une instabilité apparaît dès la cinquième composante.

Nous avons ensuite analysé l'évolution du Q^2 avec le nombre de composantes (**Fig 3.4**). On constate que le Q^2 évolue de manière symétrique au RMSEP pour toutes les espèces sauf pour le Pin d'Alep pour lequel la courbe d'évolution est légèrement différente. Le maximum du Q^2 est obtenu pour un nombre de composantes similaire à celui permettant d'arriver au minimum du RMSEP.

Le seuil de $Q^2 > 0.0975$ préconisé par Tenenhaus (1998) amènerait à ne retenir aucune composante dans la majorité des cas sauf pour le Hêtre (1 composante), le Sapin (1 composante) et l'Épicéa (2 composantes). Ce seuil n'a pas été jugé adéquat car les graphiques d'évolution des RMSEP mettent en évidence que le pouvoir prédictif du modèle augmente fortement avec les premières composantes.

Le seuil utilisé par Carrascal *et al.* (2009), correspondant à ne sélectionner que les composantes dont le R^2 partiel est supérieur à 5%, ne nous a pas paru satisfaisant par ailleurs car il amenait à ne sélectionner qu'une composante pour la majorité des espèces, voire 0 pour le Chêne pédonculé (**Tab 3.2**).

Au vu de ces résultats, nous avons jugé que le critère le plus adéquat était un compromis sur le nombre de composantes minimum permettant d'atteindre le maximum du Q^2 (ou minimum du RMSEP). **Nous avons finalement retenu le nombre de composantes permettant d'atteindre 80% du Q^2 maximum** (**Fig 3.4**).

Le nombre de composantes sélectionnées pour chaque espèce varie de 1 à 5 (**Tab 3.2**). Les modèles de régression PLS permettent d'expliquer entre 9.9% et 33.6% de la variabilité des $\log\Delta G_{cor}$, selon les espèces (**Tab 3.2**), **ce qui semble traduire que certaines espèces répondent plus (Épicéa, Sapin, Hêtre) que d'autres (Chênes, Pin sylvestre) à l'environnement.**

On vérifie bien que la part de variance expliquée par les composantes successives diminue, sauf dans les cas du chêne sessile et de l'épicéa, pour lesquels on observe une remontée des R^2 partiels à partir de la quatrième et de la troisième composante, respectivement.

		R^2 d'ajustement (%)						Q^2 de prédiction (%)					
Espèce	**Ncomp**	**total**	**C1**	**C2**	**C3**	**C4**	**C5**	**total**	**C1**	**C2**	**C3**	**C4**	**C5**
Chêne sessile	5	**16.00**	9.28	1.90	1.00	2.49	1.33	**13.12**	8.84	1.63	0.59	0.99	1.07
Chêne pédonculé	3	**10.17**	4.40	4.40	1.36			**8.23**	3.90	2.98	1.35		
Chêne pubescent	2	**9.93**	6.90	3.03				**5.26**	3.66	1.60			
Hêtre	2	**25.51**	22.64	2.87				**26.26**	23.57	2.69			
Sapin	3	**23.14**	15.53	5.41	2.20			**21.85**	14.99	5.03	1.83		
Epicéa	3	**33.62**	21.89	5.60	6.13			**31.34**	21.19	4.77	5.38		
Pin Sylvestre	4	**12.70**	8.22	2.30	1.25	0.93		**10.99**	7.88	1.74	0.90	0.46	
Pin d'Alep	4	**18.72**	5.42	5.46	4.95	1.37		**8.80**	1.14	1.49	5.39	0.79	

Tableau 3.2 : R^2 d'ajustement et Q^2 de prédiction des régressions PLS, totaux pour le nombre de composantes retenues (Ncomp) et partiels pour chacune des composantes retenues (C1,…C5).

3.2.2 Sélection des variables et représentation des effets ajustés : le cas du hêtre

3.2.2.1 Sélection des variables significatives

L'ensemble des tests Jackknife est présenté de façon systématique pour une seule espèce, le Hêtre. Pour les autres espèces, nous ne présenterons que la liste des variables finalement retenues dans la sélection (voir section 3.2.3.2).

Nous avons représenté dans le **tableau 3.3** les résultats bruts de la régression PLS. Les significativités des premières variables sont très fortes, et un très grand nombre de variables (92) a ici une probabilité critique inférieure à 5%. Ceci n'est pourtant pas toujours les cas. Pour certaines espèces ce nombre est beaucoup plus restreint (37 pour le Pin d'Alep). De même, alors que la variable la plus significative dans le cas du Hêtre a une probabilité critique de l'ordre de 10^{-9}, elle n'est que de 10^{-4} pour le Pin d'Alep. Cette variabilité des gammes de probabilités critiques d'une espèce à l'autre et du nombre de variables significatives au seuil de 5% justifient l'approche présentée en section 2.3.8 pour sélectionner les variables.

Si 92 variables ont une probabilité critique inférieure à 5% (**Tab 3.3**), 24 variables suffisent à expliquer 50% de la contribution cumulée de ces 92 variables, et on peut considérer qu'elles sont les plus importantes (forte significativité et forte contribution). Dans le cas particulier du Hêtre, on observe que le C/N et la RUM sont assez proches du seuil des 50% mais ne sont pas incluses dans les variables sélectionnées. L'effet de la RUM est en partie pris en compte dans RU_6. Par contre l'effet du C/N n'est pas représenté par d'autres variables.

Dans ce cas particulier, les probabilités critiques étant très faibles, nous avons modifié le seuil de sélection des variables de manière à les prendre en compte. On arrive à 73% de la variance cumulée des 92 variables dont la probabilité critique est inférieure à 5%, et la probabilité critique la plus élevée reste très basse (de l'ordre de 10^{-6}).

Variable	Coef jackknife	Proba. critique jackknife	Contrib. globale	Contrib. cumulée	Contrib. %
$Tx12^2$	-9.68E-03	2.02E-09	0.29	0.29	0.01
rad12	-1.22E-02	2.87E-09	0.95	1.24	0.05
rad11	-1.15E-02	3.95E-09	0.91	2.15	0.09
rad1	-1.18E-02	4.09E-09	0.92	3.06	0.12
Tx12	-9.81E-03	5.07E-09	0.29	3.36	0.14
$Tx1^2$	-9.20E-03	5.11E-09	0.26	3.62	0.15
Tx1	-9.87E-03	9.41E-09	0.29	3.91	0.16
$rad12^2$	-1.13E-02	1.33E-08	0.88	4.80	0.19
$rad1^2$	-1.09E-02	1.58E-08	0.86	5.66	0.23
$rad11^2$	-1.07E-02	1.66E-08	0.86	6.51	0.26
Tx4	5.39E-03	2.02E-08	0.19	6.70	0.27
BH4	-1.00E-02	2.23E-08	0.45	7.15	0.29
rad10	-1.02E-02	3.21E-08	0.84	7.99	0.32
rad2	-1.00E-02	4.14E-08	0.84	8.83	0.36
$Tx11^2$	-9.54E-03	5.21E-08	0.26	9.09	0.37
$rad10^2$	-9.75E-03	7.52E-08	0.81	9.91	0.40
Tx11	-9.51E-03	7.52E-08	0.25	10.16	0.41
$rad2^2$	-9.47E-03	8.54E-08	0.81	10.97	0.44
$Tx4^2$	5.37E-03	9.30E-08	0.18	11.14	0.45
$Tx10^2$	-7.74E-03	9.92E-08	0.16	11.30	0.46
$Tx2^2$	-6.32E-03	1.02E-07	0.11	11.41	0.46
$RU6^2$	5.26E-03	1.97E-07	0.09	11.50	0.46
Tx10	-7.40E-03	2.88E-07	0.14	11.64	0.47
rad3	-8.85E-03	3.06E-07	0.78	12.42	0.50
$rad3^2$	-8.54E-03	4.29E-07	0.77	13.19	0.53
Tx2	-6.68E-03	5.42E-07	0.12	13.31	0.54
$BH4^2$	-8.99E-03	5.43E-07	0.31	13.62	0.55
RU7	5.86E-03	6.45E-07	0.13	13.75	0.55
rad9	-8.29E-03	6.88E-07	0.74	14.50	0.58
$rad9^2$	-8.06E-03	9.70E-07	0.74	15.23	0.61
RU10	9.32E-03	2.43E-06	0.32	15.56	0.63
BH5	-7.22E-03	2.65E-06	0.18	15.74	0.63
BH11	-7.13E-03	2.81E-06	0.22	15.96	0.64
C/N	-8.13E-03	3.04E-06	0.18	16.15	0.65
RU9	6.66E-03	3.24E-06	0.15	16.29	0.66
rad4	-7.09E-03	3.44E-06	0.68	16.98	0.68
$rad4^2$	-7.01E-03	3.57E-06	0.68	17.66	0.71
C/N^2	-8.26E-03	3.91E-06	0.19	17.84	0.72
RUM	9.54E-03	5.46E-06	0.35	18.19	0.73
$DH6^2$	-5.74E-03	6.43E-06	0.13	18.32	0.74
RU6	6.43E-03	6.54E-06	0.14	18.45	0.74
$Tx9^2$	-3.11E-03	7.34E-06	0.03	18.48	0.74
$RU10^2$	7.21E-03	8.83E-06	0.22	18.70	0.75
Tx5	6.66E-03	1.17E-05	0.16	18.86	0.76
$BH11^2$	-6.23E-03	1.46E-05	0.18	19.04	0.77
RUM^2	7.88E-03	1.55E-05	0.27	19.31	0.78
Tn5	5.92E-03	1.57E-05	0.19	19.50	0.79
Tx9	-2.95E-03	1.60E-05	0.03	19.52	0.79
$Tx5^2$	6.82E-03	1.66E-05	0.16	19.69	0.79
$BH3^2$	-3.19E-03	2.05E-05	0.04	19.72	0.79
$Tn5^2$	5.59E-03	2.53E-05	0.17	19.89	0.80
$DH7^2$	-6.73E-03	3.27E-05	0.21	20.11	0.81
Tx3	-4.22E-03	3.33E-05	0.05	20.15	0.81
$Tx3^2$	-4.35E-03	4.46E-05	0.05	20.20	0.81
$RU9^2$	4.10E-03	6.90E-05	0.06	20.26	0.82
BH1	-4.83E-03	1.06E-04	0.08	20.34	0.82
RU5	6.01E-03	1.19E-04	0.13	20.48	0.82
$RU5^2$	4.85E-03	1.30E-04	0.10	20.57	0.83
$Tn12^2$	-5.07E-03	1.37E-04	0.10	20.67	0.83
DH9	-3.27E-03	1.49E-04	0.03	20.70	0.83
Tn4	4.29E-03	1.67E-04	0.20	20.91	0.84
$BH6^2$	-5.03E-03	1.88E-04	0.10	21.01	0.85
$Tn11^2$	-4.73E-03	3.09E-04	0.06	21.07	0.85
BH10	-4.39E-03	3.54E-04	0.15	21.22	0.85
BH3	-2.00E-03	3.77E-04	0.02	21.24	0.86
DH7	4.96E-03	4.06E-04	0.11	21.35	0.86
$BH1^2$	-4.41E-03	5.00E-04	0.06	21.41	0.86
DH6	3.97E-03	7.30E-04	0.06	21.47	0.86
$BH7^2$	-4.46E-03	8.01E-04	0.15	21.62	0.87
$Tn10^2$	-4.04E-03	1.18E-03	0.05	21.67	0.87
$rad8^2$	-2.94E-03	1.55E-03	0.48	22.15	0.89
rad8	-2.85E-03	1.86E-03	0.47	22.62	0.91
$RU7^2$	3.17E-03	1.89E-03	0.04	22.66	0.91
BH12	-3.37E-03	2.03E-03	0.03	22.69	0.91
$BH10^2$	-3.74E-03	2.06E-03	0.14	22.83	0.92
$rad7^2$	-2.52E-03	2.48E-03	0.41	23.25	0.94
$Tn4^2$	3.02E-03	2.91E-03	0.14	23.39	0.94
rad7	-2.43E-03	3.18E-03	0.41	23.79	0.96
DH5	3.89E-03	3.34E-03	0.06	23.86	0.96
RU8	3.48E-03	4.77E-03	0.07	23.93	0.96
$DH5^2$	-4.16E-03	5.65E-03	0.08	24.01	0.97
BH8	-3.77E-03	5.69E-03	0.04	24.05	0.97
Tn10	-3.01E-03	8.71E-03	0.05	24.10	0.97
$BH12^2$	-2.54E-03	8.98E-03	0.02	24.12	0.97
$DH8^2$	-2.42E-03	1.47E-02	0.08	24.20	0.97
BH9	-2.20E-03	2.28E-02	0.06	24.26	0.98
BH7	2.04E-03	2.55E-02	0.04	24.30	0.98
$Tn1^2$	-1.74E-03	2.68E-02	0.04	24.34	0.98
$BH5^2$	-3.19E-03	2.88E-02	0.03	24.38	0.98
$rad6^2$	-1.52E-03	3.54E-02	0.37	24.74	1.00
pH^2	-1.41E-03	3.91E-02	0.03	24.78	1.00
Tn11	-2.01E-03	4.20E-02	0.05	24.82	1.00
$BH8^2$	-1.80E-03	5.88E-02	0.06	24.88	
Tn6	1.77E-03	5.91E-02	0.08	24.96	
rad6	-1.31E-03	6.32E-02	0.36	25.33	
Tx6	1.81E-03	6.50E-02	0.03	25.36	
$DH9^2$	1.43E-03	8.92E-02	0.01	25.37	
S/T	1.26E-03	9.35E-02	0.01	25.38	
$Tx6^2$	1.59E-03	1.15E-01	0.02	25.40	
BH2	-1.27E-03	1.22E-01	0.03	25.43	
$BH2^2$	-1.18E-03	1.22E-01	0.02	25.45	
Tn12	8.97E-04	1.54E-01	0.06	25.51	
$Tn9^2$	-1.10E-03	1.82E-01	0.05	25.56	
pH	-8.58E-04	1.84E-01	0.03	25.59	
$Tn2^2$	1.21E-03	2.02E-01	0.01	25.59	
Tn2	-7.16E-04	2.13E-01	0.05	25.64	
$Tn6^2$	1.15E-03	2.17E-01	0.06	25.70	
Tx7	9.98E-04	2.73E-01	0.01	25.71	
$Tn3^2$	-7.66E-04	2.76E-01	0.02	25.73	
$Tx7^2$	9.15E-04	3.19E-01	0.01	25.74	
BH6	6.67E-04	3.40E-01	0.00	25.74	
$BH9^2$	-1.09E-03	4.02E-01	0.07	25.82	
Tx8	8.92E-04	4.10E-01	0.01	25.82	
Tn1	-5.19E-04	4.11E-01	0.05	25.87	
rad5	5.87E-04	4.35E-01	0.34	26.22	
DH8	-5.81E-04	4.38E-01	0.02	26.24	
Tn9	-5.84E-04	4.66E-01	0.06	26.30	
$Tx8^2$	7.99E-04	4.82E-01	0.01	26.30	
$Tn8^2$	-5.11E-04	4.91E-01	0.01	26.31	
Tn7	6.20E-04	5.03E-01	0.03	26.34	
S/T^2	2.58E-04	6.90E-01	0.01	26.35	
$RU8^2$	4.08E-04	7.04E-01	0.01	26.36	
$rad5^2$	2.72E-04	7.13E-01	0.35	26.71	
Tn3	1.40E-04	7.90E-01	0.05	26.76	
$Tn7^2$	8.84E-05	9.24E-01	0.02	26.78	
Tn8	-2.67E-05	9.70E-01	0.01	26.79	

50% des contributions cumulées des variables dont la probabilité critique est inférieure à 5%

seuil modifié pour prendre en compte le C/N et la RUM

seuil de probabilité critique de 5%

Tableau 3.3 : Résultats bruts issus de la procédure de régression PLS dans le cas du hêtre. *Les variables sont classées selon leur probabilité critique, et nous avons reporté les coefficients issus du test jackknife (coefficient b dans l'encadré 3.1), les contributions globales (W_h, Eq 3.9) des variables, le cumul de ces contributions et la proportion de le cumul des contributions des variables dont la probabilité critique est inférieure à 5%. Les seuils décrits dans le texte sont représentés par des lignes horizontales.*

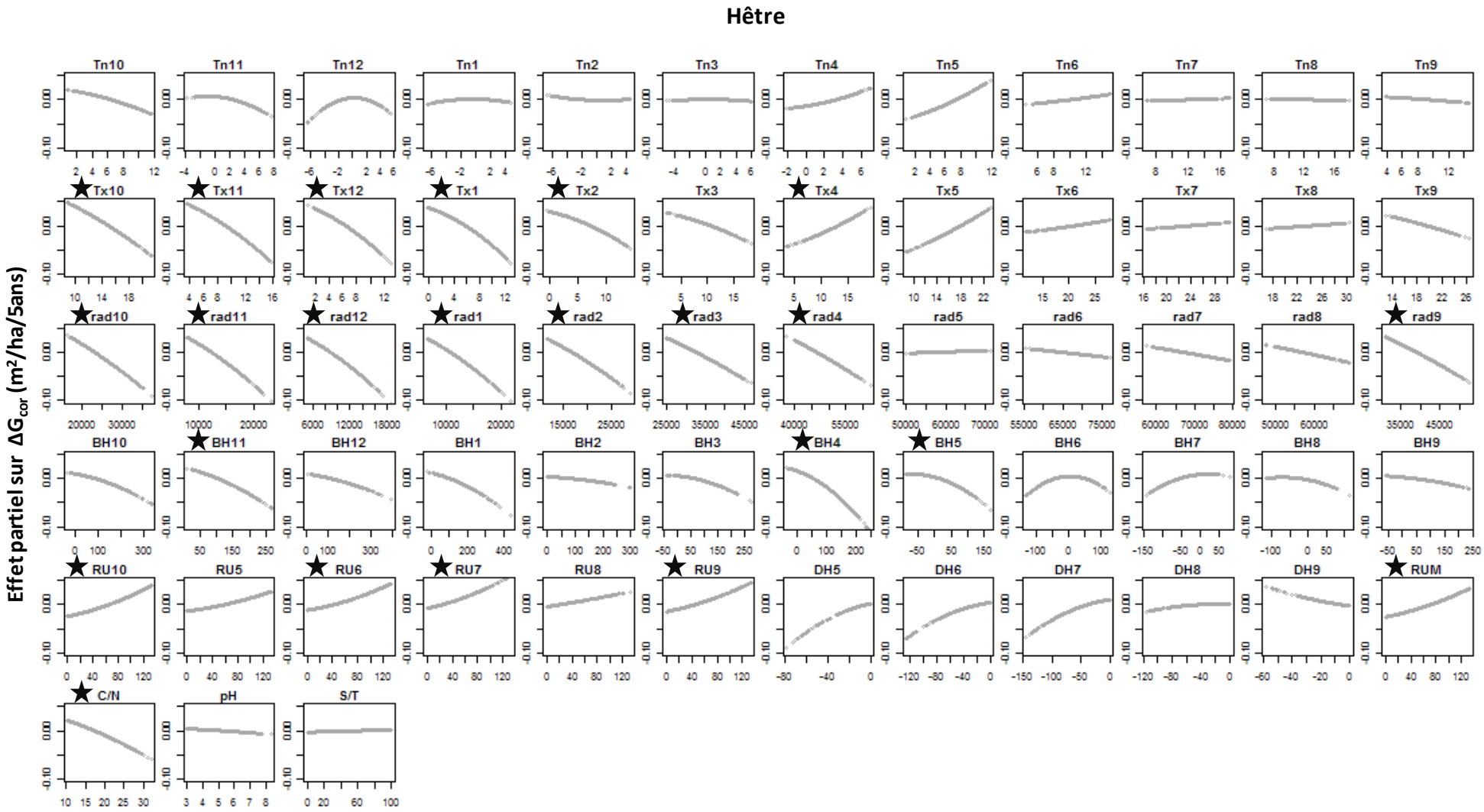


Figure 3.5 : Représentation des effets partiels des différentes variables ajustés par régression PLS pour le hêtre. *Les variables sélectionnées sont identifiées par une étoile.Les températures (Tn et Tx)sont en °C, les variables hydriques (BH, RU, DH, RUM) sont en mm et les radiations sont en MJ/cm^2.*

3.2.2.2 Formes de réponse des variables sélectionnées

Nous avons représenté l'effet ajusté par régression PLS sur la gamme de valeurs observées. Les graphiques présentés ici concernent le hêtre (**Fig 3.5**). Les résultats pour les autres espèces sont présentés en **annexe 3**.

Ces graphiques permettent d'évaluer la forme des effets, mais également de comparer leurs amplitudes, qui correspondent à la contribution des variables. On observe des réponses curvilinéaires pour quelques variables. L**'amplitude de ces effets ajustés est toujours assez faible** (0.15 m^2/ha/5ans pour la plus grande amplitude alors que les ΔG_{cor} ont une gamme de variation d'environ 1.6m^2/ha/5ans pour cette espèce).

3.2.3 Synthèse des résultats pour l'ensemble des espèces

3.2.3.1 Contributions des variables par grande famille

L'analyse des contributions globales des variables (W, section 2.3.5) permet de déterminer les variables qui ont un fort poids dans la prédiction. Les contributions individuelles sont présentées dans le **tableau 3.5**, mais nous analyserons ici les contributions par grande famille de variables.

Nous avons synthétisé les contributions globales des variables en regroupant les termes linéaire et quadratique pour une même variable et en regroupant toutes les valeurs mensuelles d'une même famille de variables, puis nous avons calculé la moyenne de leurs contributions (**Tab 3.4**). Ce regroupement permet de faire émerger les familles de variables qui ont la plus forte contribution pour les différentes espèces.

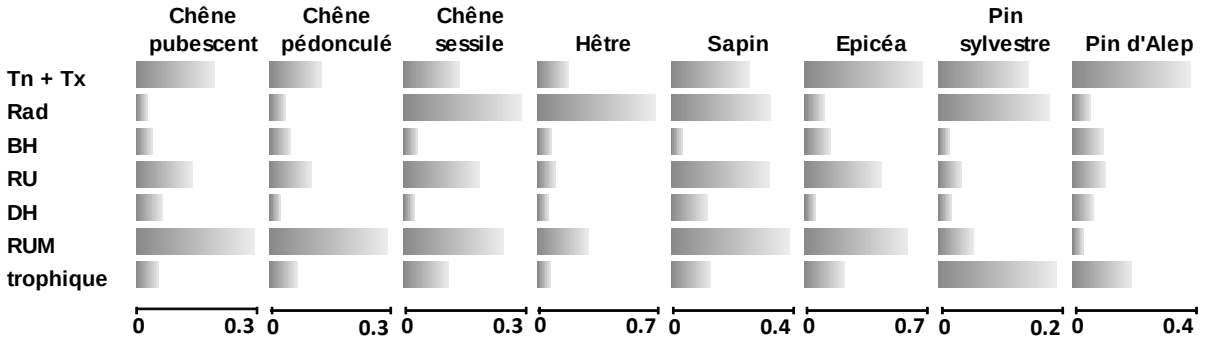


Tableau 3.4 : Contributions relatives des grandes familles de variables à l'explication de la productivité des différentes espèces. *Les contributions ont été obtenues en moyennant les contributions mensuelles (pour les variables climatiques) ou en moyennant les contributions des variables trophiques (pH, C/N, S/T). Ces contributions correspondent à un pourcentage moyen.*

La RUM est la variable qui a la plus forte contribution pour un grand nombre d'espèces : Chêne pubescent, Chêne pédonculé, Sapin (**Tab 3.4**). Pour le Chêne sessile et l'Épicéa, elle vient en deuxième position. La famille des variables trophiques (pH, S/T, C/N) est celle qui a la plus forte

contribution pour le Pin sylvestre et arrive en deuxième position pour le Pin d'Alep. Pour le Chêne sessile et le Hêtre ce sont les radiations qui ont la plus forte contribution. Les températures sont la famille de variables qui a la plus forte contribution pour l'Épicéa et le Pin d'Alep.

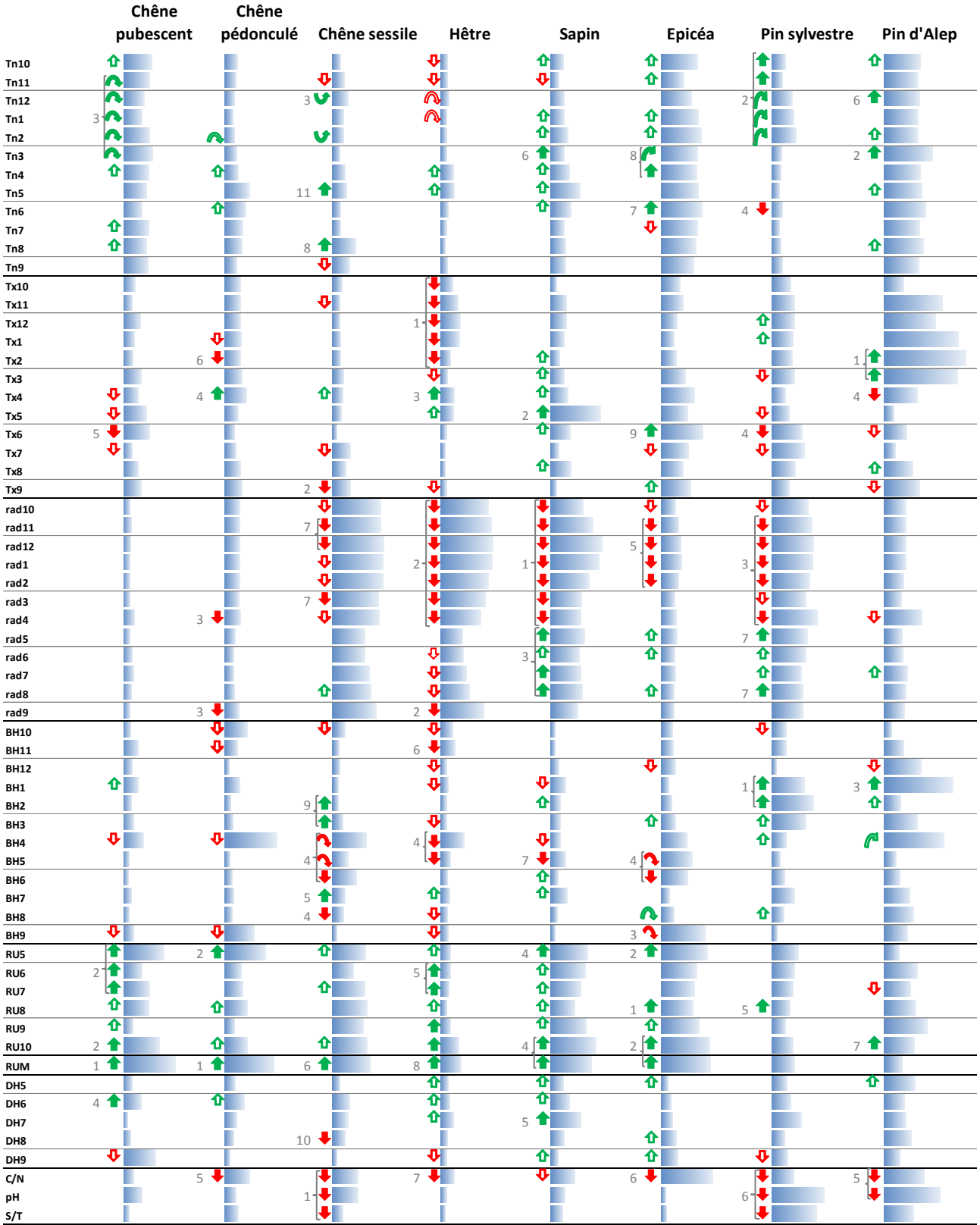
3.2.3.2 Effets saisonniers des variables

Après avoir sélectionné pour chaque espèce les variables les plus significatives, nous avons cherché à les regrouper par saisons quand plusieurs mois consécutifs d'une même variable ayant le même signe étaient retenus (**Tab 3.5**). Les paragraphes suivants visent à analyser les résultats obtenus pour l'ensemble des espèces à partir du **tableau 3.5.**

Le nombre de variables sélectionnées varie entre 7 et 23 selon les espèces. Une fois regroupées en effets saisonniers, le nombre de variables/groupes de variables varie de 5 à 11. Le pouvoir explicatif des variables sélectionnées correspond à 20 à 70% du R^2 total des modèles de régression PLS, soit des R^2 partiels variant de 2 à 18% (qui ne dépassent 10% que pour le hêtre, le sapin et l'épicéa). **La contribution des variables sélectionnées est donc faible.**

On retrouve dans le **tableau 3.5** les résultats du **tableau 3.4** concernant les contributions des grandes familles de variables. On observe cependant des phénomènes saisonniers, voire mensuels indiquant qu'une même variable peut avoir des contributions variables d'un mois sur l'autre. On constate également que l'effet d'une variable peut aller dans des sens opposés selon le mois, et que tous les mois n'ont pas un effet significatif sur la productivité. **Ces résultats confirment l'intérêt d'étudier les effets saisonniers des variables sur la productivité**. Certaines variables peuvent avoir une forte contribution sans être significatives, ou à l'inverse les variables les plus significatives ont parfois des contributions relativement faibles.

On constate par ailleurs que certains effets sont communs à plusieurs espèces, alors que d'autres ont un caractère plus spécifique. **Parmi les effets communs pour un grand nombre d'espèces**, **on peut citer l'effet négatif du C/N (6 espèces) et l'effet positif de la RUM (6 espèces).** Seuls les pins ne répondent pas de manière significative à cette dernière variable. **L'effet négatif des radiations hivernales est significatif chez 5 espèces,** avec une très forte contribution pour quatre d'entre elles (Chêne sessile, Hêtre, Sapin, Pin sylvestre)**.** En revanche les radiations estivales ont un effet positif pour cinq espèces, mais il n'est significatif que pour le sapin et l'épicéa Concernant les effets thermiques, **sept espèces répondent de manière positive aux températures minimales printanières mais cette relation n'est significative que pour cinq d'entre elles**. Il est intéressant de constater qu'on observe une réponse en cloche aux températures hivernales pour 4 espèces, mais cette relation n'est significative que pour le Chêne pubescent et le Pin sylvestre (**Tab 3.5**). Concernant les effets hydriques, six espèces répondent négativement aux bilans hydriques climatiques d'avril et/ou juin (toutes sauf les pins), mais cette relation n'est significative que pour quatre d'entre elles (Chêne sessile, Hêtre, Sapin, Épicéa).



	Chêne pubescent	Chêne pédonculé	Chêne sessile	Hêtre	Sapin	Epicéa	Pin sylvestre	Pin d'Alep
N variables	12	7	18	23	20	17	20	9
R^2 total (%)	9.9	10.2	16	25.5	23.14	33.6	12.7	18.7
R^2 partiel (%)	3.1	2.1	3.8	18.2	10.1	11	4.25	3.57
% du R^2 total	31.2	20.6	23.8	69.3	43.6	32.7	33.5	20.8

Tableau 3.5 : Synthèse des effets des variables ajustés par régression PLS. *Nous avons reporté* ***le sens de l'effet*** *(flèches), leur* ***significativité*** *(flèche pleine = variable sélectionnée, flèche vide = variables dont la p-value est < 5% mais non sélectionnée) et leurs* ***contributions*** *(barres bleues). Les effets linéaires et quadratiques sont regroupés pour faciliter la lecture, les relations significativement curvilinéaires étant identifiées par des flèches courbées. Les numéros correspondent au niveau de significativité des variables ou groupes de variables (1=variable la plus significative).* ***N variables*** *= nombre de variables sélectionnées.* ***R^2 total*** *= R2 d'ajustement du modèle de régression PLS.* ***R^2 partiel***$=R^2$ *des variables sélectionnées.* ***% du R^2 total***=*part du R^2 total représenté par les variables sélectionnées.*

Les réserves utiles mensuelles ont toujours un effet positif sur la productivité. Sept espèces répondent positivement à l'effet des réserves utiles estivales, mais cette relation n'est significative que pour quatre d'entre elles (Chêne pubescent et Hêtre en juin-juillet, Sapin et Épicéa en août).

Certaines variables ont des effets beaucoup plus contrastés selon les espèces. Par exemple, les températures maximales de juin ont un effet positif sur la productivité de l'Épicéa et du Sapin (non significatif pour ce dernier), alors qu'elles ont un effet négatif sur les Pins (mais non significatif pour le Pin d'Alep) et sur le Chêne pubescent. **Les températures maximales hivernales ont un effet négatif très significatif sur la productivité du Hêtre**, que l'on ne retrouve pas chez d'autres espèces. Les bilans hydriques climatiques estivaux ont également des effets contrastés selon les espèces, et peuvent changer de signe d'un mois sur l'autre pour le Chêne pédonculé.

3.2.3.3 Résultats par espèce

Nous synthétisons maintenant les variables significatives retenues pour chaque espèce.

Pour le Chêne pubescent, **la RUM est la variable la plus significative et qui a la plus forte contribution**, avec un effet positif sur la productivité. Nous avons également observé un effet positif des réserves utiles de mai à juillet associé à un effet positif du déficit hydrique (effet négatif du stress hydrique) et à un effet négatif des températures de juin. Les températures hivernales ont un effet en cloche traduisant un effet positif quand les températures sont négatives, et négatif quand les températures sont positives (**Annexe 3**).

Pour le Chêne pédonculé, peu de variables sont significatives. **La RUM est la variable la plus significative et qui a le plus fort poids avec un effet positif**, de même que la réserve utile du mois de mai. Nous avons ensuite trouvé un effet négatif des radiations d'avril et de septembre et un effet positif des températures d'avril. Nous avons également mis en évidence un effet négatif du C/N, et un effet négatif des températures maximales de février.

Pour le Chêne sessile, nous avons trouvé un grand nombre de variables significatives qu'il a été difficile de regrouper en effets saisonniers**. Les variables de nutrition sont les plus significatives**. Nous avons observé un effet négatif du rapport C/N, du pH et du rapport S/T. Nous avons ensuite trouvé un effet négatif des températures maximales de septembre, et un effet curvilinéaire concave des températures minimales de décembre. Les bilans hydriques d'avril à juin ont un effet négatif, de même que les bilans hydriques du mois d'août. En revanche le bilan hydrique de juillet a un effet positif, ainsi que les bilans hydriques de février-mars. La RUM a un effet positif et a une contribution relativement importante bien qu'elle ne figure pas parmi les variables les plus significatives. Nous avons trouvé un effet négatif des radiations hivernales et des radiations de mars, qui ne figurent pas parmi les variables les plus significatives mais ont une contribution très importante par rapport aux autres variables. Nous avons mis en évidence un effet

positif des températures minimales du mois d'août et du mois de mai, ainsi qu'un effet négatif du déficit hydrique (effet positif du stress hydrique) en août.

Le Hêtre est l'espèce pour laquelle nous avons obtenu le plus de variables significatives**. L'effet négatif conjoint des températures maximales et des radiations de novembre à février (mars pour les radiations) est à la fois le plus significatif et le plus important en termes de contribution**. Nous avons également trouvé un effet positif des températures d'avril, associé à un effet négatif des bilans hydriques climatiques d'avril-mai. Les réserves utiles de juin-juillet ont un effet positif significatif, bien que leur contribution soit relativement faible, et nous avons également identifié un effet positif de la RUM. Enfin nous avons mis en évidence un effet négatif du C/N.

Pour le Sapin, nous avons mis en évidence un effet négatif très significatif des radiations d'octobre à février. En revanche **les radiations ont un effet positif de mai à août. Les températures maximales de mai ont aussi un effet positif significatif** associé à un effet négatif du bilan hydrique moins significatif. La RUM et les réserves utiles d'octobre et mai ont également une forte contribution et ont un effet positif sur la productivité. Nous avons également trouvé un effet positif du déficit hydrique de juillet (effet négatif du stress hydrique) et un effet positif des températures minimales de mars.

Pour l'Épicéa, les variables les plus significatives sont les réserves utiles d'août, septembre et octobre, ainsi que la RUM. Nous avons trouvé un effet négatif des bilans hydriques de septembre et de mai-juin. Ici encore nous avons trouvé un effet significatif négatif des radiations hivernales, dont la contribution relative est cependant moins importante que pour le chêne sessile, le hêtre et le sapin. Le C/N a un effet négatif significatif dont la contribution est relativement importante. **Enfin nous avons trouvé un effet thermique positif pour le mois de juin et les mois de mars-avril.**

Pour le Pin sylvestre, c'est l'effet positif du bilan hydrique de janvier-février qui est le plus significatif. Cet effet est associé à un effet positif des températures minimales hivernales présentant une saturation pour les températures positives (**annexe 3**). **Nous avons retrouvé pour cette espèce un effet négatif des radiations hivernales. En revanche, comme pour le sapin, les radiations de mai et août ont un effet positif.** Nous avons également observé un effet négatif des températures de juin et un effet positif de la réserve utile du mois d'août. Les variables de nutrition ont une contribution importante et nous avons trouvé un effet négatif du pH, du S/T et du C/N.

Pour le pin d'Alep, **les températures de février et mars ont un effet positif qui est à la fois le plus significatif et celui qui a la plus forte contribution**. Le deuxième effet le plus significatif est un effet positif du bilan hydrique de janvier, associé à un effet positif des températures minimales de décembre. Nous avons également mis en évidence un effet positif des températures minimales de décembre. Les températures maximales d'avril ont en revanche un effet négatif sur la

productivité. Le C/N et du pH ont un effet négatif. Enfin nous avons observé un effet positif de la réserve utile d'octobre.

3.3 Cartographie de la productivité

3.3.1 Productivité prédite sur l'aire de distribution des espèces

Nous avons représenté sur la **figure 3.6** les prédictions spatialisées du modèle de régression PLS à partir des facteurs stationnaires. Il s'agit donc de la cartographie de la variation de la productivité uniquement liée à l'environnement, à stade de développement et niveau de compétition constants.

On observe une structuration spatiale de la productivité différente selon les espèces. Pour le chêne pubescent, les productivités les plus élevées sont localisées dans le Sud-Ouest de la France, alors que le Sud-Est est caractérisé par des productivités plus faibles. La zone de distribution du chêne pubescent est assez morcelée vers le Nord, où la productivité apparaît plutôt médiocre. Notons cependant que nous disposons de très peu d'observations dans le Nord de son aire de distribution (**Fig 3.2**).

Les Chênes sessile et pédonculé n'ont pas les mêmes motifs spatiaux de la productivité. Premièrement les productivités prédites pour le Chêne pédonculé sont en moyenne meilleures que pour le chêne sessile. La productivité varie dans une gamme assez restreinte pour le Chêne pédonculé, et à une échelle très locale. On n'observe pas de gradient spatial très marqué pour cette espèce. A l'inverse, le Chêne sessile présente un gradient Nord-Sud assez marqué, les meilleures productivités étant localisées dans le Nord de la France. Pour les deux espèces, la façade Nord-Atlantique, le Nord et le Nord-Est de la France sont des zones très favorables où on trouve les meilleures productivités. Le centre ouest de la France semble être moins favorable en particulier pour le Chêne sessile, pour lequel on trouve les productivités les plus faibles dans le Sud de son aire de distribution.

Le Hêtre est caractérisé par un fort gradient Nord-Sud de productivité, ainsi qu'un gradient Est-Ouest. Le Nord et le Nord-Est de la France sont les zones les plus favorables à la croissance, alors que le Sud de son aire de distribution semble défavorable.

Le Sapin et l'Épicéa ont des aires de distribution très proches, mais la répartition spatiale de leur productivité est un peu différente. D'une part le niveau moyen des productivités prédites pour le sapin est plus faible que pour l'Épicéa. La variabilité spatiale est également plus marquée pour ce dernier, pour lequel on observe une forte différence entre les zones de plaine plus favorables et les zones d'altitude plus défavorables. Ce gradient existe chez le Sapin mais il est moins prononcé.

La productivité du Pin sylvestre est faible dans le Sud-Est de la France, en particulier dans les Alpes du Sud. Dans les autres zones de sa distribution, la productivité varie assez fortement à l'échelle locale. On voit en particulier la zone des Cévennes se détacher comme une zone plutôt favorable à sa croissance.

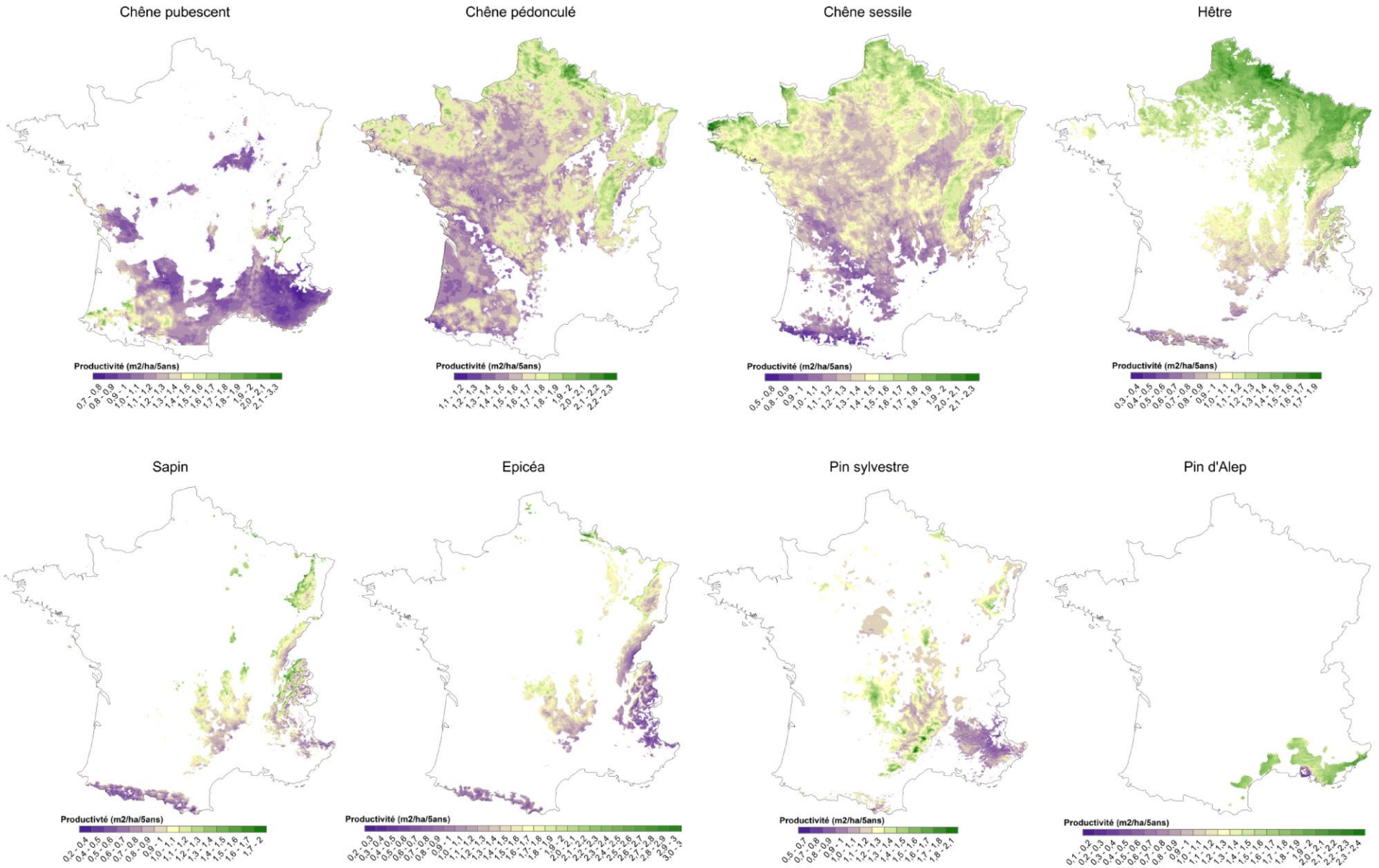


Figure 3.6 : Prédictions spatialisées de l'accroissement en surface terrière corrigé des effets de la densité et du stade de développement du peuplement (ΔG_{cor}) à partir des modèles de régression PLS sur l'aire de distribution des espèces modélisée par Piedallu et al.

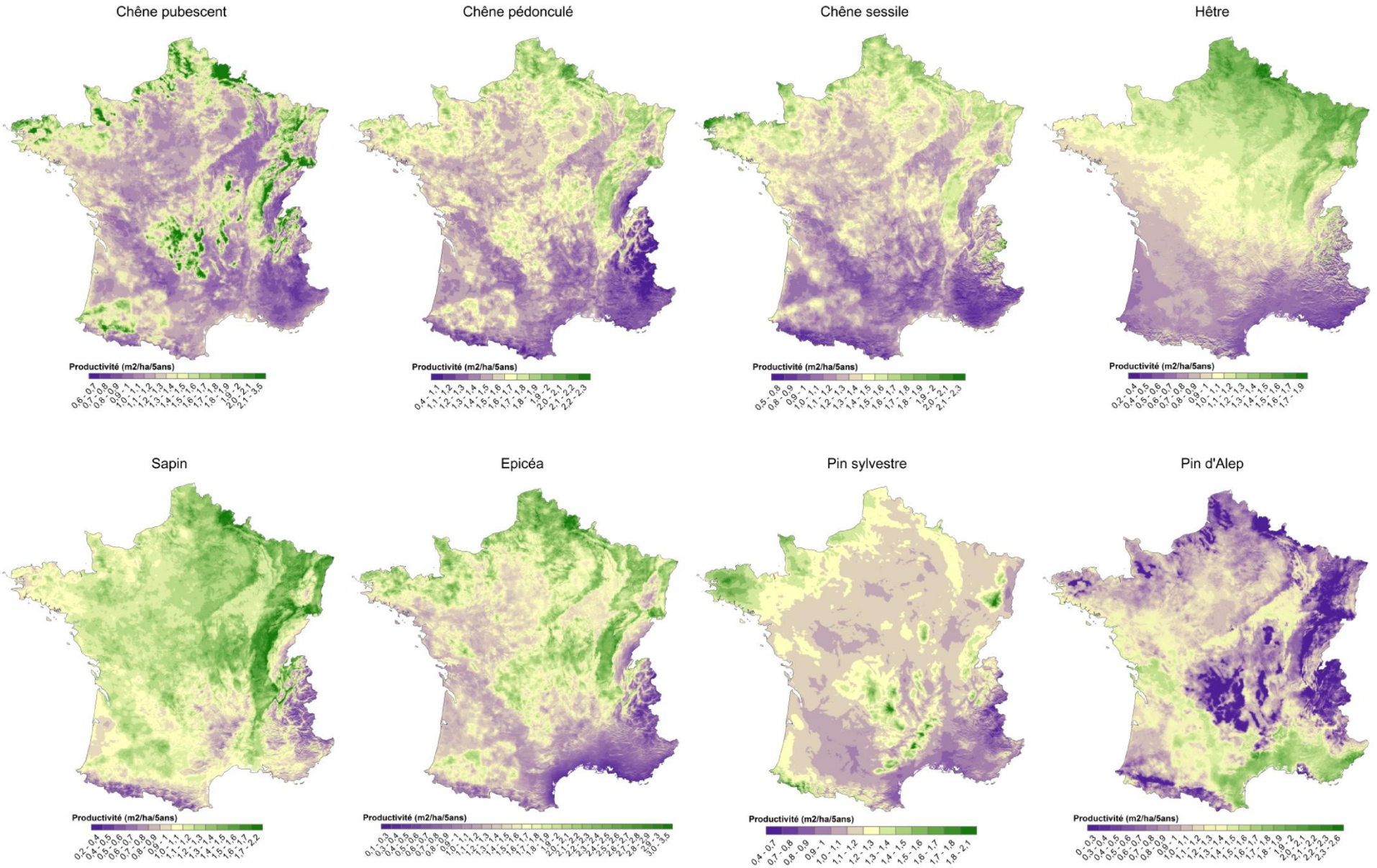


Figure 3.7 : Prédictions spatialisées de l'accroissement en surface terrière corrigé des effets de la densité et du stade de développement du peuplement (ΔG_{cor}) à partir des modèles de régression PLS sur la France entière

La productivité du Pin d'Alep ne présente pas une forte variabilité spatiale. Elle est relativement élevée et homogène sur la majeure partie de l'aire de distribution, à l'exception d'une petite zone autour d'Aix-en Provence et du pied des Cévennes.

3.3.2 Productivité prédite sur la France

Pour chaque espèce, nous avons réalisé une prédiction spatialisée de la productivité sur la France entière, afin d'évaluer la productivité potentielle des espèces en dehors de leur aire de distribution (**Fig 3.7**).

On observe pour certaines espèces que la productivité prédite est plutôt moins bonne en dehors de leur aire (Hêtre, Pin d'Alep, région méditerranéenne pour l'Épicéa, Chêne sessile et pédonculé). **Cependant on observe dans certains cas des zones d'absence qui semblent plutôt favorables à la croissance** : façade Nord-Atlantique, Limousin, Nord-Est de la France pour le Chêne pubescent, zones de plaines du Nord et du Centre de la France et Sud-Ouest pour l'Épicéa, vallée du Rhône pour le Sapin, pointe de la Bretagne pour le Pin sylvestre.

4 DISCUSSION

Le premier objectif de ce chapitre était d'étudier l'autécologie de 8 espèces à l'échelle de leur aire de distribution en France, à partir du déterminisme environnemental d'un indicateur de productivité corrigé des effets du stade de développement et de la densité. Grâce à une technique de régression PLS, nous avons pu identifier pour chaque espèce les facteurs thermiques, hydriques et trophiques les plus déterminants de sa productivité. Le deuxième objectif était de confronter l'autécologie des espèces à leur position dans leur aire de distribution. Nous avons pour cela élaboré des cartes de productivité pour toutes les espèces à partir des modèles de régression PLS, que nous avons projeté sur l'aire de distribution des espèces, mais également sur la France entière pour évaluer leur productivité potentielle en dehors de leur aire de distribution. Nous avons ainsi pu mettre en évidence des comportements différents des espèces en marge de leur distribution.

4.1 Évaluation de l'approche développée

4.1.1 Élaboration d'un indicateur de productivité à densité et stade de développement constants

Notre approche est fondée sur l'élaboration d'un indicateur de productivité, que nous avons prédit en fonction d'une large gamme d'indicateurs environnementaux. À la différence de l'indice de fertilité qui ne dépend pas de la densité des peuplements (Piennar et Shiver, 1984) et qui est définit pour un âge de référence donné, l'accroissement en surface terrière est très dépendant des conditions de densité au sein du peuplement et de son stade de développement. Nous avons donc

filtré l'accroissement en surface terrière des placettes des effets du RDI et de la hauteur dominante, afin d'en dégager un résidu correspondant à la part de la productivité liée à l'environnement.

On pourrait redouter une absorption de certains effets environnementaux dans les effets du RDI et de la hauteur dominante, qui pourrait masquer le rôle de certains facteurs. Ce type de phénomène pourrait survenir en cas de fortes corrélations entre les variables dendrométriques et les indicateurs environnementaux. **Nous avons testé les corrélations entre les indicateurs environnementaux et le RDI et la hauteur dominante pour toutes les espèces, afin d'identifier d'éventuelles liaisons. Il apparait que le RDI n'est jamais fortement corrélé aux facteurs de l'environnement, ce qui écarte a priori l'hypothèse d'une absorption d'effets environnementaux par cette variable, sauf dans le cas du chêne pubescent** où nous avons constaté une corrélation du RDI avec les réserves utiles (de l'ordre de 0.6 à 0.8), et avec les déficits hydriques (de l'ordre de 0.4 à 0.7). **Concernant les relations hauteur dominante-environnement, nous avons pu constater des disparités entre les espèces. Dans la majorité des cas, la corrélation est inférieure à 0.1, et elle dépasse rarement 0.2.** Pour certaines espèces, nous avons constaté une corrélation de la hauteur dominante avec quelques variables, de l'ordre de 0.2 à 0.3. **Il n'y a que pour le pin sylvestre que nous avons trouvé de fortes corrélations entre la hauteur dominante et les facteurs environnementaux** (-0.6 pour le pH et le S/T, 0.4 pour le C/N), ainsi que des corrélations de l'ordre de 0.2 à 0.3 avec un grand nombre de variables.

Afin d'évaluer la sensibilité des résultats à ces interactions, nous avons réalisé pour chaque espèce une régression PLS sur l'accroissement en surface terrière incluant le RDI, la hauteur dominante et les indicateurs environnementaux d'autre part. Nous avons ensuite comparé les variables sélectionnées aux résultats obtenus à partir de l'indicateur de productivité corrigé des effets du RDI et de la hauteur dominante. Bien que la comparaison ne soit pas évidente, du fait de la nécessité d'adapter les nombres de composantes sélectionnées (plus de composantes du fait de l'introduction de deux effets dendrométriques ayant une très forte contribution) et les seuils de sélection des variables (nous avons retenu dans ce cas les variables expliquant 70% de la contribution cumulée des variables dont la probabilité critique est inférieure à 5%, contre 50% dans l'approche présentée dans ce manuscrit, pour tenir compte du pouvoir explicatif du RDI et de la hauteur dominante), **nous avons constaté que les effets les plus significatifs se retrouvaient dans les deux approches**. Cependant les variables sélectionnées dans les deux procédures n'étaient pas totalement identiques. Nous avons vérifié si ces différences pouvaient s'expliquer par une forte corrélation entre les variables concernées et le RDI ou la hauteur dominante. Dans la majorité des cas les variables différentes n'étaient pas corrélées aux indicateurs dendrométriques, suggérant que les petites différences de sélection entre les deux approches résultaient plus probablement d'instabilités de la régression PLS et de l'effet des seuils de sélection que d'une absorption d'effets par les variables dendrométriques. **On peut conclure de ce test que l'élaboration d'un indicateur de productivité corrigé des effets du RDI et de la hauteur dominante n'est pas**

préjudiciable pour la sélection des facteurs environnementaux les plus significatifs, mais on ne peut pas exclure que la contribution et la significativité des variables corrélées aux indicateurs dendrométriques en soient affectées.

4.1.2 Part de l'environnement dans l'explication de la productivité

Nous avons vu que le RDI et le stade de développement expliquaient 15% à 45% de l'accroissement en surface terrière selon les espèces, soit une très large part pour la plupart d'entre elles (**Tab 3.1**). Les modèles de régression PLS n'expliquent quant à eux que 10% à 25% de la part résiduelle de l'accroissement. La part des variables sélectionnées est encore plus faible, et ne dépasse 10% que pour trois espèces. Ainsi, bien que nous ayons détecté des effets significatifs, le poids des variables individuelles est très faible, ce qu'il est important de garder en tête pour les interpréter (voir section 4.3)

4.1.3 Adéquation de la méthode de régression PLS

4.1.3.1 Adéquation de la régression PLS pour les données environnementales

La méthode de régression PLS a été développée pour des applications en chimiométrie, et son application en écologie n'est pas aussi aisée. Plusieurs sources d'erreur entrent en jeu dans nos données et peuvent être responsables des faibles pouvoirs explicatifs des modèles ajustés : erreur liée à l'estimation de l'accroissement (erreurs de mesures, faible taille des placettes, effets de bordure), mais aussi à l'estimation des variables environnementales relatives aux placettes (erreur de bioindication, mauvaises estimation des RUM liée aux erreurs dans la classification des textures, approximation des variables climatiques basées sur des postes parfois distants et brouillage de la localisation des placettes IFN). A ces sources d'erreur peuvent s'ajouter les phénomènes non pris en compte dans les modèles comme ceux liés à la structure génétique des populations, ou aux interactions biotiques.

Une autre conséquence possible de ces sources d'erreur et de variabilité est la nécessité de disposer d'un grand nombre d'observations pour arriver à des résultats stables. La régression PLS est pourtant souvent appliquée dans les cas où le nombre de prédicteurs est très supérieur au nombre d'observations. Cependant nous avons remarqué que les profils des RMSEP et des Q^2 étaient plus instables pour les espèces pour lesquelles on disposait d'un moins grand nombre d'observations, comme en témoignent les graphiques des Q^2 obtenus pour le pin d'Alep et le chêne pubescent (**Fig 3.4**). En effet dans la procédure de validation croisée, le retrait d'un segment q constitue une perturbation plus grande quand le nombre d'observations est faible, ce qui peut entraîner une plus grande instabilité de l'effet des variables. **Le succès de la régression PLS dans notre cas tient donc au très grand nombre d'observations disponibles dans la base de données IFN.**

Nous avons élaboré un critère de sélection du nombre de composantes adaptable en fonction du pouvoir explicatif de chaque modèle. Cependant le nombre de composantes sélectionnées

influence la significativité et la contribution globale des variables (non présenté). **La difficulté de déterminer le nombre de composantes approprié est donc problématique pour l'objectivité et la robustesse de cette méthode.**

4.1.3.2 Sélection des variables : significativité vs contribution

La régression PLS est utilisée pour sa capacité prédictive à partir de l'ensemble des variables introduites dans le modèle. Elle permet également d'identifier les variables influentes sur la base de leurs contributions. Nous avons utilisé cette méthode pour sélectionner les variables les plus influentes sur la productivité. Afin de déterminer les variables dont l'effet était stable sur l'ensemble du jeu de données, nous avons utilisé une procédure de tests Jackknife. Cependant, si ce test permet de classer les variables en fonction de leur significativité, il ne permet pas d'utiliser les seuils de significativité usuels (section 2.3.6). Nous avons donc sélectionné les variables les plus significatives qui permettaient d'expliquer une certaine part de variance. Cette méthode se voulait la plus objective possible. Cependant nous nous sommes autorisés à adapter le seuil du hêtre pour prendre en compte des variables en limites de seuil dont l'effet n'était pas redondant avec les variables sélectionnées.

Ainsi, notre approche ne permet pas d'assurer que nous avons sélectionné toutes les variables significatives dans le déterminisme de la productivité, ni que toutes les variables retenues l'influencent fortement. Cependant, nous pouvons dire que **nous avons détecté les facteurs les plus stables et les plus influents sur les gradients environnementaux considérées dans l'ajustement**.

4.1.3.3 Prise en compte des interactions

Nous n'avons pas pris en compte les interactions éventuelles entre facteurs environnementaux dans notre approche. Nous avons réalisé des tests visant à introduire des interactions comme prédicteurs, soit de manière systématique, soit en n'introduisant que les interactions entre variables sélectionnées au cours d'une première régression PLS. Certaines interactions étaient significatives et avaient une forte contribution. Cependant étant donné la complexité de l'approche, nous avons simplifié la procédure et **nous sommes concentrés dans notre étude sur les effets purs (linéaires et quadratiques) et n'avons pas développé l'aspect interaction**. Nous testerons cependant les interactions entre les variables sélectionnées dans les modèles de productivité élaborés au chapitre IV.

4.1.3.4 Formalisation des effets des variables environnementales

Malgré la nature linéaire de la régression PLS, nous nous sommes efforcés d'affiner la formalisation de la réponse de la productivité aux facteurs de l'environnement en testant des effets quadratiques pour toutes les variables. Ceci nous a permis de mettre en évidence des effets saturants et des réponses à optimum cohérentes. Il serait cependant possible d'améliorer la formalisation des effets

via des méthodes de régression PLS permettant d'ajuster des effets non-linéaires : **une version de "spline-PLS" a récemment été développée (Durand, 2001; Kramer *et al.*, 2008), et permet d'ajuster des réponses non–linéaires, du fait du caractère non-paramétrique de l'approche.** Cependant il est impossible avec cette méthode non paramétrique d'évaluer la significativité des réponses comme en régression PLS linéaire. Nous avons donc préféré cette dernière méthode plus appropriée pour détecter les effets significativement influents. **Nous aborderons une discussion sur les formes de réponses de la productivité à l'environnement, ainsi qu'un test sur l'utilisation de la méthode de spline-PLS, dans la discussion générale de cette thèse (Chapitre VI section 4.1).**

4.1.4 Adéquation de l'échelle d'étude

Cette étude nous a permis de déterminer les facteurs environnementaux déterminant la productivité de 8 essences à l'échelle de leur aire de présence en France. Aucune étude de ce type n'avait été réalisée sur un indicateur de productivité, à l'exception des travaux de Watt *et al* (2010). On pourrait cependant s'interroger sur le sens d'une étude autécologique à cette échelle. Si elle permet d'identifier les facteurs influençant la croissance à l'échelle de l'aire de distribution d'une espèce, les facteurs limitants peuvent cependant dépendre du contexte local, et varier d'un endroit à l'autre (Rydgren *et al.*, 2003). **Cette hypothèse sera testée dans le chapitre V de ce manuscrit.** A l'inverse, nous ne couvrons la totalité de l'aire de distribution pour aucune espèce. Or on ne peut établir des fonctions de réponses pertinentes qu'en considérant la totalité des gradients écologiques couverts par une espèce (Austin, 2007). **Nos résultats ne peuvent donc pas être extrapolés à l'échelle de l'aire de répartition des espèces.**

Par ailleurs, la diversité génétique peut jouer un rôle important à cette échelle, que nous n'avons pas pu prendre en compte. Il a été montré que les provenances pouvaient fortement affecter les performances d'une espèce donnée en conférant aux différentes populations des tolérances spécifiques aux stress abiotiques comme la sécheresse ou le froid hivernal (Kreyling *et al.*, 2011).

4.2 Eléments généraux pour l'interprétation des résultats sur le déterminisme environnemental de la productivité

Dans cette section nous commencerons par rappeler les effets connus des facteurs environnementaux sur les processus physiologiques en jeu dans la croissance radiale, puis nous discuterons de la manière d'interpréter les indicateurs utilisés pour représenter ces facteurs.

4.2.1 Effets des facteurs environnementaux sur les processus physiologiques de l'arbre et sur la croissance

Les nombreux travaux menés conjointement dans le domaine de l'écophysiologie et sur l'étude des relations cernes-climat (dendroécologie) ont permis d'apporter des éléments d'information sur

l'effet des facteurs environnementaux sur les processus physiologiques de l'arbre dont dépend la xylogenèse. La mise en place du cerne et la croissance des cellules cambiales dépend à la fois de l'effet direct des facteurs climatiques au cours de la saison de végétation, et de processus se déroulant hors de la période photosynthétiquement active (période hivernale) ayant une action indirecte sur la croissance. Même si la sensibilité des espèces à ces périodes et aux facteurs climatiques les caractérisant varie, il est possible de dégager des phénomènes généraux de réponse (**Tab 3.6**).

Saison	Etat végétatif	Processus physiologiques		Facteurs influents	Références
Automne	Jaunissement et Induction de la dormance	Mise en réserve de molécules carbonées	**P1**	Température Approvisionnement en eau	*Barbaroux et Bréda, 2002*
		Ratio photosynthèse/respiration	**P2**	Température	*Piao et al., 2008*
Hiver	Dormance	Embolie- cavitation	**P3**	Température (gel)	*Cochard et Tyree, 1990; Cochard et al., 1992; Tyree et Cochard, 1996*
		Photosynthèse hivernale (résineux)	**P4**	Température	*Guehl, 1985*
		Rapport froid/chaud	**P5**	Température	*Murray et al., 1989; Morin et al., 2010; Polgar et Primack, 2011*
Printemps	Levée de dormance et Débourrement	Débourrement - mise en place des feuilles	**P6**	Température Approvisionnement en eau	*Chuine et al., 2010; Lebourgeois et al., 2010a*
		Reprise de l'activité cambiale - production de cellules	**P7**	Température Approvisionnement en eau	*Deslauriers et al., 2008; Rossi et al., 2008; Rathgeber et al., 2011)*
Eté	Arbre en activité	Embolie	**P8**	Sécheresse	*Cochard et al., 1992; Cruiziat et al., 2002)*
		Elongation et lignification des cellules	**P9**	Température Approvisionnement en eau	*Cuny et al., in prep*

Tableau 3.6 : Synthèse par saison des principaux processus physiologiques liés à la xylogenèse et de leur déterminisme climatique. *Les abréviations P1 à P9 correspondent à une identification de chaque processus auxquels il sera fait référence dans les sections 4.2 et 4.3.*

En automne, les conditions climatiques peuvent moduler la longueur de la saison de végétation (Vitasse *et al.*, 2009; Lebourgeois *et al.*, 2010a). Des conditions favorables à cette période (absence de sécheresse, températures clémentes) peuvent retarder le jaunissement (Lebourgeois *et al.*, 2010a) et ainsi favoriser le stockage de molécules carbonées pouvant être remobilisées à la reprise de croissance l'année suivante (Barbaroux et Bréda, 2002). Cependant, il a été suggéré que des conditions automnales favorables pourraient également avoir un effet négatif sur la croissance du fait d'une stimulation plus importante des processus respiratoires par rapport aux processus photosynthétiques, conduisant à une consommation de carbone supérieure à l'assimilation (Piao *et al.*, 2008).

En hiver, des températures clémentes et l'absence de fortes gelées diminue les risques de cavitation et d'embolie cellulaire, ce qui permet le maintien de l'intégrité du système conducteur (Cochard et Tyree, 1990; Cochard *et al.*, 1992; Tyree et Cochard, 1996). Chez les résineux, les températures élevées en hiver peuvent avoir un effet positif sur l'activité photosynthétique, et ainsi conduire à une production de photosynthétats mobilisables lors de la reprise de croissance (Guehl, 1985). Cependant des températures trop élevées en hiver peuvent perturber les phénomènes de dormance. En effet, une absence de froid pendant la période de dormance peut se traduire par des retards de mise en place des feuilles, et donc par un raccourcissement de la période active (Murray *et al.*, 1989; Morin *et al.*, 2010; Polgar et Primack, 2011).

Le printemps est une saison clé dans la mise en place du système photosynthétique et circulatoire car elle correspond à la période durant laquelle la production de cellules (Deslauriers *et al.*, 2008; Rossi *et al.*, 2008; Rathgeber *et al.*, 2011) et de feuilles est maximale (Chuine *et al.*, 2010; Lebourgeois *et al.*, 2010a). Pendant cette période, des températures trop faibles (Rossi *et al.*, 2007; Lebourgeois *et al.*, 2010a), des gelées tardives (Kreyling *et al.*, 2010) ou un manque d'eau ont généralement un effet négatif sur la feuillaison et la mise en place du cerne. Le développement assez récent de travaux sur la xylogenèse à l'échelle intra-annuelle a permis de montrer que, pour la grande majorité des espèces forestières, la production cellulaire cambiale atteint son maximum en début de printemps (Deslauriers *et al.*, 2008; Rathgeber *et al.*, 2011).

En été, la sécheresse (action combinée de températures élevées et de faibles précipitations) joue un rôle clé sur le fonctionnement cellulaire. Un stress hydrique estival se traduit par une baisse de la conductivité hydraulique du à des phénomènes d'embolie du xylème (Cochard *et al.*, 1992; Cruiziat *et al.*, 2002) ce qui peut stopper la production cellulaire et/ou perturber les processus de maturation (Cuny *et al.*, in prep.), et conduire à une diminution de la croissance (Granier *et al.*, 2007; Bréda et Badeau, 2008).

4.2.2 Interprétation des indicateurs environnementaux utilisés

4.2.2.1 Effets des températures

Nous avons utilisé des indicateurs de températures minimales et maximales. Alors qu'un effet positif des températures sur la productivité pendant la saison de végétation reflète une limitation thermique de la croissance ou de la phénologie, un effet positif en hiver peut suggérer un effet néfaste de l'embolie liée au gel ou un effet favorable sur la photosynthèse pour les résineux (**Tab 3.6**). Un effet négatif des températures pendant la saison de végétation peut refléter un stress hydrique si l'apport en eau n'est pas suffisant, alors qu'en hiver un tel effet peut être lié au besoin de froid pendant la dormance (**Tab 3.6, P5**).

4.2.2.2 Effets des radiations

Les effets des radiations sont délicats à interpréter dans la mesure où elles peuvent refléter à la fois des effets de versant (exposition), de température (intensité des radiations) ou de latitude (rayon d'incidence des radiations) (Piedallu et Gégout, 2007). Un effet positif des radiations sur la productivité peut donc refléter un effet direct du rayonnement, ou des effets thermiques positifs (latitude, exposition) ou négatifs (altitude). Elles peuvent également correspondre à la description d'une ambiance climatique (humidité atmosphérique par exemple, plus élevée sur les versants Nord), ou à des effets de photopériode (longueur du jour plus importante dans le Sud) et de temps d'ensoleillement (effet de masque par les reliefs). Par ailleurs les radiations issues du modèle Hélios décrivent plus finement les effets de versant que les températures issues du modèles AURELHY, et il se pourrait que les radiations décrivent des effets thermiques mal pris en compte par les variables de température, en particulier en contexte de montagne.

Les radiations hivernales ont pour caractéristique d'exacerber l'opposition entre versant Nord et versant Sud du fait de la forte inclinaison des rayonnements solaires à cette période (Piedallu et Gégout, 2007). La corrélation entre les radiations hivernales et les températures hivernales est en général faible. **L'effet des radiations estivales** en contexte de montagne (forte pente) est surtout lié à l'exposition (Piedallu et Gégout, 2007) et un effet positif suggère une meilleure productivité sur les versants ensoleillés, où le rayonnement direct peut amplifier l'effet positif des températures. **Les effets des radiations en début et en fin de saison de végétation** pourraient être liés à l'effet de la photopériode sur l'induction et la levée de dormance (Chuine *et al.*, 2010; Korner et Basler, 2010) mais nos travaux ne permettent pas d'expliciter les mécanismes physiologiques qui pourraient être en jeu.

4.2.2.3 Effets des facteurs hydriques

Les bilans hydriques climatiques mensuels sont définis comme la différence entre les précipitations et l'évapo-transpiration potentielle (ETP). Ils caractérisent donc la part des précipitations qui n'est pas évaporée dans l'atmosphère. Un effet positif du bilan hydrique reflète un effet positif de l'approvisionnement en eau pour un mois donné, alors qu'un effet négatif peut caractériser un excès d'eau, néfaste en cas d'hydromorphie. Cependant en contexte de montagne, les précipitations sont souvent négativement corrélées aux températures (Desplanque *et al.*, 1998) ce qui peut conduire à des confusions d'effets entre ces deux facteurs : un effet négatif du bilan hydrique peut dans ce cas refléter un effet positif des températures. Par ailleurs il a été suggéré qu'un effet négatif des précipitations au printemps pouvait être dû à la diminution du rayonnement solaire résultant de la couverture nuageuse (Rozas *et al.*, 2011).

Les réserves utiles mensuelles prennent en compte la capacité de stockage en eau du sol (RUM), et caractérisent donc mieux l'eau réellement disponible pour les arbres. De même que pour les bilans hydriques climatiques, un effet positif sur la productivité traduit une stimulation de la

croissance par la disponibilité en eau, alors qu'un effet négatif traduit un excès d'eau (hydromorphie). Les effets de **la RUM** ne traduisent que la capacité de stockage en eau du sol, et sont plutôt liés à la profondeur du sol, à la texture et à la pierrosité.

Les déficits hydriques mensuels caractérisent les effets d'un manque d'eau pour la plante. Les déficits hydriques sont toujours négatifs, et un effet positif correspond à un effet négatif du stress hydrique.

4.2.2.4 Variables trophiques

Le pH caractérise l'acidité des sols, qui a un effet sur la richesse chimique du milieu. Un effet négatif du pH sur la productivité indique une préférence pour les milieux acides plutôt riches, alors qu'un effet positif du pH suggère un effet positif des contextes basiques et/ou des sols carbonatés.

Le rapport S/T caractérise la richesse chimique du milieu par le taux de saturation en bases échangeables. Un effet positif du S/T indique une meilleure productivité sur les sols riches en éléments minéraux.

Le rapport C/N caractérise la vitesse de minéralisation de la matière organique par les micro-organismes du sol, et est un indicateur de la disponibilité en azote. Un effet négatif du C/N révèle une meilleure productivité pour les sols à turnover rapide (bonne disponibilité en azote).

4.3 Déterminisme environnemental de la productivité des espèces

Nous allons discuter dans cette section des effets des facteurs identifiés comme majeurs pour la productivité des différentes espèces, et les confronter à la littérature pour en donner des éléments d'interprétation. Nous procèderons en regroupant les espèces en fonction de leur aire de distribution, quand cela est possible, et nous procèderons à des comparaisons de l'autécologie de ces espèces. Nous ferons référence aux processus énoncés dans le **tableau 3.6**.

4.3.1 Espèces de montagne : le sapin et l'épicéa

4.3.1.1 Sapin

Le fort effet négatif des radiations hivernales, pourrait indiquer une préférence de cette espèce pour les versants exposés au Nord (section 4.2.2.2). En effet les peuplements de Sapin de notre échantillon montrent une exposition privilégiée vers le Nord-Est. Cependant il pourrait également refléter un effet thermique positif (faibles altitudes, section 4.2.2.2) et il est difficile d'interpréter cet effet.

Nous avons également confirmé le caractère thermophile du Sapin (Rolland *et al.*, 1999; Battipaglia *et al.*, 2009), par des effets thermiques positifs **en début de saison de végétation** (mai et mars), correspondant à la reprise de l'activité cambiale (**Tab 3.6, P7**) et au débourrement (**P6**) qui a lieu en moyenne mi-mai pour cette espèce (Lebourgeois *et al.*, 2010a). Nous avons également

observé un effet positif des radiations de mai à août, qui pourrait s'expliquer par une durée plus longue de xylogenèse sur les versant Sud (Rossi *et al.*, 2007 ; **P7** et **P9**).

Ce besoin de chaleur au printemps s'accompagne d'un effet positif de la réserve utile de mai et de la RUM, traduisant le **rôle fondamental de l'approvisionnement en eau** pour cette espèce (Bert et Becker, 1990). **Le stress hydrique semble être une contrainte particulièrement importante en été** comme en témoigne l'effet positif du déficit hydrique du mois de juillet (**P8**).

Compte tenu de cet important besoin en eau, il est surprenant d'avoir trouvé un effet négatif du bilan hydrique de mai, qui suggère un effet néfaste de l'excès d'eau. Cet effet est curvilinéaire (**annexe 3**), indiquant une réaction très faible quand le bilan hydrique est au voisinage de zéro, et un effet d'autant plus négatif que le bilan hydrique est positif. Il se pourrait également que cet effet résulte de la corrélation négative entre les températures et les précipitations en montagne ou de l'effet néfaste de la nébulosité (section 4.2.2.3).

4.3.1.2 Épicéa

Nous avons mis en évidence un rôle majeur de la réserve utile sur la productivité de l'Épicéa, en particulier au mois d'août témoignant d'une **forte affinité pour les sols profonds et bien approvisionnés en eau**, ce qui a déjà été montré sur son indice de fertilité en France (Curt, 1999; Seynave *et al.*, 2005) et sur sa productivité dans le Sud de la Scandinavie (Bergh *et al.*, 1999).

En revanche, nous avons mis en évidence un effet négatif des bilans hydriques climatiques de septembre, suggérant un effet néfaste de l'excès d'eau, d'autant plus important que le bilan hydrique est élevé (effet curvilinéaire, **annexe 3**). Un effet négatif des précipitations de septembre sur la formation du cerne a été observé en versant Nord dans les Alpes (Desplanque *et al.*, 1998), mais il se pourrait également que cet effet résulte de la corrélation négative entre les températures et les précipitations en montagne ou de l'effet néfaste de la nébulosité (section 4.2.2.3).

Les radiations hivernales ont ici encore un fort effet négatif, difficile à interpréter (section 4.2.2.2).

L'effet positif des températures de juin indique que **la productivité de l'Épicéa semble être limitée par les températures estivales**, ce qui a déjà été mis en évidence dans des contextes d'altitude en France (Desplanque *et al.*, 1998; Keller *et al.*, 2000).

L'effet négatif du bilan hydrique de mai-juin est contradictoire avec de nombreuses études qui ont souligné la sensibilité à la sécheresse estivale de l'Épicéa (Bouriaud *et al.*, 2005; Lebourgeois, 2006a; Lebourgeois *et al.*, 2010b). Cette différence est probablement liée à l'altitude plus importante dans notre échantillon conduisant à une limitation plus forte par la température que par la disponibilité en eau, alors qu'on observe le contraire en contexte de plaine (Andreassen *et al.*, 2006). Cet effet pourrait également résulter d'une corrélation avec les températures (cor=-0.56, section 4.2.2.3). Cette combinaison d'effets est cohérente avec l'effet négatif de l'altitude mis en évidence sur l'indice de fertilité de l'Épicéa par Seynave *et al* (2005).

L'effet positif des températures minimales de mars-avril indique également une **limitation thermique de la productivité en tout début de saison de végétation (P6 et P7)**, ce qui a déjà été mis en évidence sur l'indice de fertilité de l'épicéa dans l'Est de la France (Seynave *et al.*, 2005) et dans les Alpes du Nord sur la croissance radiale (Keller *et al.*, 2000). En effet la croissance radiale de l'épicéa reprend au mois d'avril à basse altitude (Bouriaud *et al.*, 2005) et fin mai en montagne (Rossi *et al.*, 2007). Cependant l'effet des températures de mars est curvilinéaire avec un optimum aux alentours de 0°C, indiquant qu'un excès de chaleur peut être néfaste (**annexe 3**).

Enfin le fort effet négatif du C/N indique une **limitation de la productivité par la disponibilité en azote**, comme suggéré par l'effet négatif du C/N et l'effet positif des dépôts azotés sur l'indice de fertilité dans Seynave *et al* (2005) et Albert et Schmidt (2010), respectivement.

4.3.1.3 Comparaison de l'autécologie du Sapin et de l'Épicéa

Pour les deux espèces les plus montagnardes de notre échantillon, nous avons mis en évidence un effet positif des températures maximales de mai (Sapin) et de juin (Épicéa) sur la productivité. Ces effets témoignent d'une limitation thermique pour ces deux espèces en fin de printemps-début d'été, ce qui est connu pour les espèces poussant en altitude, où l'eau est rarement limitante (Desplanque *et al.*, 1998; Andreassen *et al.*, 2006). Ainsi bien qu'adaptées aux climats montagnards, la productivité de ces deux espèces est favorisée par des températures estivales clémentes.

Lebourgeois (2006a) et Lebourgeois *et al.* (2010b) ont mis en évidence que le Sapin est plus sensible à la sécheresse que l'Épicéa à l'échelle de la France. Ces résultats sont corroborés par les travaux de Battipaglia *et al* (2009) en contexte méditerranéen. En revanche d'autres auteurs ont mis en évidence que le Sapin est plus économe en eau que l'Épicéa car il transpire moins en régulant de façon plus précoce sa transpiration (Gillot, 1985). Nos résultats indiquent un effet plus fort et significatif des réserves utiles chez l'Épicéa que chez le Sapin, mais nous n'avons trouvé d'effet du déficit hydrique estival que chez le Sapin.

Enfin nous n'avons mis en évidence un effet trophique significatif que pour l'Épicéa, qui semble plus sensible que le Sapin à la disponibilité en azote.

4.3.2 Espèce continentale de plaine : le Hêtre

L'effet négatif conjoint des radiations et des températures hivernales confirme le besoin de froid ("winter chilling") hivernal (P5) très marqué chez le Hêtre (Heide, 1993; Falusi et Calamassi, 1996; Lebourgeois *et al.*, 2005; Seynave *et al.*, 2008; Vitasse *et al.*, 2011).

Nous avons confirmé la sensibilité du Hêtre à la température au moment du débourrement (**P6** et **P7** ; Falusi et Calamassi, 1996; Lebourgeois *et al.*, 2010a) par l'effet positif des températures maximales d'avril. Le Hêtre est en effet connu pour sa sensibilité aux gelées tardives (Dittmar *et al.*, 2003; Dittmar *et al.*, 2006 ; Kreyling *et al.*, 2011). Sur l'indice de fertilité du Hêtre, Seynave *et al.*

(2008) ont aussi mis en évidence un effet positif des températures de mai et Albert et Schmidt (2010) ont trouvé un effet positif des températures de saison de végétation.

L'effet négatif curvilinéaire du bilan hydrique pour les mois d'avril et mai suggère un effet d'autant plus négatif qu'il est élevé, qui pourrait être dû à une corrélation négative avec les températures en altitude (section 4.2.2.3).

L'effet positif des réserves utiles de juin et juillet et de la RUM met en évidence la **sensibilité au stress hydrique estival du hêtre (P8 et P9)**. Lebourgeois *et al.* (2005) ont en effet montré que les conditions hydriques de juin expliquaient une large part de la variabilité des largeurs de cernes en France, et Seynave *et al.* (2008) ont également relevé le rôle positif de la profondeur de sol sur l'indice de fertilité du Hêtre, et l'effet négatif des températures de juillet comme facteur de sécheresse estivale.

Enfin nous avons mis en évidence un effet négatif du C/N, traduisant une **affinité pour les sols riches en azote**. Cet effet a été montré pour la première fois par Seynave *et al* (2008) sur l'indice de fertilité en France. Albert et Schmidt (2010) ont aussi trouvé que l'indice de fertilité du Hêtre répondait positivement aux dépôts azotés en Basse Saxe (Allemagne).

4.3.3 Espèces continentales subatlantiques : les chênes sessile et pédonculé

4.3.3.1 Chêne pédonculé

Le faible nombre de variables significatives mises en évidence suggère que **le Chêne pédonculé répond très peu à l'environnement**, phénomène qui a déjà été remarqué dans des travaux de dendroclimatologie (Lebourgeois, 2006b). Ceci provient peut-être d'une certaine plasticité du genre *Quercus* due à un grand polymorphisme génétique (Petit *et al.*, 2002) qui lui a donné la capacité de s'adapter à une grande gamme de conditions, ou à des conditions peu limitantes pour la croissance sur son aire de distribution en France (Lebourgeois, 2006b; Mérian *et al.*, 2011).

Le fort effet de la RUM confirme une **forte sensibilité de cette espèce à la profondeur du sol et à la disponibilité en eau (Friedrichs *et al.*, 2009)**.

L'effet positif des températures d'avril, correspondant à la période de débourrement du Chêne pédonculé (Lebourgeois *et al.*, 2010a), indique un **effet favorable d'un allongement de la saison de végétation par un débourrement plus précoce** (**P6**) **et une stimulation de la croissance** (**P7**).

L'effet négatif des radiations en début (mars-avril) et en fin (septembre) de saison de végétation correspond aux dates de débourrement et de jaunissement du Chêne pédonculé (Lebourgeois *et al.*, 2010a). On pourrait soupçonner le rôle des radiations sur l'induction et la levée de dormance (Keskitalo *et al.*, 2005; Korner et Basler, 2010)., mais il est difficile d'interpréter leur effet négatif (rétrocontrôle du débourrement par la photopériode ? Heide, 1993; Korner et Basler, 2010). Il est également peu probable que ces effet soient liés à la topographie en contexte de plaine.

Nous avons également mis en évidence un effet négatif du C/N, traduisant une **affinité pour les sols riches en azote (Timbal et Aussenac, 1996)**, et un effet négatif des températures maximales de février qui pourrait être lié à la dormance (**P5**).

4.3.3.2 Chêne sessile

Pour le Chêne sessile, un grand nombre de variables significatives a été sélectionné, mais il a été difficile de les regrouper en effets saisonniers.

Les variables de nutrition sont les plus significatives pour expliquer la productivité du Chêne sessile. Nous avons observé un effet négatif du rapport C/N, du pH et du rapport S/T, traduisant une affinité pour les sols riches en azote, pauvres en éléments minéraux et plutôt acides. Bergès *et al.* (2008) ont également trouvé un effet négatif de la présence de calcaire et du S/T sur la croissance radiale, et Bergès *et al.* (2005) ont mis en évidence le rôle majeur de la nutrition sur l'indice de fertilité du Chêne sessile, qui explique selon les auteurs une plus grande part de variance que les facteurs liés au climat ou à l'approvisionnement en eau.

L'effet concave des températures minimales de décembre est surprenant et est probablement dû à des points particuliers. Leur effet principalement positif pourrait être lié à la **sensibilité du genre *Quercus* à l'embolie hivernale (P3)** du fait de l'anatomie de leurs vaisseaux (zone initiale poreuse ; Hacke et Sauter, 1996; Tyree et Cochard, 1996; Cochard et Granier, 1999). L'effet positif des températures minimales de mai, intervenant après le débourrement (Lebourgeois *et al.*, 2010a), suggère **un effet favorable des températures sur la croissance du bois final** (Lebourgeois *et al.*, 2004). Au mois d'août la croissance radiale est terminée et l'effet positif des températures de fin de saison de végétation pourrait être lié à **la mise en réserve de photosynthétats carbonés (P1,** Bréda et Granier, 1996; Barbaroux et Bréda, 2002; Lebourgeois *et al.*, 2004). Enfin l'effet négatif de températures de septembre pourrait avoir un rôle sur le jaunissement des feuilles (**Tab 3.6** ; Lebourgeois *et al.*, 2010a)

Les bilans hydriques ont un effet très significatif sur la productivité du chêne sessile, mais ont des sens opposés selon les mois considérés. En février-mars le bilan hydrique a un effet positif, et pourrait traduire l'effet favorable d'un **bon approvisionnement en eau en tout début de saison sur la reprise de croissance et la remobilisation des réserves carbonées (P7 ;** Lebourgeois *et al,* 2004). L'effet négatif curvilinéaire du bilan hydrique d'avril à juin est en désaccord avec de nombreuses études dendroécologiques qui ont mis en évidence le rôle crucial de l'approvisionnement en eau pendant la saison de végétation et l'effet négatif des sécheresses printanières (Lebourgeois *et al.*, 2004; Bergès *et al.*, 2008). En revanche l'effet positif du bilan hydrique de juillet traduit une **sensibilité au stress hydrique estival de la croissance du bois final (P8 et P9 ;** .Lebourgeois *et al.*, 2004). Au mois d'août, l'effet négatif du bilan hydrique associé à un effet négatif du déficit hydrique suggère une préférence pour les contextes secs en fin de saison de végétation.

L' effet positif de la RUM, indique une **affinité pour les sols profonds et bien approvisionnés en eau** du chêne sessile (Lévy *et al.*, 1992 ; Bergès *et al.,* 2005 ; Bergès *et al.*, 2008). Ceci est en accord avec le fait que la RUM moyenne du chêne sessile sur notre échantillon est de 90 mm, soit bien supérieure aux autres espèces (Chapitre I **Fig 1.5**).

Comme pour le Chêne pédonculé, l'effet négatif des radiations en début d'hiver et en début de printemps pourrait suggérer un rôle dans l'induction et la levée de dormance hivernale par le rayonnement (Chuine *et al.*, 2010; Korner et Basler, 2010), mais nous ne disposons pas d'éléments pour vérifier cette hypothèse. Notons que Bergès *et al.* (2005) ont montré que l'indice de fertilité du Chêne sessile était réduit pour les expositions Sud-Ouest, et augmenté pour les expositions Nord-Est.

4.3.3.3 Comparaison de l'autécologie des chênes sessile et pédonculé

Globalement la réponse des Chênes à l'environnement est assez faible par rapport aux autres espèces, ce qui a déjà été remarqué dans d'autres travaux (Lebourgeois, 2006b; Mérian *et al.*, 2011), et pourrait être dû à des conditions peu limitantes pour ces espèces (Lebourgeois, 2006b) ou à un grand polymorphisme génétique (Petit *et al.*, 1997; Petit *et al.*, 2002).

Ces deux Chênes répondent significativement et positivement à la RUM. C'est la variable la plus significative et qui a le plus de poids chez le Chêne pédonculé, dont la sensibilité particulière au manque d'eau est en effet bien connue (Cochard *et al.*, 1992; Bréda *et al.*, 1993). Le Chêne sessile semble moins affecté par le manque d'eau car l'effet de la RUM n'est pas le plus fort des effets. On constate par ailleurs pour cette espèce un faible effet positif du bilan hydrique de juillet. **Nos résultats confirment la plus grande tolérance à la sécheresse du Chêne sessile, par rapport au Chêne pédonculé qui est très sensible à la disponibilité en eau (Lévy *et al.*, 1992).**

Enfin, le Chêne sessile répond beaucoup plus aux variables trophiques (C/N, pH, S/T) que le Chêne pédonculé (C/N), ce qui est contradictoire avec les travaux de Lévy *et al.*, (1992).

4.3.4 Espèces méditerranéennes : le Chêne pubescent et le Pin d'Alep

4.3.4.1 Chêne Pubescent

L'effet positif de la RUM est le plus significatif pour cette espèce, et traduit une **affinité pour les sols profonds et bien approvisionnés en eau, qui peuvent atténuer les effets néfastes de la sécheresse en contexte méditerranéen.** On constate également un effet positif des réserves utiles de mai-juin-juillet associé à un effet négatif du déficit hydrique et à un effet négatif des températures de juin qui suggèrent une **forte sensibilité à la sécheresse estivale (P8 et P9) en fin de période de croissance** (Weber *et al.*, 2007). Cette sensibilité a été reportée dans de nombreux travaux (Tessier *et al.*, 1994; Timbal et Aussenac, 1996; Cedro, 2007; Weber *et al.*, 2007; Eilmann *et al.*, 2009), bien que cette espèce soit physiologiquement adaptée à la sécheresse

(contrôle de l'ouverture stomatiques, feuilles xeromorphes et système racinaire profond ; Weber *et al.,* 2007).

L'effet en cloche des températures hivernales (novembre à décembre) suggère une **sensibilité au froid hivernal de cette espèce subméditerranéenne** (Timbal et Aussenac, 1996; Weber *et al.*, 2007) quand les températures sont négatives (risque de gel). En effet l'anatomie des vaisseaux des espèces de Chênes (zone initiale poreuse) les rend plus sensible à l'embolie hivernale (**P3** ; Cochard et Tyree, 1990; Thomas, 2002). Weber *et al.* (2007) ont aussi indiqué que des températures clémentes en hiver pouvaient favoriser la production de racines fines, ce qui pourrait être avantageux dans les climats où l'été est sec (Cherubini *et al.*, 2003) en augmentant la capacité d'absorption de l'eau du sol. **En revanche l'effet des températures hivernales est négatif quand elles sont positives, ce qui pourrait être lié au besoin de froid hivernal pour lever la dormance** (**P5**). Par ailleurs, **des températures clémentes au mois de mars sont favorables à la reprise de la croissance (P7).**

4.3.4.2 Pin d'Alep

Le Pin d'Alep est la seule espèce pour laquelle l'effet le plus significatif est un effet thermique. Nous avons trouvé un effet positif des températures de février-mars. Le Pin d'Alep débourrant en mars (Misson *et al.*, 2011) et commençant sa croissance radiale au même moment (Camarero *et al.*, 2010), **des températures élevées au moment du débourrement peuvent avancer le début de la saison de végétation et favoriser une reprise plus rapide de la croissance (P6 et P7).**

Les effets négatifs du C/N et du pH, suggèrent **une affinité pour les sols riches en azote et plutôt acides**. Dans notre échantillon, le pH s'étend de 7.4 à 8.4. Dans ce contexte très calcaire, la croissance du Pin d'Alep semble favorisée sur les sols les moins carbonatés.

L'effet positif du bilan hydrique de janvier suggère **qu'un bon approvisionnement en eau en hiver favorise la reprise de croissance en mars** (Weber *et al.*, 2007) en limitant le stress hydrique. Pasho *et al.,* (2011) ont suggéré que l'effet positif des précipitations hivernales pouvait être lié à un effet du stockage de l'eau dans le sol profitant jusqu'à la fin de la saison. Ceci est également très cohérent avec la mauvaise capacité de rétention d'eau du substrat calcaire qui caractérise l'aire de distribution du Pin d'Alep en France (Tessier *et al.*, 1994 ; Matériel et méthodes, **Fig 1.5**).

L'effet négatif des températures maximales d'avril suggère un effet négatif de la sécheresse pendant la saison de végétation, auquel le Pin d'Alep est sensible (Rathgeber *et al.*, 2005).

L'effet positif des températures minimales de décembre suggère une **intolérance au froid hivernal**, mais pourrait également être lié à une **stimulation de la photosynthèse hivernale par des températures clémentes (P4)**. Pasho *et al.* (2011) ont aussi trouvé une corrélation positive entre la formation du bois initial et la température hivernale au Nord-Est de l'Espagne.

Enfin l'effet positif de la réserve utile d'octobre pourrait être en lien avec la xylogénèse bimodale de cette espèce (Camarero *et al.*, 2010), qui est un trait adaptatif caractérisant certaines espèces adaptées aux milieux secs. En effet, **la croissance radiale peut reprendre en cas d'un bon approvisionnement en eau en automne**.

4.3.4.3 Comparaison de l'autécologie des espèces méditerranéennes

Pour les 2 espèces méditerranéennes nous avons mis en évidence un effet positif des faibles températures hivernales. Pour le Chêne pubescent cet effet est connu du fait de l'anatomie de ses vaisseaux qui le rend sensible à l'embolie hivernale (**P3** ; Cochard *et al.*, 2001). Pour le Pin d'Alep il suggère l'effet positif du maintien d'une photosynthèse hivernale favorisée par des températures clémentes et favorisant la croissance (**P5** ; Guehl, 1985). Comme nous l'avons dit précédemment, **le Pin d'Alep et le Chêne pubescent se trouvent en France en marge Nord de leur aire de répartition, ce qui peut expliquer qu'elles soient limitées par le froid (Loehle, 1998)**.

Alors que le Chêne pubescent semble être très sensible à la sécheresse estivale, comme en témoigne l'importance des conditions hydriques du mois de juin, **cet effet semble moins marqué chez le Pin d'Alep**.

4.3.5 Espèce pan-européenne : le Pin sylvestre

La période hivernale semble avoir une importance cruciale pour la productivité du Pin sylvestre. L'effet positif des températures minimales hivernales, déjà observé en région méditerranéenne (Tessier, 1989), pourrait être le signe d'une **sensibilité à l'embolie hivernale** (Cochard *et al.*, 2001), bien que cette espèce soit plutôt résistante au gel (Guehl, 1985). **L'effet positif conjoint du bilan hydrique et des températures suggère également une stimulation de l'activité photosynthétique durant les mois d'hiver** (**P4** ; Guehl, 1985; Xenakis *et al.*, 2011). Cependant Thabeet *et al* (2009) ont à l'inverse suggéré que la photosynthèse hivernale pouvait conduire à une consommation excessive de réserves carbonées Par ailleurs, l'effet positif du bilan hydrique reflète le **gain de croissance lié à un bon remplissage des réserves en eau en hiver, qui limite le stress hydrique en début de saison de végétation** (Thabeet *et al.*, 2009). Comme mentionné pour d'autres espèces, l'effet négatif des radiations hivernales est difficile à interpréter.

L'effet négatif des températures de juin est concordant avec les résultats de Tessier (1986) en région méditerranéenne, et suggère une **sensibilité de la productivité du Pin sylvestre à la sécheresse estivale** (Weber *et al.*, 2007). Bien que cette espèce soit plutôt résistante à la sécheresse (Niinemets et Valladares, 2006), il semble que sa croissance soit favorisée quand le stress hydrique est limité en été (**P8 et P9**).

Le Pin sylvestre répond très fortement aux variables trophiques, avec des effets négatifs du C/N, du pH et du S/T. Le pin sylvestre est connu pour être très rustique et s'accommoder de tous les

types de sols (Chabaud et Nicolas, 2009). Cependant **il semble que sa croissance soit meilleure sur les sols acides et riches en azote**.

L'effet positif des réserves utiles du mois d'août associé à un effet positif des radiations pourrait traduire **l'effet bénéfique d'un prolongement de la saison de végétation à condition que la disponibilité en eau soit suffisante**. En effet, des conditions clémentes à cette période pourraient favoriser la production d'un grand nombre de bourgeons et augmenter la capacité photosynthétique des arbres à la saison suivante (Weber *et al.*, 2007).

4.3.6 Synthèse générale sur l'autécologie des espèces

Nous avons réalisé une synthèse sous forme de tableau (**Tab 3.7**). Il ressort de cette synthèse que certains facteurs ont le même effet pour un grand nombre d'espèces, alors que d'autres ont un caractère plus spécifique. Par ailleurs, alors qu'une large part des effets identifiés est cohérente avec la bibliographie et a pu être interprétée en termes de processus physiologiques, certains effets restent difficiles à interpréter.

4.3.6.1 Facteurs et effets communs à plusieurs espèces

Pour 6 espèces sur 8 nous avons mis en évidence un effet positif de la RUM. La réserve en eau du sol est donc un prédicteur important de la productivité forestière, dont le rôle est de tamponner les effets des aléas climatiques : une RUM importante permet de mieux résister en cas d'un déficit de précipitations. Cet effet très général souligne le rôle de ce facteur du sol, et questionne les travaux ne prenant en compte que des effets climatiques, dont l'effet peut être fortement modulé par les conditions édaphiques locales.

Nous avons mis en évidence un effet des conditions trophiques pour toutes les espèces sauf pour le Chêne pubescent et le Sapin. **Dans tous les cas le C/N a un effet négatif significatif, soit un effet positif de la disponibilité en azote, ce qui confirme que les forêts françaises sont majoritairement limitées par l'azote (Vitousek et Howarth, 1991).** Nous avons également trouvé un effet négatif du pH pour le Pin d'Alep, le chêne sessile et le Pin sylvestre, le S/T ayant également un effet négatif significatif pour ces deux dernières espèces. Il semble donc que le C/N soit plus fortement lié à la productivité pour la majorité des espèces que le pH et le S/T.

Pour 7 espèces sur 8 nous avons mis en évidence un effet thermique positif au moment du débourrement foliaire. Ces effets sont en accord avec le rôle majeur des températures sur le débourrement, et la production de cellules cambiales et confirment qu'un allongement de la saison de végétation peut avoir un effet favorable sur la productivité de la majorité des espèces (Chuine *et al.*, 2010; Lebourgeois *et al.*, 2010a).

4.3.6.2 Effets spécifiques : les températures hivernales

Nous avons trouvé des effets contrastés des températures d'hiver selon les espèces. Alors que les températures minimales ont des effets positifs sur la productivité pour le Chêne pubescent, le Pin d'Alep, le Pin sylvestre, et le Chêne sessile, les températures maximales ont un effet négatif pour le Chêne pédonculé et le Hêtre, qui sont les deux espèces les plus continentales de notre échantillon. Pour le Chêne pubescent, les températures ont également un effet négatif quand elles sont élevées (effet en cloche).

Le Chêne pubescent est sensible au gel hivernal de par la structure de ses vaisseaux (Cochard *et al.*, 1992), et pour les Pins des températures clémentes peuvent stimuler la photosynthèse hivernale (Guehl, 1985) et affecter positivement la croissance (**P4**). Il faut également noter que **le Chêne pubescent et le Pin d'Alep sont deux espèces méditerranéennes qui se trouvent en France en marge Nord de leur distribution. Il n'est donc pas surprenant que leur croissance soit limitée par le froid hivernal** (Loehle, 1998).

La productivité du Hêtre est favorisée par le froid hivernal connu pour son rôle dans la levée de dormance (Cannell et Smith, 1986; Proe *et al.*, 1996; Polgar et Primack, 2011). Ce besoin pourrait n'être pas satisfait en plaine dans le Sud de la France qui correspond aux marges Sud de cette espèce (Vitasse *et al.*, 2011).

Kreyling (2010) a pointé le manque d'intérêt de la communauté scientifique pour les effets du changement climatique en hiver, alors que les études existantes mettent en évidence des effets importants du réchauffement hivernal sur la distribution des espèces, la phénologie et les dommages liés au gel. **Les scénarios de l'IPCC (2007) prédisent un réchauffement plus important en hiver, ce qui pourrait avoir des effets très contrastés sur la croissance selon les espèces, et pourrait mitiger le rôle plutôt favorable d'une augmentation des températures pendant la saison de végétation (Proe *et al.*, 1996; Vitasse *et al.*, 2011).**

4.3.6.3 Difficulté d'interprétation de certains effets

Nous avons trouvé un fort effet négatif des radiations hivernales pour plusieurs espèces. Alors que pour les chênes sessile et pédonculé l'effet des radiations est plutôt localisé en début et en fin de saison de végétation (septembre et avril pour le Chêne pédonculé, novembre-décembre et mars pour le Chêne sessile et le Pin sylvestre), leur effet est centré sur les mois de novembre-décembre-janvier pour le Hêtre, le Sapin et l'Epicéa. Alors que leur fort pouvoir prédictif plaide en faveur de leur utilisation dans des modèles prédictifs, la difficulté de leur interprétation écologique laisse planer un doute sur les processus qu'elles représentent.

Les effets que nous avons trouvés pour les bilans hydriques climatiques sont un peu inattendus. En effet nous n'avons trouvé des effets significatifs qu'en début (avril-mai) et en fin (août-octobre) de saison de végétation pour la plupart des espèces, et presque toujours dans un sens négatif, traduisant un excès d'eau. **Ces effets vont à l'encontre de ce qui est**

	Facteurs	Variables sélectionnées		Interprétation		Références
Sapin	Energétique	**rad10-4**	↓	**Pas d'interprétation**	?	
		rad5-8	↑	**Besoin de chaleur au moment du débourrement, avance la saison de végétation et favorise la reprise de croissance (P6 et P7)**		Rolland et al 1999, Battipaglia et al 2009, Lebourgeois et al 2010a,, Rossi et al 2007
		Tx5	↑			
		Tn3	↑			
	Hydrique	BH5	↓	Corrélation négative avec la température ? Effet de la nébulosité ?	?	Desplanque et al 1998, Eilmann et al 2009
		RUM, RU10,5	↑	Affinité pour les sols profonds et bien approvisionnés en eau		Bert et Becker 1990
		DH7	↑	Craint le stress hydrique estival (P8 et P9)		Bert et Becker 1990, Lebourgeois et al 2010b, Desplanques et al
	Trophique	-		-		
Epicéa	Energétique	rad11-2	↓	Pas d'interprétation	?	
		Tn6, Tx6	↑	Limitation thermique en contexte de montagne		Desplanques et al 1998, Keller et al 2000, Andreassen et al 2006
		Tn3-4	↑	Besoin de chaleur au moment du débourrement, avance la saison de végétation et favorise la reprise de croissance (P6 et P7)		Keller et al 2000, Seynave et al 2005
	Hydrique	**RUM,RU8,10,5**	↑	**Affinité pour les sols profonds et bien approvisionnés en eau**		Seynave et al 2005, Bergh et al 1999
		BH9,5,6	↓	Corrélation négative avec la température ? Effet de la nébulosité ?	?	Desplanque et al 1998, Eilmann et al 2009
	Trophique	C/N	↓	Affinité pour les sols riches en azote		Seynave et al 2005, Albert et Schmidt 2010, Petitcolas et al 1998
Hêtre	Energétique	**rad10-3**	↓	**Pas d'interprétation**	?	
		Tx10-2	↓	**Besoin de froid hivernal (P5)**		Heide 1993, Falusi et Calamassi 1996, lebourgeois et al 2005, Seynave et al 2008
		Tx4	↑	Besoin de chaleur au moment du débourrement, avance la saison de végétation et favorise la reprise de croissance (P6 et P7) + sensibiltié aux gelées tardives		Lebourgeois et al 2010, Falusi et Calamssi 1996, Dittmar et al 2003, 2006, Seynave et al 2008, Albert et Schmidt 2010
	Hydrique	BH4	↓	Corrélation négative avec la température ? Effet de la nébulosité ?	?	Desplanque et al 1998, Eilmann et al 2009
		RUM	↑	Affinité pour les sols profonds et bien approvisionnés en eau		Seynave et al 2008
		RU6	↑	Craint le stress hydrique estival (P8 et P9)		Lebourgeois et al 2005, Seynave et al 2008
	Trophique	C/N	↓	Affinité pour les sols riches en azote		Seynave et al 2008, Albert et Schmidt 2010
Chêne Ped.	Energétique	rad4, rad9	↓	lien avec la phénologie foliaire ? Dormance ?	?	Heide 1993, Lebourgeois et al 2010a, Keskitalo et al 2005,
		Tx4	↑	Besoin de chaleur au moment du débourrement, avance la saison de végétation et favorise la reprise de croissance (P6 et P7)		Chuine 2010, Lebourgeois et al 2010a
		Tx2	↓	Effet sur la dormance ?	?	
	Hydrique	**RUM, RU5**	↑	**Affinité pour les sols profonds et bien approvisionnés en eau**		Friedrichs et al 2009
	Trophique	C/N	↓	affinité pour les sols riches en azote		Timbal et Aussenac 1996
Chêne sessile	Energétique	rad11-12, rad3	↓	lien avec la phénologie foliaire ? Dormance ?	?	Heide 1993, Lebourgeois et al 2010, Ksekitalo et al 2005
		Tx9	↓	rôle sur le jaunissement et la sénescence des feuilles (P2)		Lebourgeois et al 2010a
		Tn8	↑	Favorise la mise en réserve de photosynthétats carbonés (P1)		Breda et Granier 1996, Barbaroux et bréda 2002, Lebourgeois et al 2004
		Tn12	↻	Sensibilité à l'embolie hivernale (vaisseaux à ZIP; P3)		Tyree et Cochard 1996, Hacke et Sauter 1996, Cochard et Granier 1999
		Tn5	↑	Besoin de chaleur au moment du débourrement, avance la saison de végétation et favorise la reprise de croissance (P6 et P7)		Lebourgeois et al 2010a, Lebourgeois, 2004
	Hydrique	BH4-6, BH8	↓	sensible à l'excès d'eau au printemps et en fin de saison ?	?	Timbal et Aussenac 1996
		BH7	↑	Sensibilité au stress hydrique estival (P8 et P9)		Lebourgeois
		BH2-3	↑	Bon approvisionnement en eau en hiver favorise la reprise de croissance et la remobilisation des réserves carbonées		Lebourgeois et al 2004
		RUM	↑	Affinité pour les sols profonds et bien approvisionnés en eau		Berges et al 2005, 2008
		DH8	↓	Pas d'interprétation	?	
	Trophique	**C/N, pH, S/T**	↓	**Affinité pour les sols riches en azote, et plutôt acides**		Berges et al 2005, 2008

	Facteurs	Variables sélectionnées		Interprétation		Références
Ch. Pubescent	Energétique	Tn11-3	↷	Sensibilité à l'embolie hivernale (P3) mais besoin de froid (P5)	✓	Timbal et Aussenac 1996; Weber et al 2007, Cochard & Tyree 1990
		Tx6	↓	Craint la sécheresse estivale (P8 et P9)	✓	Tessier 1994; Cedro 2006, Eilmann et al 2009, Weber et al 2009
	Hydrique	**RUM,RU10**	↑	**Affinité pour les sols profonds et bien approvisionnés en eau**	✓	
		RU5-7	↑	Craint la sécheresse estivale (P8 et P9)	✓	Tessier 1994; Cedro 2006, Eilmann et al 2009, Weber et al 2009
		DH6	↑			
	Trophique	-		-		
Pin d'Alep	Energétique	**Tx2-3, Tn3**	↑	**Besoin de chaleur au moment du débourrement, avance la saison de végétation et favorise la reprise de croissance (P6 et P7)**	✓	Camarero et al 2010
		Tn12	↑	intolérance au froid hivernal, photosynthèse hivernale ?	✓	Pasho et al 2010, Guehl et al 1985
		Tx4	↓	Craint la sécheresse au printemps ?	?	Rathgeber et al 2005
	Hydrique	BH1	↑	Bon approvisionnement en eau en hiver favorise la reprise de croissance et la remobilisation des réserves carbonées	✓	Weber et al 2007, Pasho et al 2011
		RU10	↑	Reprise de la croissance radiale en automne si bonne disponibilité en eau	✓	Camarero et al 2009
	Trophique	C/N, pH	↓	Affinité pour les sols riches en azote et plutôt acides		
Pin sylvestre	Energétique	rad11-4	↓	Pas d'interprétation	?	
		rad5, rad8	↑	Allongement de la saison de végétation ?	?	
		Tn10-2	↷	**sensibilité à l'embolie hivernale (P3) ? photosynthèse hivernale (P4) ?**	?	Cochard et al 2001, Guehl 1985, Xenakis et al 2011
		Tx6, Tn6	↓	Craint la sécheresse estivale (P8 et P9)	✓	Weber et al 2007, Tessier et al 1986
	Hydrique	**BH2-1**	↑	**Bon approvisionnement en eau en hiver favorise la reprise de croissance et la remobilisation des réserves carbonées**	✓	Thabeet et al 2009
		RU8	↑	prolongement de la saison de végétation, préparation des bourgeons pour l'année suivante	✓	Weber et al 2007
	Trophique	pH, S/T, C/N	↓	affinité pour les sols acides et riches en azote		

Tableau 3.7: Synthèse des facteurs sélectionnés dans notre approche de régression PLS pour chaque espèce et bref rappel de leurs interprétations. *Les références indiquées sont relatives aux éléments d'interprétation mentionnés dans la section 4.3. Nous avons indiqué dans chaque cas si l'interprétation proposée était corroborée par des éléments de la littérature (✓) ou si l'interprétation proposée reste spéculative et incertaine (?). Nous avons indiqué les variables dont l'effet est le plus significatif pour chaque espèce en gras.*

habituellement montré dans les travaux de dendroécologie, où les effets du stress hydrique pendant la saison de végétation et en été sont souvent très importants. Nous avons évoqué la possibilité d'une confusion d'effets avec les effets thermiques (Desplanque *et al.*, 1998), ou avec la nébulosité (Eilmann et al 2009) en contexte de montagne (voir section 4.2.2.3). Par ailleurs, la quasi-absence d'effets positifs du bilan hydrique pendant la saison de végétation et en été traduit peut-être une mauvaise estimation de cette variable. En effet les précipitations mensuelles ne permettent pas d'appréhender l'aspect temporel de l'apport d'eau (orages ponctuels, pluies régulières) ni leur qualité (pluie, neige, grêle), alors que ces différents types de précipitation peuvent avoir des effets très différents sur la végétation. Par ailleurs, d'autres types d'apports en eau ne sont pas pris en compte (brouillard par exemple). Enfin, les précipitations ont une variabilité plus locale dans l'espace que les températures, du fait de forts effets de relief. Le fait d'utiliser des postes météorologiques parfois lointains de la placette, malgré une correction par le modèle AURELHY, peut affecter la qualité de la prédiction.

On peut noter que les déficits hydriques et les réserves utiles mensuelles ont des effets beaucoup plus cohérents quand ils sont significatifs, avec un effet positif sur les mois d'été (chêne pubescent, hêtre, sapin). Ces variables prenant en compte le réservoir du sol (RUM) semblent donc plus appropriées pour appréhender les effets de stress hydrique, que les bilans hydriques climatiques qui semblent représenter un effet plus "physique" des précipitations.

4.3.6.4 Préférence versus tolérance

Nous avons parfois mis en évidence que malgré une tolérance connue des espèces à certains stress indiquée dans la flore de Rameau *et al.* (1989), la productivité des espèces répond positivement à une levée de ce stress. Le Pin sylvestre et l'Épicéa sont tolérants au froid, comme en témoigne leur présence en zone boréale, mais répondent tous deux de manière positive aux températures (hiver pour le Pin sylvestre, saison de végétation pour l'Épicéa). Le Chêne pubescent et le Pin sylvestre sont tolérants à la sécheresse, mais leur productivité est affectée par le stress hydrique estival. Le Pin sylvestre est également connu pour sa frugalité vis-à-vis des conditions trophiques, mais sa productivité est meilleure dans les contextes riches en azote et en éléments minéraux. Ce compromis entre tolérance et préférence sera discuté en regard de la relation entre productivité et distribution des espèces (section 4.5.2.3).

4.4 Difficultés dans la comparaison aux travaux existants

Les travaux existants concernant le déterminisme environnemental de la croissance des essences forestières sont basées sur deux types de méthodes : prédiction environnementale de l'indice de fertilité et relations cernes-climat basées sur la méthode dendrochronologique. Ces indicateurs diffèrent assez fortement de la productivité en surface terrière que nous avons utilisée, et les méthodes utilisées pour étudier leurs relations avec les facteurs environnementaux sont également différentes, d'où la difficulté de comparer nos résultats à la bibliographie.

4.4.1 Comparaison aux travaux sur l'indice de fertilité

L'indice de fertilité reflète la croissance en hauteur dominantedes arbres ou croissance primaire. Notre indicateur en revanche concerne la croissance radiale, ou secondaire, de tous les arbres. Or il se pourrait que des facteurs différents contrôlent la croissance primaire et secondaire (Introduction section 4.1.3.4).

Par ailleurs, l'indice de fertilité est un indice intégré sur toute la vie du peuplement, alors que nos indicateurs de croissance radiale sont datés et correspondent à de courtes périodes dans le temps. Alors que l'effet d'accidents climatiques peut être atténué sur la hauteur dominante d'un peuplement à 100 ans, il peut être très marqué sur un accroissement radial sur 5 ans. Ainsi il est peut-être plus difficile de mettre en évidence des effets climatiques sur l'indice de fertilité. En revanche les effets des facteurs liés au sol (nutrition, réserve en eau) sont probablement bien pris en compte par les deux indicateurs.

À titre de comparaison, nous avons confronté nos résultats à ceux obtenus par Seynave *et al* (2005) et Seynave *et al* (2008) sur l'Épicéa et le Hêtre respectivement, ainsi que sur le Chêne sessile (non publié). En effet ces études sont basées sur les données de l'IFN, ce qui garantit l'homogénéité des plans d'échantillonnage. Les facteurs environnementaux considérés sont également comparables : climat moyen AURELHY et indices dérivés (ETP Turc, BH = P-ETP), RUM calculée sur les placettes IFN, pH, C/N et S/T bio-indiqués sur les placettes IFN. Les variables topographiques sont issues de la base de données IFN et non d'un MNT comme dans notre étude et les auteurs n'ont pas utilisé les radiations du modèle Hélios. La méthode statistique utilisée n'est pas non plus identique car les auteurs ont procédé par régression linéaire multiple.

La comparaison des facteurs identifiés dans les deux approches est présentée dans le **tableau 3.8**.

Epicéa				**Hêtre**				**Chêne sessile**			
IF (Seynave et al 2005)		ΔG_{cor}		**IF** (Seynave et al 2008)		ΔG_{cor}		**IF** (Seynave *comm. pers* .)		ΔG_{cor}	
Altitude	↓	Tn6, Tx6, Tn34	↑	T5	↑	Tx4	↑	Tx4	↑	Tn5	↑
		BH56	↓	T7	↓	RU67	↑	DH5	↑		
prof	↑	RUM, RU5, RU10, RU8	↑	T1	∩	Tx10-2	↓	Tn1	∩	Tn12	↑
Affroc	↓			P12	↓			RU	↑	RUM	↑
Topo	↑			Prof	↑	RUM, RU10, RU9	↑	Oxy	↑		
pH	↓	C/N	↓	pH	↓	C/N	↓	pH	↓	pH	↓
C/N	↓			C/N	↓			C/N	↓	C/N	↓
		rad11-2	↓			rad9-4	↓	S/T	↓		
		BH9	↓			BH45, 11	↓			Tx9	↓
										BH4-6, 8	↓
										BH7	↑
										rad11-12, 3	↓
										Tn8	↑
										BH2-3	↑
										DH8	↓

Tableau 3.8 : Comparaison des facteurs environnementaux identifiés comme déterminants majeurs de l'IF (travaux de Seynave et al) et de la productivité en surface terrière (nos travaux) pour l'Épicéa, le Hêtre et le Chêne sessile. *Nous avons fait correspondre les variables dont les effets sont comparables.*

Bien que les variables sélectionnées ne soient pas strictement les mêmes, les effets représentés sont cohérents entre les deux méthodes pour l'Épicéa. L'effet négatif de l'altitude sur l'indice de fertilité est cohérent avec le couplage d'un effet positif des températures et négatif des bilans hydriques de saison de végétation observé sur le ΔG_{cor}. La profondeur du sol, la présence d'affleurement rocheux et la topographie sont des composantes de la réserve en eau du sol, reflété par un effet positif de la RUM et des RU mensuelles sur le ΔG_{cor}. Les effets négatifs du pH et du C/N sur l'indice de fertilité se retrouvent sur le ΔG_{cor} avec un effet négatif du C/N. **En revanche nous avons mis en évidence sur ΔG_{cor} un effet négatif des radiations hivernales non trouvé sur l'indice de fertilité, et un effet du bilan hydrique de septembre, qui pourrait être pris en compte dans l'effet altitude sur l'indice de fertilité.** Si les effets de températures, de la réserve utile du sol et de la nutrition sont très cohérents et traduisent un effet de ces facteurs sur les deux composantes de la croissance, on ne peut pas conclure quant au rôle des radiations, car la différence pourrait être due à des artefacts méthodologiques (pas de radiations HELIOS dans l'étude sur l'indice de fertilité).

Concernant le Hêtre, les résultats sont également cohérents entre les deux approches. On retrouve pour les deux indicateurs un effet thermique positif en début de saison de végétation (mai pour l'indice de fertilité, avril pour ΔG_{cor}). L'effet négatif des températures de juillet, interprété comme un effet du stress hydrique dans Seynave *et al* (2008), est cohérent avec l'effet positif des réserves utiles de juin-juillet sur le $\Delta G_{cor.}$ De même la significativité des températures hivernales se retrouve pour les deux indicateurs, avec cependant un effet en cloche sur l'indice de fertilité (principalement négatif, Seynave *et al*, 2008) et négatif sur le ΔG_{cor}. Les effets de la profondeur de sol et des variables de nutrition sur l'indice de fertilité se retrouvent par les effets des RUM et du C/N sur le ΔG_{cor}. Il est intéressant de noter que les précipitations de décembre, qui avaient un effet négatif sur l'indice de fertilité, ne sont pas significatives sur le ΔG_{cor}. Cet effet était interprété par les dommages causés par la neige sur les cimes, affectant la croissance en hauteur. Il est donc cohérent que ce facteur n'ait pas d'effet sur la croissance en surface terrière. Par ailleurs **nous avons trouvé sur le ΔG_{cor} des effets négatifs des radiations hivernales et des bilans hydriques climatiques de début et de fin de saison de végétation, qui ne semblent pas avoir d'effet sur l'indice de fertilité**. **Notons que ces facteurs supplémentaires trouvés pour le ΔG_{cor} par rapport à l'indice de fertilité sont les mêmes pour l'Épicéa et le Hêtre**. Ici encore il est difficile de conclure à un déterminisme spécifique de la croissance radiale, ou à la non prise en compte de ces effets dans les modèles d'indice de fertilité.

Cet accord global entre le déterminisme environnemental de l'indice de fertilité et de l'accroissement en surface terrière est confirmé pour le Hêtre par la **similarité entre les prédictions spatiales de l'indice de fertilité de Seynave *et al* (2008) et celles de notre indicateur de productivité** (**Fig 3.8**).

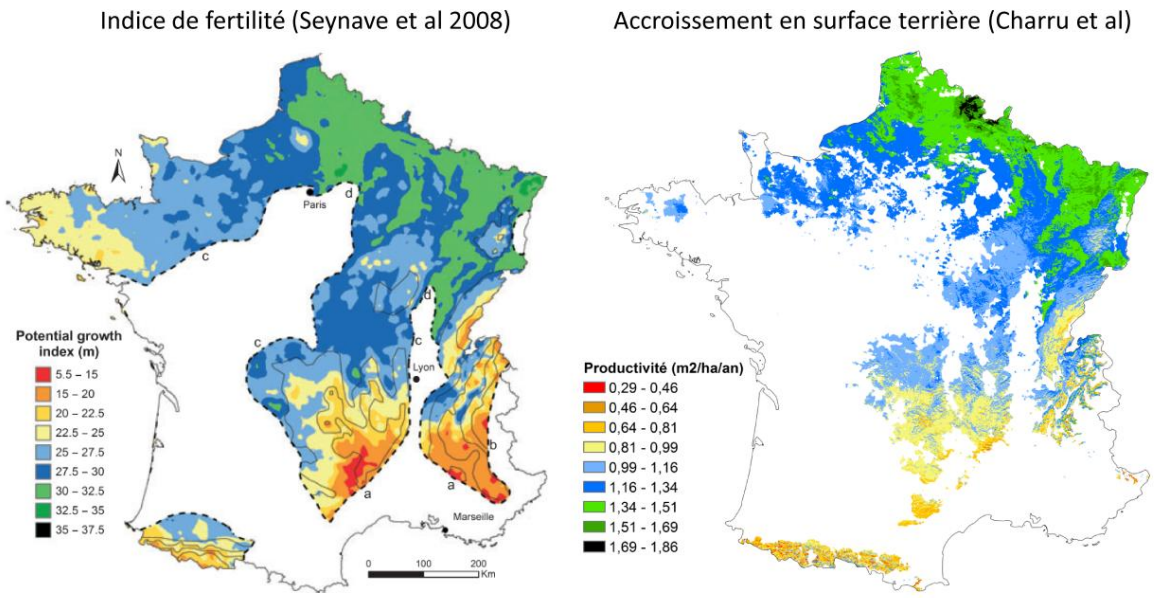


Figure 3.8 : Comparaison de la carte d'indice de fertilité de Seynave et al (2008) et de la carte d'accroissement en surface terrière élaborée dans l'approche autécologique pour le hêtre (voir section 3.3.1). *Nous avons essayé d'adopter un code couleur comparable.*

Pour le Chêne sessile on trouve également une assez bonne concordance entre les facteurs mis en évidence dans le déterminisme de l'indice de fertilité et du ΔG_{cor}. Cependant nous avons mis en évidence dans notre approche beaucoup plus de facteurs significatifs, dont encore une fois un effet négatif des radiations et des bilans hydriques climatiques en début et en fin de saison de végétation. Le Chêne répondant très peu à l'environnement dans les deux approches par rapport aux autres espèces, ces résultats pourraient traduire **l'avantage de la régression PLS pour mettre en évidence des effets faibles et corrélés, par rapport à la régression linéaire multiple**.

Cette confrontation entre deux approches basées sur les mêmes données et des indicateurs différents fait ressortir des similarités dans le déterminisme environnemental de la croissance primaire et secondaire. L'indice de fertilité semble donc constituer un indicateur de productivité pertinent pour étudier l'autécologie d'une espèce. Cependant, comme Watt *et al.* (2010), nous avons fait émerger quelques différences de déterminisme entre les deux indicateurs qui suggèrent que certains facteurs n'ont un effet que sur une des composantes de la croissance.

Ces résultats confirment la fiabilité de la régression PLS pour faire ressortir les facteurs prépondérants, mais indiquent également que la régression linéaire multiple constituait une approche tout à fait pertinente. L'avantage de la PLS réside dans la possibilité de mettre en évidence des effets saisonniers par rapport aux effets mensuels, et de séparer des facteurs corrélés comme dans le cas de l'effet altitude pour l'Épicéa. Enfin il semble qu'on arrive à mieux détecter avec cette méthode des effets très faibles (Chêne sessile).

Certaines différences constatées entre le déterminisme des deux indicateurs sont cohérentes (effet de précipitations d'hiver chez le hêtre) alors que d'autre restent plus difficiles à interpréter (radiations hivernales et bilans hydriques climatiques).

4.4.2 Comparaisons aux travaux de dendroécologie

Les travaux sur les relations cerne-climat, s'intéressent au déterminisme climatique de la variabilité interannuelle de la croissance radiale, et ne permettent pas d'appréhender les facteurs responsables du niveau moyen d'accroissement, comme nous l'avons fait dans notre étude. Même si nous avons trouvé certaines concordances entre nos résultats et les études dendroécologiques, il se pourrait que certains désaccords dans les facteurs climatiques identifiés soient dus à cette différence d'approche. Par exemple, alors que les effets des stress hydriques, en particulier en été, sont très souvent prépondérants sur la variabilité interannuelle de la croissance (Lebourgeois *et al.*, 2005; Lebourgeois *et al.*, 2010b), nous avons rarement mis en évidence de tels effets sur la productivité en surface terrière. **Il se pourrait que la productivité moyenne soit moins affectée par les stress hydriques ponctuels, et plus par la réserve en eau du sol, qui conditionne l'influence d'un manque d'eau.** En effet nous avons mis en évidence un effet prépondérant de la RUM pour un grand nombre d'espèces.

Par ailleurs les études dendroécologiques, mettent souvent en évidence des arrières-effets des conditions climatiques des années précédentes. Nous ne pouvons pas mettre en évidence de tels phénomènes avec nos accroissements moyennés sur 5 ans, qui **ne permettent pas de déterminer si l'effet d'une variable affecte plus la croissance de l'année n ou de l'année n-1**. Cependant les résultats des travaux dendroécologiques peuvent nous permettre d'interpréter certains résultats, comme les effets de fin de saison de végétation dont on sait qu'ils affectent la croissance de l'année suivante.

Enfin la méthode dendroécologique permet d'isoler les facteurs climatiques des autres facteurs environnementaux qui pourraient limiter la croissance (Tessier, 1989). Cependant l'importance du climat dépend de l'interaction entre tous les facteurs limitants (nutrition, réserve en eau du sol, climat moyen, génétique; (Tessier, 1989; Lebourgeois et Mérian, 2011). Si ces autres facteurs peuvent être appréhendés sous forme d'interactions avec le climat, la méthode dendroécologique ne s'intéresse pas à l'effet moyen de ces facteurs sur la croissance.

4.5 Variations spatiales de la productivité

4.5.1 Motifs spatiaux de la productivité

Nous avons confronté les cartes de productivité obtenues aux cartes des facteurs impliqués dans les modèles (non présenté). Il apparait que les motifs spatiaux de la productivité prédite sont le reflet de l'effet des facteurs les plus déterminants dans les modèles de régression PLS. En effet, la RUM et les variables trophiques varient à une échelle très locale, alors que les variables climatiques

ont une distribution beaucoup plus homogène sur le territoire. Il en résulte que pour les espèces très sensibles au niveau trophique et à la RUM (Chênes sessile et pédonculé, Pin sylvestre, Chêne pubescent) la productivité prédite est très variable à l'échelle locale. A l'inverse, pour le Hêtre dont la productivité est principalement déterminée par des radiations et des températures, la répartition spatiale de la productivité est très lisse et varie à large échelle. En contexte de montagne en revanche, les variables climatiques varient à une échelle assez locale, d'où la variabilité spatiale des productivités du Sapin et de l'Épicéa sur les reliefs.

4.5.2 Productivité aux marges de distribution des espèces

En France, plusieurs des espèces étudiées sont présentes sur une marge de leur distribution. L'étude du niveau de productivité aux marges de distribution des espèces est un moyen de comprendre quels facteurs déterminent les aires de distribution des espèces, et de tester si celle-ci est limitée par les conditions environnementales ou par d'autres facteurs (interactions biotiques, capacité de dispersion ; Pulliam, 2000 ; Seynave *et al.*, 2008).

4.5.2.1 Marges Sud

Le Sud de la France correspond à la marge Sud de la distribution des chênes sessile et pédonculé et du hêtre (Chapitre I **Fig 1.3**). Il apparaît clairement que la productivité du Chêne sessile et du Hêtre est plus faible dans la moitié Sud de la France, et que la distribution de ces espèces semble y être limitée par les conditions environnementales (**Fig 3.6**). Leur productivité est par contre supérieure dans le Nord et le Nord-Est de la France qui correspondent plutôt à la partie Nord de leur aire. Plusieurs études ont montré que les espèces ne sont en général pas limitées par des dommages liés aux fortes températures en marge Sud de leur distribution (Bonan et Sirois, 1992; Loehle, 1998). Les facteurs limitant la croissance en marge Sud peuvent en revanche être liés au stress hydrique (Normand *et al.*, 2009) ou au besoin de froid hivernal (Bonan et Sirois, 1992). Le hêtre ayant un fort besoin en froid l'hiver (section 4.1.1.2 ; Murray *et al.*, 1989; Heide, 1993; Falusi et Calamassi, 1996), sa productivité pourrait être limitée au Sud par un manque de froid affectant sa dormance hivernale et son débourrement. On ne peut pas invoquer l'argument thermique pour le chêne sessile car sa productivité répond positivement aux températures hivernales et printanières. Par contre le Sud de la France est caractérisé par de faibles réserves utiles maximales, en particulier dans les zones desquelles il est absent (carte des RUM). Étant très sensible à ce facteur, il se pourrait que le Chêne sessile soit limité au Sud par des réserves en eau peu favorables.

Pour le Chêne pédonculé on trouve des zones de forte productivité même au Sud de son aire de distribution, qui correspondent à des zones où la RUM est élevée, bien que le Nord-Est constitue une zone privilégiée pour cette espèce (**Fig. 3.6**).

4.5.2.2 Marge Nord

Le Chêne pubescent et le Pin d'Alep se trouvent en marge Nord de leur distribution (Chapitre 1 **Fig 1.3**) mais on observe une structuration spatiale de leur productivité assez différente. Le Chêne pubescent est peu productif dans le Sud-Est de la France, en particulier dans les Alpes du Sud (**Fig 3.6**). **Ceci est certainement lié à la faible réserve en eau des sols calcaires dans cette région, et aux risques de sécheresse caractéristiques des climats méditerranéens. Sa productivité est en revanche très bonne dans le Sud-Ouest de la France où la réserve utile est plus favorable**. Sa productivité n'est pas élevée dans ses occurrences plus nordiques, mais on y trouve quand même des niveaux de productivité localement élevés. Cette carte ne permet pas de conclure quant aux facteurs limitant sa distribution, mais on ne constate pas de franche baisse de productivité vers le Nord.

Il semble qu'il existe en France des zones où le Chêne pubescent est absent en peuplements purs et réguliers alors que les conditions environnementales sont plutôt favorables à sa croissance (**Fig 3.7**), en particulier là où la RUM est élevée. Cette absence pourrait s'expliquer par le froid hivernal auquel il est sensible. En outre on pourrait invoquer des difficultés de colonisation liées à ses capacités de dispersion, ou bien l'influence de facteurs dont l'effet n'a pas été pris en compte car ils ne sont pas limitants dans sa zone de distribution observée.

Le Pin d'Alep n'est présent que sur une partie restreinte du territoire français. Dans cette zone on n'observe pas de forte variabilité spatiale de la productivité. Cependant si on s'intéresse à la productivité prédite en dehors de son aire (**Fig 3.7**), on constate que les conditions lui sont très défavorables en particulier sur les massifs montagneux et le Nord de la France. **Ceci est en accord avec l'hypothèse selon laquelle les marges Nord de distribution sont souvent déterminées par un stress thermique lié aux faibles températures (Loehle, 1998)**. Nous avons en effet mis en évidence que le facteur prépondérant pour expliquer la productivité du Pin d'Alep était la température des mois de février-mars, suggérant une limitation par le froid, et que **le Pin d'Alep était la seule de nos espèces pour laquelle la famille des facteurs thermiques avait le plus de poids sur la productivité.**

4.5.2.3 Marge Sud-Ouest/plaine

Pour le Sapin et l'Épicéa, la France se situe en marge Sud-Ouest de leur distribution européenne (Chapitre I **Fig 1.3**). Ces deux espèces sont principalement localisées dans les massifs montagneux, mais on trouve également de l'Épicéa en plaine dans des plantations. En premier lieu, on remarque que le massif des Pyrénées, constituant la marge Sud des ces deux espèces, présente des niveaux de productivité relativement faibles. Ces deux espèces sont limitées par la réserve en eau en particulier en été, et on peut supposer que le stress hydrique soit trop important dans les Pyrénées (en particulier à basse altitude) pour assurer une productivité optimale de ces deux espèces (Macias *et al.*, 2006; Peguero-Pina *et al.*, 2007).

Pour le Sapin, les conditions semblent plutôt plus favorables à sa croissance en dehors de son aire de distribution, avec des conditions très favorables en plaine dans le Nord-Est de la France et dans la vallée du Rhône (**Fig 3.6**). Ce phénomène est très amplifié chez l'Épicéa, pour lequel les productivités sont optimales en plaine dans toute la moitié Nord de la France et dans toutes les régions du Sud où la RUM est importante. Nous avons vu que l'Épicéa réagissait très positivement aux températures. La **figure 3.6** suggère que les températures plus clémentes en plaine associées à de bonnes réserves utiles sont très favorables à la croissance de l'Épicéa, comme en témoigne le succès des plantations dans ces régions. Il semble surprenant que l'aire de distribution naturelle de cette espèce, et dans une moindre mesure du sapin soit limitée aux massifs montagneux. **Il se pourrait que ces espèces tolérantes aux climats froids aient pu coloniser des milieux défavorables aux autres espèces, sans pour autant que leur optimum de croissance se situe dans ces milieux, et qu'elles aient été exclues par la compétition par d'autres espèces en plaine (Loehle, 1998).**

Le Pin sylvestre ne se situe pas en marge de distribution en France, du fait de sa très large amplitude écologique (Chapitre I **Fig 1.3**). Il n'est donc pas surprenant de ne pas constater de gradient marqué pour sa productivité. Cependant sa productivité est relativement faible dans le Sud-Est de la France, où il semble être affecté par le manque d'eau.

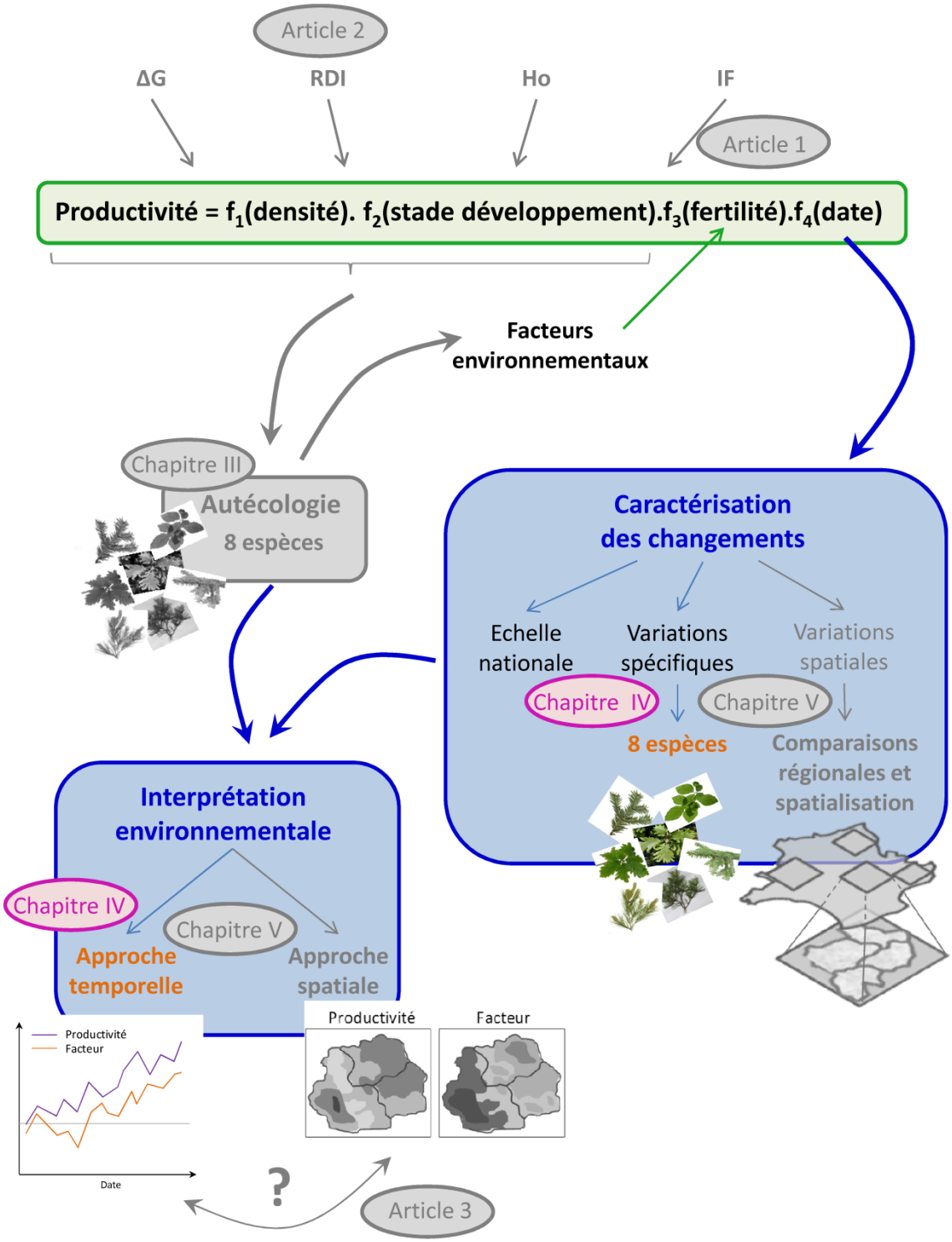
RÉSUMÉ DU CHAPITRE III

Nous avons déterminé l'autécologie de la productivité de 8 espèces grâce à une méthode de régression PLS. Nous avons pu déterminer pour chaque espèce les variables les plus significatives et leurs contributions respectives, et procéder à des comparaisons interspécifiques. **Nous avons mis en évidence des différences marquées dans la réponse aux facteurs.** Le Hêtre, le Sapin et l'Epicéa répondent beaucoup plus fortement à l'environnement que les autres espèces, les Chênes ayant des réponses particulièrement faibles. Alors que **certains indicateurs ont un effet similaire sur la grande majorité des espèces (RUM, C/N, températures printanières), d'autres effets ont un caractère plus spécifique (réponse au froid hivernal).** Nous avons mis en évidence un contrôle principalement édaphique (RUM, facteurs trophiques) pour les Chênes sessile et pédonculé, une limitation hydrique et thermique pour les espèces de montagne, un besoin de froid en hiver pour le Hêtre, et une limitation par le froid et la sécheresse estivale pour les espèces méditerranéennes.

Nous avons mis en évidence une **grande similarité entre le déterminisme environnemental de l'accroissement en surface terrière et de l'indice de fertilité** pour le Hêtre, le Chêne sessile et l'Epicéa. Cependant nous avons fait ressortir des facteurs supplémentaires sur l'accroissement en surface terrière (en particulier effets des radiations et des bilans hydriques), qui pourraient suggérer un contrôle supplémentaire de la croissance radiale, ou résulter d'artefacts méthodologiques.

La projection spatiale des prédictions nous a permis de discuter du lien entre la productivité et les aires de répartition. **Le Hêtre et le Chêne sessile semblent limités par les conditions environnementales en marge Sud de leur distribution**. En revanche **les espèces de montagne ne semblent pas limitées par les conditions environnementales en plaine** du fait de leur thermophilie. Cet apparent paradoxe pourrait s'expliquer par un **compromis entre préférence et tolérance** : **leur tolérance au froid leur permet de croître dans des contextes froids, mais leur productivité est favorisée par des températures élevées (à conditions que la disponibilité en eau soit satisfaisante**). Concernant les espèces méditerranéennes, **le Pin d'Alep semble bien être limité au Nord par les faibles températures**, alors que le Chêne pubescent ne semble pas contraint par les conditions environnementales en marge Nord de sa distribution.

IV - CARACTÉRISATION DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITÉ À L'ÉCHELLE DE LA FRANCE ET INTERPRÉTATION ENVIRONNEMENTALE


Article 2
ΔG
RDI
Ho
IF
Article 1
Productivité = f1(densité). f2(stade développement).f3(fertilité).f4(date)
Facteurs environnementaux
Chapitre III
Autécologie
8 espèces
Caractérisation des changements
Echelle nationale
Variations spécifiques
Variations spatiales
Chapitre IV
Chapitre V
8 espèces
Comparaisons régionales et spatialisation
Interprétation environnementale
Chapitre IV
Chapitre V
Approche temporelle
Approche spatiale
Productivité
Facteur
Date
?
Article 3

1 INTRODUCTION

1.1 Contexte

Nous avons vu dans l'introduction que le panorama des changements de productivité reste lacunaire du fait 1) de l'hétérogénéité des méthodes qui ne permet pas de comparer les résultats des différents travaux pour en dégager une tendance générale, ni pour évaluer la variabilité interspécifique des tendances historiques de la productivité (Introduction section 4.2.1), et 2) des échelles restreintes considérées qui ne permettent pas d'extrapoler les résultats à l'échelle de larges surfaces forestières (Introduction sections 4.2.1 et 4.2.3). Concernant la causalité des changements de productivité, peu d'approches basées sur des observations ont été utilisées pour rechercher les facteurs environnementaux potentiellement en cause (Introduction section 4.2.2).

1.2 Objectifs

Le premier objectif de ce chapitre est d'évaluer les variations de productivité pour 8 espèces en peuplements purs et réguliers à l'échelle de leur aire de répartition en France (objectif 2.1). Les larges gradients écologiques couverts par les données IFN et leur caractère systématique permettront d'obtenir des résultats représentatifs à l'échelle de la France. Une approche de modélisation statistique permettra de contrôler simultanément les effets des principaux déterminants de la productivité et d'estimer les variations historiques tendancielles. Afin de garantir l'équilibre des conditions écologiques dans le temps et écarter des biais liés au plan d'échantillonnage, nous développerons une méthode de ré-échantillonnage appropriée. Le caractère multi-spécifique de l'étude permettra d'envisager la variabilité interspécifique des changements de productivité (objectif 2.2).

Le deuxième objectif est d'étudier le déterminisme environnemental des changements observés (objectif 3.1), à partir d'une analyse de la corrélation temporelle entre les changements de productivité observés pour les différentes espèces et les changements environnementaux survenus sur la même période, pour ceux des facteurs pour lesquels une documentation historique est disponible (facteurs climatiques). Nous tirerons parti des modèles de régression PLS élaborés dans le chapitre III, dont nous étudierons la projection de la prédiction dans le temps afin d'évaluer la part des changements attribuable à l'environnement. Une analyse plus fine de l'évolution des facteurs environnementaux les plus influents sur la productivité de chaque espèce et de leur corrélation avec les changements de productivité observés permettra de détecter quels facteurs ont pu avoir un rôle prépondérant dans ces changements.

2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 Modèles de productivité

Nous avons élaboré pour chaque espèce un modèle de productivité en surface terrière, en fonction du niveau de densité (RDI), du stade de développement (H_0) et des facteurs de l'environnement (Chapitre I section 1.3.1). La démarche de modélisation et le cadre statistique ont été décrits dans le chapitre I, et la mise en œuvre de la démarche est présentée dans l'article 1 (Chapitre II, Charru *et al.*, 2010).

Les effets environnementaux ont été représentés par les facteurs les plus déterminants de la productivité sélectionnés dans l'approche autécologique (Chapitre III). **Cependant, nous avons utilisé la représentation moyenne (Chapitre I section 5.1) de ceux de ces indicateurs susceptibles de varier dans le temps (facteurs climatiques, facteurs trophiques)**, dans le but de contrôler l'effet des conditions stationnelles moyennes sur la productivité de chaque peuplement. La RUM a également été remplacée par sa forme moyenne extraite d'un SIG (Chapitre I section 5.x) pour gagner en recul temporel pour l'estimation des tendances (manque de données environnementales dans les relevés IFN d'une partie du deuxième cycle, voir Chapitre I **Tab 1.9**). Les modèles de productivité ont donc la forme suivante :

$$\log\Delta G = f_1(\mathrm{RDI}) + f_2(H_0) + f_3(X_1) + \ldots + f_n(X_n) + \varepsilon \qquad \text{Eq 4.1}$$

où X_1, … X_n sont les facteurs environnementaux sélectionnés pour chaque espèce.

Nous avons calculé les corrélations entre les variables sélectionnées dans l'approche autécologique (X_1,.., X_n) pour chaque espèce afin de déterminer lesquelles pouvaient être introduites simultanément dans le modèle de productivité (Eq 4.1).

Pour chaque espèce, les modèles de productivité ont été construits par régression linéaire multiple, du fait du faible nombre de prédicteurs potentiels, en introduisant d'abord les effets du RDI et de la hauteur dominante. Nous avons cherché une forme fonctionnelle appropriée pour représenter ces effets en testant des transformations successives de ces variables. Pour chaque transformation nous avons eu recours à un test F permettant de comparer des modèles emboîtés. Nous avons également procédé à un examen graphique des résidus à chaque étape.

Nous avons ensuite introduit les variables environnementales sélectionnées dans l'approche autécologique (Chapitre III, Tab 3.5), de la plus significative à la moins significative. Pour chaque nouvelle variable, nous avons testé la significativité de sa contribution par un test F et n'avons conservé que celles qui amélioraient significativement la prédiction. Nous avons testé les effets quadratiques pour toutes les variables pour lesquelles nous avions trouvé un effet quadratique significatif dans l'approche autécologique. Par ailleurs nous avons cherché à affiner la formalisation de certains effets en testant des transformations des variables. Dans les cas

où deux variables étaient très fortement corrélées, nous avons gardé celle qui permettait d'obtenir le meilleur R^2. Dans chaque cas, nous avons contrôlé que les effets ajustés étaient biologiquement cohérents, en examinant les effets partiels de chaque variable environnementale (en particulier pour les effets quadratiques). Une fois leurs effets purs introduits, **nous avons testé d'éventuelles interactions entre ces variables et conservé celles qui étaient significatives.** Nous avons procédé à une décomposition de la variance des modèles ainsi ajustés afin d'évaluer les contributions relatives de la densité, du stade de développement et des facteurs environnementaux dans l'explication de la productivité.

Nous avons enfin introduit un effet de la date dans le modèle de productivité pour estimer une tendance historique (Chapitre I section 1.1.1). **Nous avons testé trois formes pour l'effet date : un effet linéaire pour évaluer une évolution tendancielle, et des polynômes du deuxième et du troisième degré pour mieux apprécier d'éventuelles fluctuations historiques de la productivité.** Nous avons choisi 1982 comme date de référence pour l'ajustement, car c'est la première année commune à toutes les espèces. Le modèle final a donc la forme suivante :

$$\log\Delta G = f_1(RDI) + f_2(H_0) + f_3(X_1) + \ldots + f_n(X_n) + g_k(t\text{-}1982) + \varepsilon \qquad \text{Eq 4.2}$$

où X_1, … X_n sont les facteurs environnementaux sélectionnés pour chaque espèce et $g_k(t\text{-}1982)$ représente l'effet historique de la date (t) qui peut prendre l'une des trois formes suivantes :

$$g_1(t\text{-}1982) = \log(1 + a(t\text{-}1982)) \qquad \text{Eq 4.3}$$

$$g_2(t\text{-}1982) = \log(1 + a(t\text{-}1982) + b(t\text{-}1982)^2) \qquad \text{Eq 4.4}$$

$$g_3(t\text{-}1982) = \log(1 + a(t\text{-}1982) + b(t\text{-}1982)^2 + c(t\text{-}1982)^3) \qquad \text{Eq 4.5}$$

où a, b et c sont des paramètres à estimer. Rappelons que ces modèles additifs en $\log\Delta G$ sont multiplicatifs en ΔG (Bontemps *et al.*, 2009).

Avant d'ajuster les modèles avec effet date, nous avons procédé à un ré-échantillonnage des placettes pour s'affranchir du déséquilibre espace-date inhérent aux données IFN (Chapitre I section 3.1).

2.2 Procédure de ré-échantillonnage des placettes

2.2.1 Problématique

L**a méthode d'inventaire pratiquée dans l'ancienne méthode, avec une progression département par département, implique un déséquilibre entre la date d'inventaire et la zone géographique considérée (Chapitre I section 3.1). Par conséquent, les conditions environnementales ne sont pas homogènes au cours du temps (Fig 4.1) :** elles peuvent présenter des tendances locales au cours du temps, dues au déplacement de l'échantillonnage dans l'espace (**Fig 4.1**). On observe aussi dans certains cas de fortes variations interannuelles sur le

niveau d'un facteur, dues à l'échantillonnage de placettes localisées dans des conditions environnementales différentes selon les années (**Fig 4.1**). Pour pouvoir mettre en évidence une tendance historique de la productivité à l'échelle nationale, il faut s'assurer que les fluctuations au cours du temps soient bien liées à une évolution historique et non à un déséquilibre espace-date. **Nous avons donc procédé à un ré-échantillonnage des placettes de manière à obtenir des jeux de données dont les conditions environnementales sont comparables pour toutes les années.**

2.2.2 Principe du ré-échantillonnage par « bootstrap »

L'objectif de ce ré-échantillonnage est de rééquilibrer dans le temps les distributions des facteurs ayant une forte influence sur la productivité et susceptibles d'induire des évolutions artéfactuelles de la productivité dans le temps. C'est donc sur les facteurs identifiés dans l'approche autécologique, et significatifs dans le premier modèle (Eq 4.1) que nous avons basé le ré-échantillonnage.

Le principe général du ré-échantillonnage est le suivant : pour chaque année ou groupe d'années, on cherche à rééquilibrer les distributions d'un ensemble de facteurs par rapport à une distribution de référence. On utilise pour cela une méthode apparentée au bootstrap stratifié (Davison et Hinkley, 1997 p97-100) où chaque strate correspond à une classe de la distribution de référence. Cependant contrairement à la méthode de bootstrap, où les observations sont tirées de manière aléatoire, on définit pour chaque strate une probabilité de tirage visant à modifier la distribution observée pour une année ou un groupe d'années donné afin que celle-ci se rapproche de la distribution de référence. Pour chaque sous-échantillon ainsi obtenu, on compare la distribution des placettes dans les différentes strates à la distribution de référence et on ne conserve que ceux dont la distribution est identique à la distribution de référence. Cette méthode est une adaptation de celle développée par Bertrand *et al.* (2011). Nous avons choisi de faire des groupes de deux années pour élargir la gamme des conditions représentées dans chaque groupe, et ainsi faciliter la convergence du ré-échantillonnage vers la distribution de référence.

2.2.2.1 Choix de la période de référence

Nous avons considéré que la distribution des facteurs sur les 4 dernières années (nouvelle méthode d'inventaire) pouvait être considérée comme une référence, puisque l'ensemble du territoire est couvert chaque année dans la nouvelle méthode d'échantillonnage (Chapitre I section 3.1), et ce sous-échantillon est donc représentatif de la gamme des conditions environnementales couvertes par chaque espèce à l'échelle nationale.

2.2.2.2 Réduction du nombre de facteurs environnementaux à considérer

La principale difficulté de la procédure est que le rééquilibrage simultané de plusieurs facteurs environnementaux est très contraignant, et la gamme des conditions couvertes au sein de chaque

année ou groupe d'années pour l'ensemble de ces facteurs et souvent trop restreinte pour arriver à satisfaire toutes les conditions.

Afin de simplifier le problème, nous avons projeté les variables environnementales à rééquilibrer sur les deux premiers axes d'une ACP (Analyse en Composantes Principales) pour chaque espèce. L'ACP consiste à identifier des combinaisons linéaires des variables de départ, non corrélées entre elles, et qui résument au mieux la variation totale – ou inertie – du tableau de ces prédicteurs. Elle permet de réduire cette information en un nombre de composantes plus limité que le nombre initial de variables. Dans notre cas, les premiers axes de l'ACP "résument" l'information environnementale contenue dans les n variables introduites et permet de réduire la dimensionnalité du problème : au lieu de rééquilibrer

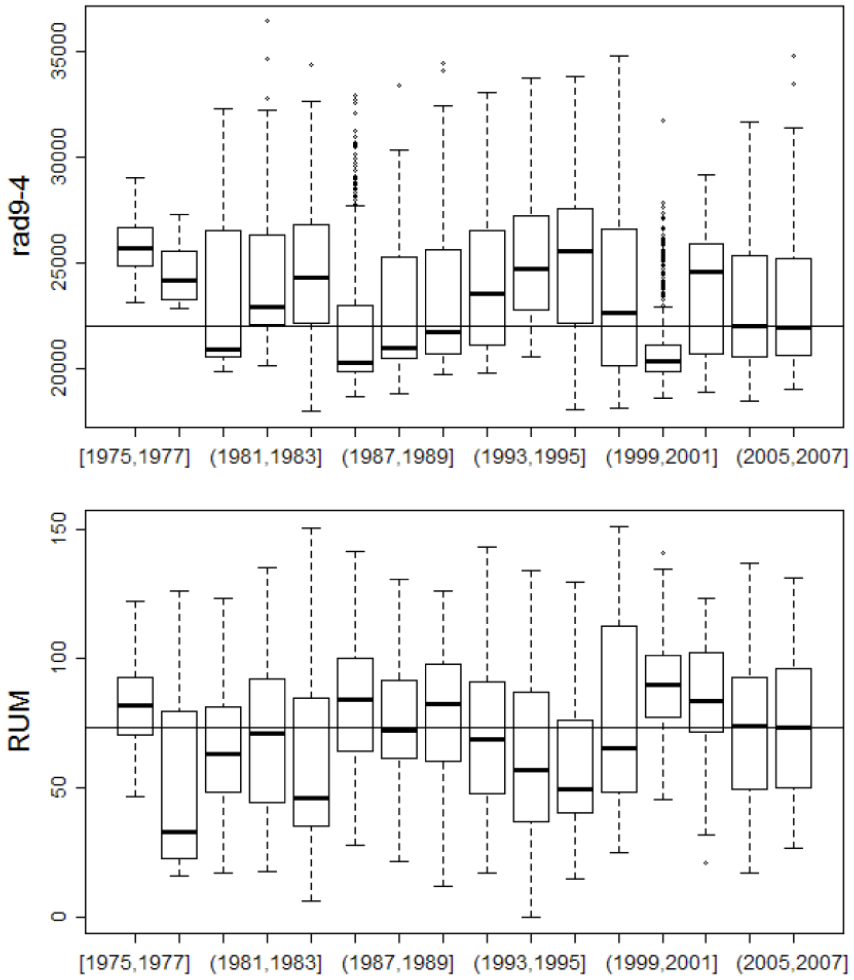


Figure 4.1 : Gammes de radiations hivernales (a) et de températures hivernales (b) représentées dans les données IFN pour le hêtre en fonction du temps. *On observe une forte variation interannuelle des conditions représentées et des tendances locales.*

simultanément les distributions de n variables, on propose ainsi de rééquilibrer les distributions des placettes sur les deux premiers axes de l'ACP. Cette stratégie facilite la procédure de ré-échantillonnage, mais il faudra bien entendu s'assurer à la fin que les distributions des variables de départ ont bien été rééquilibrées.

2.2.3 Procédure mise en oeuvre

Etape1 : On procède à une ACP normée sur les p variables sélectionnées pour chaque espèce (**Tab 3.5**), en ne considérant que les placettes inventoriées entre 2004 et 2008 (nouvelle méthode, période de référence). Ceci permet de déterminer les deux principaux axes d'inertie sur un échantillon représentatif des conditions environnementales de chaque espèce à l'échelle nationale (**Fig 4.2a**). Les parts d'inertie représentées par les deux premiers axes sont reportés pour chaque espèce dans le **tableau 4.1.**

Espèce	% d'inertie
Chêne pubescent	100
Chêne pédonculé	77
Chêne sessile	57
Hêtre	68
Sapin	70
Epicéa	87
Pin sylvestre	74
Pin d'Alep	100*

Tableau 4.1 : Pourcentage de d'inertie expliqué par les deux premiers axes de l'ACP. *Pour le pin d'Alep un seul axe d'ACP a été utilisé et résume 100% de la variance.*

Nous avons ensuite réparti les placettes de la période de référence dans 9 classes obtenues en croisant les deux axes d'ACP divisés en trois classes (**Fig 4.2b**), dont les limites sont définies en considérant la distribution des placettes (D) sur chaque axe comme suit :

$$\min(D),\ Q_{5\%}(D) + \frac{Q_{95\%}(D)-Q_{5\%}(D)}{3},\ Q_{5\%}(D) + \frac{2(Q_{95\%}(D)-Q_{5\%}(D))}{3},\ \max(D)$$

où min(D), $Q_{5\%}$(D) et $Q_{95\%}$ (D) et max(D) représentent le minimum, les quantiles de niveau 5% et 95% et le maximum de la distribution des placettes sur l'axe, respectivement. On obtient donc une répartition des placettes dans 9 classes (3 x 3 classes pour les deux premiers axes principaux).

Etape 2 : Pour chaque groupe de deux années de l'ancienne méthode, nous avons projeté les placettes sur les deux axes de l'ACP précédente (**Fig 4.2c**). Ceci permet d'obtenir leurs coordonnées sur les axes de référence. Les placettes sont ensuite réparties dans les 9 classes préalablement déterminées (**Fig 4.2d**).

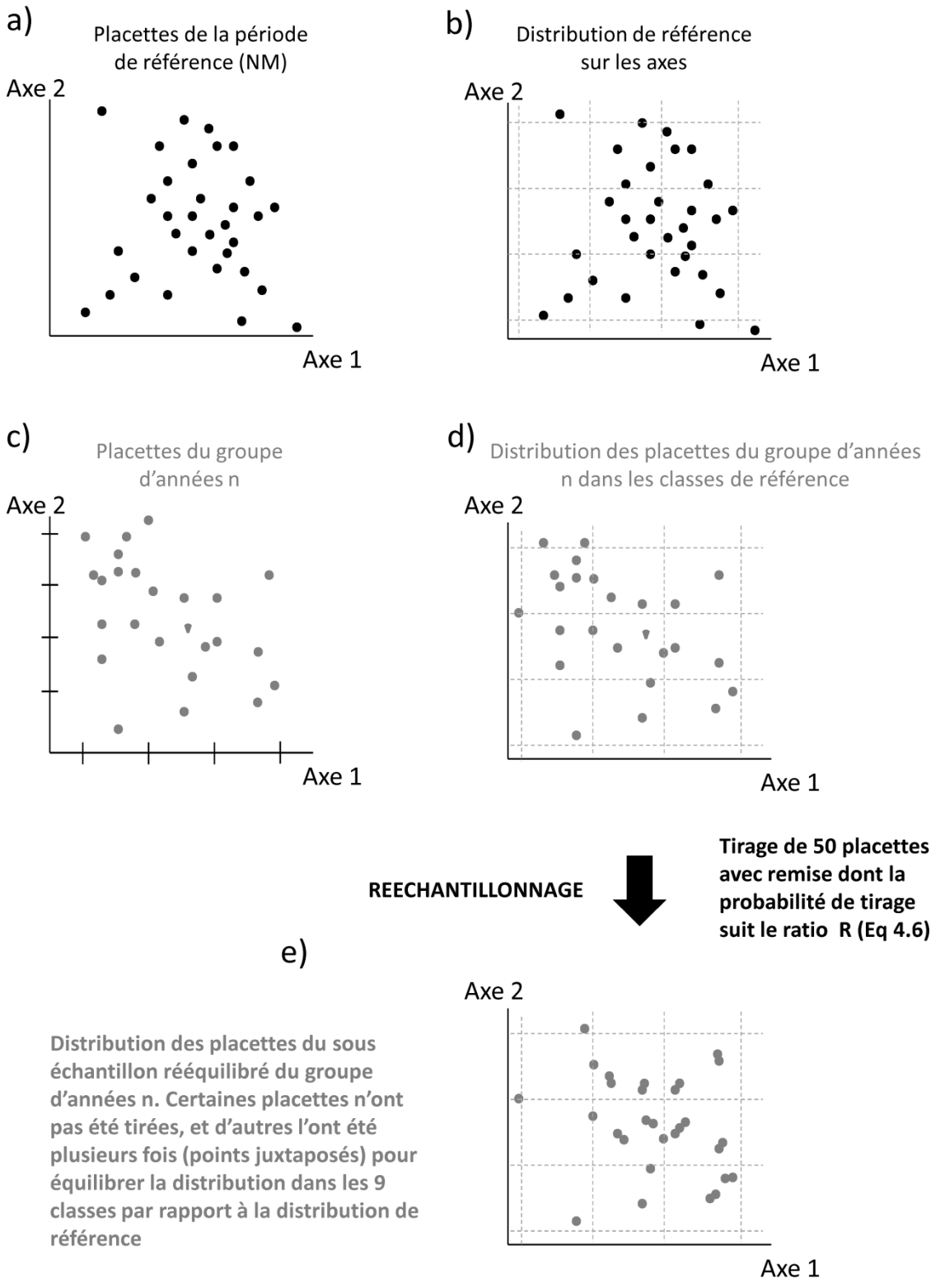


Figure 4.2 : Illustration de la procédure de ré-échantillonnage des placettes. *Les lettre a à e correspondent aux étapes de la procédure décrites dans le texte.*

Etape 3 : Nous avons ensuite procédé au ré-échantillonnage pour faire correspondre la distribution des placettes du groupe d'années n dans les 9 classes préalablement définies à la distribution de référence. Nous avons pour cela tiré aléatoirement 50 placettes dans le groupe d'années n, la probabilité de tirage de chaque placette étant déterminée par le ratio suivant :

$$R = \frac{\text{Proportion de placettes dans la classe i pour le groupe d'années n}}{\text{Proportion de placettes dans la classe i pour la période de référence}} \qquad \text{Eq 4.6}$$

i étant la classe à laquelle appartient la placette. Ainsi, une placette étant dans une classe surreprésentée par rapport à la référence se verra attribuer une probabilité de tirage plus faible, alors que cette probabilité sera forte si la classe est sous représentée.

Pour chaque sous échantillon de 50 placettes obtenu après ré-échantillonnage (**Fig 4.2e**), on procède à un test du Khi-2 d'ajustement permettant de comparer la distribution observée pour le sous-échantillon rééquilibré (**Fig 4.2e**) avec la distribution de référence (**Fig 4.2b**). Un test non-significatif signifie que la distribution observée n'est pas significativement différente de la distribution de référence (nouvelle méthode). Nous avons utilisé un seuil de probabilité critique de 0.01, au dessus duquel on conserve l'échantillon car on considère que sa distribution est comparable à la distribution de référence.

Cette étape est répétée un grand nombre de fois, de manière à obtenir 500 échantillons de 50 placettes rééquilibrés.

Etape 5 : On vérifie que la distribution de chacun des facteurs environnementaux de départ est bien rééquilibrée au cours du temps sur l'ensemble des 500 échantillons. L'analyse est faite visuellement sur des graphiques en "boîtes à moustaches" représentant la distribution des facteurs pour chaque groupe d'années (**Fig 4.3**).

2.2.4 Résultats de la procédure de ré-échantillonnage

Nous avons tout d'abord vérifié la distribution des facteurs environnementaux au cours du temps dans les sous-échantillons obtenus lors du ré-échantillonnage. Un examen visuel des boites à moustaches des facteurs avant le ré-échantillonnage, et sur l'ensemble des sous-échantillons rééquilibrés met en évidence que les déséquilibres majeurs ont été corrigés. Seul le cas du hêtre est présenté ici, l'ensemble des graphiques pour les autres espèces étant présenté en **annexe 4**. Ainsi pour le hêtre (**Fig 4.3**), les groupes d'années 1975-1977 et 1978-1979 ont été retirés car les conditions étaient trop exceptionnelles pour les radiations hivernales et les températures maximales d'avril, rendant le rééquilibrage impossible. On constate que les distributions des années conservées se sont rapprochées de la distribution de référence pour tous les facteurs et que les tendances locales pour certains facteurs ont été atténuées. Il est cependant très rare qu'un facteur présente une distribution parfaitement homogène au cours du temps, mais c'est le « prix à payer » pour un rééquilibrage simultané sur plusieurs facteurs à partir d'une ACP.

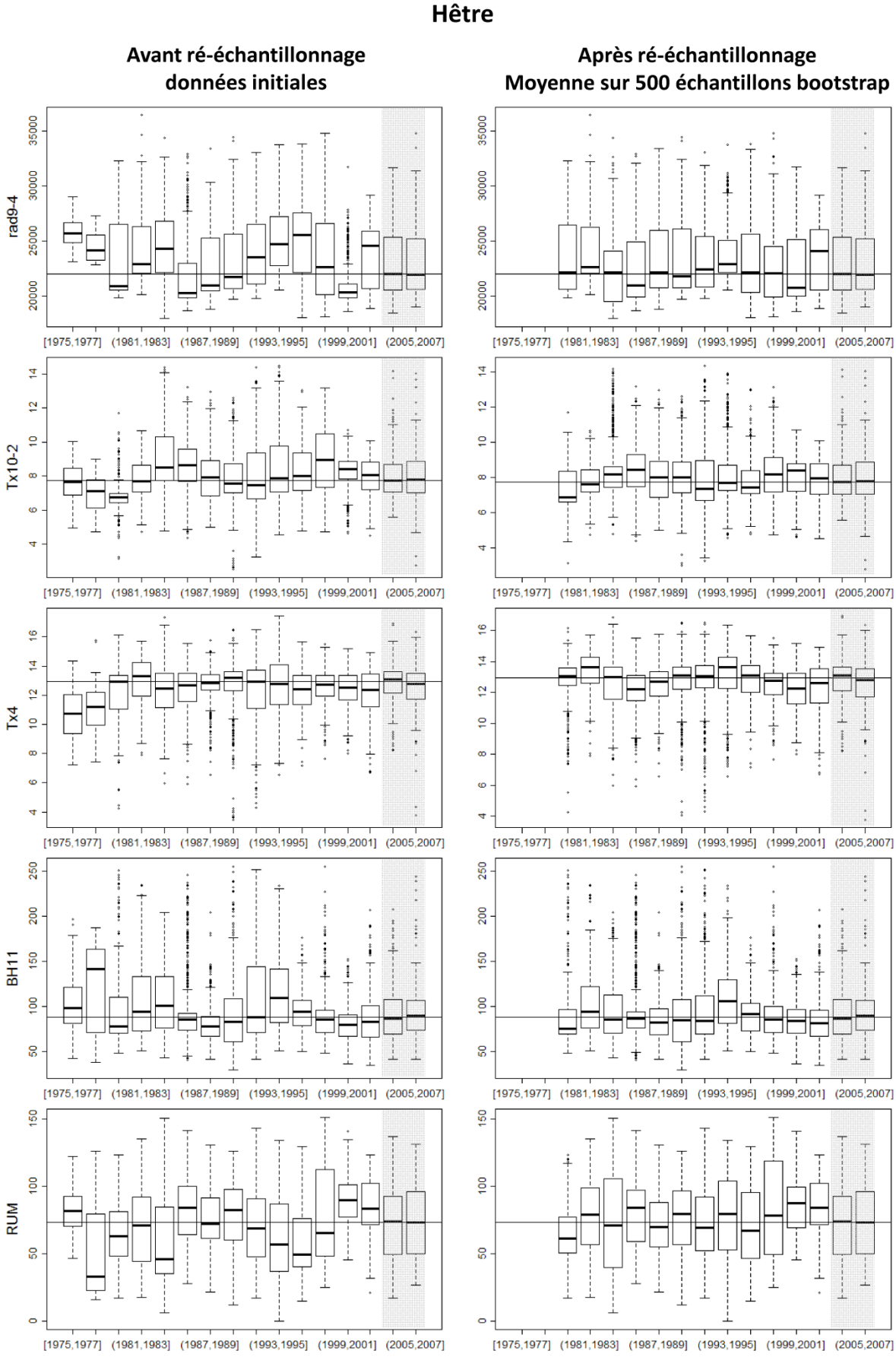


Figure 4.3 : Comparaison des distributions des facteurs au cours du temps entre les données initiales avant ré-échantillonnage (à gauche) et en moyenne sur les 500 sous-échantillons rééquilibrés (à droite), pour le hêtre. *Chaque boîte à moustaches représente un groupe de deux ans. .La zone grisée correspond à la période de référence (nouvelle méthode).*

Signalons que dans le cas particulier du pin d'Alep, la procédure de ré-échantilllonnage a dû être réadaptée du fait du faible nombre d'observations. En effet, les deux facteurs retenus dans le modèle étaient les températures de février-mars et le C/N. Nous avons essayé d'appliquer la procédure présentée ci-dessus pour le ré-échantillonnage, mais un trop grand nombre d'années était supprimé, rendant impossible l'estimation d'une tendance. Ceci était dû à la forte hétérogénéité inter-groupe d'années des distributions du C/N, et à la faible amplitude de ces distributions rendant impossible le rééquilibrage. Nous avons donc recommencé la procédure de ré-échantillonnage en ne tenant compte que des températures et en n'utilisant donc qu'un axe d'ACP.

2.3 Ajustement des tendances par bootstrap

Après avoir obtenu pour chaque groupe d'années un jeu de 500 sous-échantillons équilibrés au plan des facteurs environnementaux (**Fig 4.4b**), nous avons procédé à l'ajustement des tendances par la méthode bootstrap (Efron, 1979) qui consiste à ré-échantillonner aléatoirement un échantillon pour estimer la distribution (moyenne, écart type) des valeurs dans la population. Le tirage est équiprobable avec remise. Le bootstrap a été très utilisé pour estimer des intervalles de confiance pour les paramètres d'une population. Dans notre cas, cette méthode permettra d'estimer la moyenne et la variabilité d'échantillonnage liée aux conditions environnementales.

2.3.1 Ajustement des tendances sur les échantillons bootstrap

Pour chaque groupe de deux ans, nous avons tiré aléatoirement un des 500 sous-échantillons rééquilibrés, ce qui permet d'obtenir une série d'échantillons où toutes les paires d'années sont représentées (**Fig 4.4c**). Sur chacune de ces séries d'échantillons, nous avons ajusté le modèle de productivité avec effet date présenté plus haut (Eq. 4.2) en testant les trois formes de l'effet date (Eq 4.3 à 4.5). Ces modèles avec effet date ont été ajustés par régression non-linéaire sur chacun des échantillons bootstrap, et nous avons extrait les paramètres du modèle. Nous avons donc obtenu 500 estimations des paramètres. Nous avons réalisé des tests de Student pour tous les paramètres afin d'évaluer leur significativité.

Nous avons ensuite calculé la tendance moyenne sur les 500 réalisations en retransformant les modèles de tendance dans leur unité originale (ΔG) et en utilisant les moyennes des paramètres de l'effet de la date ajustés par bootstrap :

$$g_4(\text{t-1982}) = 1 + \frac{1}{N}\sum_i a_i\,(\text{t-1982}) + \frac{1}{N}\sum_i b_i\,(\text{t-1982})^2 + \frac{1}{N}\sum_i c_i\,(\text{t-1982})^3 \qquad \text{Eq. 4.7}$$

l'indice i correspondant à chacune des séries d'échantillons rééquilibrés ayant servi à l'ajustement d'un modèle. Nous avons également calculé l'intervalle de confiance bootstrap de la tendance, qui permet de connaître la variabilité de la tendance liée aux conditions environnementales échantillonnées.

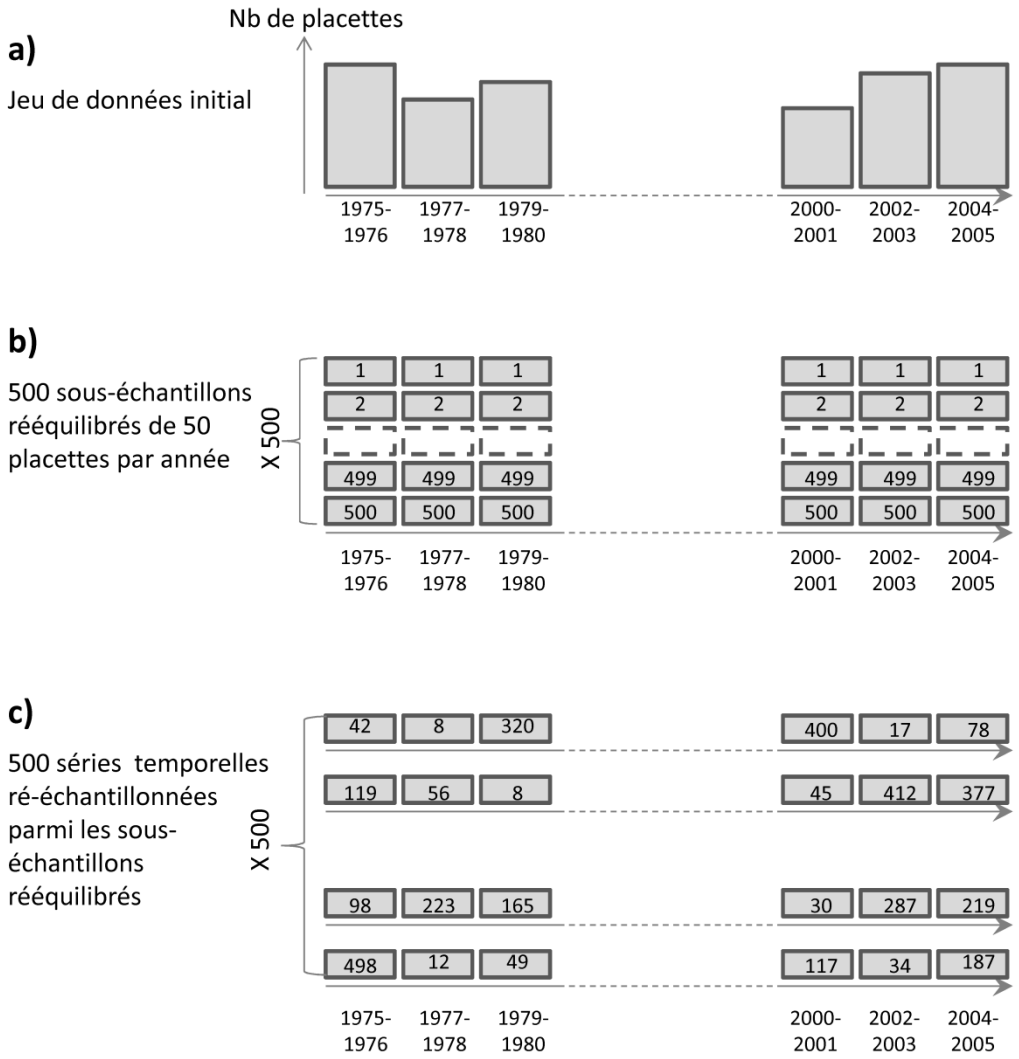


Figure 4.4 : Schématisation du principe de l'ajustement des tendances sur les séries d'échantillons issues de la procédure de rééchantillonnage. *a) Nombre de placettes par groupe d'années dans le jeu de données initial ; b) 500 sous-échantillons de 50 placettes obtenus après ré-échantillonnage pour chaque groupe d'années; c) séries tirées aléatoirement parmi les sous-échantillons rééquilibrés pour l'ajustement des tendances. Les numéros correspondent au rang du sous-échantillon parmi les 500 obtenus pour chaque groupe d'années (b).*

Cet intervalle de confiance est basé sur la méthode du quantile (Efron, 1979) consistant à considérer que l'intervalle de confiance à 95% d'un paramètre se situe entre les quantiles de niveau 2.5% et 97.5% de la distribution de ce paramètre obtenue par bootstrap. Nous avons donc calculé pour chaque année les quantiles de niveau 2.5% et 97.5% de la distribution des valeurs

Nous avons également extrait, pour chacune des séries d'échantillons, les résidus partiels (RP) du modèle liés à l'effet de la date, afin d'évaluer les fluctuations interannuelles de la productivité :

$$RP(t) = \frac{\Delta G}{\exp(\hat{f}_1(RDI) + \hat{f}_2(H_0) + \hat{f}_3(X_1) + \ldots + \hat{f}_n(X_n) + \frac{\hat{\sigma}^2}{2})} \quad \text{Eq. 4.8}$$

où f_1, f_2, f_3, …, f_n ont été ajustés par régression non linéaire à partir de l'équation 4.2 et σ^2 est la variance résiduelle du modèle. Nous avons moyenné les résidus partiels obtenus sur les 500 séries d'échantillons par année, de manière à obtenir des chronologies moyennes des fluctuations interannuelles de la productivité.

2.4 Interprétation environnementale des changements de productivité

2.4.1 Prédiction environnementale à partir des modèles de régression PLS

Après avoir estimé les variations historiques de la productivité pour chaque espèce, nous avons tenté de déterminer la part des changements environnementaux dans les variations observées. Nous avons tiré parti des modèles de régression PLS obtenus dans l'approche autécologique (Chapitre III). Ces modèles ont été calibrés à partir de données environnementales dynamiques dans le temps. Cependant **seules les variables climatiques sont réellement issues de chronologies historiques**. Nous avons projeté les prédictions de ces modèles dans le temps, ce qui nous a permis d'obtenir des chroniques qui représentent les fluctuations de la productivité prédites par la seule variation temporelle des facteurs environnementaux (séries temporelles du climat, indicateurs trophiques bio-indiqués), pour chaque espèce.

Les prédictions ont été réalisées sur les mêmes échantillons bootstrap que ceux utilisés pour l'ajustement des tendances, de manière à s'affranchir du déséquilibre espace-date inhérent aux données IFN et n'observer que les fluctuations réellement historiques. Cependant la période couverte par les données environnementales dynamiques/locales utilisées dans l'approche autécologique est plus restreinte que celle couverte par les données environnementales moyennes (Matériel et méthodes, **Tab 1.9**) utilisées pour élaborer les tendances. **La comparaison n'est donc possible que sur la période commune à ces deux types de données.**

Nous avons obtenu une chronologie de prédiction environnementale de la productivité par échantillon bootstrap, puis nous avons calculé une chronologie moyenne sur les 500 prédictions. Nous alors avons comparé ces chronologies aux variations de la productivité ajustées dans les modèles de productivité (résidus partiels liés à l'effet date, Eq. 4.10, moyennés sur les 500

échantillons), afin d'évaluer si ces fluctuations pouvaient être reconstituées à partir de la seule évolution des facteurs environnementaux.

Les deux chronologies couvrant des périodes différentes, nous avons divisé les valeurs annuelles par leur moyenne sur la période commune. Ainsi les moyennes des deux chronologies valent 1 et le niveau des variations peut être comparé. Nous avons ensuite comparé visuellement les fluctuations de la productivité à celles prédites par les modèles de régression PLS.

2.4.2 Lien entre changements de productivité et facteurs environnementaux

2.4.2.1 Variation temporelle des facteurs identifiés dans l'approche autécologique

Afin d'identifier quels facteurs pouvaient avoir eu un rôle dans les changements observés, nous avons évalué l'évolution temporelle des facteurs sélectionnés dans le chapitre III (**Tab 3.5**). **Nous ne disposions de séries temporelles que pour le climat, et nous n'avons donc testé cette relation que pour les facteurs climatiques et indices dérivés. Concernant les facteurs trophiques, la période pour laquelle les valeurs bio-indiquées sur les placettes (Chapitre I section 5.2.3) étaient disponible était trop courte pour mettre en évidence une tendance (années médianes 1990 à 2005 ; Chapitre I Tab1.7). Nous n'avons pas non plus pu tester l'effet possible de l'évolution des radiations**.

Nous avons évalué l'évolution moyenne de ces facteurs sur l'ensemble des 500 échantillons. Une régression linéaire entre le niveau moyen annuel des facteurs et la date a permis de quantifier l'évolution tendancielle de ces facteurs et d'évaluer le R^2 de la relation :

$$X_j(t) = a + b.date \qquad \text{Eq. 4.9}$$

où les Xj sont l'ensemble des facteurs sélectionnés pour chaque espèce dans la partie autécologie pour lesquels nous disposions de données historiques.

2.4.2.2 Prédiction des variations de la productivité par l'évolution temporelle des facteurs

Après avoir analysé l'évolution temporelle des différents facteurs environnementaux sélectionnés pour chaque espèce, nous avons prédit les fluctuations de productivité (résidus partiels liés à l'effet date, Eq. 4.8) à partir de l'évolution temporelle des facteurs pour déterminer quels facteurs étaient les plus impliqués dans les évolutions de productivité constatées :

$$RP(t) = a + b\ X_j(t) \qquad \text{Eq. 4.10}$$

Nous avons testé les facteurs un par un en commençant par ceux dont l'évolution temporelle était la plus marquée. Nous avons également testé des combinaisons de facteurs et des interactions.

3 RÉSULTATS

3.1 Modèles de productivité

3.1.1 Modèles ajustés sans effet date

3.1.1.1 Corrélations entre les variables explicatives

Toutes les variables identifiées dans l'approche autécologique n'ont pas pu être introduites simultanément dans les modèles du fait de fortes colinéarités entre certaines variables (**Tab 4.1**). L'accroissement en surface terrière est toujours plus fortement corrélé au RDI qu'à la hauteur dominante. Pour le Chêne pubescent et le Pin d'Alep, la corrélation entre ΔG et la hauteur dominante est quasiment nulle. Les variables dendrométriques (RDI et H_0) ne sont jamais très fortement corrélées entre elles. Les variables dendrométriques ne sont jamais très corrélées aux variables environnementales sauf dans le cas du pin sylvestre où la hauteur dominante est fortement négativement corrélée aux radiations, au pH et au S/T. Les variables environnementales peuvent présenter de fortes corrélations entre elles, ce qui compromet leur utilisation simultanée dans les modèles de régression. D'une manière générale, les valeurs mensuelles d'une même variable sont souvent très corrélées. Les températures sont très souvent corrélées aux radiations, aux bilans hydriques et aux déficits hydriques, en particulier quand il s'agit du même mois. Les variables trophiques sont également souvent très corrélées entre elles.

3.1.1.2 Description des modèles

Les modèles élaborés pour toutes les espèces avant introduction de l'effet de la date sont résumés dans le **tableau 4.2**. Les R^2 varient de 42% à 50.7%. Par rapport aux modèles dendrométriques présentés dans le chapitre III, l'introduction des variables environnementales a fait augmenter le pouvoir explicatif des modèles de 4% à 28% (**Tab 4.2**). Le gain lié aux variables environnementales est beaucoup plus important pour le Hêtre, le Sapin, l'Épicéa et le Pin sylvestre (18.3% en moyenne) que pour les Chênes et le Pin d'Alep (6.7% en moyenne). Ceci est très cohérent avec les résultats du chapitre III car le Hêtre le Sapin et l'Épicéa étaient les trois espèces pour lesquelles les modèles de régression PLS avaient le R^2 le plus important, indiquant un rôle important des facteurs environnementaux dans le déterminisme de leur productivité. La variabilité de la productivité des Chênes et du Pin d'Alep répondait quant à elle de manière beaucoup plus faible à l'environnement. Pour le Pin sylvestre, ces résultats ne sont pas très cohérents car le pouvoir prédictif du modèle de régression PLS était plus faible que ceux du Chêne sessile et du Pin d'Alep.

Chêne pubescent

	logΔG	RDI	H_0	RUM	Tn11-3	DH6
RDI	**0.62**					
H_0	0.25	0.27				
RUM	0.17	0.02	0.20			
Tn11-3	0.16	-0.03	0.42	0.24		
DH6	0.01	0.05	0.02	0.39	-0.35	
Tx6	0.01	-0.04	0.06	0.13	0.40	**-0.51**

Chêne pédonculé

	logΔG	RDI	H_0	RUM	RU5	rad4	rad9	Tx4	C/N
RDI	**0.51**								
H_0	-0.06	0.34							
RUM	0.14	0.03	0.22						
RU5	0.17	0.08	0.16	**0.78**					
rad4	-0.01	0.04	-0.11	-0.19	0.15				
rad9	0.00	0.05	-0.08	-0.15	0.20	**0.98**			
Tx4	-0.09	-0.04	0.11	0.00	-0.02	**0.52**	**0.55**		
C/N	-0.02	0.02	-0.11	-0.10	-0.06	0.33	0.36	0.20	
Tx2	-0.12	-0.03	0.05	-0.04	0.10	**0.66**	**0.74**	**0.83**	0.36

Chêne sessile

	logΔG	RDI	H_0	C/N	pH	S/T	Tx9	Tn12	BH4-6	BH7	RUM	rad11-12	Tn8	BH2-3	DH8
RDI	0.49														
H_0	-0.13	0.33													
C/N	-0.02	0.05	0.06												
pH	-0.05	-0.06	-0.09	**-0.79**											
S/T	-0.05	-0.07	-0.04	**-0.83**	**0.98**										
Tx9	-0.08	-0.02	0.07	0.06	0.29	0.28									
Tn12	-0.06	-0.12	0.14	0.42	-0.12	-0.10	0.35								
BH4-6	0.02	0.10	-0.22	-0.24	0.00	-0.01	-0.35	**-0.68**							
BH7	0.07	0.01	-0.06	-0.25	-0.20	-0.15	**-0.74**	-0.49	**0.55**						
RUM	0.07	-0.02	0.24	-0.04	0.03	0.10	0.18	0.21	-0.19	-0.14					
rad11-12	-0.09	0.07	-0.17	0.04	0.28	0.21	**0.58**	-0.06	0.32	-0.49	-0.09				
Tn8	0.00	-0.06	0.05	-0.02	0.23	0.25	**0.55**	**0.54**	-0.32	-0.48	0.22	0.25			
BH2-3	0.03	0.10	-0.17	0.03	-0.15	-0.16	-0.37	-0.41	**0.82**	0.46	-0.16	0.25	-0.23		
DH8	0.05	0.10	-0.15	-0.33	-0.07	-0.05	**-0.53**	**-0.76**	**0.86**	**0.80**	-0.17	-0.08	-0.43	**0.66**	
Tn5	0.02	-0.07	0.12	0.05	0.13	0.17	**0.54**	**0.65**	**-0.52**	-0.48	0.27	0.03	**0.93**	-0.39	**-0.53**

Pin sylvestre

	logΔG	RDI	H_0	BH1-2	Tn10-2	rad11-4	Tx6	Tn6	RU8	pH	S/T	C/N
RDI	0.58											
H_0	0.31	0.34										
BH1-2	0.02	-0.06	-0.09									
Tn10-2	0.15	0.02	0.31	-0.21								
rad11-4	-0.29	-0.10	**-0.51**	0.21	**-0.55**							
Tx6	-0.19	-0.08	-0.16	-0.32	0.38	-0.04						
Tn6	0.05	-0.01	0.19	-0.21	**0.91**	-0.46	**0.60**					
RU8	0.30	0.17	0.41	0.17	0.00	-0.31	-0.37	-0.13				
pH	-0.40	-0.21	**-0.63**	0.09	-0.32	**0.56**	0.41	-0.10	**-0.64**			
S/T	-0.37	-0.21	**-0.56**	0.06	-0.21	0.42	0.46	0.02	**-0.63**	**0.97**		
C/N	0.19	0.12	0.29	0.06	-0.01	0.00	-0.47	-0.22	0.39	**-0.69**	**-0.80**	
rad5	-0.23	-0.09	-0.49	0.26	**-0.54**	**0.90**	-0.10	-0.48	-0.17	0.47	0.32	0.01

Hêtre

	logΔG	RDI	H_0	rad9-4	Tx10-2	BH4-5	BH11	Tx4	RU6-7	RU9-10	C/N
RDI	0.28										
H_0	-0.16	0.19									
rad9-4	-0.26	0.15	-0.39								
Tx10-2	-0.20	-0.10	0.04	0.15							
BH4-5	-0.24	0.19	-0.29	**0.63**	-0.10						
BH11	-0.11	0.18	-0.18	0.30	-0.26	**0.79**					
Tx4	0.10	-0.19	0.25	-0.31	**0.53**	**-0.59**	**-0.56**				
RU6-7	0.11	0.07	0.07	-0.03	-0.30	0.22	0.23	-0.17			
RU9-10	0.14	0.03	0.14	-0.20	-0.16	-0.05	0.09	-0.13	**0.81**		
C/N	-0.05	0.13	-0.17	0.31	0.08	0.30	0.28	-0.22	0.12	0.18	
RUM	0.22	-0.04	0.26	-0.38	-0.02	-0.46	-0.34	0.18	**0.61**	**0.80**	0.03

Sapin

	logΔG	RDI	H_0	rad10-4	Tx5	rad5-8	RUM	DH7	Tn3
RDI	0.41								
H_0	-0.21	0.23							
rad10-4	-0.12	0.06	-0.17						
Tx5	0.11	-0.10	0.08	-0.32					
rad5-8	0.08	0.15	-0.13	**0.75**	-0.34				
RUM	0.30	0.11	-0.06	0.06	-0.09	0.26			
DH7	0.09	0.02	0.21	-0.48	-0.12	-0.30	0.10		
Tn3	0.14	-0.10	-0.02	-0.32	**0.58**	-0.41	0.13	-0.13	
BH5	-0.09	0.05	0.12	-0.03	**-0.51**	0.07	-0.14	**0.66**	-0.45

Epicéa

	logΔG	RDI	H_0	RU8	RUM	BH9	BH5-6	rad11-2	C/N	Tn6	Tn3-4
RDI	0.37										
H_0	-0.25	0.31									
RU8	0.05	0.15	0.10								
RUM	0.35	0.03	-0.12	0.35							
BH9	-0.26	0.03	0.11	0.42	-0.41						
BH5-6	-0.30	0.07	0.10	0.45	-0.44	**0.93**					
rad11-2	-0.16	0.06	-0.12	0.02	-0.06	0.01	0.13				
C/N	0.10	0.00	-0.14	-0.03	0.33	-0.23	-0.21	0.20			
Tn6	0.34	-0.02	0.07	-0.16	0.28	**-0.51**	**-0.65**	-0.45	-0.06		
Tn3-4	0.38	-0.03	0.02	-0.19	0.37	**-0.57**	**-0.70**	-0.46	0.02	**0.97**	
Tx6	0.24	-0.04	0.14	-0.24	0.10	-0.44	**-0.58**	-0.32	-0.23	**0.76**	**0.73**

Pin d'Alep

	logΔG	RDI	H_0	Tx23	Tn3	BH1	Tx4	C/N	pH	Tn12
RDI	**0.63**									
H_0	0.09	0.36								
Tx2-3	0.09	0.06	0.25							
Tn3	0.08	0.03	0.04	**0.52**						
BH1	-0.04	-0.01	0.15	0.20	-0.03					
Tx4	0.11	0.08	0.24	**0.87**	0.29	0.01				
C/N	-0.01	0.05	0.15	0.44	0.32	**0.70**	0.20			
pH	-0.02	-0.08	-0.08	-0.24	-0.34	-0.34	-0.16	**-0.61**		
Tn12	0.06	0.03	0.04	**0.52**	**0.97**	0.11	0.20	0.41	-0.33	
RU10	0.04	0.09	0.09	0.06	-0.15	-0.13	0.26	0.13	-0.21	-0.23

Tableau 4.1 : Coefficients de corrélation de Pearson entre les variables explicatives candidates pour les modèles de productivité des 8 espèces. *Toutes les corrélations sont hautement significative ($p<10^{-16}$).*

	Coef.	Erreur standard	Proba critique	
Chêne pubescent				
(Intercept)	-0.02474	0.22936	0.914	
logRDI	0.72163	0.0345	2.00E-16	***
$logH_0$	-0.04733	0.06528	0.469	
logRUM	0.18632	0.0414	8.18E-06	***
Tn11-3	0.05628	0.01176	2.18E-06	***
RSE	0.4081			
Adj.R^2	0.4759			
Chêne pédonculé				
(Intercept)	-5.00E+00	4.86E+00	0.303822	
logRDI	7.51E-01	1.71E-02	2.00E-16	***
$logH_0$	-7.97E-01	3.55E-02	2.00E-16	***
logRUM	-9.19E-01	5.78E-01	0.111654	
rad4	4.42E-04	1.74E-04	0.01119	*
rad4^2	-6.29E-09	1.63E-09	0.000119	***
C/N	-1.01E-02	2.36E-03	1.99E-05	***
logRUM*rad4	2.78E-05	1.26E-05	0.027476	*
RSE	0.3821			
Adj.R^2	0.42			
Chêne sessile				
(Intercept)	9.01E+00	1.03E+00	2.00E-16	***
logRDI	7.57E-01	1.37E-02	2.00E-16	***
$logH_0$	-8.14E-01	2.28E-02	2.00E-16	***
pH	-1.07E+00	1.78E-01	1.87E-09	***
Tn12	1.73E-01	7.71E-02	0.02512	*
Tn12^2	-1.74E-02	2.79E-03	4.86E-10	***
logRUM	-1.07E+00	2.30E-01	3.50E-06	***
rad11-12	-4.69E-05	3.74E-06	2.00E-16	***
pH*logRUM	2.34E-01	4.01E-02	5.66E-09	***
Tn12*rad11-12	7.28E-06	2.30E-06	0.0016	**
Tn12*logRUM	-4.94E-02	1.58E-02	0.0018	**
RSE	0.3298			
Adj.R^2	0.4638			
Hêtre				
(Intercept)	5.70E+00	3.05E-01	2.00E-16	***
logRDI	6.41E-01	1.46E-02	2.00E-16	***
$logH_0$	-9.35E-01	2.34E-02	2.00E-16	***
Tx10-2	-1.76E-01	2.93E-02	1.74E-09	***
rad9-4	-8.76E-05	1.07E-05	3.49E-16	***
Tx4	8.53E-02	5.40E-03	2.00E-16	***
BH11	-1.98E-03	4.19E-04	2.23E-06	***
RUM	7.03E-04	6.55E-04	0.283738	
Tx10-2*rad9-4	4.18E-06	1.21E-06	0.000553	***
BH11*RUM	2.57E-05	6.32E-06	4.92E-05	***
RSE	0.4129			
Adj.R^2	0.4291			

	Coef.	Erreur standard	Proba critique	
Sapin				
(Intercept)	-4.80E-01	1.38E+00	0.72779	
logRDI	7.30E-01	2.13E-02	2.00E-16	***
$logH_0$	-8.91E-01	3.43E-02	2.00E-16	***
rad10-4	9.14E-05	5.93E-05	0.12376	
Tx5	8.26E-03	1.47E-02	0.57325	
rad5-8	9.10E-05	2.20E-05	3.70E-05	***
RUM	-8.79E-03	3.26E-03	0.00707	**
DH7	4.74E-03	1.19E-03	7.08E-05	***
Tx5:RUM	8.15E-04	2.11E-04	0.00011	***
RUM:DH7	-5.31E-05	1.97E-05	0.00707	**
rad10-4*rad5-8	-2.34E-09	9.53E-10	0.01414	*
RSE	0.4028			
Adj.R^2	0.4374			
Epicéa				
(Intercept)	6.59E+00	5.55E-01	2.00E-16	***
logRDI	7.18E-01	2.19E-02	2.00E-16	***
$logH_0$	-1.37E+00	1.37E-01	2.00E-16	***
$1/H_0$	-8.62E+00	2.57E+00	0.00079	***
RUM	3.43E-03	3.47E-04	2.00E-16	***
rad11-2	-2.43E-05	4.25E-06	1.17E-08	***
Tn34	8.60E-02	6.56E-03	2.00E-16	***
Tn34^2	-1.07E-02	2.35E-03	5.26E-06	***
RSE	0.4136			
Adj.R^2	0.5072			
Pin sylvestre				
(Intercept)	4.23E+00	5.91E-01	8.79E-13	***
logRDI	6.95E-01	1.18E-02	2.00E-16	***
$logH_0$	-1.36E+00	6.40E-02	2.00E-16	***
$1/H_0$	-1.35E+01	7.14E-01	2.00E-16	***
BH1-2	4.09E-03	5.46E-04	7.67E-14	***
BH1-2^2	-8.64E-06	1.71E-06	4.59E-07	***
Tn10-2	1.80E-01	2.49E-02	6.07E-13	***
rad11-4	-2.28E-05	2.31E-06	2.00E-16	***
Tx6	2.72E-01	5.06E-02	8.16E-08	***
Tx6^2	-6.62E-03	1.20E-03	3.40E-08	***
pH	-1.81E-01	9.80E-03	2.00E-16	***
BH1-2*Tn10-2	-3.86E-04	8.61E-05	7.47E-06	***
Tn10-2*rad11-4	-7.66E-06	1.06E-06	4.43E-13	***
Tn10-2*pH	1.25E-02	4.37E-03	0.00436	**
RSE	0.4255			
Adj.R^2	0.4996			
Pin d'Alep				
(Intercept)	-0.388001	1.627843	0.81165	
logRDI	0.760803	0.024647	2.00E-16	***
$logH_0$	-1.125769	0.229317	1.06E-06	***
$1/H_0$	-7.072942	2.405232	0.00335	**
Tx23	0.387622	0.110489	0.00047	***
C/N	0.239661	0.099056	0.01571	*
Tx23*C/N	-0.019181	0.007476	0.01044	*
RSE	0.3985			
Adj.R^2	0.4927			

Tableau 4.2 : Statistiques des modèles de productivité (Eq 4.1) ajustés par régression linéaire pour les différentes espèces. *Ces modèles n'incorporent pas d'effet date. H_0 est en m ,les températures en °C, les variables hydriques(RU,BH, DH, RUM) en mm et les radiations en MJ/cm^2*

Pour toutes les espèces nous avons trouvé un effet positif du RDI sous forme logarithmique très cohérent avec l'effet positif de la densité sur la productivité d'un peuplement (Introduction section 2.2). Pour la hauteur dominante nous avons trouvé un effet décroissant, sous forme de logarithme, d'inverse ou d'une combinaison des deux. Cet effet est cohérent avec l'effet négatif du stade de développement sur la productivité (Introduction section 2.2).

Nous détaillons maintenant les effets des facteurs environnementaux introduits dans le modèle espèce par espèce. **Nous rappelons que les variables environnementales candidates étaient les variables sélectionnées pour chaque espèce dans l'approche autécologique (Chapitre III, Tab 3.5), et que nous n'avons conservé que celles dont l'effet était significatif dans le modèle de productivité, et qui n'étaient pas corrélées entre elles.**

Chêne pubescent Dans le cas du chêne pubescent, l'effet de la hauteur n'est plus significatif une fois introduits les effets environnementaux. Nous avons trouvé un effet positif de la RUM, cohérent avec les résultats de l'approche de régression PLS, mieux représentée sous forme logarithmique. Nous avons également pu introduire un effet positif des températures hivernales, alors que nous avions trouvé un effet en cloche dans l'approche de régression.

Chêne pédonculé Pour le chêne pédonculé, nous avons retenu un effet positif du logarithme de la RUM et un effet quadratique des radiations d'avril, présentant un maximum autour de 45500 J/cm^2. Nous avons également pu introduire un effet négatif du C/N. Nous avons testé les interactions entre ces variables, et avons trouvé une interaction positive entre la RUM et les radiations d'avril. Cette interaction traduit un effet plus important de la RUM là où les radiations sont élevées.

Chêne sessile Nous avons pu introduire un effet négatif du pH, un effet positif du logarithme de la RUM et un effet négatif des radiations hivernales, cohérents avec le sens des effets trouvés dans l'approche autécologique. Nous avons également trouvé un effet quadratique des températures minimales de décembre, présentant un maximum aux alentours de 0.5°C. Cet effet diffère de la relation concave que nous avions trouvée dans l'approche de régression PLS. Parmi toutes les interactions testées entre facteurs environnementaux, nous avons trouvé une interaction positive entre pH et RUM, traduisant un fort effet de la RUM pour les pH les plus élevés, alors que son effet est quasiment nul pour les pH les plus acides. Nous avons également trouvé une interaction positive entre les températures minimales de décembre et les radiations hivernales, et une interaction négative entre les températures minimales de décembre et la RUM.

Hêtre Nous avons retenu un effet négatif des températures maximales hivernales et des radiations de septembre à avril, ainsi qu'un effet positif des températures maximales d'avril, un effet négatif du bilan hydrique de novembre et un effet positif de la RUM. Ces effets sont similaires à ceux des modèles de régression PLS du chapitre III. Nous avons également trouvé une interaction positive entre les températures hivernales et les radiations qui dénote un effet moins négatif des températures maximales hivernales quand le niveau de radiations hivernales est élevé. L'interaction

positive entre le bilan hydrique de novembre et la RUM suggère un effet positif de la RUM plus important quand le bilan hydrique de décembre est élevé.

Sapin Nous avons trouvé un effet négatif des radiations hivernales, un effet positif des températures maximales de mai, des radiations de mai à août et de la RUM ainsi qu'un effet négatif du déficit hydrique de juillet. Ces effets vont dans le même sens que dans le modèle de régression PLS de l'approche autécologique. Une interaction positive entre les températures de mai et la RUM suggère un effet positif amplifié des températures quand la RUM est importante (eau non limitante) alors que cet effet est réduit quand la RUM est faible. L'interaction négative entre la RUM et le déficit hydrique de juillet indique que l'effet du déficit hydrique de juillet est nul voire légèrement négatif quand la RUM est importante (effet légèrement positif d'un manque d'eau), alors que son effet est très positif (effet négatif d'un manque d'eau) quand la RUM est faible (ne compense pas le manque d'eau). L'interaction négative entre les radiations d'hiver et de saison de végétation suggère que l'effet positif des radiations de saison de végétation est plus important là où les radiations hivernales sont faibles.

Epicéa Nous avons trouvé un effet positif de la RUM, un effet négatif des radiations hivernales et un effet quadratique des températures minimales de mars-avril, présentant une saturation aux alentours de 4°C. Ces effets sont cohérents avec ceux mis en évidence dans l'approche autécologique. Aucune interaction significative n'a été trouvée pour cette espèce.

Pin sylvestre Nous avons trouvé un effet quadratique du bilan hydrique climatique de janvier-février, présentant un maximum aux alentours de 240 mm. Nous avons également mis en évidence un effet positif des températures minimales hivernales, un effet négatif des radiations hivernales, un effet quadratique des températures maximales de juin avec un maximum autour de 20°C, et un effet négatif du pH. Les interactions négatives des températures hivernales avec le bilan hydrique de janvier-février, les radiations hivernales et le pH suggèrent que l'effet des températures d'hiver est modulé par ces trois facteurs, pouvant le faire changer de signe.

Pin d'Alep Nous avons retenu un effet positif des températures maximales de février-mars et un effet négatif du C/N, cohérents avec les résultats de l'approche autécologique. Ces deux facteurs interagissent significativement dans le sens d'un effet plus fort de la température quand le C/N est faible (nutrition non limitante). Au contraire l'effet de la température est quasi nul quand le C/N est élevé.

3.1.1.3 Part de variance respective de RDI, H_0, et des facteurs environnementaux

Nous avons calculé les parts de variance respectives des effets de la densité, du stade de développement et de l'environnement en procédant à une décomposition de la variance (**Tab 4.3**). Pour la majorité des espèces (6 sur 8), le RDI est la variable qui explique la plus large part de variance (plus de 50% de la variance expliquée pour 5 espèces). On peut regrouper les espèces en trois catégories en fonction de leur sensibilité au niveau de densité :

- « Moyenne » (entre 20 et 40%): Hêtre, Sapin, Épicéa

- « Forte » (entre 50et 70%): Chênes sessile et pédonculé, Pin sylvestre

- « Très forte » (entre 80 et 90%): Chêne pubescent, Pin d'Alep

	Chêne pubescent	Chêne pédonculé	Chêne sessile	Hêtre	Sapin	Epicéa	Pin sylvestre	Pin d'Alep
RDI	89.7	71.0	57.6	22.8	41.8	29.8	71.3	88.6
H_0	1.0	19.2	24.2	14.4	26.4	32.1	7.0	7.1
Environnement	9.2	9.9	18.2	62.8	31.8	38.1	21.7	4.3

Tableau 4.3 : Part de variance expliquée par chaque famille de variables (en % de la variance expliquée par le modèle) pour les modèles sans effet date des 8 espèces.

Pour le Hêtre et l'Épicéa, ce sont les variables environnementales qui contribuent le plus fortement à l'explication de la variance ce qui est cohérent avec le fort pouvoir explicatif des modèles de régression PLS (chapitre III) pour ces deux espèces. **La hauteur dominante, reflétant l'effet du stade de développement n'est jamais l'effet le plus explicatif.** Son effet est cependant supérieur à celui de l'environnement pour les Chênes sessile et pédonculé et pour le Pin d'Alep.

Pour le Sapin et l'Épicéa, les parts de variance des trois familles de variables sont relativement équilibrées, alors que pour d'autres espèces un facteur est clairement prépondérant (RDI pour les Chênes et les Pins, environnement pour le Hêtre).

3.2 Variations historiques de la productivité à l'échelle nationale

3.2.1 Tendances linéaires

Les estimations des paramètres des modèles avec effet date linéaire sont résumées dans le **tableau 4.4**. Nous avons calculé pour chaque paramètre sa moyenne et son écart type bootstrap. Les résultats du test t sont également reportés et montrent que tous les paramètres sont hautement significatifs. La **figure 4.12** représente les tendances linéaires obtenues pour les 8 espèces ainsi que les variations interannuelles de la productivité (moyennes annuelles des résidus partiels du modèle liés à l'effet date obtenues sur les 500 échantillons bootstrap, Eq. 4.8).

La recherche d'une tendance moyenne linéaire suggère des comportements très différents entre les espèces. **Pour cinq des espèces étudiées (Chênes sessile et pédonculé, Hêtre Sapin et Épicéa), la productivité a augmenté entre 1982 et 2005**. Cependant l'intensité de l'augmentation est très variable selon les espèces : **la productivité de l'Épicéa a très fortement augmenté** (+ 31%, soit environ +0.24 m^2/ha/an par rapport au niveau moyen sur la période 1980-1985) et les fluctuations interannuelles suggèrent que cette augmentation a été continue sur la période d'étude.

	Moyenne	Ecart type	Proba critique	
Chêne pubescent				
(Intercept)	1.16E-01	2.29E-01	9.31E-27	***
logRDI	7.49E-01	3.63E-02	0.00E+00	***
$logH_0$	3.19E-02	7.01E-02	3.06E-22	***
logRUM	1.29E-01	4.28E-02	2.95E-253	***
Tn11-3	5.15E-02	1.34E-02	4.47E-301	***
t_{82}	-7.46E-01	1.91E-01	9.03E-305	***
Chêne pédonculé				
(Intercept)	-1.11E+01	1.10E+01	5.65E-78	***
logRDI	7.30E-01	4.32E-02	0.00E+00	***
$logH_0$	1.44E+01	1.51E+00	0.00E+00	***
logRUM	4.52E-01	1.41E+00	2.24E-12	***
rad4	4.36E-04	3.91E-04	1.56E-89	***
$rad4^2$	-4.66E-09	3.67E-09	3.25E-106	***
C/N	-1.50E-02	5.08E-03	3.47E-249	***
logRUM*rad4	-2.80E-06	3.08E-05	4.26E-02	*
t_{82}	2.92E-01	2.16E-01	4.14E-115	***
Chêne sessile				
(Intercept)	6.78E+00	2.25E+00	2.40E-252	***
logRDI	7.69E-01	4.21E-02	0.00E+00	***
$logH_0$	-8.02E-01	7.17E-02	0.00E+00	***
pH	-7.47E-01	3.71E-01	7.11E-178	***
Tn12	3.36E-01	1.66E-01	2.30E-178	***
$Tn12^2$	-1.07E-02	7.80E-03	4.62E-117	***
logRUM	-5.67E-01	5.01E-01	1.54E-91	***
rad11-12	-5.02E-05	1.12E-05	0.00E+00	***
pH*logRUM	1.58E-01	8.35E-02	8.51E-168	***
Tn12*rad11-12	1.13E-05	7.81E-06	1.12E-124	***
Tn12*logRUM	-9.58E-02	3.64E-02	2.38E-226	***
t_{82}	6.07E-01	2.05E-01	1.76E-249	***
Hêtre				
(Intercept)	5.81E+00	8.79E-01	0.00E+00	***
logRDI	6.42E-01	4.23E-02	0.00E+00	***
$logH_0$	-9.87E-01	7.04E-02	0.00E+00	***
Tx10-2	-1.94E-01	9.36E-02	1.35E-182	***
rad9-4	-9.38E-05	3.24E-05	8.42E-245	***
Tx4	8.38E-02	1.47E-02	0.00E+00	***
BH11	-1.16E-04	5.71E-04	6.71E-06	***
RUM	2.91E-03	6.22E-04	0.00E+00	***
Tx10-2*rad9-4	4.87E-06	3.87E-06	6.27E-105	***
t_{82}	4.71E-01	2.31E-01	5.40E-180	***

	Moyenne	Ecart type	Proba critique	
Sapin				
(Intercept)	-3.56E-01	3.22E+00	1.37E-02	**
logRDI	6.55E-01	4.52E-02	0.00E+00	***
$logH_0$	-7.85E-01	7.94E-02	0.00E+00	***
rad10-4	5.27E-05	1.38E-04	1.70E-16	***
Tx5	2.85E-02	3.16E-02	1.18E-66	***
rad5-8	8.06E-05	5.01E-05	1.31E-140	***
RUM	-6.29E-03	7.02E-03	5.38E-66	***
DH7	7.12E-03	1.97E-03	2.18E-288	***
Tx5*RUM	5.09E-04	4.37E-04	5.55E-95	***
RUM*DH7	-7.56E-05	3.26E-05	4.20E-203	***
rad10-4*rad5-8	-1.75E-09	2.21E-09	1.04E-54	***
t_{82}	1.08E+00	1.99E-01	0.00E+00	***
Epicéa				
(Intercept)	7.61E+00	9.21E-01	0.00E+00	***
logRDI	6.98E-01	4.29E-02	0.00E+00	***
$logH_0$	-1.68E+00	2.26E-01	0.00E+00	***
$1/H_0$	-1.40E+01	4.31E+00	4.24E-267	***
RUM	3.89E-03	5.67E-04	0.00E+00	***
rad11-2	-1.90E-05	6.22E-06	1.07E-255	***
Tn3-4	7.06E-02	1.11E-02	0.00E+00	***
$Tn3\text{-}4^2$	-1.53E-02	4.04E-03	1.58E-297	***
t_{82}	1.25E+00	2.00E-01	0.00E+00	***
Pin sylvestre				
(Intercept)	5.07E+00	2.06E+00	8.92E-214	***
logRDI	6.62E-01	4.12E-02	0.00E+00	***
$logH_0$	-1.23E+00	2.25E-01	0.00E+00	***
$1/H_0$	-1.27E+01	2.57E+00	0.00E+00	***
BH1-2	3.99E-03	1.91E-03	2.81E-184	***
$BH1\text{-}2^2$	-9.25E-06	5.70E-06	7.25E-142	***
Tn10-2	6.49E-02	8.52E-02	1.41E-51	***
rad11-4	-2.29E-05	8.29E-06	2.27E-235	***
Tx6	1.41E-01	1.80E-01	4.19E-54	***
$Tx6^2$	-3.60E-03	4.25E-03	7.86E-61	***
pH	-1.51E-01	3.42E-02	0.00E+00	***
BH1-2*Tn10-2	-1.47E-06	7.81E-07	3.08E-166	***
Tn10-2*rad11-4	-5.05E-06	3.26E-06	1.27E-134	***
Tn10-2*pH	1.71E-02	1.28E-02	1.60E-113	***
t_{82}	-1.39E-01	2.39E-01	1.46E-33	***
Pin d'Alep				
(Intercept)	-1.86E+00	2.84E+00	1.17E-40	***
logRDI	8.08E-01	3.75E-02	0.00E+00	***
$logH_0$	-6.07E-01	5.36E-01	1.29E-91	***
$1/H_0$	5.22E-01	6.24E+00	6.19E-02	
Tx23	3.44E-01	1.67E-01	3.76E-182	***
C/N	2.41E-01	1.46E-01	7.27E-145	***
Tx2-3*C/N	-1.85E-02	1.10E-02	5.61E-148	***
t_{82}	-2.14E-01	2.23E-01	3.19E-73	***

Tableau 4.4 : Moyenne, erreur-standard et probabilité critique des coefficients estimés pour les modèles avec effet date linéaire (Eq 4.2) ajustés sur les 500 séries d'échantillons bootstrap pour chaque espèce. *t_{82} correspond à l'effet de la date par rapport au niveau de référence de 1982. H_0 est en m ,les températures en °C, les variables hydriques(RU,BH, DH, RUM) en mm et les radiations en MJ/cm^2.*

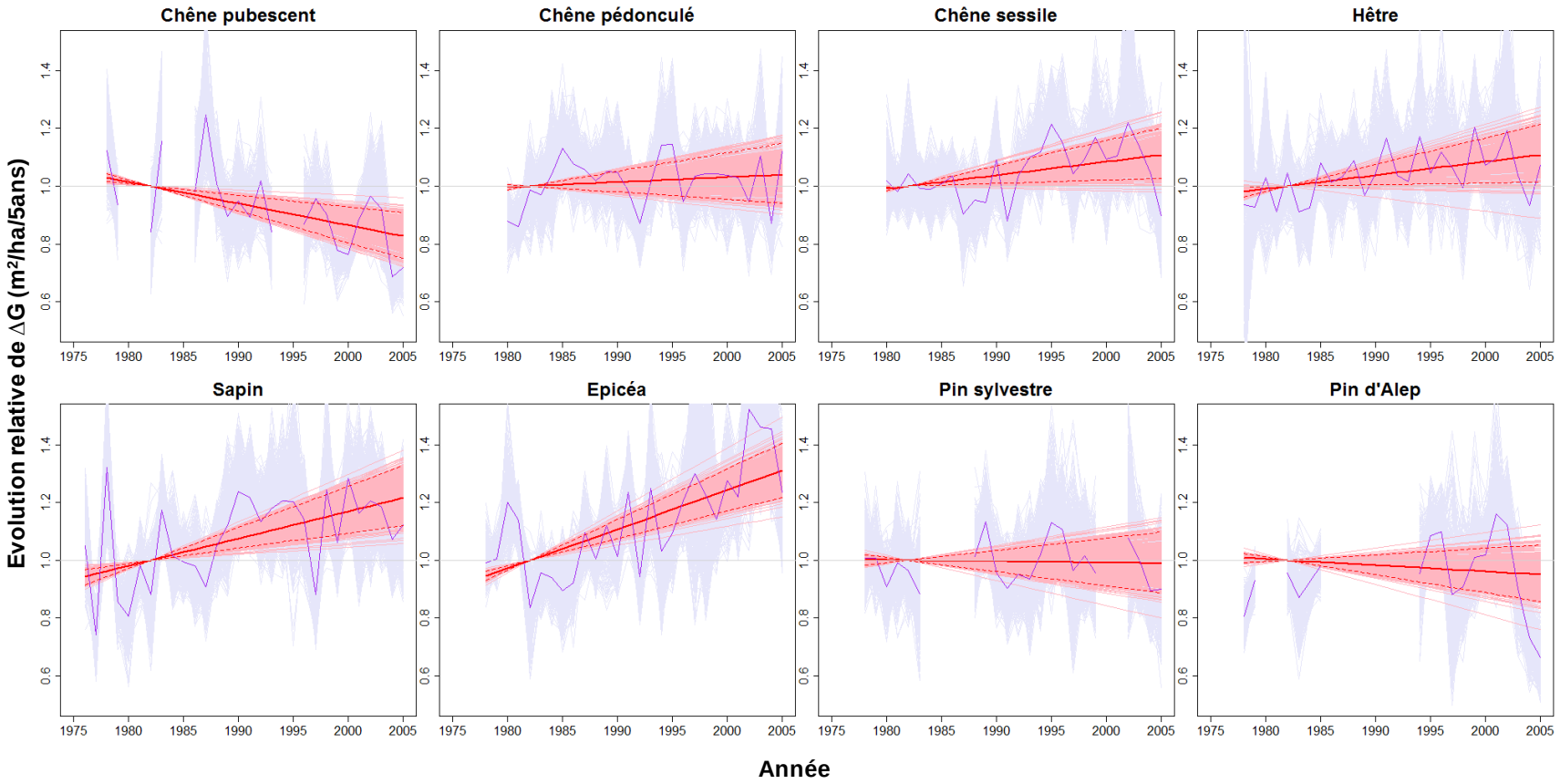


Figure 4.12 : Tendances linéaires (Eq. 4.3) ajustées pour les 8 espèces par régression non linéaire (en rouge) et résidus partiels des modèles liés à la date (Eq. 4.8, en violet) moyennées sur les 500 estimations bootstrap (représentées en rose et en bleu pour les tendances et les résidus partiels, respectivement). *Les tirets rouges représentent les intervalles de confiance bootstrap au niveau de confiance de 95% des tendances ajustées (section 2.3.1)*

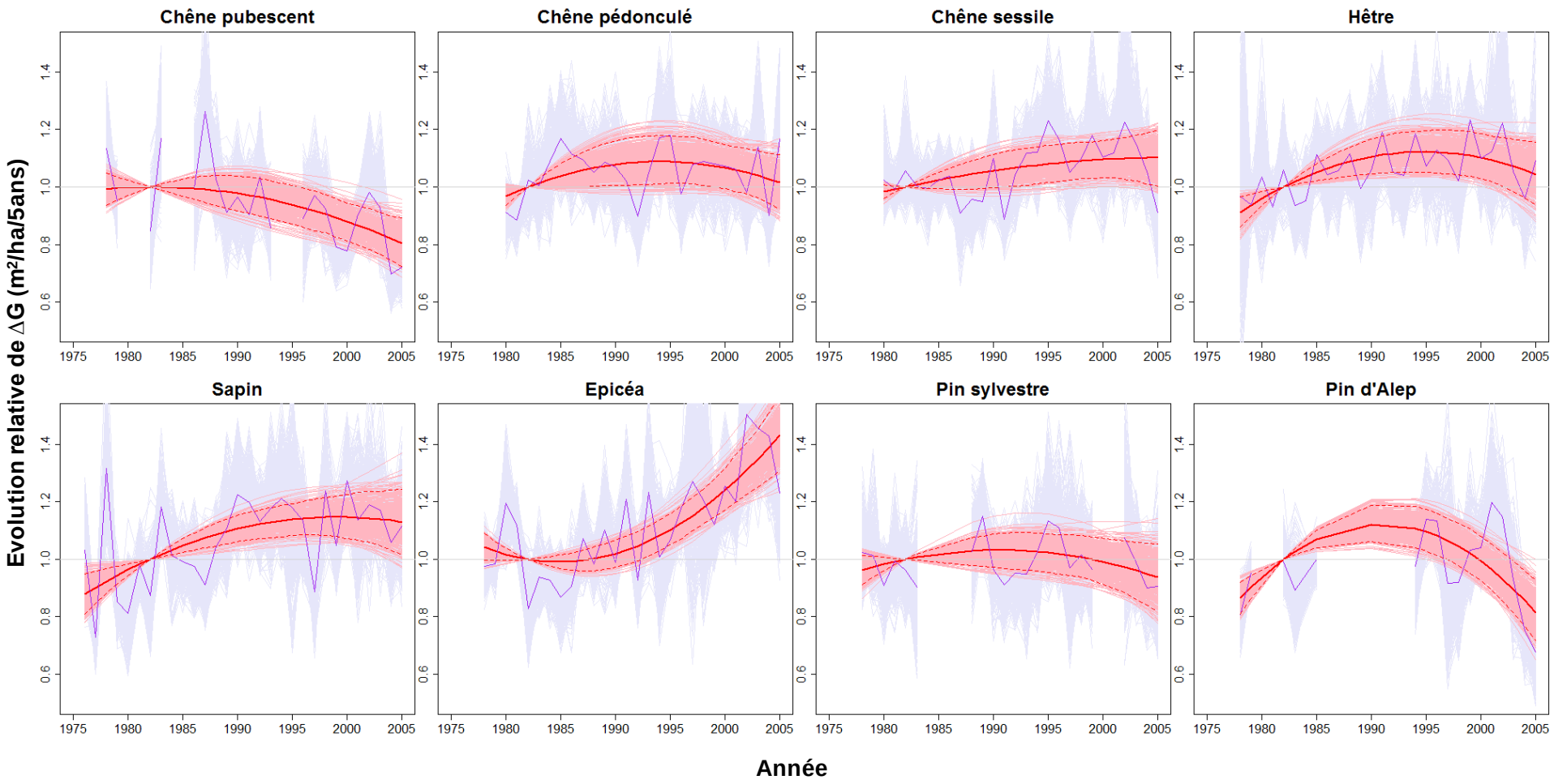


Figure 4.13 : Tendances quadratiques (Eq. 4.4) ajustées pour les 8 espèces par régression non linéaire (en rouge) et résidus partiels des modèles liés à la date (Eq. 4.8, en violet) moyennées sur les 500 estimations bootstrap (représentées en rose et en bleu pour les tendances et les résidus partiels, respectivement)*. Les tirets rouges représentent les intervalles de confiance bootstrap au niveau de confiance de 95% des tendances ajustées (section 2.3.1)*

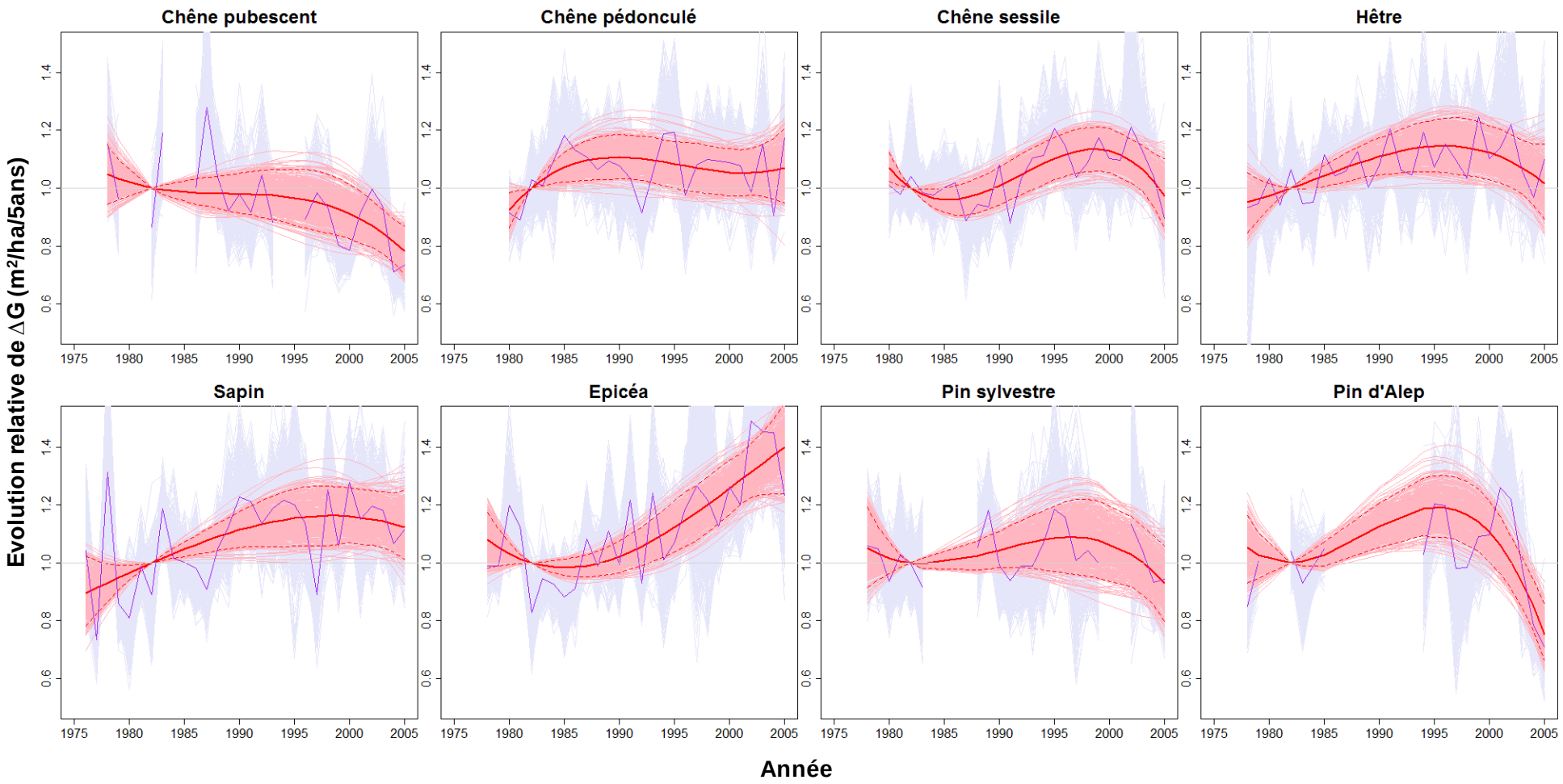


Figure 4.14 : Tendances du troisième degré (Eq. 4.5) ajustées pour les 8 espèces par régression non linéaire (en rouge) et résidus partiels des modèles liés à la date (Eq. 4.8, en violet) moyennées sur les 500 estimations bootstrap (représentées en rose et en bleu pour les tendances et les résidus partiels, respectivement)*. Les tirets rouges représentent les intervalles de confiance bootstrap au niveau de confiance de 95% des tendances ajustées (section 2.3.1)*

La productivité du Sapin a également fortement augmenté (+21.6% soit environ 0.13 m²/ha/an) mais l'analyse des fluctuations interannuelles indique que l'augmentation est survenue principalement entre 1975 et 1995 et que le niveau de productivité s'est ensuite stabilisé. **Le Chêne sessile et le Hêtre ont connu une augmentation plus modérée de leur productivité** (+10.8% pour ces deux espèces soit environ + 0.05 m²/ha/an). Pour le Chêne sessile l'augmentation semble avoir eu lieu principalement entre 1985 et 1995, alors que pour le Hêtre elle a été très progressive entre 1977 et 1995 puis s'est stabilisée. **La productivité du chêne pédonculé a très peu augmenté en moyenne** (+3.9%) et le cas d'une tendance négative est inclus dans l'intervalle de confiance bootstrap. On peut donc conclure que l'augmentation n'est pas significative pour cette espèce.

Pour les 3 autres espèces (Chêne pubescent, Pin d'Alep et Pin sylvestre) la tendance moyenne est négative indiquant une diminution de productivité sur la période d'étude. Ici encore l'intensité de la diminution est très variable. **Pour le Pin sylvestre la diminution est quasiment nulle** (-1.1%). La diminution de productivité n'est donc pas significative pour cette espèce. **Pour le Pin d'Alep, la tendance moyenne indique une diminution de -4.9%** et l'analyse des fluctuations interannuelles indique une très forte diminution entre 2000 et 2005. L'intervalle de confiance bootstrap inclut le cas d'une tendance positive. La diminution n'est donc pas significative non plus pour cette espèce. **Le Chêne pubescent est la seule espèce qui présente une diminution franche de productivité significative sur la période d'étude** (-17.3% soit environ -0.05 m²/ha/an) et cette diminution semble avoir été continue.

La productivité a augmenté de manière significative pour quatre espèces (Épicéa, Sapin, Hêtre et Chêne sessile), trois espèces (Chêne pédonculé, Pin sylvestre et Pin d'Alep) n'ont pas connu d'évolution tendancielle significative, et seul le Chêne pubescent a connu une diminution significative de sa productivité entre 1982 et 2005.

3.2.2 Effets non linéaires de la date

L'ajustement d'effets non linéaires de la date (polynômes du deuxième et du troisième degré) a permis d'analyser plus finement les variations de la productivité sur la période d'étude, et de mettre en évidence des phénomènes de d'accélération, de saturation ou même d'inversion de la tendance au cours de la période. Nous allons présenter l'apport des ces tendances non linéaires espèce par espèce.

Pour le **Chêne pubescent** l'introduction d'un effet quadratique de la date indique que le niveau de productivité est resté stable jusqu'à l'année médiane 1990, et que la diminution de productivité s'est accélérée entre 1995 et 2005 (**Fig 4.13**). L'introduction d'un effet date du troisième degré confirme cette observation et montre **une forte chute de productivité entre les années médianes 2000 et 2005** (**Fig 4.14**).

Alors que la tendance linéaire n'était pas significative pour le **Chêne pédonculé** selon l'intervalle de confiance bootstrap (**Fig 4.12**), l'introduction d'un effet quadratique de la date met en évidence une phase de légère augmentation entre les années médianes 1980 et 1995, suivie d'une phase de diminution sur la fin de la période (**Fig 4.13**). L'introduction d'une tendance du troisième degré permet de préciser que **l'augmentation de productivité s'est produite entre les années médianes 1980 et 1987, et a été suivie par une très légère diminution jusqu'à l'année médiane 2000 pour remonter légèrement entre 2000 et 2005 (Fig 4.14).**

Pour le **Chêne sessile** l'introduction d'un effet quadratique de la date n'apporte pas d'information supplémentaire par rapport à la tendance linéaire, sinon que l'on observe un très léger ralentissement de l'augmentation de productivité en fin de période (**Fig 4.13**). En revanche l'introduction d'un effet cubique de la date révèle une **forte augmentation de la productivité entre les années médianes 1985 et 1997, suivie par une diminution importante du même ordre de grandeur dans les années 2000 (Fig 4.14)**.

Pour le **Hêtre,** l'effet quadratique de la date met en évidence que l'augmentation de productivité a eu lieu en début de période entre les années médianes 1977 et 1995, et a été suivie d'une phase de diminution jusqu'en 2005 (**Fig 4.13**). L'introduction d'un effet date du troisième degré n'apporte pas d'information qualitative supplémentaire mais amplifie la chute de productivité en fin de période (Fig 4.14).

Pour le **Sapin**, l'effet quadratique de la date met également en évidence que **l'augmentation de productivité est survenue entre les années médianes 1976 et 1995 et que le niveau de productivité est resté stable entre les années médianes 1995 et 2005 (Fig 4.13)**. De même que pour le Hêtre, l'effet date du troisième degré n'apporte pas d'information supplémentaire sinon une très légère tendance à la diminution entre 2000 et 2005 (**Fig 4.14**).

L'introduction d'un effet quadratique de la date pour l'**Épicéa** indique que **l'augmentation de productivité a commencé autour de l'année médiane 1990 et a accéléré jusqu'en 2005 pour atteindre un niveau d'environ +40% d'augmentation (Fig 4.13).** L'introduction d'un effet cubique de la date n'apporte pas d'information supplémentaire.

Alors que la tendance linéaire n'était pas significative pour le **Pin sylvestre (Fig 4.12)**, la tendance quadratique indique une légère diminution de productivité entre les années médianes 1995 et 2005. L'introduction d'un effet date du troisième degré semble indiquer que cette espèce a connu une phase d'augmentation de productivité suivie d'une diminution à la période récente (**Fig 4.14**). Cependant **l'absence de points sur deux portions de la période et la largeur de l'intervalle de confiance ne permettent pas de caractériser ces fluctuations de manière fiable.**

Pour le **Pin d'Alep** l'introduction d'un effet quadratique de la date suggère une phase d'augmentation suivie d'une phase de forte diminution de la productivité à la période récente. **Cependant l'optimum de la courbe se situe dans une période dépourvue d'observations ce**

qui rend cette tendance très peu fiable (**Fig 4.13**). La formulation du troisième degré de la date indique une **augmentation de productivité entre les années médianes 1983 et 1995, suivie d'un effondrement dans les années 2000 (Fig 4.14)**.

Ainsi **la productivité de ces espèces a connu des fluctuations à l'échelle décennale, dont les tendances linéaires ne permettent pas de rendre compte**. Ces dernières sont probablement fortement atténuées par la diminution de productivité en fin de période pour un grand nombre d'espèces.

En comparant les tendances ajustées pour les 8 espèces (**Fig 4.15**), on constate une **augmentation de productivité assez généralisée entre les années médianes 1982 et 1995**, exception faite du chêne pubescent et du chêne pédonculé qui ont vu leur productivité légèrement diminuer sur cette période. **La plupart des espèces ont ensuite vu leur productivité diminuer jusqu'en 2005**, à l'exception de l'épicéa qui n'a pas connu de baisse de productivité, et du sapin dont la productivité est restée quasi stationnaire entre les années médianes 1995 et 2005.

La productivité du chêne pédonculé a atteint un maximum plus tôt que les autres espèces (année médiane 1990) et sa productivité a légèrement diminué par la suite. Le sapin et le hêtre présentent des tendances similaires, caractérisées par une augmentation de productivité du même ordre de grandeur entre les années médianes 1980 et 1995 (+15%), suivie d'un déclin après l'année médiane 2000, plus marqué pour le hêtre (-12.7%) que pour le Sapin (-3%). Les tendances du chêne sessile et du pin sylvestre sont également assez proches, avec une augmentation de productivité de 1982 à la fin des années 90, plus marquée chez le chêne sessile (+13.3%) que chez le pin sylvestre (+8.4%). Le déclin jusqu'à l'année médiane 2005 est d'ordre de grandeur similaire pour les deux espèces (-16%). Le pin d'Alep présente aussi une phase d'augmentation de la productivité jusqu'à l'année médiane 1995 (+19.1%) suivie d'un fort déclin (-43.8%). **Seul le chêne pubescent semble avoir décliné tout au long de la période d'étude** (-21.7%). **La productivité de l'épicéa à l'inverse n'a cessé d'augmenter depuis l'année médiane 1982 (+40.5%), et c'est la seule espèce qui ne présente pas de baisse de productivité dans les années 2000.**

On peut ainsi classer les espèces en 4 catégories :

- augmentation continue : Épicéa

- augmentation puis déclin : Chêne sessile, Hêtre, Pin sylvestre, Pin d'Alep

- augmentation puis stagnation : Chêne pédonculé, Sapin

- diminution continue : Chêne pubescent.

Quelle que soit la forme générale de la tendance, toutes les espèces ont connu un déclin de productivité plus ou moins marqué dans les années 2000, à l'exception de l'Épicéa.

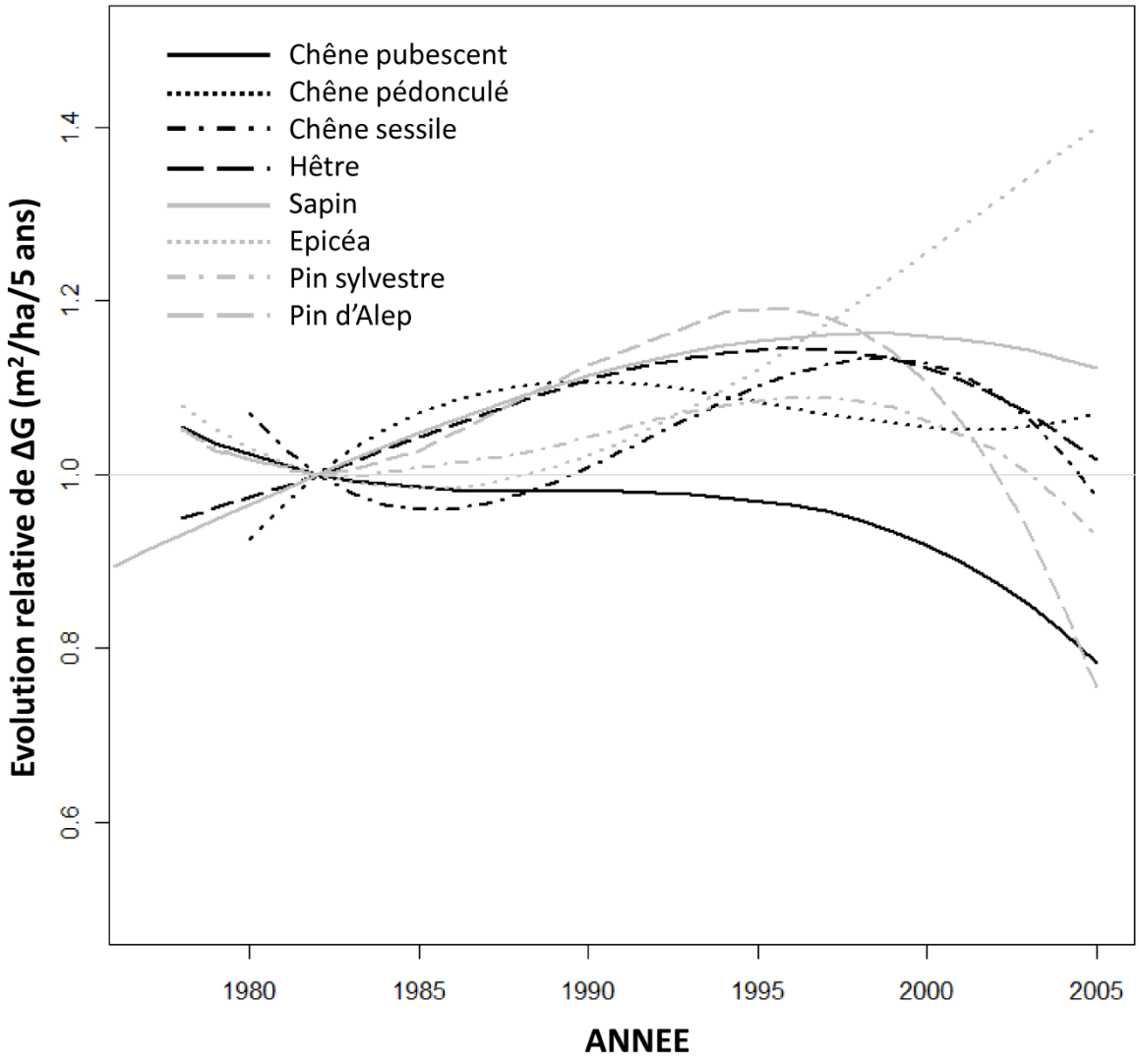


Figure 4.15 : Comparaison des changements de productivité observés pour les 8 espèces par rapport à l'année de référence 1982. *Nous avons représenté les tendances du troisième degré (Eq. 4.5) moyennées sur les 500 estimations bootstrap.*

3.2.3 Variations interannuelles de la productivité

Dans le but d'identifier de possibles fluctuations communes à toutes les espèces, nous avons superposé les fluctuations interannuelles (résidus partiels du modèle liés à la date moyennés pour chaque année, Eq. 4.8) de toutes les espèces (**Fig 4.16**).

Il est d'abord frappant de remarquer que les fluctuations sont rarement synchrones entre les espèces. Cependant, un examen attentif permet de révéler quelques motifs communs à plusieurs espèces. Par exemple, toutes les espèces à l'exception de l'épicéa et du chêne pubescent ont connu une chute de productivité entre les années médianes 1995 et 1997, suivie d'une augmentation entre les années médianes 1997 et 1999. Cette chute brutale explique pourquoi l'année médiane 1995 constitue une période charnière dans les tendances du troisième degré décrites plus haut.

Par ailleurs toutes les espèces ont connu une chute importante de productivité entre les années médianes 2002 et 2004-2005. Ce graphique permet néanmoins de tempérer les observations faites sur les tendances, dans la mesure où **la productivité présente une augmentation en année médiane 2005 pour 5 espèces (chênes pubescent et pédonculé, hêtre, sapin et pin sylvestre), après avoir chuté. On peut donc imaginer que la productivité pourrait retrouver un niveau plus élevé après une période difficile comme sur la période 1995-2000. Les tendances ajustées ne sont donc en aucun cas extrapolables aux années suivantes.**

3.3 Interprétation environnementale des changements de productivité

3.3.1 Hypothèses a priori sur les causes des variations observées

Avant de procéder à l'analyse des facteurs pouvant avoir eu un rôle dans les variations historiques de la productivité mises en évidence, nous proposons de confronter ces variations au déterminisme environnemental de la productivité des différentes espèces établie dans le chapitre III. Nous avancerons des hypothèses quant aux causes possibles des variations constatées sur la base de la réponse des espèces aux différents facteurs de l'environnement. Nous avons repris le **tableau 3.7** du chapitre III (section 4.3.6) que nous avons complété avec les tendances ajustées pour chaque espèce et une interprétation possible de ces tendances basée sur l'autécologie des espèces (**Tab 4.5**).

Il ressort que pour la plupart des espèces, on peut émettre l'hypothèse d'une stimulation de la productivité par le réchauffement des températures et par une fertilisation azotée due aux dépôts atmosphériques. En revanche les diminutions de productivité peuvent souvent être rattachées aux effets négatifs du stress hydrique.

La section suivante vise à analyser le rôle de l'évolution des facteurs climatiques dans les variations observées. Les résultats de cette approche seront confrontés aux hypothèses proposées ici (**Tab 4.5**) en discussion.

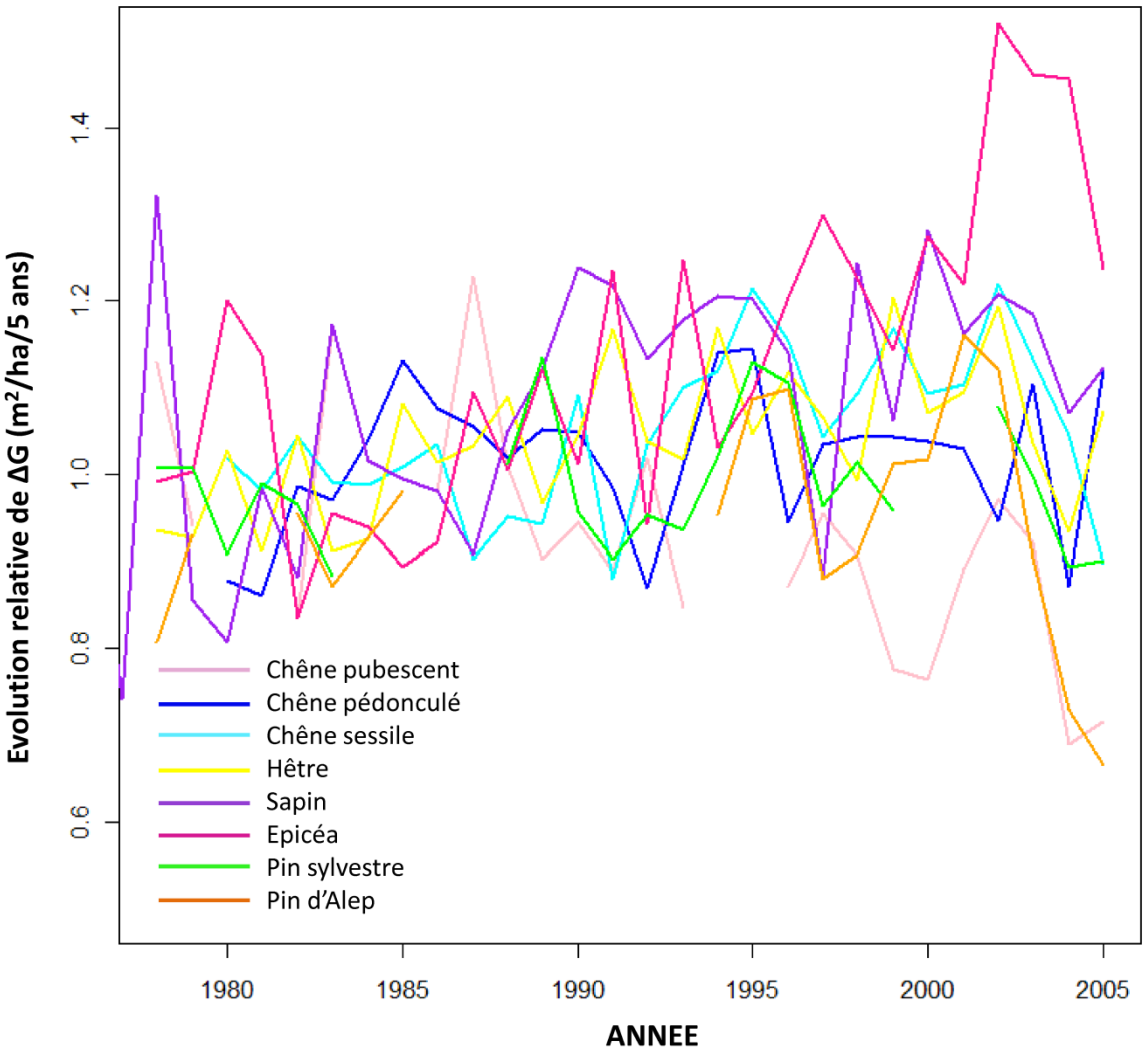


Figure 4.16 : Comparaison des fluctuations interannuelles de la productivité des 8 espèces. *Les fluctuations correspondent aux moyennes des résidus partiels liés à l'effet de la date (Eq. 4.8) sur les 500 échantillons bootstrap.*

	Facteurs	Variables sélectionnées		Interprétation		Variations de la productivité	Hypothèses sur les causes potentielles des variations de productivité
Sapin	Energétique	**rad10-4**	↓	**Pas d'interprétation**	?		Les températures printanières ont un effet positif sur la productivité du sapin, et un réchauffement pourrait être responsable de l'augmentation de productivité observée, à condition que l'apport en eau soit suffisant. Le ralentissement en fin de période pourrait être dû à un stress hydrique.
		rad5-8	↑				
		Tx5	↑	**Besoin de chaleur au moment du débourrement, avance la saison de végétation et favorise la reprise de croissance (P6 et P7)**			
		Tn3	↑				
	Hydrique	BH5	↓	Corrélation négative avec la température ? Effet de la nébulosité ?	?		
		RUM, RU10,5	↑	Affinité pour les sols profonds et bien approvisionnés en eau			
		DH7	↑	Craint le stress hydrique estival (P8 et P9)			
	Trophique	-		-			
Epicéa	Energétique	rad11-2	↓	Pas d'interprétation	?		Les températures de printemps et d'été ayant un effet positif sur la productivité, un réchauffement pourrait être responsable de la forte augmentation observée, à condition que la disponibilité en eau soit suffisante. L'effet négatif du C/N suggère qu'une fertilitsation par les dépôts azotés atmosphériques pourrait également être impliquée dans l'augmentation observée.
		Tn6, Tx6	↑	Limitation thermique en contexte de montagne			
		Tn3-4	↑	Besoin de chaleur au moment du débourrement, avance la saison de végétation et favorise la reprise de croissance (P6 et P7)			
	Hydrique	**RUM,RU8,10,5**	↑	**Affinité pour les sols profonds et bien approvisionnés en eau**			
		BH9,5,6	↓	Corrélation négative avec la température ? Effet de la nébulosité ?	?		
	Trophique	C/N	↓	Affinité pour les sols riches en azote			
Hêtre	Energétique	**rad10-3**	↓	**Pas d'interprétation**	?		L'augmentation observée peut être due à l'augmentation des températures printanières ayant un effet favorable sur la productivité du hêtre, même si on s'attendrait plutôt à une diminution de productivité en cas de réchauffement du fait du fort effet négatif des températures hivernales. L'effet négatif du C/N suggère également la possibilité d'une fertilisation par les dépôts azotés atmosphériques. Le déclin observé en fin de période pourrait être lié à l'effet négatif d'une augmentation du déficit hydrique estival (sécheresses).
		Tx10-2	↓	**Besoin de froid hivernal (P5)**			
		Tx4	↑	Besoin de chaleur au moment du débourrement, avance la saison de végétation et favorise la reprise de croissance (P6 et P7) + sensibiltié aux gelées tardives			
	Hydrique	BH4	↓	Corrélation négative avec la température ? Effet de la nébulosité ?	?		
		RUM	↑	Affinité pour les sols profonds et bien approvisionnés en eau			
		RU6	↑	Craint le stress hydrique estival (P8 et P9)			
	Trophique	C/N	↓	Affinité pour les sols riches en azote			
Chêne Ped.	Energétique	rad4, rad9	↓	lien avec la phénologie foliaire ? Dormance ?	?		La productivité du chêne pédonculé est principalement déterminée par la réserve en eau, les températures ayant des effets opposés entre février et avril. L'augmentation de productivité en début de période pourrait être liée à un réchauffement ou à des conditions hydriques favorables. L'hypothèse d'un fertilisation azotée est également envisageable.
		Tx4	↑	Besoin de chaleur au moment du débourrement, avance la saison de végétation et favorise la reprise de croissance (P6 et P7)			
		Tx2	↓	Effet sur la dormance ?	?		
	Hydrique	**RUM, RU5**	↑	**Affinité pour les sols profonds et bien approvisionnés en eau**			
	Trophique	C/N	↓	affinité pour les sols riches en azote			
Chêne sessile	Energétique	rad11-12, rad3	↓	lien avec la phénologie foliaire ? Dormance ?	?		Pour cette espèce très sensible aux conditions trophiques, on pourrait envisager l'effet positif d'une fertilisation par les dépôts azotés atmosphériques pour expliquer l'augmentation de productivité en début de période. Par ailleurs un réchauffement en début et en fin de saison de végétation et pendant l'hiver pourrait aussi avoir stimulé la productivité. Le déclin observé en fin de période pourrait être lié à un stress hydrique estival.
		Tx9	↓	rôle sur le jaunissement et la sénescence des feuilles (P2)			
		Tn8	↑	Favorise la mise en réserve de photosynthétats carbonés (P1)			
		Tn12	↕	Sensibilité à l'embolie hivernale (vaisseaux à ZIP; P3)			
		Tn5	↑	Besoin de chaleur au moment du débourrement, avance la saison de végétation et favorise la reprise de croissance (P6 et P7)			
	Hydrique	BH4-6, BH8	↓	sensible à l'excès d'eau au printemps et en fin de saison ?	?		
		BH7	↑	Sensibilité au stress hydrique estival (P8 et P9)			
		BH2-3	↑	Bon approvisionnement en eau en hiver favorise la reprise de croissance et la remobilisation des réserves carbonées			
		RUM	↑	Affinité pour les sols profonds et bien approvisionnés en eau			
		DH8	↓	Pas d'interprétation	?		
	Trophique	**C/N, pH, S/T**	↓	**Affinité pour les sols riches en azote, et plutôt acides**			

	Facteurs	Variables sélectionnées		Interprétation		Variations de la productivité	Hypothèses sur les causes potentielles des variations de productivité
Ch. Pubescent	Energétique	Tn11-3	↷	Sensibilité à l'embolie hivernale (P3) mais besoin de froid (P5)	✓		Cette espèce étant très sensible à l'approvisionnement en eau et au stress hydrique estival, la diminution de productivité observée pourrait être due à l'augmentation du stress hydrique estival résultant du réchauffement des températures.
		Tx6	↓	Craint la sécheresse estivale (P8 et P9)	✓		
	Hydrique	**RUM,RU10**	↑	**Affinité pour les sols profonds et bien approvisionnés en eau**	✓		
		RU5-7	↑	Craint la sécheresse estivale (P8 et P9)	✓		
		DH6	↑				
	Trophique	-		-			
Pin d'Alep	Energétique	**Tx2-3, Tn3**	↑	**Besoin de chaleur au moment du débourrement, avance la saison de végétation et favorise la reprise de croissance (P6 et P7)**	✓		Pour cette espèce thermophile, le réchauffement hivernal pourrait être responsable de l'augmentation de productivité observée dans les années 2000. L'hypothèse d'une fertilisation azotée par les dépôts atmosphériques est également envisageable du fait de son affinité pour les sols riches en azote. La forte chute en fin de période pourrait être liée à un stress hydrique malgré sa résistance à la sécheresse car le pin d'Alep répond positivement à l'apport d'eau en hiver.
		Tn12	↑	intolérance au froid hivernal, photosynthèse hivernale ?	✓		
		Tx4	↓	Craint la sécheresse au printemps ?	?		
	Hydrique	BH1	↑	Bon approvisionnement en eau en hiver favorise la reprise de croissance et la remobilisation des réserves carbonées	✓		
		RU10	↑	Reprise de la croissance radiale en automne si bonne disponibilité en eau	✓		
	Trophique	C/N, pH	↓	Affinité pour les sols riches en azote et plutôt acides			
Pin sylvestre	Energétique	rad11-4	↓	Pas d'interprétation	?		Un réchauffement pourrait être à l'origine de l'augmentation de productivité constatée en début de période si l'approvisionnement en eau est suffisant. Cependant cette espèce est sensible au stress hydrique estival, qui pourrait avoir augmenté avec le réchauffent et induit la chute de productivité observée en fin de période. L'hypothèse d'un fertilisdation par les dépôts azotés est également envisageable.
		rad5, rad8	↑	Allongement de la saison de végétation ?	?		
		Tn10-2	↷	**sensibilité à l'embolie hivernale (P3) ? photosynthèse hivernale (P4) ?**	?		
		Tx6, Tn6	↓	Craint la sécheresse estivale (P8 et P9)	✓		
	Hydrique	**BH2-1**	↑	**Bon approvisionnement en eau en hiver favorise la reprise de croissance et la remobilisation des réserves carbonées**	✓		
		RU8	↑	prolongement de la saison de végétation, préparation des bourgeons pour l'année suivante	✓		
	Trophique	pH, S/T, C/N	↓	affinité pour les sols acides et riches en azote			

Tableau 4.5 : Hypothèses sur le déterminisme environnemental des changements observés basées sur les connaissances de l'autécologie des espèces dégagées du chapitre III.

3.3.2 Confrontation des projections dans le temps des modèles de régression PLS aux changements de productivité observés

Nous avons confronté les projections dans le temps des modèles de régression PLS aux fluctuations historiques de la productivité issues des modèles de productivité avec effet date (**Fig 4.17**). **De manière générale, les évolutions observées dans les deux approches sont assez cohérentes, et les variations historiques de la productivité sont assez bien reconstituées par l'évolution temporelle des facteurs environnementaux (climat).** La qualité des reconstitutions est cependant inégale : alors que les chronologies du Pin d'Alep sont parfaitement superposées, celles du hêtre ne sont pas très en accord. Une analyse plus détaillée révèle des points de désaccord pour certaines espèces. On observe que certains pics de productivité ne concordent pas entre les deux approches, en particulier pour le Sapin (1993) et l'Épicéa (1991,1993, 1997). Par ailleurs, on constate parfois un décalage d'un an pour certaines parties des chronologies (Pin sylvestre, Hêtre).

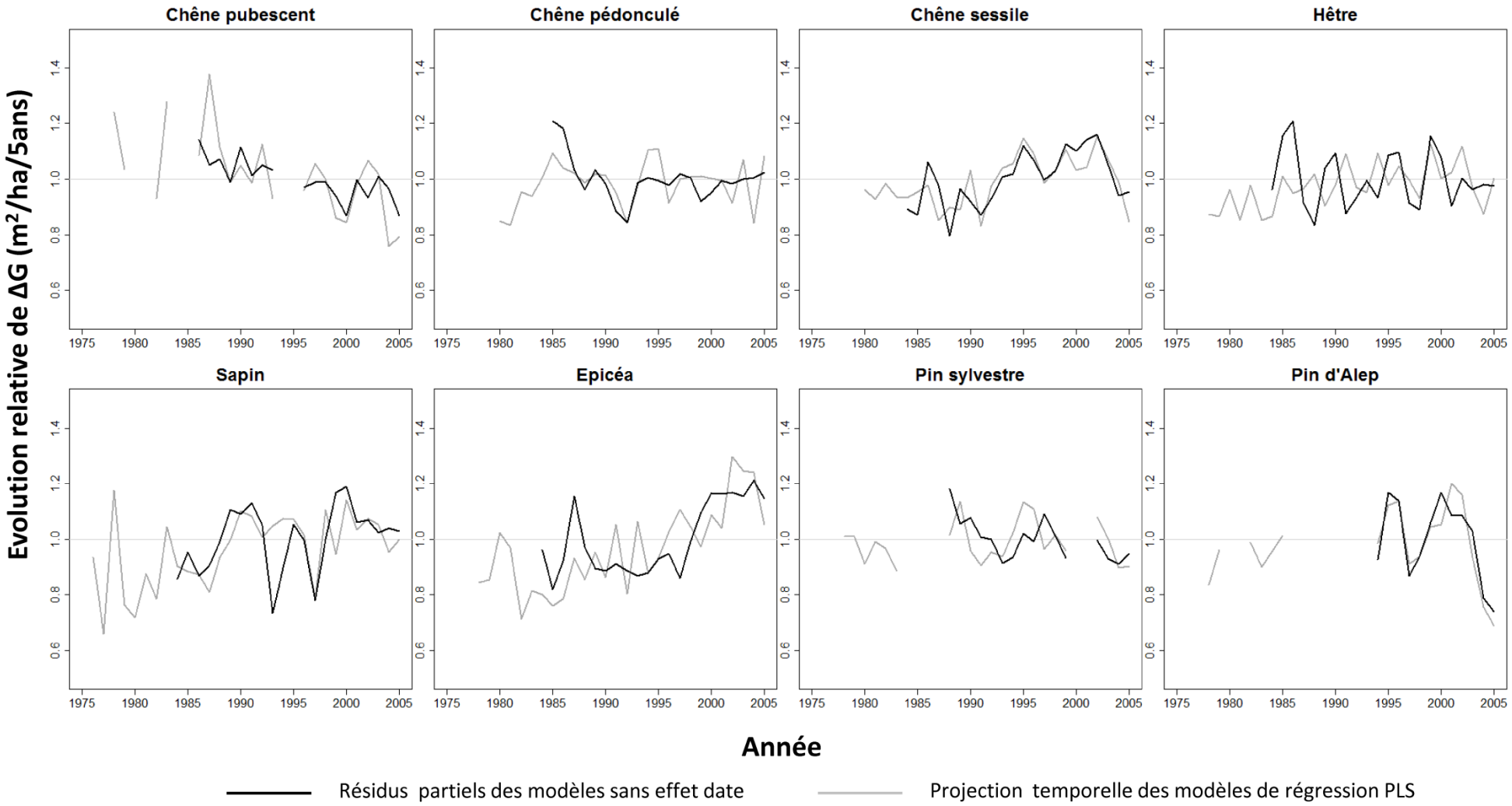


Figure 4.17 : Comparaison entre les moyennes annuelles des résidus partiels des modèles sans effet date (Eq 4.8, gris) et les moyennes annuelles des projections temporelles des modèles de régression PLS *ajustés dans le chapitre III (noir) sur les 500 séries d'échantillons bootstrap. Les deux chronologies sont standardisées de manière à ce que leur valeur moyenne soit 1.*

3.3.3 Facteurs climatiques impliqués dans les changements de productivité

Nous avons analysé l'évolution des facteurs climatiques sélectionnés pour chaque espèce dans le chapitre III (**Tab 3.5**) en fonction du temps (**Tab 4.6**).

Variable	Evolution (1982-2005)	Adj.R^2 (%)	Variable	Evolution (1982-2005)	Adj.R^2 (%)
Chêne pubescent			***Epicéa***		
Tn11-3	+ 0.27°C	0	**RU8**	+ 26mm *	32.9
DH6	- 73.8mm	67.5	**BH9**	+ 2.31mm	0
Tx6	+ 3.87°C	58.1	**BH5-6**	- 77mm	32.8
BH4	+ 9.5mm	0	**Tn6**	+ 1.6°C	43.2
DH9	+ 12mm	0	**Tn3-4**	+ 1.1°C	22.5
BH1	- 28.3mm	12.8	**Tx6**	+ 3.25°C	56.7
Chêne pédonculé			***Sapin***		
Tx4	+ 1.4°C	21.5	**Tx5**	+ 3.1°C	53.7
Tx2	+ 1.4°C	10.4	**DH7**	- 23mm	26.1
			Tn3	+ 1.2°C	13
Chêne sessile			**BH5**	- 37.9mm	38.1
Tx9	0	0			
Tn12	+ 0.55°C	6.9	***Pin Sylvestre***		
BH4-6	- 81.9mm	50.2	**BH1-2**	- 35.8mm	1.1
BH7	+ 10.6mm	3.9	**Tn10-2**	+ 0.8°C	12.6
Tn8	+ 1.5°C	56.7	**Tx6**	+ 3.9°C	55.4
DH8	+ 8.32mm	13.3	**Tn6**	+ 1.4°C	40.1
Tn5	+ 1.5°C	45.7	**RU8**	+ 5.0mm	39.7
Hêtre			***Pin d'Alep***		
Tx10-2	+ 1.24°C	15.1	**Tx23**	+ 1.9°C	41.7
BH4-5	- 33.7mm	2	**BH1**	0	0
Tx4	+ 2.4°C	47.6	**Tx4**	+ 1.4°C	59.6
BH11	+ 29.5mm	37.2	**Tn12**	+ 1.8°C	11.2
RU6-7	-21.9mm *	14.5	**RU10**	0 *	0

Tableau 4.6 : Evolution temporelle des facteurs sélectionnés pour chaque espèce dans le chapitre III, pour lesquels on dispose de données historiques. *La valeur des changements a été estimée par régression linéaire entre les valeurs annuelles des facteurs moyennées sur les 500 échantillons bootstrap et la date (Eq. 4.11). Les R^2 de cette régression sont reportés pour chaque espèce. * Les valeurs d'évolution des RU suivies d'un astérisque correspondent à des périodes plus restreintes : 1985-2005 pour le Hêtre et l'Épicéa, 1990-2005 pour le Pin d'Alep.*

De manière générale, les températures ont augmenté sur la période d'étude, et toutes les espèces sont concernées par ces augmentations. Cependant les températures maximales ont plus augmenté que les températures minimales, et parmi les températures maximales celles des mois de mai-juin ont augmenté de manière très importante sur la période d'étude (>+3°C). **Concernant les facteurs hydriques, on observe un assèchement important au printemps et/ou en été pour plusieurs espèces** (Chêne pubescent, Épicéa, Sapin, Chêne sessile, Hêtre)..
Les évolutions reportées dans le **tableau 4.6** indiquent quels facteurs sont susceptibles d'avoir joué un rôle dans les évolutions de productivité constatées pour les différentes espèces. Les résultats des régressions linéaires (Eq. 4.12) entre les variations annuelles de l'accroissement en surface terrière (moyennes sur les 500 échantillons bootstrap) et les variations temporelles des facteurs (sur les mêmes échantillons bootstrap) sont reportées dans le **tableau 4.7**.

	Variable	Coefficient	Erreur standard	Proba. critique		R^2	Erreur standard résiduelle
Epicéa	**Intercept**	-0.577	0.323	0.086			
	Tx6	0.084	0.016	$1.53.10^{-5}$	***	50.1	0.1252
Chêne pubescent	**Intercept**	2.0242	0.334	$6.27.10^{-6}$	***		
	Tx6	-0.045	0.014	0.0035	**	32.1	0.1119
Chêne sessile	**Intercept**	-0.130	0.281	0.648			
	Tn8	0.092	0.022	$3.21.10^{-4}$	***	39.9	0.0716
Hêtre	**Intercept**	0.651	0.140	$8.42.10^{-5}$	***		
	Tx10-2	0.047	0.017	0.0096	**	20.2	0.075
Sapin	**Intercept**	1.170	0.042	<2e-16	***		
	BH5	-0.003	0.001	0.012	*	17.6	0.1353
Pin d'Alep	**Intercept**	-0.114	0.495	-0.23			
	Tx2-3	0.076	0.035	2.165	.	22.1	0.1265

Tableau 4.7 : Résumé des régressions linéaires entre les fluctuations de la productivité (résidus partiels liés à l'effet date, Eq 4.8) et des facteurs expliquant au mieux ces fluctuations (Eq. 4.10). *Seules sont reportées les relations significatives.*

Nous n'avons pas pu introduire plus d'un facteur dans les modèles pour les différentes espèces.

Pour le Chêne pédonculé et le Pin sylvestre, aucun facteur environnemental n'expliquait de manière significative l'évolution de la productivité.

Pour l'Épicéa nous avons trouvé un effet positif des températures de juin sur l'évolution temporelle de la productivité (R^2=50%). Ainsi la forte augmentation des températures de juin (+3.25°C entre 1982 et 2005) pourrait avoir fortement contribué, parmi les facteurs climatiques, à l'augmentation de productivité de cette espèce.

Pour le Chêne pubescent, ce sont également les températures maximales de juin qui expliquent le mieux l'évolution de la productivité mais dans un sens négatif (R^2=32.1%). La forte augmentation de températures de juin (+3.9°C) pourrait avoir provoqué la diminution de productivité observée pour le Chêne pubescent. Cet effet négatif est probablement dû au stress hydrique engendré par les fortes températures. En effet l'augmentation du déficit hydrique du mois de juin explique presque aussi bien cette diminution de productivité (R^2=30%).

Concernant le chêne sessile, c'est l'augmentation des températures minimales d'août (+1.5°C) qui explique le mieux (R^2=39.9%) les fluctuations de la productivité.

Dans le cas du Hêtre, ce sont les températures maximales hivernales qui expliquent le mieux l'évolution de la productivité (R^2=20.2%). Ces températures ont augmenté de 1.2°C sur la période étudiée, et leur effet positif suggèrent qu'elles ont contribué à l'augmentation de productivité constatée pour le hêtre en début de période.

Pour le Sapin, la seule variable qui explique significativement l'évolution de la productivité (R^2=17.6%) est le bilan hydrique de mai qui a diminué de 37.9 mm. Son effet négatif indique que sa diminution a contribué à l'augmentation de la productivité du sapin constatée.

Enfin concernant le Pin d'Alep l'augmentation des températures maximales de février mars explique le mieux l'évolution de la productivité (R^2=22.1%), et l'augmentation de ces températures (+1.9°C) a eu un effet positif sur la productivité du pin d'Alep.

Nous avons représenté sur la **figure 4.18** l'effet des facteurs prédits par les modèles pour chaque espèce. On observe que pour toutes les espèces un seul facteur reconstitue la tendance presque aussi bien que les prédictions des modèles de régression PLS complets (**Fig 4.17**).

4 DISCUSSION

Le premier objectif de ce chapitre était d'évaluer les changements de productivité survenus pour les différentes espèces sur la période couverte par les données IFN. Nous avons développé des modèles de productivité dépendant de la densité des peuplements, du stade de développement et de la fertilité, contrôlée par les facteurs identifiés comme prépondérants pour chaque espèce dans le chapitre III. Après avoir développé une méthode de ré-échantillonnage pour s'affranchir du déséquilibre espace-date inhérent aux données IFN (Ancienne méthode), nous avons évalué les tendances historiques de productivité, en utilisant différentes formalisations de l'effet date.

Le deuxième objectif était d'étudier les causes climatiques possibles de ces changements de productivité. Nous avons d'abord testé la part des changements de l'environnement dans les tendances observées en projetant dans le temps les modèles environnementaux de productivité élaborés dans le chapitre III. Nous avons ensuite cherché à interpréter ces changements par l'évolution des facteurs climatiques.

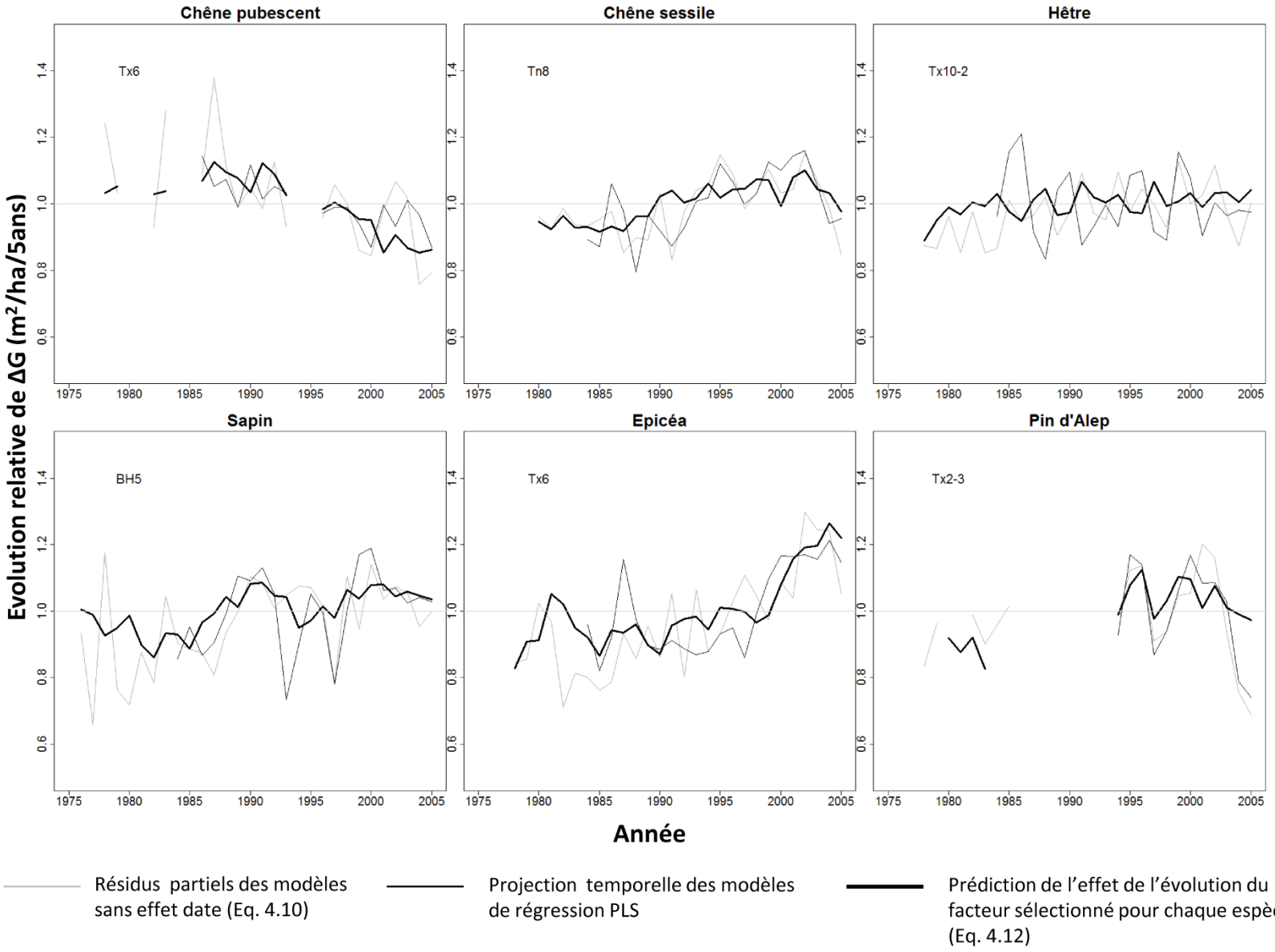


Figure 4.18 : Comparaison des fluctuations interannuelles de la productivité (résidus partiels liés à l'effet date, Eq 4.10), de la projection dans le temps des modèles de régression PLS, et de l'effet du facteur climatique le plus corrélé à l'évolution de la productivité de chaque espèce (Tab 4.7), ajusté par régression linéaire (Eq 4.12).

4.1 Modèles de productivité

4.1.1 Qualité d'ajustement des modèles

Les modèles de productivité élaborés dans cette partie expliquent entre 42 et 51% de la variabilité des accroissements en surface terrière (**Tab 4.2**), ce qui est très satisfaisant compte tenu des nombreuses sources d'incertitude liées à la nature des données IFN et aux facteurs non pris en compte. Parmi ces sources de variabilité, on peut citer la résolution des mesures de terrain, les effets de bordure liés aux dispositifs de levers en placettes concentriques, l'incertitude dans la localisation des placettes, mais également les effets de différentiation génétique, l'histoire des peuplements et l'occurrence de maladies ou d'attaques par des pathogènes, qui ne sont pas contrôlables dans notre approche.

Elfving et Tegnhammar (1996) ont obtenu des R^2 de 47 et 49% pour le Pin sylvestre et l'Épicéa respectivement, dans leur modèle d'accroissement en surface terrière individuel à partir de données IFN. Dans Gschwantner (2006), les modèles d'accroissement en surface terrière individuels à partir des données de l'inventaire forestier national Autrichien présentent des R^2 ajustés variant de 22 à 60% selon les espèces. Solberg *et al.* (2009) ont développé des modèles comparables aux nôtres pour l'accroissement en volume des peuplements à partir d'une base de données de placettes permanentes à l'échelle européenne. La principale différence réside dans le contrôle de la fertilité par un indice de fertilité. Les espèces considérées dans leur étude sont le Hêtre, le Chêne sessile, l'Épicéa et le Pin sylvestre, et les R^2 varient de 18 à 40%. Dhôte et Hervé (2000) ont élaboré des modèles d'accroissement en surface terrière du peuplement à partir de données de placettes permanentes et ont atteint des R^2 d'environ 70%. Cette bonne qualité d'ajustement n'est pas surprenante car les sources d'erreur sont probablement plus faibles du fait d'une meilleure qualité des mesures, de la plus grande taille des placettes (0.5 à 2 ha) et du caractère local des ajustements (moins grande variabilité).

4.1.2 Cohérence des effets ajustés

Les effets ajustés pour les variables dendrométriques et les variables environnementales sont cohérents.

L'effet logarithmique positif du RDI est cohérent avec les résultats de Dhôte et Hervé (2000) et décrit bien l'augmentation de productivité des peuplements avec le niveau de densité (Introduction **Fig 3**). Alors que les effets ajustés sur le logarithme de l'accroissement présentent une saturation pour les RDI élevés, cette saturation n'est pas visible sur les accroissements bruts, et on n'observe pas de baisse de productivité pour les densités les plus élevées (Pretzsch, 2009). L'effet du stade de développement, représenté par la hauteur dominante, est toujours négatif et correspond bien à la baisse de productivité observée avec l'âge des peuplements (Introduction **Fig 2**).

4.1.3 Pertinence des facteurs environnementaux considérés

Une des originalités de notre approche est le contrôle de la fertilité par des facteurs environnementaux, identifiés pour leur influence significative sur la productivité des différentes espèces. En effet dans la plupart des modèles de productivité rencontrés dans la littérature, la fertilité est contrôlée soit par un indice de fertilité (Solberg *et al.*, 2009) soit par un ensemble de facteurs topographiques, climatiques et édaphiques, choisis a priori (Wykoff, 1990; Elfving et Tegnhammar, 1996; Gschwantner, 2006; Charru *et al.*, 2010). Nous avons mentionné les défauts relatifs à l'indice de fertilité du point de vue de sa représentativité de la fertilité d'un site (Introduction section 3.3.2.2). Par ailleurs, l'indice de fertilité ne permet pas d'apprécier quels facteurs sont en jeu dans le contrôle de la productivité et de connaître leurs effets propres (Chapitre II, Charru *et al*, 2010). Dans les travaux où l'effet du site est contrôlé par des facteurs environnementaux, le choix des facteurs introduits n'est pas toujours judicieux. Par exemple, les variables topographiques (coordonnées géographiques, altitude, exposition), sont souvent utilisées car elles ont un fort pouvoir explicatif des modèles, mais elles peuvent refléter à la fois des effets thermiques, hydriques et nutritionnels, sans permettre de détailler leurs effets respectifs. Par ailleurs, les variables climatiques utilisées sont souvent moyennes à l'échelle de l'année ou de la saison de végétation (Solberg *et al.*, 2009; Charru *et al.*, 2010), ce qui ne permet pas de prendre en compte des effets climatiques saisonniers souvent plus appropriés.

Notre approche tire parti de l'étude autécologique réalisée dans le chapitre III visant à sélectionner les facteurs les plus déterminants pour la productivité des différentes espèces. Elle garantit que nous n'avons pas oublié de facteur important, et que nous avons bien pris en compte les plus influents, en termes de descripteur et de saison.

Les variables environnementales les plus significatives sélectionnées par régression PLS sont toujours significatives dans les modèles de productivité. Cependant nous avons pris soin de ne pas introduire simultanément les variables qui présentaient de fortes corrélations. **Les variables finalement retenues dans les modèles de productivité figurent toujours parmi les plus significatives des variables qui avaient été retenues dans l'approche autécologique (Chapitre III, Tab 3.5) ce qui confirme l'adéquation de cette méthode pour sélectionner les variables importantes**. Cependant nous avons observé que les bilans hydriques ne sont jamais retenus dans les modèles de productivité malgré leur significativité souvent importante dans l'approche de régression PLS (chêne sessile, épicéa, pin d'Alep). Ces variables sont en effet très souvent fortement corrélées aux radiations ou aux températures préalablement introduites (**Tab 4.1**).

Nous avons identifié des interactions significatives entre les variables environnementales retenues dans les modèles de productivité, ce qui confirme l'intérêt de généraliser l'étude de ces interactions dans l'approche autécologique (chapitre III, section 4.1.3.3).

4.1.4 Importance relative de RDI, H_0 et des facteurs environnementaux

Nous avons montré que l'effet de la densité était prépondérant pour 6 espèces sur 8 par rapport aux effets du stade de développement et de l'environnement. Le fait que la productivité du Chêne pubescent et du Pin d'Alep soit plus fortement déterminée par le niveau de densité est probablement en lien avec le faible niveau médian de densité de ces deux espèces (0.66 et 0.55 pour le Chêne pubescent et le Pin d'Alep, respectivement) par rapport aux autres espèces (entre 0.70 et 0.77) dans nos échantillons (Chapitre I **Tab 1.6**). Ces espèces méditerranéennes semblent donc moins capitalisées, ce qui pourrait entraîner une réponse plus forte au RDI.

Il est également intéressant de noter que les trois seules espèces pour lesquelles la part du RDI est inférieure à 50% dans l'explication de la productivité sont le Hêtre, le Sapin et l'Épicéa. D'une part ces espèces sont parmi les plus capitalisées dans notre échantillon (Chapitre I, **Tab 1.6**) se qui peut expliquer une plus faible réponse au RDI. D'autre part ce sont les variables environnementales qui expliquent la plus large part de variance pour le Hêtre et l'Épicéa. Ces deux espèces couvrent de très larges gammes d'altitude par rapport aux autres espèces, et les gradients thermiques et hydriques sont également plus importants que pour les autres espèces (Chapitre I **Fig 1.5**). Ceci pourrait expliquer pourquoi ces espèces sont plus sensibles à l'environnement qu'à la densité.

4.2 Procédure de ré-échantillonnage

Nous avons ré-échantillonné les placettes pour s'affranchir du déséquilibre espace-date inhérent aux données IFN (Ancienne méthode). La principale difficulté tenait au nombre de facteurs à considérer simultanément et à l'étroitesse des gradients environnementaux échantillonnés certaines années (départements "extrêmes" ou homogènes au plan environnemental). Les résultats obtenus sont satisfaisants car nous avons pu réduire la variabilité interannuelle du niveau des facteurs ayant une forte influence sur la productivité, et atténuer leurs tendances locales (**Fig 4.3** et **annexe 4**).

Cette homogénéisation des conditions environnementales s'est faite au prix d'une restriction des échantillons. En effet le faible nombre de points disponibles pour les premières années de la période (1977 à 1980) du fait de l'absence de coordonnées géographiques (Chapitre I **Tab 1.9**) a conduit à l'élimination de ces années, pour lesquelles il était impossible de rééquilibrer la distribution des facteurs. De même certaines années trop particulières ont dues être écartées des échantillons. Pour le Pin sylvestre et le Pin d'Alep, un grand nombre d'années ont du être écartées, ce qui compromet l'évaluation des tendances pour ces deux espèces.

Nous avons basé notre ré-échantillonnage sur des groupes de deux ans, afin d'augmenter les gammes des facteurs échantillonnés et faciliter l'homogénéisation des distributions par rapport à la période de référence. Si les distributions des facteurs sur ces périodes de deux ans ont pu être rééquilibrées de manière satisfaisante, il reste à l'échelle interannuelle une assez forte variabilité. En effet dans les cas où une période de deux ans regroupait des années différant très fortement au plan d'un facteur, le ré-échantillonnage a eu pour effet de sélectionner des points extrêmes dans chaque

année, permettant d'équilibrer la distribution sur deux ans, mais en maintenant la différence entre les deux années, ce qui peut brouiller les signaux climatiques historiques.

Notre méthode est donc satisfaisante pour l'estimation des tendances sur l'ensemble de la période car les conditions écologiques sont bien équilibrées à cette échelle, mais ne permet pas d'interpréter finement les variations interannuelles de la productivité qui peuvent encore être dues à un déséquilibre espace-date.

4.3 Variations historiques de la productivité à l'échelle nationale

4.3.1 Tendances linéaires

Le constat d'une augmentation de productivité entre 1980 et 2005 pour un grand nombre d'espèces rejoint les observations trouvées dans la littérature pour les forêts européennes au cours du XXe siècle (Spiecker *et al.*, 1996b). Cependant certaines espèces n'ont pas connu de forts changements de productivité sur cette période (Chêne pédonculé, Pin sylvestre, Pin d'Alep), et le chêne pubescent a vu sa productivité diminuer de manière continue. **Le constat n'est donc pas généralisable à toutes les espèces.**

La faiblesse des tendances reportées pour le Pin d'Alep et le pin sylvestre pourrait être liée au faible nombre d'années retenues lors du ré-échantillonnage pour ces deux espèces. Il en résulte des périodes dépourvues d'observations dans les chronologies, qui pourraient influencer l'ajustement des tendances.

L'intensité des tendances moyennes varie assez fortement d'une espèce à l'autre, allant de -17,3% (Chêne pubescent) à +31% (Épicéa). Rapportés au niveau d'accroissement moyen sur la période 1980-1985, ces pourcentages correspondent à des changements de l'ordre de -0.05 m²/ha/an à +0.24 m²/ha/an respectivement sur la période d'étude.

4.3.2 Fluctuations à moyen et court terme de la productivité

Pour affiner la description des changements de productivité sur notre période d'étude, nous avons testé des effets historiques non linéaires. Ces tendances polynomiales du deuxième et du troisième degré ont permis de mettre en évidence des fluctuations à l'échelle décennale, décrivant la plupart du temps une augmentation suivie d'un déclin à la période récente.

Pour toutes les espèces à l'exception de l'épicéa et du chêne pédonculé, la période définie par les années médianes 1995-2000 (soit 1992 – 2003) constitue une charnière, à partir de laquelle l'augmentation de productivité a stagné (sapin) ou diminué (hêtre, chêne sessile, pin d'Alep, pin sylvestre), ou la diminution de productivité s'est accentuée (chêne pubescent**). L'étude des fluctuations interannuelles de la productivité a confirmé une forte chute de productivité entre les années médianes 1995 et 1997 pour la plupart des espèces, suivie d'une remontée**

entre 1997 et 1999. L'année 1996 a été caractérisée par un épisode de sécheresse en France (Lebourgeois *et al.*, 2004) ce qui pourrait expliquer cette chute de productivité.

Les années 2000 ont également été défavorables pour la majorité des espèces étudiées. Les fluctuations interannuelles indiquent qu'une forte chute de productivité commune à toutes les espèces s'est produite entre les années médianes 2002 et 2005, que leur productivité ait augmenté avant ou non. **Ceci est très vraisemblablement lié à l'épisode de sécheresse exceptionnelle qui a eu lieu en 2003, et qui a très fortement affecté les forêts européennes (Ciais *et al.*, 2005; Granier *et al.*, 2007).** De nombreuses études ont reporté un fort déclin de la croissance lié à cet évènement pour un grand nombre d'espèces (Bréda et Badeau, 2008). Alors que ces travaux reposaient sur des sites ponctuels, **nos résultats confirment que la productivité a chuté à l'échelle de la ressource en France pour un grand nombre d'espèces.**

Les fluctuations interannuelles ne sont pas souvent en phase entre les différentes espèces. Ce manque de concordance est probablement lié au caractère pluriannuel des accroissements : la date millésime de chaque accroissement correspond à la date médiane des accroissements. **Les niveaux "annuels" de productivité reflètent donc les conditions environnementales moyennes sur 5 années courantes**. Par ailleurs un autre artefact méthodologique limite l'interprétation de ces fluctuations : il reste de fortes variations interannuelles des conditions environnementales malgré le ré-échantillonnage (section 4.2, **annexe 3**) et il est difficile de séparer les fluctuations dues à l'échantillonnage de placettes dans des conditions différentes de la réponse des arbres à des évènements particuliers.

Le manque de synchronisme des fluctuations entre les espèces peut aussi s'interpréter sur la base de considérations biologiques. En effet les évènements extrêmes n'affectent pas toutes les espèces de la même manière en fonction de leur sensibilité à la sécheresse où à la température (Bréda et Badeau, 2008). Ces auteurs citent des travaux de Schweingruber qui a reporté que l'épicéa, le sapin et le hêtre répondent aux années extrêmes de manière différente, et que seuls de rares évènements induisent une réponse concertée entre les espèces. Par ailleurs, les évènements extrêmes peuvent avoir une influence retardée dans le temps, et les conséquences peuvent se manifester pendant plusieurs années (Bréda et Badeau, 2008). Il est donc difficile dans notre cas d'attribuer un niveau d'accroissement à une année et à un évènement particulier.

L'observation de deux périodes de chute de productivité, commune à un grand nombre d'espèces (1995-1997 et 2002-2005), est cependant tout à fait remarquable. La concordance de ces évènements avec des épisodes de sécheresse marqués, souligne l'intérêt de l'étude de ces fluctuations.

4.3.3 Confrontation à la bibliographie

Nous avons confronté nos résultats aux estimations des changements de productivité trouvées dans la bibliographie pour nos 8 espèces (**Tab 4.8**). Cependant la majorité des études couvrent le

XXe siècle, et peu d'entre elles s'étendent au delà des années 1990. La période couverte par nos données représente donc l'extrémité des chronologies trouvées dans la littérature, ce qui complique la comparaison. Lorsque cela était possible, nous avons estimé les valeurs des changements sur la période récente (1980-2005) dans les études disponibles, par analyse graphique ou par calcul quand les équations des tendances étaient données.

La tendance négative reportée pour le **Chêne pubescent** est cohérente avec celle trouvée par Rathgeber *et al.,* (1999) dans la même région sur la période de 20 ans précédant la nôtre. En effet si la tendance était positive sur le XXe siècle, ces auteurs avaient mis en évidence un léger déclin en fin de période.

Pour le **Chêne pédonculé** d'autres travaux avaient rapporté une augmentation de productivité en France (Pignard, 2000). Cependant la tendance linéaire observée dans notre étude est d'une intensité beaucoup plus faible, probablement du fait du ralentissement observé sur la fin de notre période d'étude, non prise en compte dans les travaux précédents.

Il en va de même pour le **Chêne sessile** pour lequel la plupart des travaux ont rapporté une forte tendance positive entre 1980 et 2000 en France (Bontemps *et al.*, 2011). Le déclin observé dans notre étude sur la période 2000-2005 est probablement responsable de l'atténuation de la tendance, conduisant à l'estimation d'un changement moyen plus faible entre 1980 et 2005.

Pour le **Hêtre** nous avons trouvé une tendance positive alors que la plupart des travaux répertoriés décrivent une diminution de croissance entre 1980 et 2000 (**Tab 4.8**). Il est remarquable de constater que les travaux où le déclin est le plus prononcé sont tous localisés en marge Sud de l'espèce en Espagne (Jump *et al.*, 2006; Penuelas *et al.*, 2008) et en Italie (Piovesan *et al.*, 2008). Le déclin que nous avons observé à la période récente pourrait être un précurseur d'un déclin plus prononcé, déjà mis en évidence dans des contextes plus limitants pour cette espèce.

L'augmentation de productivité que nous avons observée pour le **Sapin** est en accord avec les travaux recensés en Allemagne (Elling *et al.*, 2009), en France (Pignard, 2000) et en Autriche (Gschwantner, 2006), bien que ceux-ci ne s'étendent pas au-delà de l'année 2000.

Pour **l'Épicéa** les tendances reportées dans la littérature sont très variables en fonction de la zone étudiée : en Europe centrale (Kahle *et al.*, 2008b; Mellert *et al.*, 2008) et en Suède (Elfving et Tegnhammar, 1996) les travaux s'accordent sur une augmentation de croissance entre 1980 et 2000. En Norvège en revanche la croissance radiale a diminué en particulier dans les zones de forts dépôts azotés atmosphériques (Nellemann et Thomsen, 2001). En Autriche certains auteurs on trouvé une diminution de croissance (Gschwantner, 2006) alors que d'autres ont trouvé une légère augmentation (Hasenauer *et al.*, 1999). Nos résultats sont en accord avec ceux de Pignard (2000) qui a observé une augmentation de productivité en France.

Pour le **Pin sylvestre** il est remarquable de constater que les travaux réalisés dans les pays Nordiques (Elfving et Tegnhammar, 1996) ont reporté une tendance positive, de même qu'en

	Auteur, année	Pays	Région	Position ds l'aire de distribution	Changement XXe s.		Changement Période récente							Indicateur de croissance	Méthode de mise en évidence
					Période	Change-ment	Période	Change-ment	1980-1985	1985-1990	1990-1995	1995-2000	2000-2005		
Chêne Pub.	**Notre étude**	**France**		**Marge Nord**			**1980-2005**	**-17.3%**	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**∆G peupl**	**Modèle (IFN)**
	Rathgeber et al 1999	France	Sud-Est	Marge Nord	1880-1980	+100%	1960-1980	-4.2%						∆g ind	Dendrochronologie
Chêne Péd.	**Notre étude**	**France**		**Ouest**			**1980-2005**	**+3.9%**	+	+	-	-	0	**∆G peupl**	**Modèle (IFN)**
	Becker et al 1994	France	Lorraine	Centrale	1850-1987	+55%								∆r ind	Dendrochronologie
	Pignard 2000	France		Centrale			1974-1996	+16%	+	+				∆G peupl	Comparaison (IFN) correction âge
Chêne sessile	**Notre étude**	**France**		**Ouest**			**1980-2005**	**+10.8%**	**-**	**+**	**+**	**+**	**-**	**∆G peupl**	**Modèle (IFN)**
	Dhôte et Hervé 2000	France	Nord	Ouest	1930-1990	+25 à 50%	1980-1990	~+7%	+	+				∆G peupl	modèle
	Berges et al 2000	France	Nord	Ouest	1811-1980	+66%								∆r ind	Dendrochronologie
	Becker et al 1994	France	Lorraine	Centrale	1850-1987	+90%								∆r ind	Dendrochronologie
			Nord-Est	Centrale		+110%	1980-2000	+60%	+	+	+	+			
	Bontemps et al 2011	France	Nord-Ouest	Ouest	1900-2000	+10%	1980-2000	+80%	+	+	+	+		ΔH_0 peupl	Comp jeunes/vieux
			Centre	Ouest		+70%	1980-2000	+30%	+	+	+	+			
	Pignard 2000	France		Ouest			1974-1996	+16%	+	+				∆G peupl	Comparaison (IFN) correction âge
Hêtre	**Notre étude**	**France**		**Marge Ouest**			**1980-2005**	**+10.8%**	**+**	**+**	**+**	**-**	**-**	**∆G peupl**	**Modèle (IFN)**
	Dittmar et al 2003	Europe	Basse altitude	Centrale	1890-1995	+	1980-1995	-	-	-				∆r ind	Dendrochronologie
			Haute altitude		1890-1995	-	1980-1995	-							
	Jump et al 2006	Espagne	Catalogne	MargeSud			1980-2003	~-45%	-	-	-	-	-	∆g ind	Dendrochronologie
	Piovesan et al 2005	Italie	Apennins (1000m)	Marge Sud			1980-1995	~-17%	-	-	-			∆g ind	Dendrochronologie
			Apennins (1700m)				1980-2000	~-24%	-	-	-	-			
	Bontemps et al 2009	France	Nord-Est	Centrale	1900-2000	+50%	1980-2000	~-7%	0	-	-	-		ΔH_0 peupl	Analyse de tige
	Bontemps et al 2011	France	Nord-Ouest	Marge Ouest	1900-2000	10%	1980-2000	-10%	-	-	-	+		ΔH_0 peupl	Analyse de tige
	Picard 1995	France	Vosges	Centrale	1850-1990	+90%								∆r ind	Dendrochronologie
			Catalogne (plaine)	Sud			1980-2002	~-35%	-	-	-	-	-		
	Penuelas et al 2008	Espagne	Catalogne (altitude)	Sud			1980-2002	~0%	0	0	0	0	0	∆g ind	Dendrochronologie
			Catalogne (CFA)	Sud			1980-2002	~0%	0	0	0	0	0		
	Kahle et al 2008	Europe	Centrale	Marge Nord			1960-2000	+25%						ΔH_0	Comp jeunes/vieux
	Gschwantner 2006	Autriche		Centrale			1984-2000	-20%		-	-	0		∆g ind	Modèle (IFN)
								-8%		-	-	+		ΔH_0	
	Pignard 2000	France		Marge Ouest			1974-1996	+18%	+	+				∆G peupl	Comparaison (IFN) correction âge
Sapin	**Notre étude**	**France**		**Marge Ouest**			**1980-2005**	**+21.6%**	**+**	**+**	**+**	**0**	**-**	**∆G peupl**	**Modèle (IFN)**
	Elling et al 2009	Allemagne	Sud	Centrale		-	1980-1990	+	+	+	+	0	0	∆r ind	Dendrochronologie
	Becker 1987	France	Vosges	Marge Ouest	1850-1986	+160%								∆r ind	Dendrochronologie
	Gschwantner 2006	Autriche		Centrale			1984-2000	+20%		+	+	+		∆g ind	Modèle (IFN)
								0%		0	0	0		ΔH_0	
	Pignard 2000	France		Marge Ouest			1974-1996	+26%	+	+	+			∆G peupl	Comparaison (IFN) correction âge

Tableau 4.8 : Synthèse bibliographique des tendances reportées pour nos 8 espèces en Europe et confrontation avec les tendances obtenues dans notre étude.

	Auteur, annee	Pays	Région	Position ds l'aire de distribution	Changement XXe s.		Chgmt Période récente							Indicateur de croissance	Méthode de mise en évidence
					Période	Change-ment	Période	Change-ment	1980-1985	1985-1990	1990-1995	1995-2000	2000-2005		
Epicéa	**Notre étude**	**France**		**Marge Ouest**			**1980-2005**	**+31%**	**-**	**+**	**+**	**+**	**+**	**∆G peupl**	**Modèle (IFN)**
	Hasenauer et al 1999	Autriche		Centrale			1980-1990	+8%	+	+				∆r ind	Dendrochronologie
	Becker et al 1995	France	Vosges	Marge Ouest	1865-1988	+130%								∆r ind	Dendrochronologie
	Kahle et al 2008	Europe	Centrale	Centrale			1960-2000	+23%						ΔH_0	comp jeunes/vieux
	Elfving et Tegnhammar 1996	Suède		Nord	1953-1992	+27% +34%	1980-1992	~+15%	+ +	- -				∆h ind ∆g ind	Modele (IFN)
	Nelleman et Thomsen 2001	Norvège	Dépôts N faibles	Nord	1945-1995	?	1980-1995	0%	0	0	0			∆r ind	Comparaison de cycles (IFN)
			Dépôts N moyens		1945-1995	?	1980-1995	~-27%	0	-	-				
			Dépôts N élevés		1945-1995	?	1980-1995	~-40%	-	-	-				
	Mellert et al 2008	Europe centrale	Allemagne Finlande	Centrale/Nord	1950-2000	+ +/-	1980-2000	+ -						ΔH_0 peupl	Comp table de production
	Gschwantner 2006	Autriche		Centrale			1984-2000	-10% +5%		0 -	- 0	+ +		∆g ind ∆H0	Modèle (IFN)
	Kiviste 1999	Estonie		Centrale	1950s-1990	+1.6m								IF	Comparaison de cycles (IFN)
	Pignard 2000	France		Marge Ouest			1974-1996	+22%	+	+	+			∆G peupl	Comparaison (IFN) correction âge
Pin sylvestre	**Notre étude**	**France**		**Sud-Ouest**			**1980-2005**	**-1.10%**	**0**	**+**	**+**	**-**	**-**	**∆G peupl**	**Modèle (IFN)**
	Vila et al 2008	France	Ste Baume (380-660m) Ste Baume (690-960m)	Marge Sud	1900-2000	+ -								∆r ind	Dendrochronologie
	Martinez-Vilalta et al 200	Espagne	Catalogne	Marge Sud	1900-1998	+84%	1975-1998	~-16%	-	+	-			∆g ind	Modèle
	Kahle et al 2008	Europe	Centrale	Centrale			1960-2000	+25%						ΔH_0	Comp jeunes/vieux
	Elfving et Tegnhammar 1996	Suède		Centrale	1953-1992	+20% +34%	1980-1992	~+11%	+ +	+ -				∆h ind ∆g ind	Modèle (IFN)
	Mellert et al 2008	Europe centrale	Allemagne Finlande	Centrale	1950-2000	+ +/-	1980-2000	+ +/-						ΔH_0 peupl	Comp table de production
	Kiviste 1999	Estonia		Centrale	1950s-1990	+2.1m								IF	Comparaison de cycles (IFN)
	Gschwantner 2006	Autriche		Centrale			1984-2000	-8% +5%		0 0	- -	+ +		∆g ind ∆H0	Modèle (IFN)
	Pignard 2000	France		Sud-Ouest			1974-1996	+13%	+	+	+			∆G peupl	Comparaison (IFN) correction âge
Pin d'Alep	**Notre étude**	**France**		**Marge Nord**			**1980-2005**	**-4.90%**	**+**	**+**	**+**	**-**	**-**	**∆G peupl**	**Modèle (IFN)**
	Vila et al 2008	France	Ste Baume	Marge Nord	1900-2000	+								∆r ind	Dendrochronologie
	Sarris et al 2011	Grèce		Marge Nord	1920-2000	-								∆r ind	Dendrochronologie
	Vennetier et Hervé 1998	France	Sud Est	Marge Nord	20° siècle	+3-4m	1980-1997	-14%	-	+	+			∆h ind	Comp IF

Tableau 4.8 (suite) : Synthèse bibliographique des tendances reportées pour nos 8 espèces en Europe et confrontation avec les tendances obtenues dans notre

Europe centrale (Kahle *et al.*, 2008b) alors que les travaux concernant la marge Sud de distribution de cette espèce font état d'un déclin récent de la croissance (Martinez-Vilalta *et al.*, 2008; Vila *et al.*, 2008). Pour le **Pin d'Alep** les résultats sont également contrastés selon les études.

Il peut donc y avoir de fortes divergences entre les changements de croissance reportés du fait de l'hétérogénéité des zones géographiques échantillonnées, du manque de synchronisme entre les périodes couvertes et de la variabilité des indicateurs et des méthodes utilisés. Nous avons en particulier confrontés nos résultats à ceux de Pignard (2000) qui concernent les données de l'IFN et un indicateur de productivité similaire. **Bien que les approches soient différentes (simple comparaison entre inventaires. avec correction de l'effet âge chez Pignard (2000), approche de modélisation dans notre étude) les changements observés sont du même signe et d'une intensité comparable, sauf dans le cas du Pin sylvestre.**

Nous avons également tenté de comparer les fluctuations de la productivité de manière qualitative par période de 5 ans mais le manque de résultats couvrant la période 1980-2005 ne permet pas de dresser de conclusions intéressantes quand au synchronisme des évolutions constatées pour une espèce donnée (**Tab. 4.8**).

Cet exercice a cependant le mérite de faire ressortir un phénomène intéressant : alors que les tendances sur le XXe siècle étaient majoritairement positives pour toutes les espèces, on observe à la période récente plus de tendances négatives, en particulier pour les espèces en marge de leur distribution (Chêne pubescent dans Rathgeber *et al*, 1999; Hêtre dans Dittmar *et al*, 2003, Bontemps *et al* 2009, Martinez-Vilalta *et al* 2008).

Nos résultats mettant également en évidence des baisses de productivité à la période récente pour de nombreuses espèces, **ils pourraient être le signe d'une transition dans les variations de productivité à large échelle, déjà observée dans les contextes les plus contraignants** (ex Méditerrannée), si des événements de nature exceptionnelle sont amenés à se reproduire.

4.4 Interprétation environnementale des changements de productivité

4.4.1 Part de l'environnement dans les changements observés

Nous avons vu que les variations historiques de la productivité étaient bien reconstituées par les prédictions basées sur l'évolution temporelle des facteurs environnementaux (modèles de régression PLS). Nos résultats suggèrent donc que **les évolutions constatées sont au moins en partie liées aux changements climatiques**, seules variables réellement issues de chronologies historiques.

La qualité de reconstitution est cependant variable selon les espèces (R^2 de 0 à 79%). Ainsi pour certaines espèces les variations des facteurs environnementaux semblent avoir eu un effet prépondérant dans les changements de productivité observés, alors que dans d'autres cas il se pourrait que d'autres causes non prises en compte dans nos modèles aient eu une influence. **Ces**

autres causes pourraient être des facteurs environnementaux non pris en compte (augmentation des dépôts azotés, du taux de CO_2, du rayonnement, interactions entre facteurs, voir section 4.4.3) ou des causes non environnementales que nous n'avons pas pu prendre en compte dans notre étude (changement des régimes sylvicoles, reboisements massifs, changements de matériel génétique) ou à des problèmes méthodologiques.

4.4.2 Facteurs climatiques en jeu dans les changements de productivité observés

Nous avons identifié pour 6 espèces un facteur dont l'évolution dans le temps semble avoir eu un rôle majeur dans les changements de productivité constatés.

La productivité du Chêne pubescent semble avoir diminué du fait de la forte augmentation des températures estivales, et de l'augmentation du stress hydrique. **L'augmentation de ces températures estivales semble cependant avoir eu un effet positif sur la productivité de l'Épicéa**. **Un même phénomène a donc une influence contrastée selon les espèces,** ce qui peut s'expliquer par les différents contextes environnementaux occupés par ces deux espèces. En effet en milieu méditerranéen l'eau est particulièrement limitante en été, et nous avons vu que le Chêne pubescent était particulièrement limité par la réserve utile et le déficit hydrique estival (Chapitre III). Dans ce contexte une augmentation des températures estivales peut avoir un effet négatif sur la productivité. A l'inverse nous avons vu que l'Épicéa était limité par la température, du fait de sa présence dans des contextes de montagne plutôt frais (Chapitre III, section 4.1.1.1). L'eau n'étant pas limitante dans ces contextes, une augmentation des températures estivales a pu avoir un effet très bénéfique sur sa croissance. Ces résultats sont très cohérents avec les hypothèses que nous avions faites au préalable au vu de la sensibilité de ces espèces à la température estivale (**Tab 4.5**). Pour l'Épicéa cependant, on pourrait s'attendre à un effet supplémentaire d'une fertilisation par les dépôts azotés atmosphériques (**Tab 4.5**) que nous n'avons pas pu tester (mais voir le chapitre V où nous avons identifié un effet possible de la disponibilité en azote).

Pour le Chêne sessile, l'augmentation des températures minimales du mois d'août expliquait bien l'augmentation de productivité constatée. On peut interpréter cela comme un effet bénéfique d'un allongement de la saison de végétation, ce qui est cohérent avec l'hypothèse faite a priori pour cette espèce (**Tab 4.5**). Le Chêne sessile est en effet sensible aux conditions climatiques de fin de saison qui influent sur la mise en réserves de carbone pour la reprise de croissance l'année suivante (Lebourgeois *et al* 2004, chapitre III section 4.1.1.3). Cependant la première cause potentielle attendue pour cette espèce était plutôt l'effet possible d'une fertilisation par l'azote, que nous n'avons pas pu tester. Par ailleurs nous avions évoqué la possibilité d'un déclin récent lié à l'augmentation du stress hydrique en fin de saison de végétation, mais la diminution des températures du mois d'août semble expliquer en partie ce déclin.

Les résultats trouvés **pour le Hêtre** sont pour le moins surprenants. En effet **cette espèce semble avoir été positivement affectée par la légère augmentation des températures**

maximales hivernales, alors que nous avions mis en évidence un fort effet négatif de ce facteur dans l'approche autécologique (**Tab 4.5**). On se serait plutôt attendu à l'effet favorable d'un réchauffement printanier ou d'une fertilisation par les dépôts azotés pour expliquer l'augmentation observée en début de période, et à un effet négatif de l'augmentation du stress hydrique pour expliquer le déclin en fin de période (**Tab 4.5**). **Ces résultats contradictoires soulignent les limites d'une approche corrélative partielle, en particulier si des facteurs différents sont en jeu dans les périodes d'augmentation et de déclin de la productivité.**

La productivité du Pin d'Alep semble avoir augmenté du fait de l'augmentation des températures de février-mars, auxquelles cette espèce est sensible, ce qui est conforme à l'hypothèse que nous avions émise (**Tab 4.5**). L'augmentation de ces températures a pu avoir pour effet un allongement de la saison de végétation. Cependant l'évolution des températures n'explique que partiellement la forte chute de productivité observée en fin de période, qui pourrait être due à un fort stress hydrique (**Tab 4.5**). Les dépôts azotés atmosphériques pourraient avoir participé aux changements observés (**Tab 4.5**) mais nous n'avons pas pu tester cette hypothèse.

Le Sapin est la seule espèce pour laquelle un facteur autre que thermique semble avoir joué un rôle prépondérant dans l'évolution de sa productivité, mais son effet est surprenant. En effet, nous avons trouvé que la diminution du bilan hydrique climatique de mai a eu un effet positif sur sa croissance. Le pouvoir explicatif de cette variable est cependant relativement faible (R^2=17.6%). Un effet négatif de la disponibilité en eau au printemps étant peu probable du fait du besoin en eau important de cette espèce (**Tab 4.5**), nous avons pensé à une confusion de facteurs avec un effet thermique (contexte de montagne, corrélation négative entre températures et précipitations). Cependant les températures maximales de mai n'expliquaient pas significativement l'évolution de la productivité, contrairement à l'hypothèse que nous avions faite (**Tab 4.5**).

Pour le Chêne pédonculé et le Pin sylvestre, aucun des facteurs sélectionnés dans l'approche autécologique n'explique de manière significative les fluctuations de leur productivité. Ceci est cohérent avec la non significativité des tendances observées pour ces deux espèces (**Fig 4.12**). Ainsi ces deux espèces semblent être relativement plastiques et leur productivité n'a pas été affectée par l'évolution pourtant parfois importante des facteurs déterminant leur productivité (Tx6 a augmenté de 4°C pour le Pin sylvestre, Tx2 et Tx4 ont augmenté de 1.4°C pour le Chêne pédonculé, **Tab 4.6**). Cependant nous avons bien constaté des fluctuations de leur productivité (**Fig 4.14**) pouvant témoigner d'une réaction à de multiples facteurs de l'environnement que nous n'avons pas pris en compte par notre approche corrélative.

Ainsi l'augmentation des températures semble avoir eu un effet prépondérant dans les changements de productivité de plusieurs espèces. Cependant ses effets varient selon les espèces, tant dans leur saisonnalité que dans leur sens. Alors que les températures estivales sont en cause pour le Chêne pubescent et l'Épicéa, **leur augmentation semble avoir aggravé le déficit**

hydrique et affecté la productivité du Chêne pubescent, alors qu'il semble que l'Epicéa ait profité d'une levée de contrainte thermique. Dans le cas du Pin d'Alep et du Chêne pédonculé c'est l'allongement de saison de végétation qui semble avoir été favorable en début (Pin d'Alep) ou en fin (Chêne sessile) de saison. Cependant on ne peut pas exclure qu'un contrainte hydrique ait eu un rôle dans les chutes de productivité en fin de période pour ces deux espèces (sécheresse de 2003). **Pour le Hêtre ce sont les températures hivernales qui semblent être en cause,** même si leur effet semble contradictoire. **Il se pourrait également que l'augmentation du stress hydrique estival (Tab 4.6) ait contribué à la légère diminution de productivité en fin de période.** Enfin concernant le Sapin nous n'avons pas pu clairement interpréter l'augmentation de productivité observée, même si on s'attendrait à un effet conjoint de l'augmentation des températures de printemps (positif) et de l'augmentation du déficit hydrique estival (stagnation en fin de période) observés dans le **tableau 4.6**.

4.4.3 Autres causes potentielles

4.4.3.1 Causes environnementales potentielles non prises en compte

Les dépôts azotés ont été identifiés comme un déterminant majeur des changements de croissance observés en Europe au siècle dernier (Kahle *et al.*, 2008a). Nous ne disposions pas de chronologies de dépôts azotés sur les placettes IFN et n'avons pas pu tester cet effet (mais leur variation spatiale est connue et sera testée dans le chapitre V). Cependant, les données mesurées sur les postes ayant servi à calibrer les modèles de dépôts azotés EMEP (www.emep.int) indiquent que le niveau de dépôts azotés a diminué en France entre 1980et 1995, puis est resté relativement stable (**Fig 4.19**). Il est donc peu probable que les augmentations de productivité constatées soient liées à une fertilisation azotée. Par contre il se pourrait que ces dépôts aient eu un rôle indirect par des interactions avec d'autres facteurs comme le CO_2 (Huang *et al.*, 2007; Norby *et al.*, 2010) ou la température (Rustad *et al.*, 2001; Melillo *et al.*, 2011) que nous n'avons pas testés.

Le taux de CO_2 atmosphérique étant homogène dans l'espace, nous n'avons pas testé son effet dans les changements de productivité observés du fait de l'impossibilité de décorréler son effet des autres facteurs ayant augmenté au cours du temps. Ce facteur a très tôt été mis en cause dans les changements de productivité (Arovaara *et al.*, 1984; Lamarche *et al.*, 1984), mais de récents travaux ont remis en question son effet direct sur la croissance. En effet, alors que le CO_2 augmente la capacité photosynthétique des feuilles et semble avoir un effet positif sur la croissance de jeunes plants (Ellsworth *et al.*, 2011), aucun effet n'a été trouvé à long terme sur des arbres matures (Rasmussen *et al.*, 2002). Korner *et al.* (2005) ont mis en évidence une stimulation temporaire du ΔG pour certaines espèces, mais cet effet ne perdure pas à long terme. Si l'effet direct du CO_2 peut être remis en cause, ce facteur joue également un rôle indirect en augmentant l'efficience d'utilisation de l'eau, ce qui pourrait favoriser la croissance en cas de déficit hydrique dû au réchauffement (Albert *et al.*, 2011).

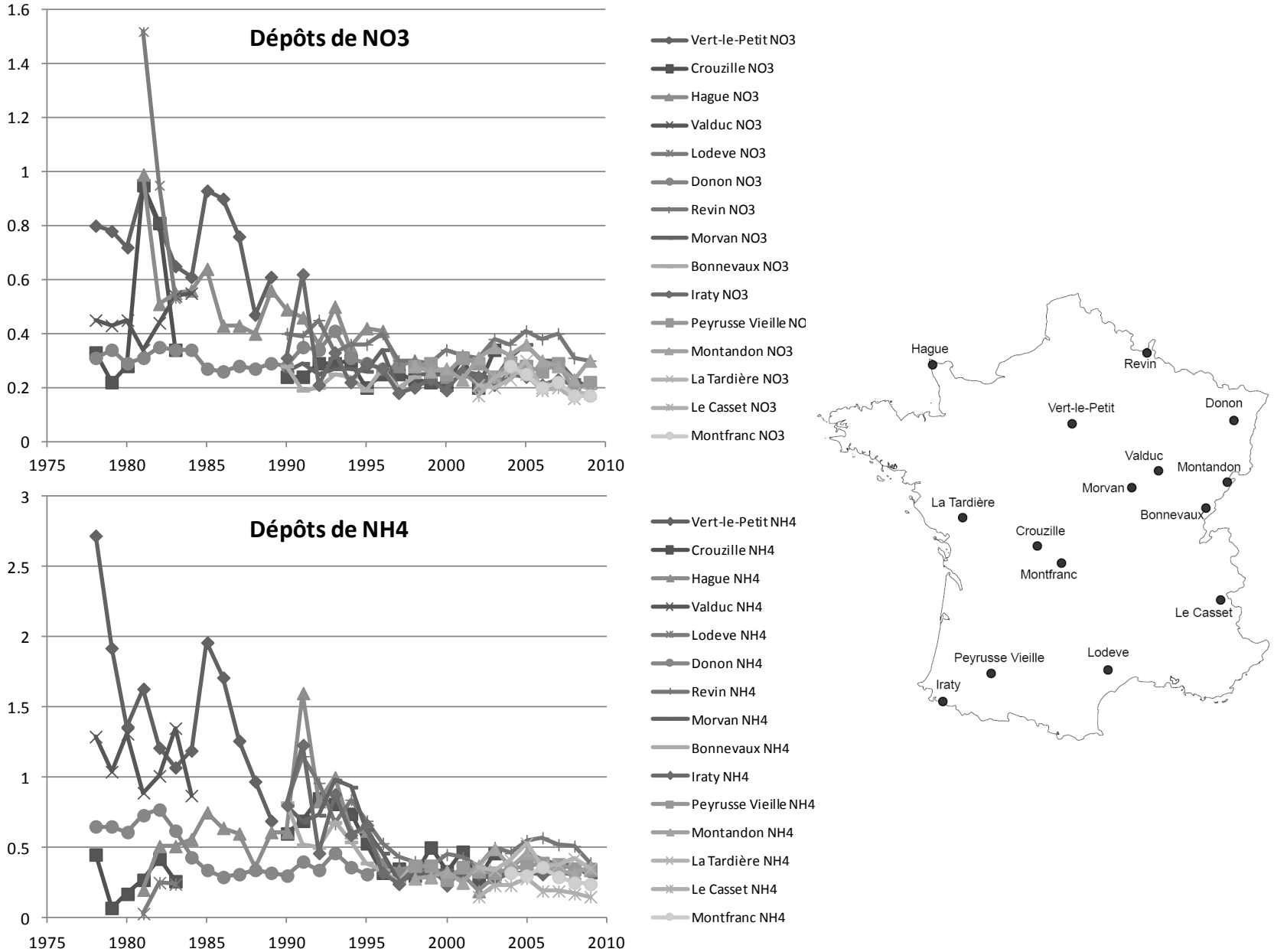


Figure 4.19 : Evolution temporelle des dépôts de NO_3 et de NH_4 mesurée sur les postes du réseau EMEP (www.emep.int) entre 1978 et 2008.

Cependant une étude récente a montré que si l'augmentation du taux de CO_2 avait bien amélioré l'efficience d'utilisation de l'eau, la croissance des arbres n'avait pas augmenté pour autant (Peñuelas *et al.*, 2011).

L'hypothèse d'une évolution du rayonnement est également envisageable. En effet la fraction diffuse des radiations solaires, qui augmente avec la nébulosité tant que celle-ci ne dépasse pas un certain seuil au delà duquel le rayonnement global diminue (Mercado *et al.*, 2009), a un effet positif sur la productivité (Roderick *et al.*, 2001). Cette fraction diffuse a fortement augmenté depuis 1940 du fait de variations de la nébulosité et de la teneur en aérosols (Mercado *et al.*, 2009) et pourrait avoir eu un rôle dans les changements de productivité observés (Roderick *et al.*, 2001). Nous n'avons pas pu tester cet effet car les radiations issues du modèle Hélios (Piedallu et Gégout, 2007) ne prennent en compte qu'une nébulosité moyenne statique.

4.5 Variabilité interspécifique des changements de productivité

Par rapport à l'hétérogénéité des résultats trouvés dans la littérature, notre étude permet de confirmer la variabilité interspécifique des changements de productivité à l'échelle de la ressource forestière, à partir de données et d'un indicateur de productivité identiques et d'une méthode commune pour les 8 espèces que nous avons considérées. Tant l'intensité des tendances que les fluctuations décennales varient d'une espèce à l'autre. Ces résultats suggèrent que les espèces ont des réponses contrastées aux changements environnementaux survenus en France au cours de la période d'étude. Nous avons pu mettre en évidence que différents facteurs sont en cause 1) dans le déterminisme environnemental de la productivité (Chapitre III), 2) dans les changements observés selon les espèces, ce qui peut expliquer cette variabilité interspécifique des tendances. En effet les espèces différent au plan de leur autécologie (Chapitre III) et l'évolution dans les temps d'un facteur donné n'a pas la même influence sur la productivité de toutes les espèces. Même si nous avons mis en évidence le rôle prépondérant des températures dans les changements observés, la saison concernée varie d'une espèce à l'autre traduisant des réponses à des phénomènes différents : allongement de la saison de végétation (Pin d'Alep et Chêne sessile), levée de contrainte pendant la saison de végétation (Épicéa) ou stress hydrique (Chêne pubescent). L'étude de l'autécologie des espèces permet donc bien d'interpréter les évolutions observées au regard des modifications environnementales survenues dans le passé.

4.6 Influence de l'échelle temporelle considérée

Nous avons mentionné le relativement faible recul temporel des données IFN comme une des causes possibles de leur faible utilisation pour évaluer des tendances de croissance (Spiecker, 1999a). En effet, par rapport aux travaux présentant des tendances de croissance à l'échelle du siècle, les changements observés dans cette thèse ne représentent que des variations à moyen terme. A cette échelle de temps, il est difficile de séparer des dérives de long terme des fluctuations ponctuelles liées à des évènements extrêmes (sécheresse, gel, pathogènes). Les tendances observées

peuvent en effet être fortement affectées par des évènements extrêmes, en particulier si ceux-ci ont eu lieu au début où à la fin de la période étudiée.

Notre période d'étude comprend des accroissements datant de la fin des années 70 à 2008. L'année 1976 a été caractérisée par un épisode de sécheresse, de même que l'année 2003. Ces deux évènements ont profondément affecté la croissance des arbres en France (Ciais *et al.*, 2005; Granier *et al.*, 2007). Les résultats présentés ici sont donc à interpréter avec prudence. En effet les augmentations de croissance en début de période pourraient être dues à une reprise de croissance après un épisode de sécheresse, et les chutes de croissance en fin de période sont probablement dues à la sécheresse de 2003. **La période d'étude est donc trop restreinte et trop particulière pour dresser des conclusions quand à l'évolution future de la productivité.**

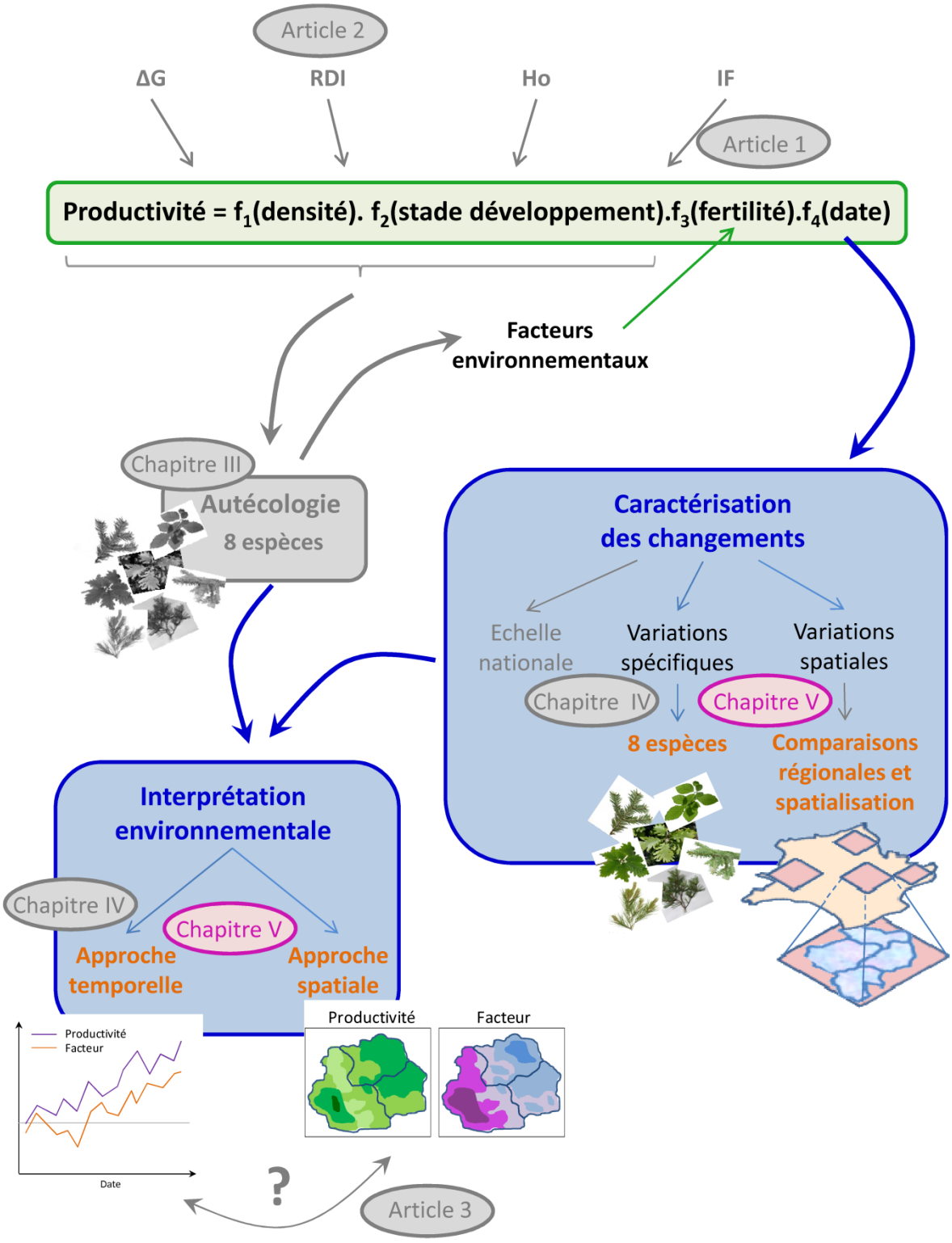
Notre étude met en évidence l'importance que peut avoir un évènement extrême sur une tendance à l'échelle de la ressource : toutes les espèces ont réagi à la sécheresse de 2003, ce qui a rompu la tendance croissante de la plupart d'entre elles avant cet évènement. Alors qu'on a pu observer une remontée de la productivité en 2005 (**Fig 4.16**), on peut se demander combien de temps vont mettre les espèces pour revenir à leur productivité d'avant 2003. Une succession d'évènement extrême peut affecter les espèces davantage que des changements moyens des conditions climatiques, et peut entraîner une dérive de la productivité si la résilience des forêts n'est pas suffisante (Introduction section 2.3). Les scénarios climatiques prédisent une augmentation de la fréquence d'évènements extrêmes tels que les sécheresses ou les tempêtes, et ces évènements affecterons peut-être plus les forêts que les changements progressifs des conditions environnementales.

RÉSUMÉ DU CHAPITRE IV

Dans cette partie nous avons évalué les changements de productivité survenus entre 1980 et 2005 pour 8 espèces. Notre approche de modélisation garantit la séparation correcte des effets de la compétition, du stade de développement et de l'environnement, de l'effet de la date. La méthode de ré-échantillonnage permet également d'assurer un plan d'échantillonnage plus homogène au plan des conditions environnementales au cours du temps. Nous avons pu quantifier les changements survenus pour chaque espèce et évaluer les fluctuations de productivité à l'échelle décennale. **Nos résultats mettent en évidence une forte variabilité interspécifique des changements de productivité survenus**, allant d'une diminution continue (chêne pubescent) à une augmentation explosive (épicéa), en passant par des ralentissements (sapin) ou des inversions de tendance (augmentation puis diminution, hêtre, chênes sessile et pédonculé). **Toutes les espèces ont connu une forte chute de productivité dans les années 2000, probablement due à l'épisode de sécheresse de 2003. Ce résultat souligne l'importance que peuvent avoir des évènements extrêmes sur les tendances de productivité à moyen-terme.**

Nous avons montré qu'une grande partie de ces changements était attribuable aux changements climatiques survenus sur cette période. **L'augmentation des températures semble avoir joué un rôle prépondérant dans ces changements** mais a eu des effets contrastés selon les espèces (positif ou négatif) et les saisons impliquées sont différentes, suggérant des réponses à des phénomènes différents selon les espèces (allongement de la saison de végétation, levée d'une contrainte thermique, augmentation du stress hydrique). L'augmentation du déficit hydrique a probablement eu un rôle mais nous n'avons pas réussi à l'identifier en tant que tel. Par ailleurs **nous ne disposions pas de chronologies de dépôts azotés et n'avons pas pu tester leur rôle historique dans l'évolution de la productivité** (mais leur variation spatiale est connue et sera testée dans le chapitre V). Deux espèces semblent n'avoir pas répondu aux changements climatiques, témoignant d'une assez grande plasticité (chêne pédonculé et pin sylvestre). La variabilité interspécifique des changements de productivité semble donc liée à des différences d'autécologie entre les différentes espèces.

V - ANALYSE ET SPATIALISATION DES CHANGEMENTS DE PRODUCTIVITÉ DANS DES CONTEXTES RÉGIONAUX


Article 2
ΔG
RDI
Ho
IF
Article 1
Productivité = f1(densité). f2(stade développement).f3(fertilité).f4(date)
Facteurs environnementaux
Chapitre III
Autécologie
8 espèces
Caractérisation des changements
Echelle nationale
Variations spécifiques
Variations spatiales
Chapitre IV
Chapitre V
8 espèces
Comparaisons régionales et spatialisation
Interprétation environnementale
Chapitre IV
Chapitre V
Approche temporelle
Approche spatiale
Productivité
Facteur
Productivité
Facteur
Date
?
Article 3

1 INTRODUCTION

1.1 Contexte

Nous avons évoqué en introduction (section 4.2.4) la possible variation spatiale des changements de productivité. En effet les changements de productivité peuvent différer en intensité d'une région à l'autre (Bontemps *et al.*, 2011a; Messaoud et Chen, 2011) voire être opposées (Kellomaki et Kolstrom, 1994; Vila *et al.*, 2008) selon les contextes environnementaux.

Nous avons mis en évidence des variations historiques de la productivité pour un grand nombre d'espèces à l'échelle du territoire national (Chapitre IV, **Fig 4.12-14 + Fig 1.11**). Cependant, il est très probable que les tendances observées à large échelle ne soient pas représentatives des changements survenus à l'échelle régionale et locale, du fait de possibles lissages sur des tendances opposées dans différentes régions (Eastaugh *et al.*, 2011 ; Introduction **Fig 8**). Ces différences peuvent être liées à l'hétérogénéité des conditions environnementales et donc des facteurs limitants (disponibilité en eau, nutrition ; Rydgren *et al.*, 2003; Bontemps *et al.*, 2011a; Seydack *et al.*, 2011), à des évolutions contrastées des facteurs environnementaux selon les régions (réchauffement, changements de précipitations, de dépôts azotés; Bontemps *et al.*, 2011a; Eastaugh *et al.*, 2011), ou aux deux phénomènes en même temps.

1.2 Objectifs

Dans cette partie nous étudierons les variations spatiales des changements de productivité et analyserons le lien entre ces variations spatiales et les facteurs de l'environnement. Notre étude sera basée sur une sélection de couples essence-région, sélectionnés pour leur intérêt écologique (gradients environnementaux représentés et position dans l'aire de distribution des espèces). **Le premier objectif est d'évaluer si les changements de productivité observés à l'échelle nationale sont homogènes dans l'espace où s'ils varient en fonction des conditions environnementales et de l'échelle spatiale considérée** (Introduction, **Fig 8 ;** objectif 2.3). En particulier, on s'attend à des comportements différents des espèces selon leur position dans leur aire de distribution, plus marqués en limite d'aire. **Nous procèderons tout d'abord à une étude autécologique régional**e de manière à identifier les facteurs les plus déterminants de la productivité pour chaque couple. **Dans un deuxième temps nous procèderons à une estimation des changements temporels de productivité à l'échelle régionale** pour chacun (**Fig. 5.1a**). Nous élaborerons pour cela des modèles de productivité régionaux, et rechercherons un effet historique. **Nous analyserons ensuite les variations locales de ces changements sur des gradients environnementaux au sein de chaque région** grâce à une approche de régression spatialisée permettant d'obtenir des estimations locales des tendances (**Fig. 5.1b**).

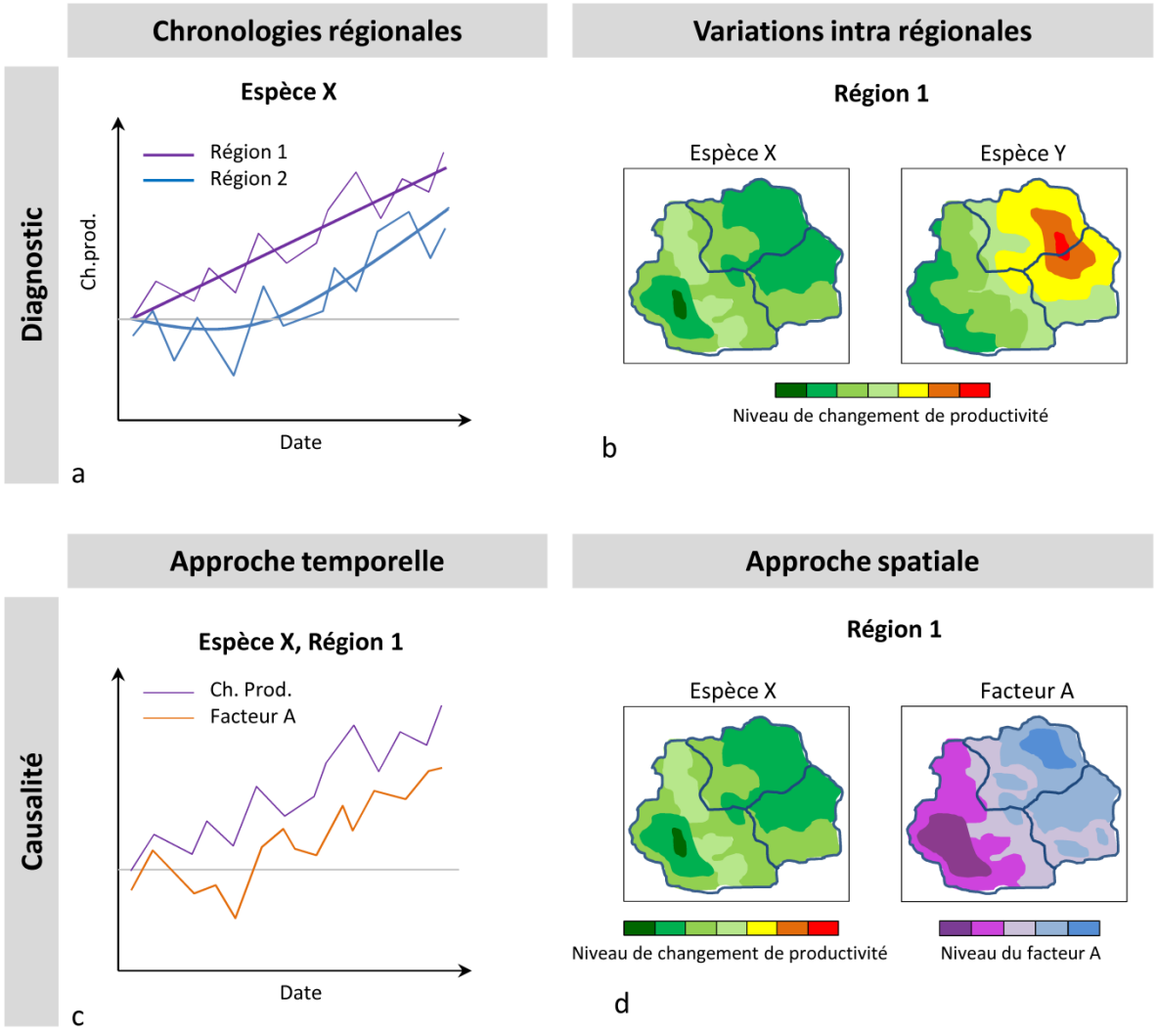


Figure 5.1 : Illustration des approches utilisées dans le chapitre V. *a) Etablissement de chronologies régionales. b) Recherche de variations spatiales des tendances de productivité au sein d'une région donnée. c) Approche temporelle de confrontation des variations historiques de la productivité avec l'évolution temporelle des facteurs environnementaux. d) Approche spatiale de confrontation des estimations locales des variations historiques de la productivité avec le niveau local des facteurs environnementaux.*

Le deuxième objectif est de rechercher un lien entre les facteurs environnementaux et les changements observés et leurs variations spatiales, en faisant l'hypothèse que ces variations spatiales sont dues à des variations dans l'espace des facteurs limitants et de leur évolution temporelle. **Nous développerons pour cela une double approche, temporelle et spatiale** : 1) **L'approche temporelle** visera à relier les chronologies régionales de productivité à l'évolution temporelle des facteurs de l'environnement (**Fig 5.1c**), 2**) l'approche spatiale** cherchera à relier ces facteurs environnementaux au niveau local des évolutions tendancielles de productivité mises en évidence par l'approche de régression spatialisée (**Fig 5.1d**). Cette démarche reviendrait à rechercher des interactions entre les chronologies régionales (**Fig 5.1a**) et les facteurs environnementaux moyens. Nous avons fait le choix d'isoler dans un premier temps les variations spatiales de l'effet date, puis d'expliquer ces variations par des facteurs. Cette succession d'approches permet de tester les effets de tous les facteurs permanents en interaction avec la date, sans que ces facteurs n'aient nécessairement un effet direct sur la productivité (facteurs environnementaux sélectionnés dans l'approche autécologique). **Cette approche est avant tout exploratoire et son seul but est de rechercher des signaux d'intérêt.**

Nous confronterons enfin l'ensemble de ces résultats pour essayer d'en dégager une compréhension des variations de productivité en fonction des contextes environnementaux.

Un article en préparation reprend en partie les étapes de cette approche (approche autécologique régionale, estimation de tendances régionales et spatialisation de ces tendances à l'échelle intra régionale) pour l'Epicéa dans 3 massifs montagneux. Il est présenté en annexe 5 de ce manuscrit.

2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 Sélection des zones d'intérêt

L'ancienne méthode d'inventaire, conduit par département, ne permet pas de chercher à spatialiser les variations historiques de la productivité au niveau national **sur une période commune** (déséquilibre département-date, discontinuité spatiale des départements échantillonnés à une date donnée). En effet, il faut pouvoir comparer des observations à différentes dates sur une même zone pour estimer une tendance. Le seul moyen d'y parvenir est de déterminer, pour chaque essence, des groupes de départements connexes dans l'espace, inventoriés à la même période, et ce de façon répétée dans le temps.

Nous avons sélectionné les zones candidates au moyen de cartes des placettes inventoriées (par espèce dans une structure donnée) sur des fenêtres glissantes de 5 ans (**Fig 5.2**). Les points inventoriés par la nouvelle méthode d'inventaire ont toujours été utilisés car ils couvrent toujours de façon exhaustive une région donnée, bien qu'en nombre moins important que sur un cycle complet de l'ancienne méthode.

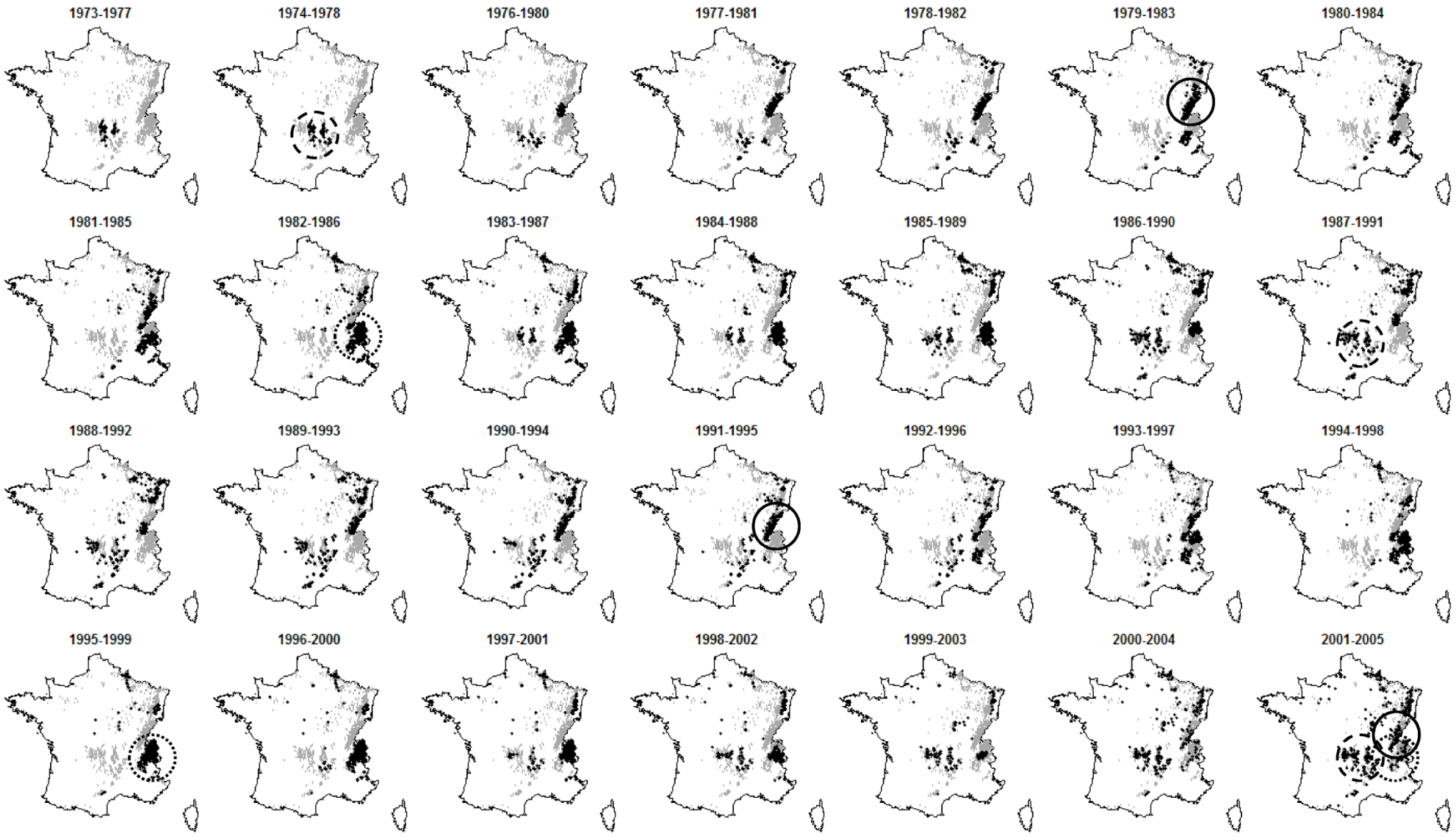
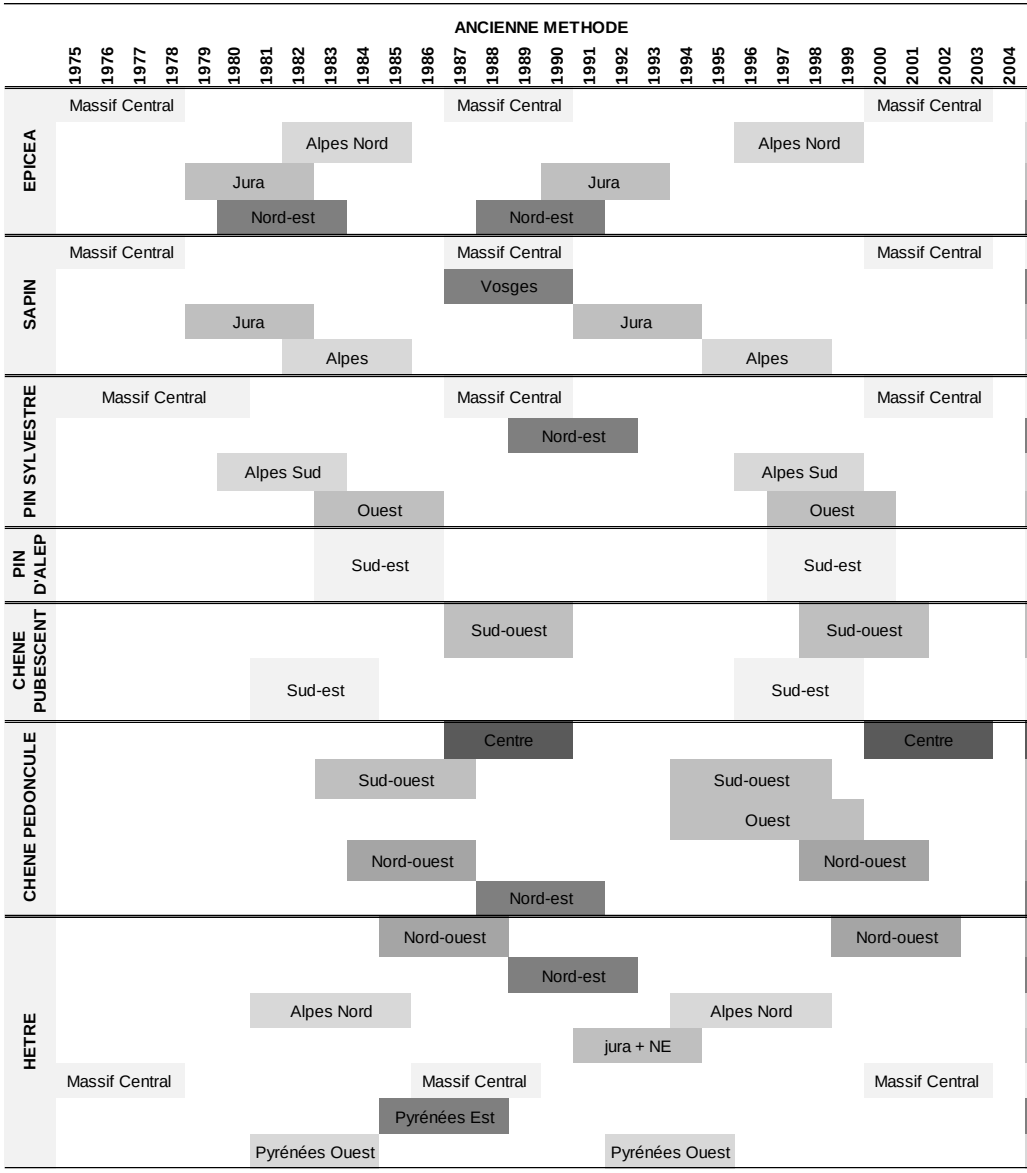


Figure 5.2 : Représentation des placettes disponibles par période de 5 ans pour l'épicéa*. Nous avons représenté l'ensemble des placettes disponibles toutes périodes confondues (en gris) et les placettes inventoriées pour chaque période de 5 ans (en noir). Les cercles correspondent à l'identification de groupes de départements inventoriés simultanément à chaque cycle d'inventaire*



	Position dans l'aire de distribution	Nombre de placettes CYC1	CYC2	CYC3	NM	Départements concernés	Intérêt
EPICEA – Massif Central	marge Ouest	119	64	47	33	63, 15, 43	+++
EPICEA – Alpes Nord	marge Sud-Ouest	346	265	0	32	74, 73, 38, 05, 04	++++
EPICEA – Jura	marge Ouest	135	124	0	43	01, 39, 25, 90, 70	++++
EPICEA – Nord-est	en dehors	98	151	0	50	1° cyc = 57, 2°cyc=57, 67, 54, 88, 55	+
SAPIN – Massif Central	Centrale	205	223	157	35	63, 15, 43	+++
SAPIN – Vosges	Centrale	277	178	0	21	54, 57, 67, 68	++
SAPIN – Jura	Centrale	171	160	0	24	01, 39, 25, 90	+++
SAPIN – Alpes	Centrale	128	89	0	14	74, 73, 38, 05, 04, 06, 83	+++
PIN SYLVESTRE – Massif Central	marge Sud-Ouest	507	359	185	34	63, 15, 43	++++
PIN SYLVESTRE – Nord-est	marge Ouest	44	66	0	6	88, 55, 57, 54	++
PIN SYLVESTRE – Alpes Sud	marge Sud	905	746	0	150	05, 83, 04, 05, 26, 38, 07	++++
PIN SYLVESTRE – Ouest	marge Ouest	134	81	0	17	50, 14, 61, 53, 72, 37, 85, 27, 76	+
PIN D'ALEP – Sud-est	marge Nord	460	326		55	06, 83, 04, 84, 13	+++
CHENE PUBESCENT – Sud-ouest	marge Nord	3	37	28	12	47, 32, 31	+
CHENE PUBESCENT – Sud-est	marge Nord	19	27	0	12	06, 83, 04, 84, 05	+
CHENE PEDONCULE – Centre	Centrale	35	217	148	21	23, 87, 19, 15	+++
CHENE PEDONCULE – Sud-ouest	marge Sud	155	255	83	30	33, 40, 64, 65,	+++
CHENE PEDONCULE – Ouest	Centrale	120	250	0	36	29, 22, 56, 35, 53, 72, 49, 79, 86, 37, 41, 36	++
CHENE PEDONCULE – Nord-ouest	Centrale	225	101	0	9	50, 14, 61, 27, 76, 80, 62, 59	+
CHENE PEDONCULE – Nord-est	Centrale	47	73	0	11	55, 57, 54, 67, 88	+
HETRE – Nord-ouest	Centrale	676	271	0	29	50, 14, 61, 27, 76, 80, 62	+++
HETRE – Nord-est	Centrale	159	206	0	39	55, 54, 57, 88, 67	+++
HETRE – Alpes Nord	Centrale	67	58	0	10	04, 26, 38	+++
HETRE – jura + NE	Centrale	290	409	0	21	01, 39, 25, 70, 90, 88, 52, 57	+++
HETRE – Massif Central	Centrale	138	110	109	7	63, 15, 43	+++
HETRE – Pyrénées Est	marge Sud		75	0	17	09, 66, 81	+
HETRE – Pyrénées Ouest	marge Sud	325	331	0	23	64, 65, 31	+++

Tableau 5.1 : Synthèse des situations (espèce, région) où les variations de productivité sont étudiables dans un contexte régional: *distribution dans le temps, position dans l'aire de distribution des espèces, nombre de placettes disponibles et départements concernés dans chaque région. L'intérêt est évalué en faisant la synthèse de l'ensemble de ces critères .*

L'ensemble des couples essence-région potentiels sont présentés dans le **Tableau 5.1**. Parmi les 27 cas identifiés, nous avons sélectionné les couples essence-région les plus intéressants afin de pouvoir 1) comparer les tendances d'une espèce donnée dans plusieurs régions, en considérant les marges de sa distribution; 2) comparer les tendances de plusieurs espèces dans une région où elles coexistent; 3) évaluer la tendance d'une espèce en marge Nord de sa distribution. Nous avons également pris en compte le nombre de points disponibles pour chaque cycle (**Tab 5.1**).

La première situation vise à évaluer la variation régionale des changements de productivité, et la relation entre cette variation régionale et les conditions environnementales représentées dans chaque région. Nous avons sélectionné trois espèces :

- **L'Épicéa dans trois massifs montagneux contrastant au plan des conditions environnementales** : les Alpes, le massif Central et le Jura.

- **Le Hêtre dans trois région contrastées au plan environnemental, et occupant des positions différentes dans son aire de distribution** : Le Nord-Ouest de la France (contexte de plaine, en marge occidentale de distribution), le Massif Central (contexte de montagne) et le Sud-Ouest de la France (contexte de montagne, proche de sa marge Sud).

- **Le Chêne pédonculé dans deux régions occupant des positions différentes dans son aire de distribution** : le Nord-Ouest de la France (dans son aire de distribution) et le Sud-Ouest de la France (marge Sud de sa distribution).

La deuxième situation vise à comparer les évolutions de la productivité de différentes espèces dans une région donnée, pour évaluer les différences de comportement entre espèces en fonction de leur autécologie, et identifier si certaines pourraient être plus affectées par les changements, au profit des autres. Nous avons sélectionné deux régions :

- **Le Massif Central où 4 espèces très différentes au plan de leur autécologie sont présentes (Hêtre, Épicéa, Sapin et Pin sylvestre).** Ce contexte de montagne présente des gradients environnementaux importants du fait de fortes variations d'altitude et d'exposition, ce qui le rend particulièrement intéressant pour évaluer de possibles variations spatiales des tendances à l'échelle intra régionale.

- **Le Nord-Ouest de la France où coexistent le Hêtre et le Chêne pédonculé**

Enfin la troisième situation concerne le Pin d'Alep dans le Sud-Est de la France. C'est la seule espèce qui soit en marge Nord de sa distribution et qui soit étudiable dans un contexte régional. Nous avons fait l'hypothèse que son comportement pourrait être différent de celui des autres espèces se trouvant dans leur aire ou en marge Sud.

Les différents cas présentés sont résumés dans le **tableau 5.2**.

	Hêtre	Chêne pédonculé	Epicéa	Sapin	Pin sylvestre	Pin d'Alep
Nord-ouest	x	x				
Jura			x			
Alpes			x			
Massif Central	x		x	x	x	
Sud-ouest		x				
Pyrénées	X					
Sud-est						x

Tableau 5.2 : Couples essence-région retenus pour aborder les trois situations d'étude : *Comparaisons interrégionales pour une espèce (vertical), comparaison interspécifique pour une région (horizontal) et comportement d'une espèce en marge Nord de distribution.*

Les zones sélectionnées sont cartographiées sur la **figure 5.3 :** dans le Nord-Ouest, le Chêne pédonculé et le Hêtre sont présents dans les mêmes zones, mais la distribution du Chêne pédonculé est homogène dans l'espace, alors que celle du Hêtre est plus agrégée. Dans le Sud-Ouest de la France, ces deux espèces occupent des zones très différentes et leurs distributions ne se chevauchent pas : le Chêne pédonculé est présent en plaine, alors que le Hêtre se trouve dans le massif Pyrénéen. Dans le Massif Central, les aires occupées par les différentes espèces diffèrent également mais se recouvrent au moins partiellement. La plupart des espèces sont concentrées sur les massifs montagneux. Dans le Jura et les Alpes, l'Épicéa est localisé principalement en altitude, mais on trouve quelques peuplements à basse altitude en particulier dans la zone du Jura. Le Pin d'Alep et présent sur le pourtour méditerranéen et s'étend jusqu'au pied des Alpes du Sud.

2.2 Caractéristiques environnementales des couples essence-région sélectionnés

2.2.1 Comparaisons interrégionales pour une espèce donnée

Les trois régions sélectionnées pour l'Épicéa sont contrastées au plan des conditions environnementales (**Fig 5.4**). Les températures maximales moyennes annuelles et les précipitations annuelles sont plus faibles dans le Massif Central (11°C et 1200 mm respectivement) que dans les deux autres régions (12.5°C et 1750mm, 11.7°C et 1700 mm pour le Jura et les Alpes, respectivement). En revanche les températures minimales moyennes annuelles ne sont pas très différentes entre les 3 régions (environ 2°C). La RUM est bien plus élevée dans le Massif Central (100 mm) que dans les Alpes (30 mm) et le Jura (60 mm), et le pH beaucoup plus acide (5.3) que dans les deux autres régions (6 et 6.2 pour les Alpes et le Jura respectivement). Le C/N est également moins favorable dans cette région (18.5) que dans les deux autres (14 et 16 pour le Jura et les Alpes, respectivement).

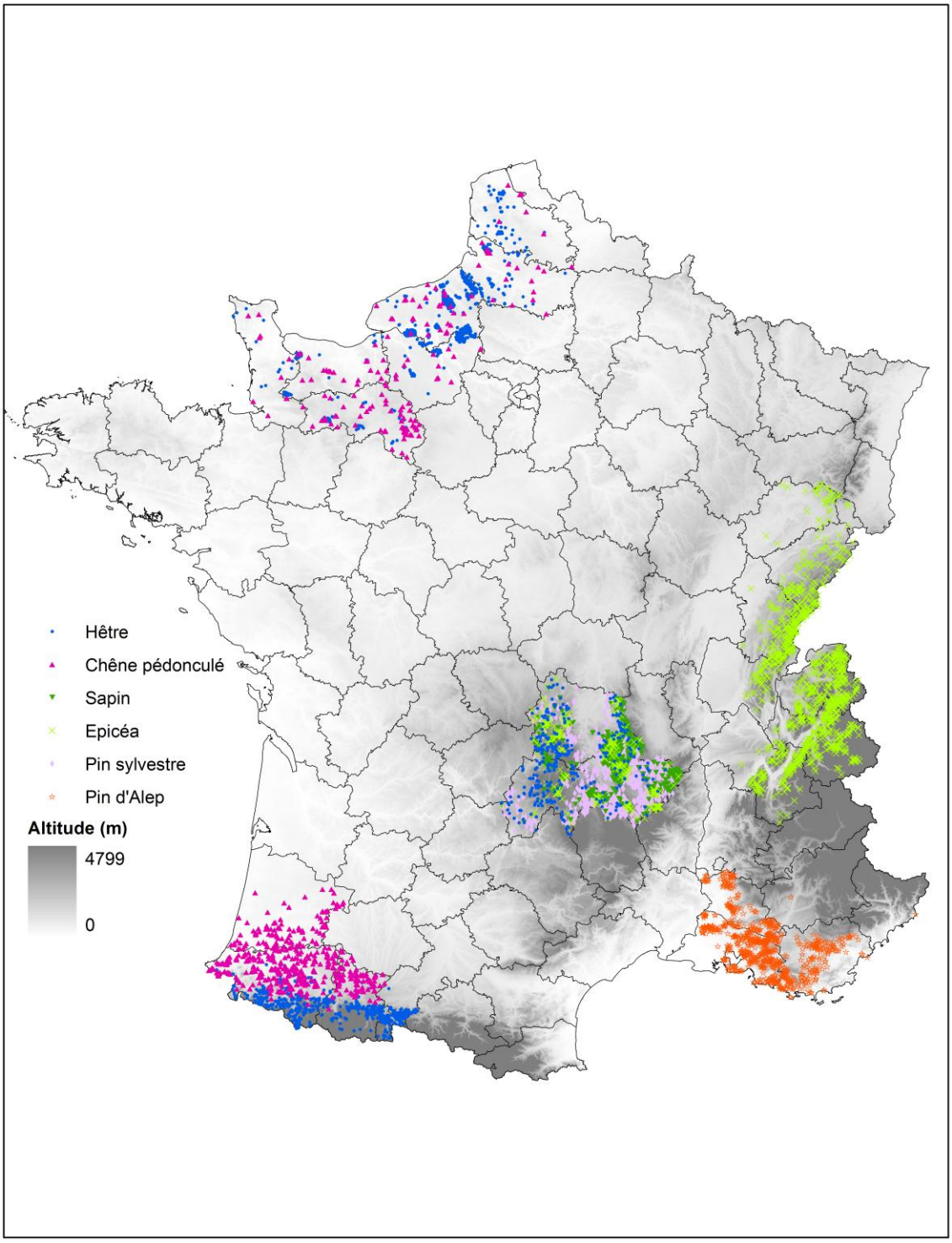


Figure 5.3 : Cartographie des placettes disponibles pour les différents couples essence-région retenus.

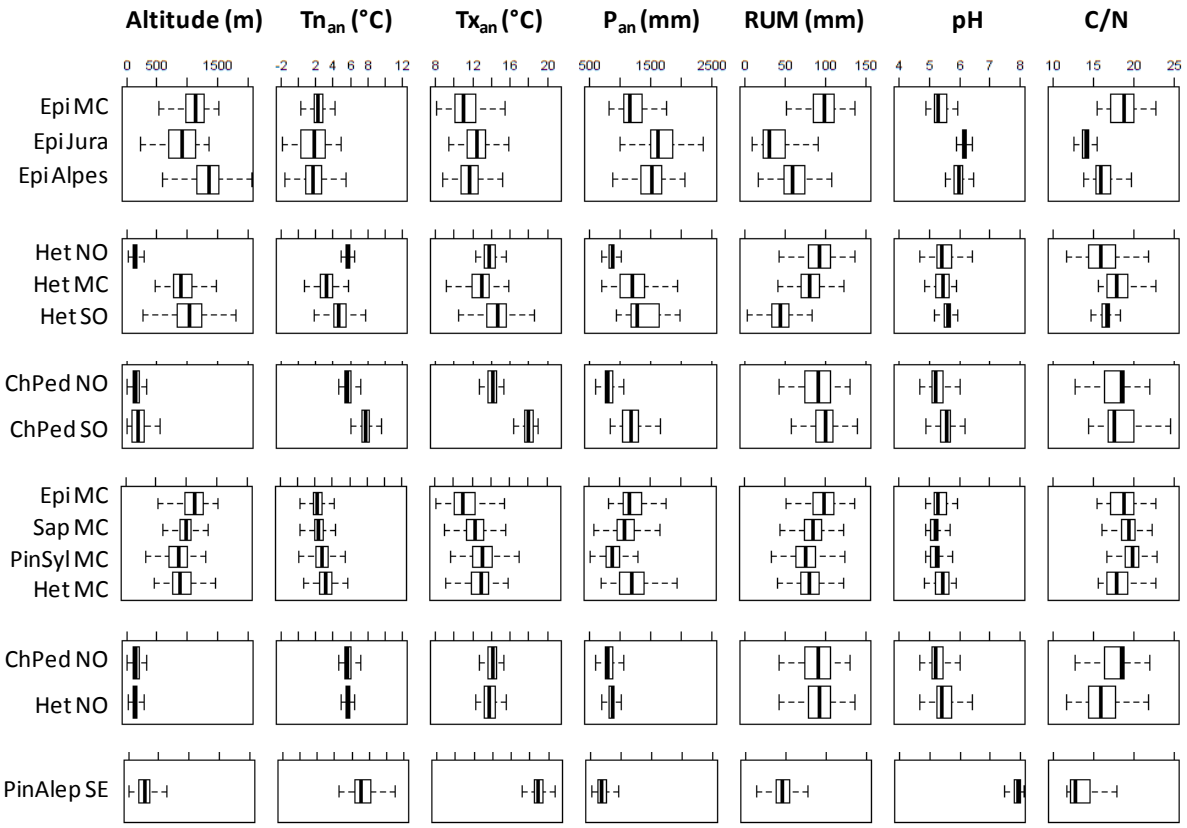


Figure 5.4 : Gradients environnementaux couverts pour les différents couples essence-région retenus. Variables environnementales*. Tnan : Températures minimales moyennes annuelles. Txan : Températures maximales moyennes annuelles. Pan : Précipitation annuelles. RUM : Réserve utile maximale.*
Espèces *: Epi : Epicéa. Het : Hêtre. ChPed : Chêne pédonculé. Sap : Sapin. PinSyl : Pin sylvestre. PinAlep : Pin d'Alep.* ***Régions****. MC : Massif Central. NO : Nord-Ouest. SO : Sud-Ouest. SE : Sud-Est.*

Pour le Hêtre on constate également des différences de conditions environnementales entre les trois régions sélectionnées. La région Nord-Ouest est caractérisée par une altitude proche du niveau de la mer alors qu'il se trouve en contexte de montagne dans le Massif Central et le Sud-Ouest (environ 1000 m). Alors que les températures minimales moyennes annuelles sont les plus élevées dans le Nord-Ouest (6°C) et les plus faibles dans le Massif Central (3°C), les températures maximales sont plus élevées dans le Sud-Ouest (15°C) que dans les deux autres régions (13.5°C et 13°C pour le Nord-Ouest et le Massif Central, respectivement). Le Nord-Ouest est caractérisé par des précipitations annuelles plus faibles (900 mm) et une réserve utile maximale plus importante (95 mm), alors que le Sud-Ouest présente des précipitations abondantes (1300 mm) et une RUM faible (40 mm). Le Massif Central se situe à un niveau intermédiaire pour les deux facteurs (1200 mm et 80 mm pour les précipitations et la RUM, respectivement). Les conditions trophiques sont assez similaires entre les trois régions.

Pour le Chêne pédonculé les deux régions sélectionnées sont très contrastées au niveau climatique mais assez semblables du point de vue des caractéristiques de sol (RUM, pH, C/N). Les températures et les précipitations annuelles sont beaucoup plus faibles dans le Nord-Ouest (5.7°C, 14°C et 800 mm pour les températures minimales, maximales et les précipitations annuelles, respectivement), que dans le Sud-Ouest (7.7°C, 18°C et 1200mm pour les températures minimales, maximales, et les précipitations annuelles, respectivement).

2.2.2 Comparaisons inter-spécifiques dans une région donnée

Les 4 espèces sélectionnées dans le Massif Central ne couvrent pas les mêmes gradients environnementaux (**Fig 5.4**). L'Épicéa est présent sur les plus hautes altitudes (1150 m), et rencontre des températures plus froides (2.2°C et 11°C pour les températures minimales et maximales annuelles respectivement), des précipitations (1200 mm) et une RUM (100 mm) plus élevées que les autres espèces. Le Pin sylvestre est présent à plus basse altitude (900 m) et se trouve dans des contextes plus secs (précipitations annuelles de 700 mm) avec une plus faible réserve utile (75 mm) que les autres espèces. Le Hêtre se trouve dans des contextes légèrement plus chauds (3.2°C et 13°C pour les températures minimales et maximales annuelles, respectivement) que les autres espèces, avec cependant des précipitations abondantes (1200 mm). Le C/N est également plus favorable (17.7) sur sa distribution que pour les autres espèces (entre 19 et 20).

Dans la région Nord-Ouest, les conditions environnementales représentées pour le Hêtre et le Chêne pédonculé sont très semblables.

2.2.3 Pin d'Alep dans le Sud-Est

Le pin d'Alep est présent à basse altitude dans le sud-est (270 m). Les températures sont bien plus élevées que dans les autres contextes (7°C et 18.8°C pour les températures minimales et maximales

annuelles, respectivement) et les précipitations peu abondantes (670 mm). Le pH est très basique (7.9), et le C/N particulièrement faible (12.5) (**Fig 5.4**).

2.3 Déterminisme environnemental de la productivité à l'échelle régionale

Les facteurs déterminant la productivité peuvent varier localement en fonction des conditions environnementales et des facteurs limitants. Nous avons donc procédé à l'identification des facteurs les plus importants pour la productivité pour chaque couple essence-région par régression PLS des accroissements en surface terrière corrigés des effets du stade de développement et de la densité (ΔG_{cor}, Eq 3.2) calculés à partir de modèles ajustés pour chaque espèce, dans chaque région, sur les facteurs environnementaux dynamiques (Chapitre I section 5.2), selon la même approche que celle développée dans le chapitre III.

Du fait du plus faible nombre de points et de la plus faible amplitude spatiale, nous n'avons testé que des effets linéaires des facteurs environnementaux. Les gradients étant plus restreints à l'échelle régionale qu'à l'échelle nationale, il reste plausible qu'on n'identifie que des effets linéaires des facteurs environnementaux (contraintes régionales). Nous avons également limité le nombre de valeurs mensuelles de radiations à 3 car les radiations étaient très fortement corrélées sur deux mois consécutifs, et perturbaient l'ajustement du modèle de régression. Nous avons choisi les mois de janvier, mai et août, qui sont bien répartis dans l'année et dont les valeurs sont moins corrélées entre elles.

Les critères utilisés pour sélectionner le nombre de composantes et les variables sont les même que ceux utilisés dans le chapitre III : nous avons retenu le nombre de composantes permettant d'atteindre 80% du Q^2 (R^2 de prédiction issu de la procédure de validation croisée) maximum (chapitre III, section 2.3.4), et les variables les plus influentes ont été sélectionnées sur la base de leur significativité et de leur contribution cumulée (variables les plus significatives, permettant d'atteindre 50% de la contribution cumulée des variables dont la probabilité critique est inférieure à 5% ; chapitre III, section 2.3.8).

2.4 Estimation des changements de productivité

2.4.1 Chronologies régionales

De même que pour l'étude des tendances à l'échelle nationale, nous avons construit pour chaque couple essence-région un modèle de productivité prenant en compte les effets de la compétition, du stade de développement, et des facteurs environnementaux sélectionnés pour chaque région par l'approche de régression PLS, sous leur forme moyenne. Nous avons également testé les interactions entre les facteurs environnementaux qui étaient significatifs.

Nous avons élaboré les modèles sans effet date par régression linéaire, puis nous avons testé des effets linéaires et quadratiques de la date par régression non-linéaire, comme à l'échelle nationale

(Chapitre IV section 2.1). **Nous n'avons pas testé d'effet du troisième de degré de la date du fait du faible nombre de points et de la non-continuité des périodes couvertes à chaque cycle**. Les modèles régionaux ont donc la forme suivante :

$$\log\Delta G = f_1(RDI) + f_2(H_0) + f_3(X_1) + \ldots + f_n(X_n) + g_k(t\text{-}1982) + \varepsilon \qquad \text{Eq. 5.1}$$

où X_1, … X_n sont les facteurs environnementaux sélectionnés pour chaque espèce sous leur forme stationnaire ou permanente et $g_k(t\text{-}1982)$ représente l'effet historique de la date (t) par rapport à l'année de référence 1982, qui peut prendre l'une des deux formes suivantes :

$$g_1(t\text{-}1982) = \log(1 + a(t\text{-}1982)) \qquad \text{Eq. 5.2}$$

$$g_2(t\text{-}1982) = \log(1 + a(t\text{-}1982) + b(t\text{-}1982)^2) \qquad \text{Eq. 5.3}$$

La significativité de l'introduction d'un terme quadratique a été testée au moyen d'un test F de modèles emboîtés. Nous avons également extrait pour chaque couple essence-région les résidus partiels du modèle liés à l'effet de la date (RP(t)), afin d'évaluer les fluctuations interannuelles de la productivité :

$$RP(t) = \frac{\Delta G}{\exp(\hat{f}_1(RDI) + \hat{f}_2(H_0) + \hat{f}_3(X_1) + \ldots + \hat{f}_n(X_n) + \frac{\hat{\sigma}^2}{2})} \qquad \text{Eq. 5.4}$$

Où f_1, f_2, f_3, …, f_n ont été ajustés par régression non linéaire à partir de l'équation 5.1 et σ^2 est la variance résiduelle du modèle.

Nous n'avons pas procédé à un ré-échantillonnage des placettes dans cette partie, puisque les départements couverts à chaque période sont identiques (**Tab 5.1**).

2.4.2 Spatialisation des changements historiques de la productivité

Pour étudier les variations spatiales des tendances historiques de la productivité, nous avons utilisé une technique de régression spatiale, la régression GWR (Geographically Weighted Regression, Fotheringham *et al.*, 2002). C'est une méthode de régression permettant de spatialiser tout ou partie des paramètres d'un modèle de régression, et de tester la significativité de leurs variations spatiales.

2.4.2.1 Présentation de la régression GWR

Un modèle GWR peut être représenté de la manière suivante :

$$Y = B_{0(x,y)} + \sum_i (B_{i(x,y)} X_i) + \varepsilon_{(x,y)} \qquad \text{Eq. 5.5}$$

où Y est la variable à expliquer, les X_i sont les variables explicatives et (x,y) correspond aux coordonnées spatiales de chaque point. $\varepsilon_{x,y}$ est un terme d'erreur.

Dans notre cas, un modèle GWR de la productivité peut s'écrire de la manière suivante :

$$\log\Delta G = a_{(x,y)} + b_{(x,y)}f_1(RDI) + c_{(x,y)}f_2(H_0) + d_{(x,y)}f_3(X_1) + \ldots + e_{(x,y)}f_n(X_n) + f_{4(x,y)}t + \varepsilon_{x,y} \qquad \text{Eq. 5.6}$$

où les Xi sont les facteurs environnementaux sélectionnés dans l'approche autécologique, sous leur forme stationnaire dans le temps. Sous cette forme, tous les paramètres sont donc considérés comme potentiellement non-stationnaires dans l'espace.

Le modèle est ajusté autant de fois qu'il y a d'observations, en considérant des voisinages de points successivement centrés sur chaque observation, et en donnant aux observations un poids décroissant avec leur éloignement du point central (Wang *et al.*, 2008). Le voisinage est caractérisé par son rayon d'influence (bandwidth), et sa fonction de pondération (**Fig 5.5**).

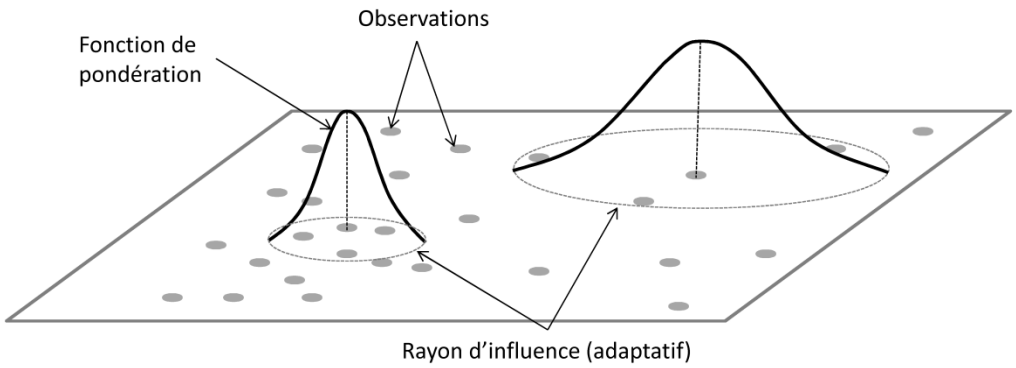


Figure 5.5 : Illustration des caractéristiques du voisinage considéré pour l'ajustement des modèles de régression GWR *(d'après Fotheringham et al, 2002). Cas d'un voisinage adaptatif : le rayon d'influence varie avec la densité de points*

Le rayon d'influence peut être fixe ou adaptatif, ce qui a une influence sur le voisinage pris en compte. **Dans le cas d'un rayon d'influence fixe**, le voisinage considéré pour l'ajustement est défini par une distance constante sur toute la zone d'étude. **Dans le cas d'un rayon d'influence adaptatif**, la largeur du voisinage est variable selon que la densité de points est faible (grand rayon d'influence) ou forte (petit rayon d'influence), et c'est le nombre de points inclus dans le voisinage qui est constant. **Le rayon d'influence adaptatif est préférable quand les points sont distribués de manière hétérogène dans l'espace, et nous avons choisi cette option**.

Deux types de fonctions de pondération sont préférentiellement utilisées en régression GWR (Fotheringham *et al.*, 2002). La première est la fonction de pondération gaussienne, dans laquelle le poids de chaque point du voisinage est défini, dans le cas d'un rayon d'influence fixe, par :

$$w_{ij} = \exp\left(-\left(\frac{d_{ij}}{R}\right)^2\right) \qquad \text{Eq. 5.7}$$

où d_{ij} est la distance euclidienne entre le point i, centre du voisinage, et chaque point j de son voisinage, et R est le rayon d'influence (fixe). Le poids du point de régression i vaut 1 et le poids des voisins diminue avec la distance au point i de manière continue.

La deuxième est la fonction de pondération "bisquare", pour laquelle le poids de chaque point du voisinage est défini de la manière suivante dans le cas d'un rayon d'influence fixe :

$$w_{ij} = (1-(\frac{d_{ij}}{R})^2)^2 \text{ si } d_{ij}<=R$$

$$w_{ij} = 0 \text{ si } d_{ij}>R \qquad \text{Eq. 5.8}$$

Le poids du point de régression i vaut 1 et le poids des voisins diminue avec la distance au point i de manière continue jusqu'à atteindre 0 quand la distance entre i et j est égale au rayon d'influence R. **La fonction de pondération « bisquare » est préférable dans le cas d'un rayon d'influence adaptatif**, auquel cas le poids de chaque point du voisinage est défini par une fonction de pondération basé sur les k plus proches voisins du point de régression i :

$$w_{ij}= (1-(d_{ij}/R_{ij})^2)^2 \text{ si j est un des k plus proches voisins de i } w_{ij} = 0 \text{ si } d_{ij}>R$$

$$w_{ij} = 0 \text{ sinon} \qquad \text{Eq. 5.9}$$

où R_{ij} est la distance entre le point de régression i et le $k^{ème}$ plus proche voisin.

Le choix du rayon d'influence est crucial en GWR car il influence fortement les spatialisations des paramètres (Fotheringham *et al.*, 2002; Farber et Páez, 2007; Guo *et al.*, 2008). Il pose en particulier le problème du compromis entre biais et variance des estimateurs des paramètres (Fotheringham *et al.*, 2002). En effet, un large rayon d'influence conduit à une faible capacité prédictive (biais important) mais lisse fortement la variabilité spatiale des paramètres (variance faible), ce qui peut empêcher d'appréhender leur non-stationnarité. Un rayon d'influence étroit améliore la qualité prédictive (biais local faible) du modèle mais accentue la variation locale des paramètres (variance forte) et ne permet pas de déterminer s'il existe une réelle non-stationnarité (Guo *et al.*, 2008).

Le rayon d'influence peut être optimisé par une méthode de validation croisée ou par minimisation de l'AIC (Fotheringham *et al.*, 2002). Selon Guo *et al* (2008), les deux méthodes conduisent au même rayon d'influence optimal. La méthode de validation croisée est cependant la plus utilisée et son comportement est beaucoup mieux connu (Farber et Páez, 2007). Elle consiste à trouver le rayon d'influence qui minimise le score de validation croisée défini comme suit :

$$CV = \sum_{i=1}^{n} (Y_i - \hat{Y}_{\neq i}(R))^2 \qquad \text{Eq. 5.10}$$

où n est le nombre d'observations et $\hat{Y}_{\neq i}(R)$ est la valeur de Y_i prédite sans l'observation i pour le rayon d'influence R.

2.4.2.2 La régression GWR mixte

Dans le modèle de productivité GWR présenté ci-dessus (Eq. 5.6), tous les paramètres sont supposés non-stationnaires. Il est cependant possible de supposer certains paramètres fixes. Le modèle mixte comporte alors une partie fixe et une partie dont les paramètres peuvent varier dans l'espace :

$$Y = \sum_i (A_i X_i) + \sum_j (B_{j(x,y)} X_j) + \varepsilon_{(x,y)} \qquad \text{Eq. 5.10}$$

où les A_i sont des paramètres fixes, les B_j sont des paramètres pouvant varier dans l'espace et $\varepsilon_{(x,y)}$ est un terme d'erreur.

Dans la mesure où nous cherchons à évaluer la variation spatiale des tendances de productivité, nous avons choisi de fixer les effets du stade de développement, du RDI et des facteurs stationnels et tester uniquement la non-stationnarité de l'effet de la date. Dans ce cas le modèle s'écrit :

$$\log\Delta G = a + f_1(RDI) + f_2(H_0) + f_3(X_1) + \ldots + f_k(X_k) + g_{(x,y)}(date) + \varepsilon \qquad \text{Eq. 5.11}$$

où X_1, …, X_k sont des facteurs environnementaux sélectionnés pour chaque espèce par l'approche régionales de déterminisme environnemental de la productivité (section 2.3), et $g_{(x,y)}(date)$ est une fonction linéaire de la date. L'ajustement de ce type de modèle se fait en plusieurs étapes : on cherche d'abord à obtenir les paramètres fixes A_i, puis on en déduit les paramètres non stationnaires $B_{j(x,y)}$ (voir Fotheringham *et al* (2002), pp 65-68, pour plus de détails). **Nous avons choisi un rayon d'influence adaptatif pour mieux prendre en compte l'hétérogénéité spatiale de la distribution des placettes relatives aux différentes espèces** (**Figure 2**) et les observations du voisinage ont été pondérées par une fonction « bisquare » (Eq 5.9). Nous avons testé la significativité de la non-stationnarité des paramètres, grâce au test de Leung *et al.* (2000), basé sur un test F, qui permet d'évaluer si la variation dans l'espace d'un paramètre est significative par rapport à l'hypothèse d'un paramètre constant.

2.4.2.3 Obtention des surfaces standardisées de l'effet date (t-surfaces)

Nous avons calculé pour chaque observation le rapport entre l'estimation locale du paramètre de l'effet date et son écart-type (Fotheringham *et al.*, 2002). La spatialisation de ce rapport, correspondant à la statistique t de Student, permet d'obtenir des surfaces standardisées de l'effet date (dénommées t-surfaces dans la suite du manuscrit) permettant d'identifier les zones où le paramètre est significatif. De même que Fotheringham *et al* (2002), nous avons utilisé les seuils de 1.65, 1.96 et 2.58 qui correspondent aux quantiles de niveau 90% et 95% et 99% de la loi de Student, respectivement.

2.4.2.4 Cartographie des variations spatiales des changements de productivité

Nous avons calculé la tendance de productivité locale entre 1982 et 2005 grâce aux estimations locales de l'effet de la date ($g_{(xy)}$(date)) :

$$\widehat{Ch.Prod} = \exp(\widehat{g_{(xy)}}(2005 - 1982)) \qquad \text{Eq. 5.12}$$

Où $\widehat{Ch.Prod}$ représente le niveau de changement de productivité par rapport à l'année de référence 1982. Nous avons ensuite krigé ces valeurs locales de changement de productivité pour élaborer des cartes des variations spatiales des tendances. Nous avons utilisé pour cela l'application "Geostatistical Analyst" du logiciel ArcGis. Nous avons restreint la zone de krigeage à l'aire de répartition de l'espèce considérée dans chaque région, extraite des modèles de distribution de Piedallu *et al.* pour les différentes espèces (voir chapitre III section 2.4). Nous avons également krigé les t-surfaces relatives à chaque couple essence région pour obtenir des cartes de la significativité de l'effet date.

2.5 Interprétation environnementale des changements de productivité

Nous avons développé une double approche spatiale et temporelle pour interpréter les changements de productivité observés. Ces deux approches sont complémentaires pour étudier les relations entre les changements historiques de la productivité et les facteurs de l'environnement.

2.5.1 Approche temporelle

De même que pour l'échelle nationale (Chapitre IV), nous avons recherché les facteurs corrélés aux changements historiques de productivité observés. Dans un premier temps nous avons cherché à évaluer lesquels des facteurs environnementaux sélectionnés dans l'approche autécologique avaient évolué au cours du temps. Pour chaque couple essence-région, nous avons procédé à une régression linéaire entre les moyennes annuelles de ces facteurs et la date :

$$X_i(t) = a + b.t \qquad \text{Eq. 5.13}$$

où les X_i sont l'ensemble des facteurs sélectionnés pour chaque espèce dans la partie d'autécologie régionale (section 2.3) pour lesquels nous disposions de données historiques. **Nous n'avons pu évaluer l'évolution que pour les facteurs climatiques**. Après avoir identifié les facteurs climatiques ayant évolué au cours du temps, nous avons testé leur relation avec les variations historiques de la productivité (résidus partiels liés à l'effet de la date, RP(t)) observées pour chaque couple essence région par régression linéaire, facteur par facteur :

$$RP(t) = a + b.X_i(t) \qquad \text{Eq. 5.14}$$

où les X_i sont les facteurs environnementaux sélectionnés dans l'approche autécologique pour lesquels on dispose de données historiques.

2.5.2 Approche spatiale

Après avoir ajusté un modèle GWR mixte pour chaque couple essence région, nous avons analysé la relation entre les variations spatiales de l'effet date et les variations spatiales des facteurs de l'environnement. Afin d'identifier les facteurs présentant des liaisons avec les variations spatiales observées, **nous avons élaboré des modèles de régression PLS des estimations locales de l'effet date ajusté par régression GWR (Eq 5.11) en fonction des facteurs stationnaires de l'environnement** (Chapitre I section 5.1).

$$\hat{g}_{(x,y)} = f(X_1, \ldots, X_n) \qquad \text{Eq. 5.15}$$

où les X_i sont les facteurs environnementaux utilisés dans l'approche d'autécologie régionale (section 2.3), mais sous leur forme stationnaire et non historique. En outre, nous avons introduit des variables de dépôts azotés atmosphériques (NO_3, NH_4, N_{tot}), correspondant aux prédictions des modèles de dépôts de Croisé *et al* (2005) pour la période 1994-1998 (Chapitre I section 5.1.4). En effet, alors que nous ne disposons pas de données historiques de dépôts azotés, cette information sur leurs variations spatiales sur la période 1994-1998 peut-être utilisée pour expliquer les variations spatiales des tendances. La sélection du nombre de composantes et la sélection des variables les plus influentes a été faite en utilisant les critères présentés dans la section 2.3.

Nous avons ensuite élaboré des modèles de régression linéaire entre les estimations locales de l'effet date ($\hat{g}_{(x,y)}$) et les facteurs sélectionnés dans l'approche de régression PLS, afin de ne conserver que les facteurs non corrélés entre eux et de quantifier leur rôle dans les variations spatiales des tendances.

2.5.3 Complémentarité des approches spatiale et temporelle pour interpréter les changements de productivité

L'approche temporelle ne permet d'évaluer des relations qu'avec les facteurs climatiques, car ce sont les seuls pour lesquels ont dispose de séries temporelles. Cette approche vise à relier directement les chronologies régionales de productivité observées aux chronologies régionales des facteurs climatiques identifiés comme influant la productivité.

L'approche spatiale vise à explorer la relation entre les variations spatiales des tendances de productivité et les facteurs stationnaires du milieu. Ceci revient à chercher des interactions entre les tendances régionales et les facteurs permanents du milieu, ce qui peut permettre d'identifier de manière indirecte des facteurs en cause dans les changements de productivité observés. Dans cette approche on dispose d'indicateurs climatiques moyens mais également d'indicateurs de réserve en eau (RUM), d'indicateurs trophiques (pH, S/T, C/N) et d'indicateurs de niveau de dépôts azotés (NO_3, NH_4, N_{tot}). Il est donc possible de chercher à identifier de manière indirecte le rôle des facteurs trophiques dans les changements de productivité observés, ce qui n'est pas possible dans l'approche temporelle. Cette approche spatiale repose sur une construction méthodologique assez

complexe : isolement d'un effet date grâce à un modèle comprenant les facteurs environnementaux les plus influents sur la productivité, et prédiction des variations spatiales de cet effet date en fonction d'un nouvel ensemble de facteurs environnementaux (régression PLS), parmi les quels on isole ceux qui sont les plus influents. Nous évaluerons la validité de cette approche dans la discussion de cette partie.

3 RÉSULTATS

3.1 Déterminisme environnemental de la productivité à l'échelle régionale

Le nombre d'axes sélectionnés varie de 1 à 4 selon les couples essence-région, et les R^2 d'ajustement des modèles de régression PLS varient de 7.6 à 24.2%. Les variables retenues sont reportées dans le **tableau 5.3** pour tous les couples essence région. Le nombre de variables retenues est en général plus faible que sur les jeux de données nationaux. Les variables retenues diffèrent de celles identifiées à l'échelle nationale et diffèrent aussi entre régions pour une même espèce.

3.1.1 Comparaisons régionales pour une espèce donnée (Hêtre, Chêne pédonculé, Épicéa)

Pour l'Épicéa, on constate que les facteurs limitants sont assez similaires entre les différentes régions mais leur ordre d'importance varie. Dans le Massif Central, l'effet positif des températures maximales estivales est le plus significatif, suivi par un effet positif du S/T et du pH, dont la contribution est plus forte que celle des températures. Dans le Jura la limitation est essentiellement thermique, à toutes les saisons, avec une contribution plus forte des températures de printemps-été par rapport aux autres saisons. Nous avons également trouvé un effet positif de la RUM. Dans les Alpes, c'est la RUM qui a l'effet le plus important avec une contribution très forte, suivie par un effet négatif du C/N et un effet positif des températures d'été, de début et de fin de saison de végétation.

Pour le Hêtre, on observe des effets thermiques positifs dans le Massif Central et le Nord-Ouest, alors que les réserves utiles de début et de fin de saison de végétation ainsi que la RUM sont le principal facteur limitant dans les Pyrénées. Dans le Massif Central on observe un effet positif des températures hivernales, alors que les températures maximales de novembre ont un effet négatif dans le Nord-Ouest. Dans ces deux régions, un effet positif des températures maximales de mars et mai est également observé. Les températures minimales d'avril ont un effet positif dans le Massif Central, et négatif dans le Nord-Ouest. Dans le Nord-Ouest nous avons également identifié un effet négatif du bilan hydrique de février.

	Variable	Signe	Contrib	
	Massif Central			
HETRE	Tx10-2	↑	2.06	Ncomp = 1
	Tx5, Tx3	↑	0.58	Q^2 = 1.9%
	Tn4	↑	0.28	R^2 = 7.6%
	Nord-Ouest			
	Tx5, Tx3	↑	1.28	Ncomp = 2
	Tn10-11, Tx11	↓	2.28	Q^2 = 9.7%
	BH2	↓	1.12	R^2 = 16.1%
	Tn4	↓	0.67	
	Pyrénées			
	RU5, RU9-10, RUM	↑	4.67	Ncomp = 2 Q^2 = 12.7% R^2 = 16.3%
	Massif Central			
EPICEA	Tx6-7	↑	1.79	Ncomp = 2
	pH, S/T	↑	4.25	Q^2 = 4.8% R^2 = 24.1%
	Alpes			
	RUx, RUM	↑	6.02	
	CN	↓	2.63	Ncomp = 2
	Tn6, Tx6	↑	1.53	Q^2 = 21.9%
	Tn4	↑	0.77	R^2 = 26.4%
	Tn9	↑	0.78	
	Jura			
	Tn9-11	↑	3.18	
	Tx4-7	↑	4.12	Ncomp = 1
	Tn4-8	↑	4.79	Q^2 = 30.5%
	Tn12-2	↑	2.35	R^2 = 32.8%
	RUM	↑	1.01	

	Variable	Signe	Contrib	
	Nord-Ouest			
CHENE PEDONCULE	Aucun facteur significatif			
	Sud-Ouest			
	BH4, BH9-11	↓	4.32	Ncomp=1
	Tn9, Tn11, Tn3	↓	2.77	Q^2 = 11%
	Tx7	↑	0.76	R^2 = 15%
	Massif Central			
PIN SYLVESTRE	DH6-7	↑	0.73	Ncomp = 1
	Tx4, Tx9, Tx7	↓	0.44	Q^2 = 9.5%
	RU5-7, RU8-10	↑	0.68	R^2 = 12.1%
	BH11-12, 6, 2, 9	↑	0.30	
	Massif Central			
SAPIN	DH7	↑	1.07	Ncomp = 1
	Tn9-10	↑	0.88	Q^2 = 2%
	RU6-7	↑	2.41	R^2 = 7.9%
	BH7	↑	1.88	
	Sud-Est			
PIN D'ALEP	Tx2-3, Tn3	↑	2.99	
	Tx8, Tn8	↑	1.15	Ncomp = 4
	Tx9	↓	0.36	Q^2 = 14%
	Tn5	↑	0.54	R^2 = 22.5%
	BH1	↑	0.64	

Tableau 5.3 : Facteurs significatif identifiés par régression PLS pour les différents contextes régionaux. *Nous avons regroupé les effets saisonniers dont nous avons reporté le signe de l'effet et la contribution cumulée (Contrib, en % du R^2 d'ajustement). Les variables sont ordonnées de la plus significative à la moins significative. Nous avons également indiqué le nombre de composantes retenues (Ncomp), le Q^2 et le R^2 d'ajustement. Les fléches grises représentent des effets positifs et les flèches noires des effets négatifs.*

Pour le Chêne pédonculé, aucun facteur environnemental n'est significatif dans le Nord-Ouest. En revanche dans le Sud-Ouest il répond négativement aux bilans hydriques et aux températures minimales de début et de fin de saison de végétation. Le Chêne pédonculé semble donc affecté par des précipitations trop abondantes et des températures trop élevées en début et en fin de saison. Nous avons également trouvé un effet positif des températures maximales de juillet traduisant une limitation de la croissance par la température estivale.

De manière générale, les effets régionaux obtenus pour ces trois espèces sont cohérents avec les conditions environnementales représentées dans chaque région, ce qui sera discuté en détail en discussion (section 4.1).

3.1.2 Comparaisons interspécifiques dans une région donnée

A l'échelle d'une région, les facteurs environnementaux dont l'effet est significatif diffèrent entre espèces.

Dans le Massif Central, nous avons vu que le Hêtre semble être principalement limité par les faibles températures, en particulier en hiver. L'Épicéa est limité par les températures estivales et par la nutrition. Le Pin sylvestre et le Sapin sont tous deux limités par le déficit hydrique estival. Pour le Pin sylvestre nous avons aussi trouvé un effet négatif des températures maximales d'avril, septembre et juillet et un effet positif du bilan hydrique, principalement en hiver. Le Sapin est aussi limité par les faibles températures minimales de fin de saison de végétation (septembre-octobre).

Dans le Nord-Ouest, alors qu'aucun facteur environnemental n'est significatif pour expliquer la productivité du Chêne pédonculé, la productivité du Hêtre y est positivement corrélée aux températures de printemps et au bilan hydrique de février, et négativement corrélée aux températures d'octobre-novembre.

On constate donc que les facteurs déterminant la productivité des différentes espèces varient dans une région donnée, ce qui peut être lié aux différentes niches occupées par ces espèces (conditions environnementales différentes, voir **Fig 5.4**)

3.1.3 Pin d'Alep dans le Sud-Est

Le Pin d'Alep, qui est sur sa marge Nord, est principalement limité par les faibles températures de mars et avril. Nous avons également identifié un effet positif des températures du mois d'août et du mois de mai, et un effet négatif des températures maximales de septembre. Enfin la productivité est favorisée par un bilan hydrique hivernal important.

3.2 Chronologies régionales et spatialisation des changements de productivité

Pour chaque couple essence-région nous présenterons la tendance régionale moyenne linéaire (Eq. 5.2) ou quadratique (Eq. 5.3) et les variations spatiales de la tendance linéaire ajustée par régression GWR mixte (Eq. 5.11). Alors que le commentaire se fera par espèce, les figures de spatialisation des tendances seront présentées par région dans la mesure du possible.

Les modèles avec effet date linéaire ajustés pour chaque couple essence-région sont résumés dans le **tableau 5.4**. Peu de variables environnementales ont pu être introduites simultanément. Les R^2 varient de 27% à 51%, et sont du même ordre de grandeur qu'à l'échelle nationale, bien que légèrement plus faibles. Les tendances linéaires ajustées ont été représentées sur la **figure 5.6,** et les niveaux régionaux de changement de productivité sont résumés dans le **tableau 5.5**. Nous n'avons pas reporté les ajustements des modèles avec effet date quadratique (quand celui-ci était significatif) par souci de brièveté. Cependant les tendances quadratiques significatives sont représentées sur la **figure 5.7**.

Le **tableau 5.6** résume les modèles de GWR mixte pour tous les couples essence-région. La proportion de plus proches voisins optimisée par validation croisée pour l'ajustement de l'effet date par GWR varie entre 1.1 et 3.6% des observations pour la majorité des couples essence-région. Pour le Chêne pédonculé dans le Nord-Ouest et l'Épicéa dans le Massif Central, les pourcentages d'observations utilisés sont de 7.1 et 8.8% respectivement. Ce pourcentage est encore plus important pour le Hêtre dans le Massif Central (19.4%) et l'Épicéa dans le Jura (93.8%). Dans ce dernier cas, la quasi-totalité des observations est utilisée pour chaque ajustement local, ce qui s'apparente à un ajustement global. Les coefficients ajustés pour les effets stationnaires (tous sauf la date) sont similaires à ceux ajustés par régression linéaire (**Tab 5.4**). **L'effet date est significativement non stationnaire selon le test de Leung *et al.* (2000) dans 5 cas sur 11 (Tab 5.6), et en limite de significativité dans 2 cas.**

	Coef.	Erreur Standard	Proba. Critique	
Hêtre Nord-Ouest				
(Intercept)	6.222054	0.205466	2.00E-16	***
logRDI	0.725322	0.030503	2.00E-16	***
$logH_0$	-1.275292	0.040162	2.00E-16	***
Tn10-11	-0.124359	0.022548	4.40E-08	***
BHc2	-0.00268	0.001086	0.0138	*
t_{82}	0.006793	0.001649	4.12E-05	***
R^2=0.5324				
RSE=0.3555				
Hêtre Massif Central				
(Intercept)	1.254994	0.321869	0.000115	***
logRDI	0.535542	0.048871	2.00E-16	***
$logH_0$	-0.310552	0.109716	0.0049	**
Tx10-2	0.085667	0.018771	6.84E-06	***
t_{82}	-0.002232	0.001743	0.201244	
R^2=0.2587				
RSE=0.3735				
Hêtre Pyrénées				
(Intercept)	0.882388	0.2430722	0.000304	***
logRDI	0.589112	0.0393105	2.00E-16	***
$logH_0$	-0.159466	0.0781859	0.041774	*
RUM	0.006025	0.0008002	1.60E-13	***
t_{82}	0.01264	0.0024694	4.00E-07	***
R^2=0.2935				
RSE=0.418				
Chêne pédonculé Nord-Ouest				
(Intercept)	2.267551	0.515379	1.92E-05	***
logRDI	0.789595	0.079009	2.00E-16	***
$logH_0$	-0.42796	0.16205	0.00905	**
t_{82}	0.004868	0.004091	0.23577	
R^2=0.3677				
RSE=0.3817				
Chêne pédonculé Sud-Ouest				
(Intercept)	3.460543	0.380413	2.00E-16	***
logRDI	0.677308	0.047291	2.00E-16	***
$logH_0$	-0.573594	0.110339	3.06E-07	***
BHc4	-0.007029	0.001107	5.25E-10	***
Tn11	-0.097814	0.022071	1.18E-05	***
t_{82}	-0.007045	0.003124	0.0246	*
R^2=0.3788				
RSE=0.4258				
Sapin Massif Central				
(Intercept)	3.947967	0.270346	2.00E-16	***
logRDI	0.756472	0.044812	2.00E-16	***
$logH_0$	-0.838476	0.076518	2.00E-16	***
Tn9-10	0.046598	0.019274	0.0159	*
t_{82}	0.005737	0.001461	9.57E-05	***
R^2=0.3574				
RSE=0.3945				

	Coef.	Erreur Standard	Proba. Critique	
Epicéa Massif Central				
(Intercept)	6.93E+00	1.59E+00	1.78E-05	***
logRDI	6.45E-01	5.75E-02	2.00E-16	***
$logH_0$	-1.71E+00	3.58E-01	2.78E-06	***
$1/H_0$	-1.42E+01	6.11E+00	0.020876	*
Tx6-7	3.30E-02	3.50E-02	0.347562	
RU7	-5.73E-02	1.64E-02	0.000543	***
Tx6-7:RU7	3.34E-03	8.87E-04	0.000201	***
t_{82}	1.05E-02	1.97E-03	2.08E-07	***
R^2=0.5099				
RSE=0.3879				
Epicéa Jura				
(Intercept)	1.130314	0.4359177	0.00988	**
logRDI	0.805031	0.0454025	2.00E-16	***
$logH_0$	-0.934228	0.0849109	2.00E-16	***
Tx4-7	0.191463	0.018439	2.00E-16	***
RUM	0.054015	0.0080229	6.03E-11	***
Tx4-7:RUM	-0.002673	0.0004223	6.79E-10	***
t_{82}	0.008883	0.0019886	1.04E-05	***
R^2=0.6656				
RSE=0.3458				
Epicéa Alpes				
(Intercept)	3.13641	0.266737	2.00E-16	***
logRDI	0.761249	0.043091	2.00E-16	***
$logH_0$	-0.848054	0.080693	2.00E-16	***
RUM500fm	0.00635	0.001011	6.14E-10	***
Tn6fm	0.088509	0.012368	2.30E-12	***
t_{82}	0.007468	0.002523	0.0032	**
R^2=0.4184				
RSE=0.4354				
Pin sylvestre Massif Central				
(Intercept)	2.871398	0.1635011	2.00E-16	***
logRDI	0.769334	0.0257757	2.00E-16	***
$logH_0$	-0.658477	0.0541403	2.00E-16	***
DH6-7	0.006053	0.0005465	2.00E-16	***
Tx4	0.041918	0.0086703	1.53E-06	***
t_{82}	-0.002784	0.0012554	0.0268	*
R^2=0.4887				
RSE=0.3993				
Pin d'Alep Sud-Est				
(Intercept)	1.298353	0.239831	8.07E-08	***
logRDI	0.773305	0.02774	2.00E-16	***
$logH_0$	-0.521795	0.059033	2.00E-16	***
Tx2-3	0.08394	0.017969	3.49E-06	***
t_{82}	0.001077	0.001765	0.542	
R^2= 0.4872				
RSE=0.3954				

Tableau 5.4 : Résumé des modèles linéaires ajustés pour chaque couple essence-région*. Les hauteurs dominantes sont en m, les températures en °C, les réserves utiles, les bilans hydriques et les déficits en mm et la date (t_{82})en années. Les erreurs standard résiduelles (RSE) sont en m^2/ha/5ans.*

Espèce	Région	Changement de productivité relatif (%)			Changement de productivité (m^2/ha/5ans)		
		Moyenne	Intervalle de confiance		Moyenne	Intervalle de confiance	
			2.5%	97.5%		2.5%	97.5%
Hêtre	Nord-ouest	**+16.9**	+8.5	+25.9	**+0.49**	+0.25	+0.75
	Massif Central	**-5.0**	-12.2	+2.8	**-0.12**	-0.29	+0.07
	Pyrénées	**+33.7**	+19.6	+49.5	**+0.57**	+0.33	+0.84
Chêne pédonculé	Nord-ouest	**+11.8**	-7.1	+34.7	**+0.26**	-0.16	+0.77
	Sud-ouest	**-15.0**	-26.2	-2.1	**-0.30**	-0.53	-0.04
Epicéa	Jura	**+22.7**	+12.1	+34.2	**+0.92**	+0.49	+1.38
	Alpes	**+18.7**	+5.9	+33.1	**+0.67**	+0.21	+1.19
	Massif Central	**+27.3**	+16.4	+39.1	**+1.59**	+0.96	+2.28
Sapin	Massif Central	**+14.1**	+6.8	+21.9	**+0.59**	+0.28	+0.91
Pin sylvestre	Massif Central	**-6.2**	-11.4	-0.7	**-0.2**	-0.37	-0.02
Pin d'Alep	Sud-est	**+2.5**	-5.3	+11	**+0.05**	-0.10	+0.21

Tableau 5.5 : Changements de productivité estimé pour chacun des couples essence-région entre 1982 et 2005. *Le changement de productivité relatif est estimé par rapport au niveau de l'année de référence 1982. Le changement absolu correspond au changement de l'accroissement en surface terrière par rapport au niveau moyen estimé sur la période correspondant au deuxième cycle d'inventaire.*

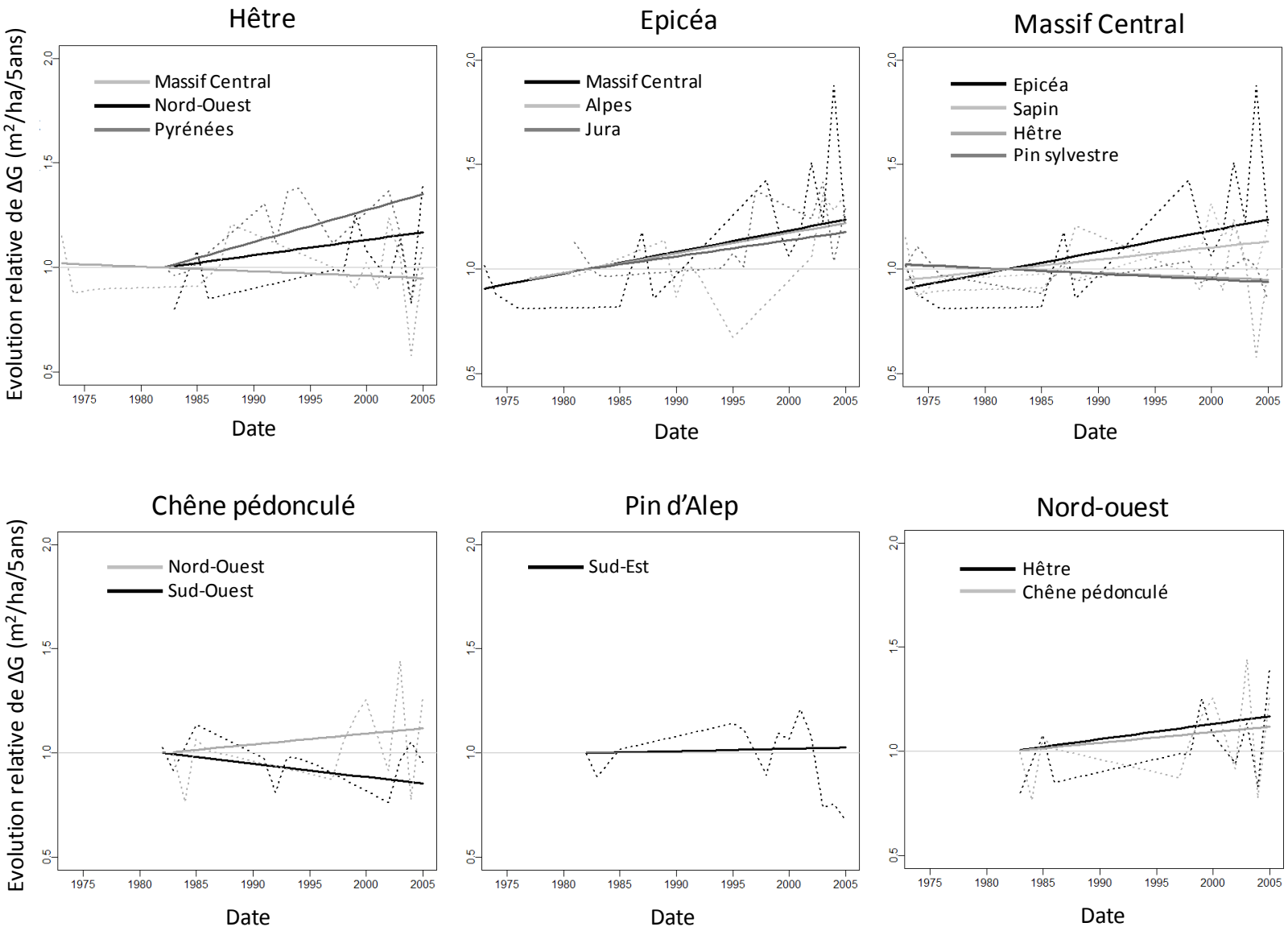


Figure 5.6 : Evolution relative de la productivité par rapport au niveau de référence de 1982 ajustée par régression linéaire avec un effet linéaire de la date, pour tous les couples essence-région*. Les courbes en pointillés représentent les moyennes annuelles des résidus partiels liés à l'effet de la date.*

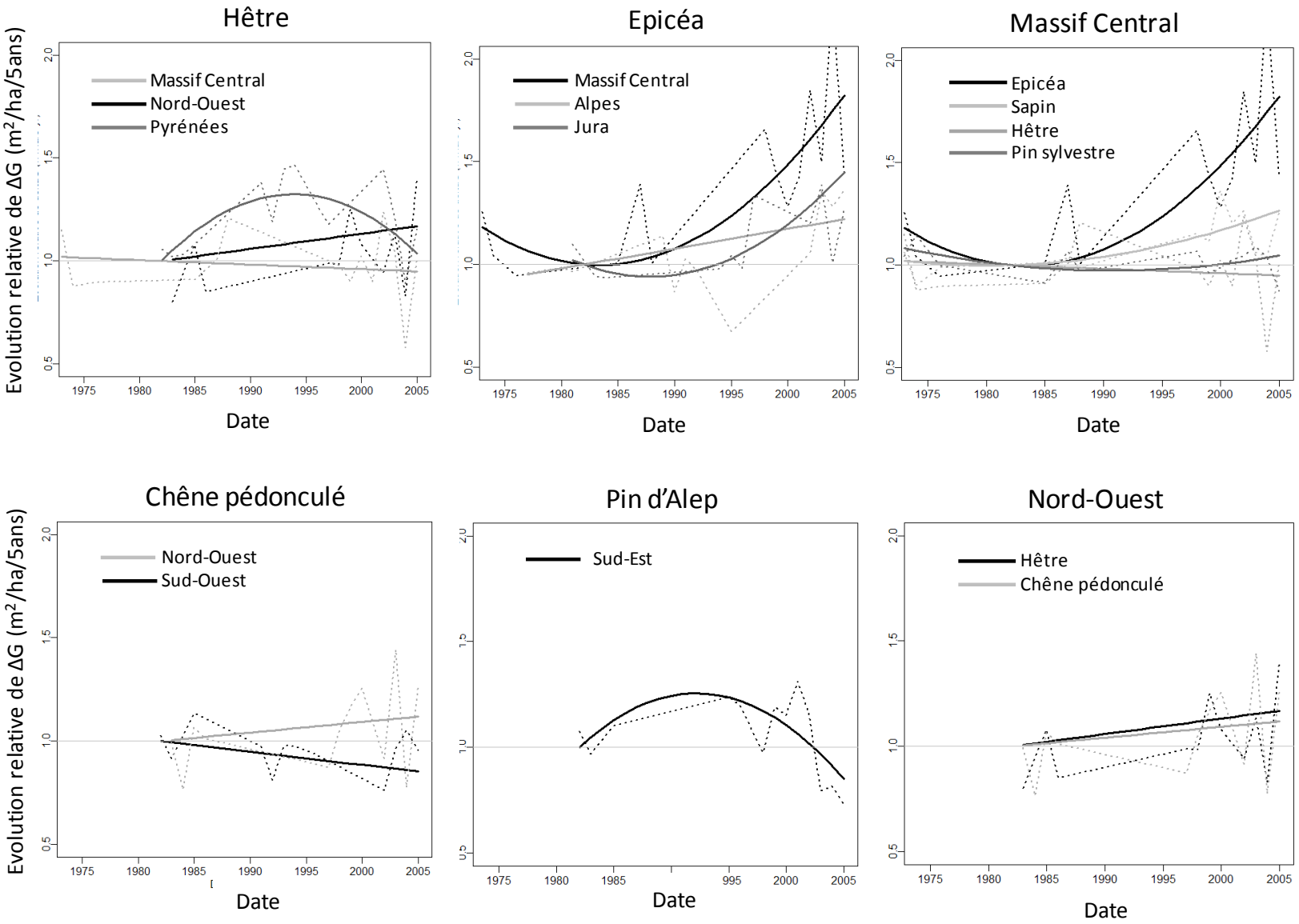


Figure 5.7 : Evolution relative de la productivité par rapport au niveau de référence de 1982 ajustée par régression non linéaire avec un effet quadratique de la date, pour tous les couples essence-région. *Les courbes en pointillés représentent les moyennes annuelles des résidus partiels liés à l'effet de la date.*

	Coefficient	Erreur Standard	Probabilité critique	Min	1er Quantile	Med	3ème Quantile	Max	Test de Leung Proba. critique
Hêtre Nord-Ouest, 1026 placettes, proportion de plus proches voisins=3.6% (37 placettes)									
intercept	6.108			5.731	5.998	6.106	6.226	6.443	$<2.10^{-16}$ ***
logRDI	0.704	0.030	$<2.10^{-16}$ ***						
logH_0	-1.323	0.040	$<2.10^{-16}$ ***						
Tn10-11	-0.158	0.067	0.019 *						
BHc2	0.006	0.005	0.188						
t_{82}	0.0055			-0.0126	0.0008	0.0050	0.0107	0.0253	0.405
R^2	61.50%								
Hêtre Massif Central, 372 placettes, proportion de plus proches voisins=19.4% (72 placettes)									
intercept	0.275			-0.039	0.194	0.282	0.356	0.607	$<2.10^{-16}$ ***
logRDI	0.513	0.048	$<2.10^{-16}$ ***						
logH_0	-0.363	0.122	0.003 **						
Tx10-2	0.130	0.061	0.035 *						
rad1	$-2.42.10^{-5}$	$3.21.10^{-5}$	0.451						
t_{82}	-0.0010			-0.0060	-0.0027	-0.0010	0.0014	0.0036	$<2.10^{-16}$ ***
R^2	28.8%								
Hêtre Pyrénées 685 placettes, proportion de plus proches voisins=3% (21 placettes)									
intercept	0.275			-0.039	0.194	0.282	0.356	0.607	$<2.10^{-16}$ ***
logRDI	0.513	0.037	$<2.10^{-16}$ ***						
logH_0	-0.005	0.080	0.948						
RUM	0.008	0.002	$9.14.10^{-6}$ ***						
t_{82}	0.0138			-0.0034	0.0064	0.0142	0.0202	0.0318	0.272
R^2	39%								
Chêne pédonculé Nord-Ouest, 170 placettes, proportion de plus proches voisins=7.1% (12 placettes)									
intercept	3.210			2.852	3.029	3.177	3.389	3.700	$2.4.10^{-12}$ ***
logRDI	0.782	0.075	$<2.10^{-16}$ ***						
logH_0	-0.738	0.180	$6.31.10^{-5}$ ***						
t_{82}	0.0042			-0.0349	-0.0051	0.0100	0.0142	0.0268	0.087 .
R^2	53.50%								
Chêne pédonculé Sud-Ouest, 452 placettes, proportion de plus proches voisins=3.1% (14 placettes)									
intercept	3.294			2.881	3.172	3.253	3.398	3.769	$<2.10^{-16}$ ***
logRDI	0.641	0.045	$<2.10^{-16}$ ***						
logH_0	-0.665	0.110	$3.54.10^{-9}$ ***						
BH4	-0.013	0.007	0.069 .						
Tn11	0.045	0.162	0.78						
t_{82}	-0.0091			-0.0400	-0.0173	-0.0082	0.0001	0.0134	0.061 .
R^2	52.30%								
Sapin Massif Central, 646 placettes, bandwidth=2.1% (13 placettes)									
intercept	3.7080			3.372	3.554	3.755	3.834	3.984	$<2.10^{-16}$ ***
logRDI	0.6561	0.0426	<2E-16 ***						
logH_0	-0.9120	0.0758	<2E-16 ***						
Tn9-10	0.1321	0.0624	0.0347 *						
t_{82}	0.0048			-0.0208	-0.0022	0.0056	0.0117	0.0248	$<2.10^{-16}$ ***
R^2	52.10%								

Tableau 5.6 : Résumé des modèles ajustés par régression GWR mixte pour tous les couples essence région (Eq. 5.11). *Pour les effets non stationnaires (intercept et date), la colonne « Coefficient » correspond à la valeur moyenne des estimations locales, et nous avons reporté la distribution de ces estimations dans les colonnes suivantes ainsi que la significativité de leur non stationnarité selon le test de Leung et al (2000).H_0 en m, les variables hydriques (BH, RU, DH RUM sont en mm), les températures sont en °C, la date (t_{82}) est en années.*

	Coefficient	Erreur Standard	Probabilité critique		Min	1er Quantile	Med	3ème Quantile	Max	Test de Leung Proba. critique	
Epicéa Massif Central, 288 placettes, proportion de plus proches voisins=8.8% (25 placettes)											
intercept	8.33E+00				7.862	8.183	8.422	8.549	8.579	$<2.10^{-16}$	***
logRDI	0.657	0.055	$<2.10^{-16}$	***							
logH_0	-1.700	0.372	$7.32.10^{-6}$	***							
1/H_0	-14.787	6.209	0.0179	*							
Tx6-7	-0.028	0.063	0.6575								
RU7	-0.029	0.030	0.3418								
Tx6-7:RU-7	0.001	0.002	0.3591								
t_{82}	0.0091				-1.70E-02	-3.35E-03	1.10E-02	2.24E-02	3.31E-02	$<2.10^{-16}$	***
R^2	62.10%										
Epicéa Jura, 390 placettes, proportion de plus proches voisins=93.8% (366 placettes)											
intercept	0.651				0.645	0.651	0.652	0.652	0.652	0.014	*
logRDI	0.753	0.045	$<2.10^{-16}$	***							
logH_0	-0.874	0.082	$<2.10^{-16}$	***							
Tx4-7	0.208	0.064	0.001	**							
RUM	0.043	0.019	0.027	*							
Tx4-7:RUM	-0.002	0.001	0.033	*							
t_{82}	0.0082				0.0081	0.0082	0.0082	0.0082	0.0082	1	
R^2	66%										
Epicéa Alpes, 634 placettes, proportion de plus proches voisins=1.1% (7 placettes)											
intercept	2.144				1.297	2.007	2.151	2.291	2.822	1.42E-14	***
logRDI	0.711	0.040	$<2.10^{-16}$	***							
logH_0	-0.768	0.076	$<2.10^{-16}$	***							
RUM	0.013	0.003	$3.38.10^{-6}$	***							
Tn6	0.126	0.029	$2.31.10^{-5}$	***							
t_{82}	0.0058				-0.0431	-0.0018	0.0066	0.0138	0.0700	0.112	
R^2	59.10%										
Pin sylvestre Massif Central, 1075 placettes, proportion de plus proches voisins=2.5% (27 placettes)											
intercept	2.259				1.909	2.191	2.258	2.351	2.528	$<2.10^{-16}$	***
logRDI	0.724	0.024	$<2.10^{-16}$	***							
logH_0	-0.682	0.056	$<2.10^{-16}$	***							
DH6-7	0.006	0.003	0.059	.							
Tx4	0.101	0.050	0.045	*							
t_{82}	-0.0016				-0.0218	-0.0070	-0.0015	0.0044	0.0141	$<2.10^{-16}$	***
R^2	55.90%										
		0.456	0.3705								
Pin d'Alep Sud-Est, 836 placettes, proportion de plus proches voisins=2.6% (22 placettes)											
intercept	4.189				3.681	4.065	4.245	4.336	4.551	$<2.10^{-16}$	***
logRDI	0.715	0.026	$<2.10^{-16}$	***							
logH_0	-0.527	0.063	$<2.10^{-16}$	***							
Tx2-3	-0.146	0.069	0.034	*							
t_{82}	0.0010				-0.0119	-0.0050	0.0000	0.0058	0.0203	4.76E-06	***
R^2	55%										

Tableau 5.6 (suite) : Résumé des modèles ajustés par régression GWR mixte pour tous les couples essence région (Eq. 5.11). *Pour les effets non stationnaires (intercept et date), la colonne « Coefficient » correspond à la valeur moyenne des estimations locales, et nous avons reporté la distribution de ces estimations dans les colonnes suivantes ainsi que la significativité de leur non stationnarité selon le test de Leung et al (2000). H_0 en m, les variables hydriques (BH, RU, DH RUM sont en mm), les températures sont en °C, la date (t_{82}) est en années.*

3.2.1 Epicéa dans le Massif Central, les Alpes et le Jura

Pour l'Épicéa la tendance est toujours positive quelle que soit la région considérée. Cependant son amplitude varie d'une région à l'autre et est plus importante dans le Massif Central (+27.3%) que dans les Alpes (+18.7%) et le Jura (+22.7%) (**Fig 5.6, Tab 5.5**). L'introduction d'un effet quadratique de la date met en évidence une accélération récente du changement de productivité dans le Massif Central et dans le Jura (**Fig 5.7**). Dans les Alpes le terme quadratique n'est pas significatif.

L'effet de la date est significativement non stationnaire dans le Massif Central ($p<2.10^{-16}$, **Tab 5.6**) où la tendance moyenne ajustée par GWR est de +23% et varie de -32% à +114%. Les variations spatiales de l'effet date mettent en évidence un gradient Sud-est – Nord-ouest.La productivité a très fortement augmenté sur les monts du Vivarais et sur toute la Haute Loire, alors qu'elle a diminué sur les Monts Dore à l'Ouest du Puy de Dôme. Les t-surfaces (**Fig 5.8**) indiquent que les tendances sont significatives sur toute la zone, à l'exception de l'Ouest du Puy de Dôme.

L'effet de la date n'est pas significativement non-stationnaire dans le Jura (p=1) ni dans les Alpes (p=0.11). Dans le Jura, la tendance moyenne est de +21% entre 1982 et 2005, et ne varie pas dans l'espace (**Fig 5.9**) Dans les Alpes, la tendance moyenne est de +14% et varie fortement de -63% à +400% (**Fig 5.9**).

3.2.2 Hêtre dans le Nord-ouest, le Massif Central et les Pyrénées

Pour le Hêtre la tendance linéaire est positive dans le Nord-Ouest (16.9%) et dans les Pyrénées (33.7%) et non-significative dans le Massif Central (-5%) (**Tab 5.4, Tab 5.5**). Même si l'augmentation relative est deux fois plus importante dans les Pyrénées que dans le Nord-Ouest, l'augmentation absolue est comparable dans les deux régions du fait d'un plus faible niveau de productivité dans les Pyrénées (**Tab 5.5**). L'introduction d'un effet quadratique de la date met en évidence un déclin de la productivité à la période récente dans le dans le Sud-Ouest (**Fig 5.7**).

Dans le Massif Central la tendance est significativement non stationnaire dans l'espace, selon le test de Leung ($p<2.10^{-16}$ **Tab. 5.6**). La tendance moyenne est de -2% et varie de -13% à +9%. **Ainsi la tendance régionale non significative résulte de tendances opposées dans l'espace.** On observe un gradient Ouest-Est très léger et homogène (**Fig 5.8**). La productivité a très légèrement augmenté dans le Sud-Ouest, a très légèrement diminué sur la majeure partie de la région, et a un peu plus diminué sur une zone entre le Puy de Dôme et la Haute Loire. L'étude des t-surfaces (**Fig 5.8**) met en évidence que la tendance n'est significative que dans cette dernière zone.

Dans le Nord-ouest la variation spatiale de l'effet date n'est pas significative (p=0.41). On constate cependant que l'augmentation de productivité est plus faible dans le Sud de la zone, alors qu'on observe des augmentations légèrement plus importantes en Seine Maritime, Somme et Pas de Calais (**Fig 5.10**).

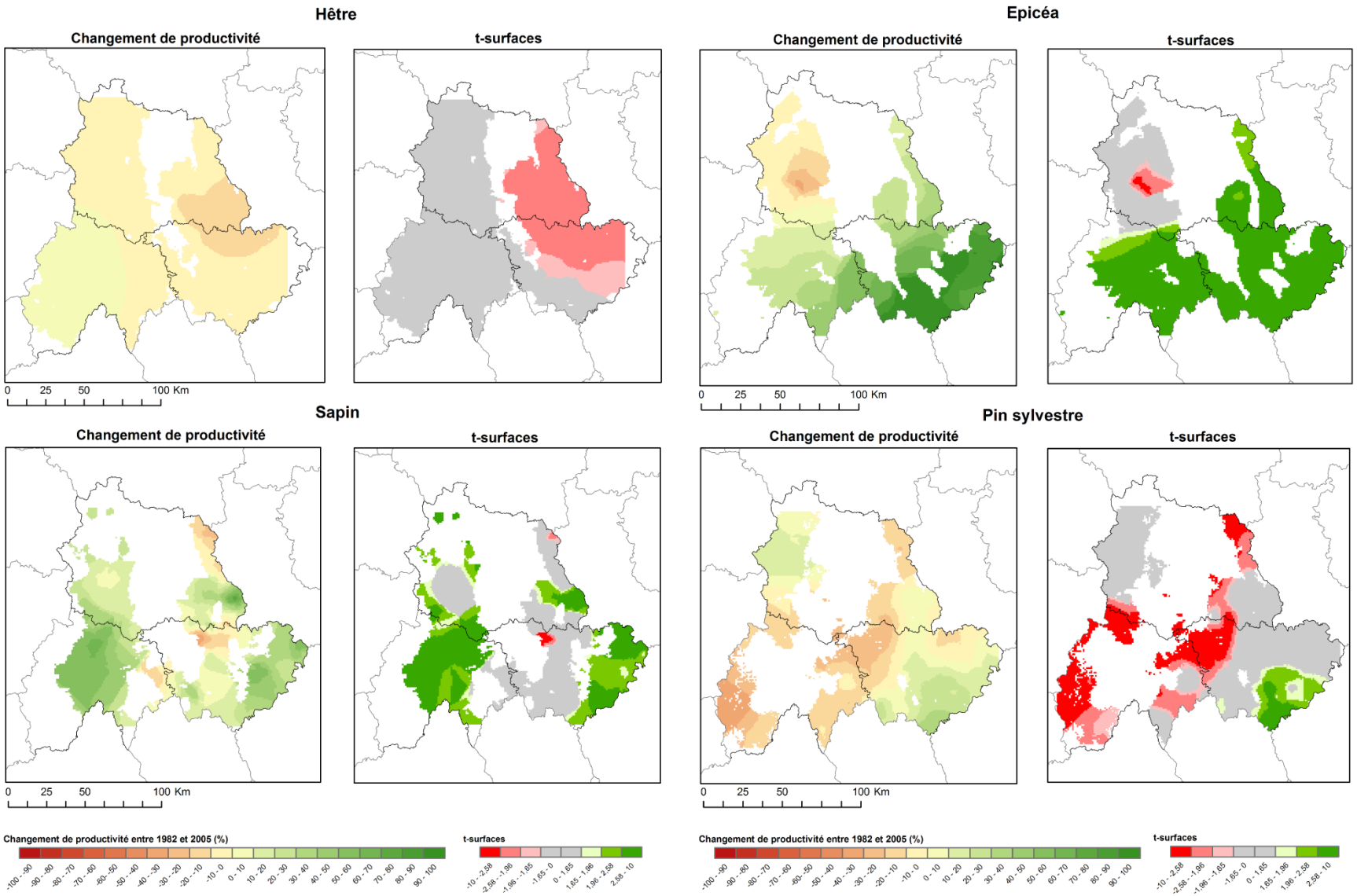


Figure 5.8 : Carte des variations locales de la productivité et des t-surfaces pour le Hêtre, le Sapin, l'Épicéa et le Pin sylvestre dans le Massif Central

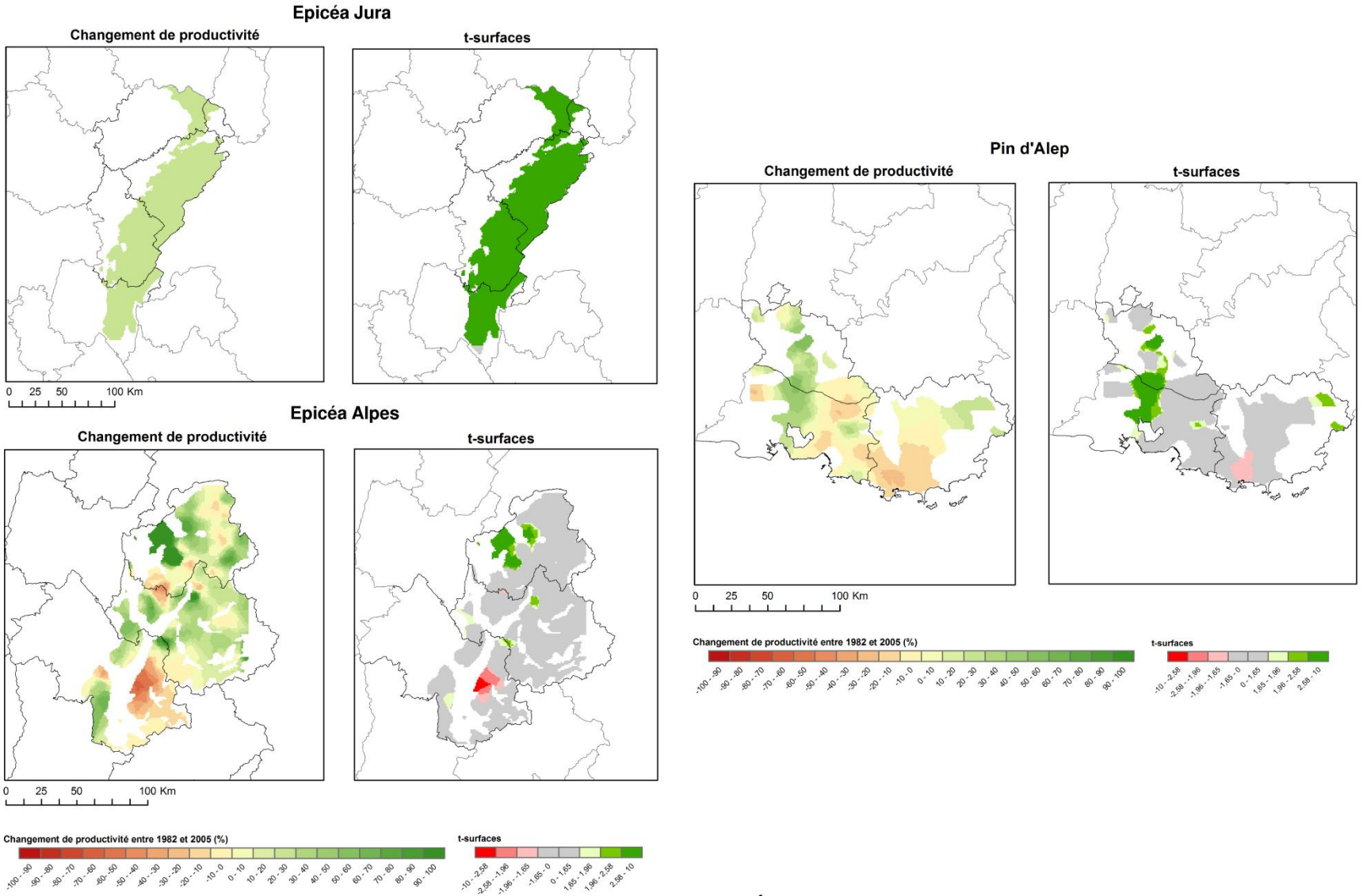


Figure 5.9 : Carte des variations locales de la productivité et des t-surfaces pour l'Épicéa dans le Jura et les Alpes (à gauche) et le Pin d'Alep dans le Sud-Est (à droite)

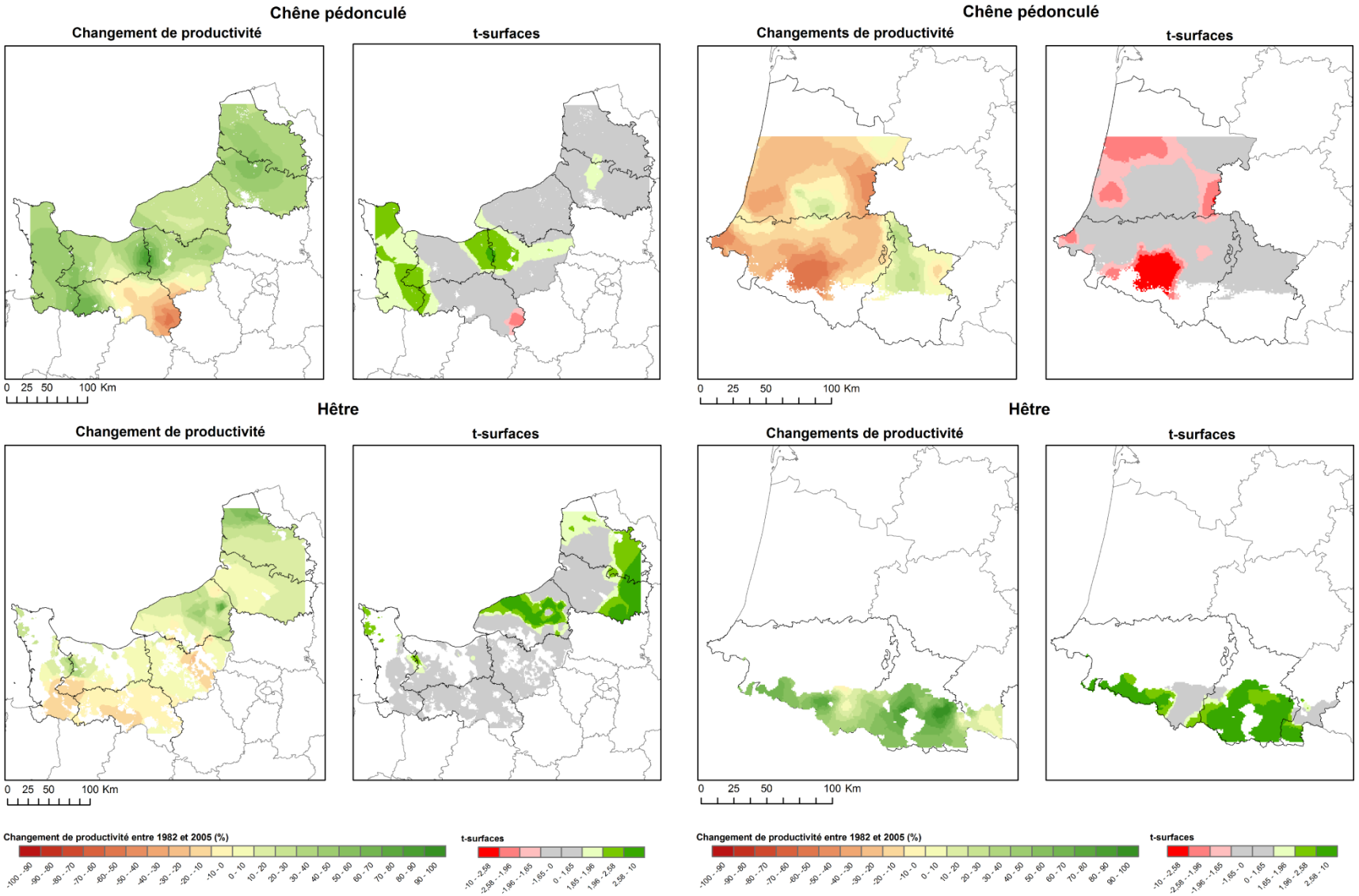


Figure 5.10 : Carte des variations locales de la productivité et des t-surfaces pour le Hêtre et le Chêne pédonculé dans le Nord-Ouest (à gauche) et dans le Sud-Ouest/Pyrénées (à droite)

Dans les Pyrénées la variation spatiale de l'effet date n'est pas non plus significative (p=0.27) et varie de -7% à +108%. La productivité du Hêtre a augmenté sur l'ensemble des Pyrénées Atlantiques et des Hautes Pyrénées. On constate en particulier deux zones où l'augmentation est très importante et significative selon les t-surfaces (**Fig 5.10**) : l'extrême Ouest de la zone et les Hautes-Pyrénées.

3.2.3 Chêne pédonculé dans le Nord-Ouest et le Sud-Ouest

De façon remarquable, les tendances ajustées pour le Chêne pédonculé sont opposées entre le Nord-ouest (+11.8%) et le Sud-ouest (-15%) (**Fig 5.6, Tab 5.5**). Dans ces deux régions l'effet quadratique de la date n'est pas significatif.

Dans le Nord-Ouest la non-stationnarité de l'effet date est en limite de significativité (p=0.087) et la tendance varie de -55% à +85%. La productivité a augmenté sur l'ensemble de la zone à l'exception du Sud-est de l'Orne où elle a fortement diminué (**Fig 5.10**). Trois zones sont caractérisées par une augmentation particulièrement importante : la Somme et le Pas de Calais, la frontière entre le Calvados et l'Eure et l'Ouest du Calvados.

Concernant le Sud-Ouest de la France, la variation spatiale de l'effet date est aussi en limite de significativité (p=0.06), et la tendance varie de -60% à +36%. On observe deux zones de légère augmentation de la productivité, au Sud des landes et au Nord du département des Hautes Pyrénées, alors qu'elle a diminué partout ailleurs. La diminution est particulièrement marquée dans le Sud du département des Pyrénées atlantiques, au niveau du piémont pyrénéen, ainsi qu'à l'Est des landes. Il n'y a que dans ces deux zones que la tendance est significatives selon les t-surfaces (**Fig 5.10**).

Ainsi, en plus de l'opposition des tendances entre les deux régions, on observe également des tendances opposées au sein d'une même région, ce qui souligne leur fort caractère contextuel.

3.2.4 Sapin dans le Massif Central

Dans le Massif Central la productivité du Sapin a augmenté au cours de la période d'étude de + 14.1% (**Tab 5.4, Tab 5.5**). **La tendance est significativement non-stationnaire selon le test de Leung ($p<2.10^{-16}$; Tab 5.6), et varie de -38% à +77%.** La productivité a augmenté sur la majeure partie de la région (**Fig 5.8**), avec des augmentations particulièrement fortes sur les monts du Cantal et le massif du Mont Dore, sur le Sud des Monts du Forez et dans le Sud-Est de la Haute Loire. On observe cependant deux zones où la productivité a diminué : Nord de la Haute-Loire et Nord-Est du Puy de Dôme. Les t-surfaces (**Fig 5.8**) mettent en évidence que les tendances ne sont significatives que dans les zones de forte augmentation ainsi que dans la zone de diminution au Nord de la Haute-Loire.

3.2.5 Pin Sylvestre dans le Massif Central

Pour le Pin sylvestre dans le Massif central, la tendance régionale est négative (-6.2% ;Tab 5.4, Tab 5.5). Elle est significativement non-stationnaire selon le test de Leung ($p<2.10^{-16}$; Tab 5.6) et varie de -39% à +38%. On observe une diminution assez importante de la productivité dans le Sud-ouest du Cantal et au Nord-ouest de la Haute Loire (**Fig 5.8**). En revanche la productivité du pin sylvestre a augmenté dans le Sud-est de la Haute Loire et dans l'Ouest du Puy de Dôme. L'analyse des t-surfaces met en évidence que les tendances ne sont significatives que là où la productivité a diminué (diagonale sud ouest-nord est) ainsi que dans le sud-est de la Haute Loire où la productivité a augmenté.

Ici encore, des contrastes locaux très marqués et de signe opposé résultent en une tendance régionale non significative (**Tab 5.4**).

3.2.6 Pin d'Alep dans le Sud-Est

Dans le Sud-Est de la France, le pin d'Alep n'a pas connu de tendance linéaire significative de productivité (Tab 5.4). L'effet de la date est significativement non stationnaire ($p<10^{-5}$). La tendance moyenne ajustée par GWR est de +2.3%, et varie de -24% à +59%. **Ceci révèle que malgré l'absence de changement constaté à l'échelle régionale, la productivité a changé localement et dans des sens opposés.**

La productivité a principalement augmenté dans l'Ouest de la zone ainsi qu'à l'extrême Nord-Est (**Fig 5.9**). Dans le Sud la productivité a diminué. L'examen de t-surfaces (**Fig 5.9**) montre que la tendance n'est significative que là où elle est fortement positive.

3.3 Interprétation environnementale des changements de productivité

Nous allons présenter ici les résultats des approches temporelle et spatiale d'identification des facteurs en cause dans les changements historiques de la productivité. La question de la cohérence des résultats de ces deux approches sera traitée en discussion (section 4).

3.3.1 Approche temporelle : rôle des changements climatiques

Les évolutions temporelles des facteurs climatiques sélectionnés pour chaque couple essence-région entre 1985 et 2005, Eq. 5.13) sont reportées dans le **tableau 5.7**. **De manière générale, ce sont les températures qui ont le plus augmenté sur cette période (Tab 5.7).** Dans le même temps les bilans hydriques climatiques ont légèrement diminué dans le Massif Central (pin sylvestre). Les températures de printemps et d'été ont plus augmenté que les températures hivernales, et les températures maximales ont en général plus augmenté que les températures minimales (**Tab 5.7**). **Il n'y a pas de phénomène général pour les bilans hydriques climatiques.**

		AUTECOLOGIE	TENDANCE	APPROCHE TEMPORELLE				
				Eq. 5.13		Eq. 5.14		
	Variable	Signe		Evolution	R^2 (%)	coef	Pc	R^2 (%)
HETRE	**Massif Central**							
	Tx10-2	↑	ns	+ 0.6°C	25.6	Aucun facteur significatif		
	Tx5	↑		+ 2.1°C	56.6			
	Tx3	↑		+ 2.5°C	65.5			
	Tn4	↑		+ 1.2°C	46.1			
	Nord-Ouest							
	Tx5	↑	↗	+2.9°C	74.2	↑	0.026	34.6
	Tx3	↑		+3.1°C	84.3			
	Tn10-11	↓		+0.7°C	18			
	Tx11	↓		+0.5°C	0			
	BH2	↓		+13mm	8.4			
	Tn4	↓		+1.3°C	76.7			
	Pyrénées							
	RU5	↑	∩	+	37.1	Aucun facteur significatif		
	RU9	↑		0	0			
	RU10	↑		+	34.3			
	RUM	↑						
EPICEA	**Massif Central**							
	Tx6-7	↑	↗	+2.1°C	59.9	↑	0.001	56.5
	pH	↑		?	?			
	S/T	↑		?	?			
	Alpes							
	RU	↑	∪	?	?	Aucun facteur significatif		
	RUM	↑						
	CN	↓		?	?			
	Tn6	↑		+2.5°C	60			
	Tx6	↑		+4.2°C	65.6			
	Tn4	↑		+2.0°C	63.9			
	Tn9	↑		+0.8°C	2.6			
	Jura							
	Tn9-11	↑	↗	+1.8°C	35.4	Aucun facteur significatif		
	Tx4-7	↑		+2.9°C	59.7			
	Tn4-8	↑		+2.2°C	43.2			
	Tn12-2	↑		+1.1°C	9.7			
	RUM	↑						

		AUTECOLOGIE	TENDANCE	APPROCHE TEMPORELLE				
				Eq. 5.13		Eq. 5.14		
	Variable	Signe		Evolution	R^2 (%)	coef	Pc	R^2 (%)
CHENE PEDONCULE	**Nord-Ouest**							
	Aucun facteur significatif		↗			Aucun facteur significatif		
	Sud-Ouest							
	BH4	↓		0	0			
	BH9-11	↓		0	0			
	Tn9	↓	↘	0	0			
	Tn11	↓		0	0			
	Tn3	↓		+0.8°C	12.9			
	Tx7	↑		+1.1°C	16.3			
PIN SYLVESTRE	**Massif Central**							
	DH6-7	↑		-50mm (2000-2005)				
	Tx4	↓		+1.5°C	67			
	Tx9	↓		0	0			
	Tx7	↓		+0.6°C	9.9	↓	0.05	22.5
	RU5-7	↑	↘	-50mm (2000-2005)				
	RU8-10	↑		0	0			
	BH11-12	↑		+15mm	10.2			
	BH6	↑		-20mm	47			
	BH2	↑		-14mm	32.2			
	BH9	↑		0	0			
SAPIN	**Massif Central**							
	DH7	↑		?	?			
	Tn9-10	↑	↗	+1.07°C	55.5	↑	0.087	16
	RU6-7	↑		?	?			
	BH7	↑		0	0			
PIN D'ALEP	**Sud-Est**							
	Tx2-3	↑		+2.5°C	46.6	Aucun facteur significatif		
	Tn3	↑		+1.6°C	36.3			
	Tx8	↑		+2.3°C	70.9			
	Tn8	↑	∩	+2.3°C	68.7			
	Tx9	↓		0	0			
	Tn5	↑		+2.8°C	73.6			
	BH1	↑		0	0			

Tableau 5.7 : Synthèse des résultats de l'approche autécologique, des tendances de productivité observées, de l'évolution des facteurs sur la période 1985-2005 et de leur pouvoir explicatif des tendances. *Pour le Pin sylvestre, l'estimation de l'évolution des réserves utiles et du déficit hydrique estival n'a pu se faire que sur la période 2000-2005. Dans d'autres cas le ? indique que l'évolution n'a pas pu être estimée par manque de données.Coef = coefficient. Pc = Probabilité critique.*

.

L'évolution de ces facteurs n'explique les variations historiques régionales de la productivité (moyennes annuelles des résidus partiels liés à l'effet date, Eq 5.4) que dans certains cas (**Tab 5.7**).

Concernant le Hêtre, dans le Nord-Ouest de la France, les températures maximales de mai ont augmenté (+2.9°C, **Tab 5.7**), et ont un effet positif significatif sur la tendance observée ($p=0.026$, $R^2=34.6\%$). En revanche dans le Massif Central on n'identifie pas de relation avec l'augmentation des températures (**Tab 5.7**), qui ont pourtant un effet positif sur sa productivité. Dans le Sud-ouest aucun facteur n'explique la tendance observée.

Pour l'Épicéa, dans le Massif Central, l'augmentation des températures estivales (+2.1°C, **Tab 5.7**), qui ont un effet positif sur sa productivité (**Tab 5.7**), présente une liaison positive significative avec l'augmentation de productivité observée pour cette espèce ($p=0.001$, $R^2=56.5\%$, **Tab 5.7**). En revanche, bien que l'effet de la température soit également positif dans les Alpes et le Jura (**Tab 5.7**), il n'existe pas de lien significatif avec les tendances observées. Aucun autre facteur parmi ceux sélectionnés dans l'approche autécologique régionale n'explique ces tendances.

Pour le Pin sylvestre, dans le Massif Central les températures maximales de juillet ont un effet négatif sur la productivité (**Tab 5.7**) et leur augmentation (+0.6°C, **Tab 5.7**) explique significativement une partie de la diminution de productivité observée à l'échelle régionale ($p=0.05$, $R^2=22.5\%$, **Tab 5.7**).

Pour le Sapin, dans le Massif Central, l'augmentation des températures minimales de fin de saison de végétation (+1.1°C, **Tab 5.7**), qui ont un effet positif sur sa productivité (**Tab 5.7**), présente une relation positive, bien que non-significative, avec les variations de productivité observées ($p=0.086$, $R^2=16.3\%$).

Pour le Pin d'Alep, l'augmentation des températures, qui ont un fort effet sur sa productivité (**Tab 5.7**) ne présente pas de lien avec la tendance observée.

Pour le Chêne pédonculé, les changements de productivité observés dans le Sud-Ouest ne semblent pas être liés à l'évolution des facteurs identifiés dans l'approche autécologique. En effet ces facteurs n'ont pas beaucoup changé dans le temps (**Tab 5.7**) et aucun n'est significativement corrélé à la tendance observée. Dans le Nord-Ouest, malgré l'impossibilité d'identifier des facteurs influant significativement la productivité, nous avons identifié un lien significatif entre les variations temporelles de la productivité et l'augmentation des températures estivales dans cette région.

3.3.2 Approche spatiale : modulation des tendances par les facteurs moyens du milieu

Les variations spatiales de l'effet date sont fortement expliquées par les facteurs environnementaux moyens : les R^2 des modèles de régression PLS entre le paramètre de l'effet tendanciel de la date et les facteurs environnementaux moyens (Eq. 5.15) varient de 66.1% à 84.2% et le nombre d'axes

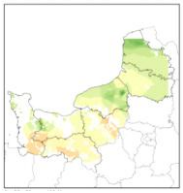
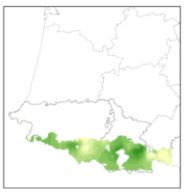
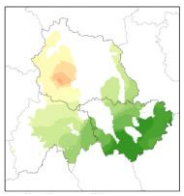
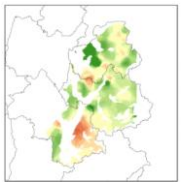
	AUTECOLOGIE		TENDANCES	APPROCHE SPATIALE			
	Variable	Signe		Variable	Signe	Contrib	
HETRE				***Massif Central***			
	Tx10-2	↑		**rad11-3**	↑	7.57	
	Tx5, 3	↑		**S/T**	↑	2.49	Ncomp = 5
	Tn4	↑		**BHc9-3**	↑	18.75	Q^2 = 83.3%
				rad4	↓	1.83	R^2 = 84.3%
				rad7-9	↓	2.50	
				BHc6	↓	1.45	
				Tx8	↓	0.57	
				Nord-Ouest			
	Tx5, 3	↑		**BHc6**,8	↓	2.54	
	Tn10-11, Tx11	↓		BHc1,10	↑	2.32	Ncomp = 7
	BH2	↓		**NO_3**, N_{tot}, NH_4	↓	1.99	Q^2 = 65.2%
	Tn4	↓		rad7	↑	0.62	R^2 = 66.6%
				Tx9	↓	1.58	
				Tn2	↑	1.17	
				RU5	↑	1.08	
				rad11	↓	0.72	
				Tn10	↓	1.10	
				Pyrénées			
	RU5, 9-10, RUM	↑		**Tx6-9**	↓	4.56	
				Tn2-3	↑	2.03	
				Tn9-10	↓	1.81	
				BHc2-3, 5-6, 9	↓	1.25	Ncomp =7
				Tx12	↓	1.64	Q^2 = 65.4%
				RU9	↑	1.61	R^2 = 67.8%
				Tx4	↓	0.98	
				Tn7	↑	1.69	
				Tx3	↑	0.94	
				RU6	↓	1.81	
				S/T	↓	2.21	
EPICEA				***Massif Central***			
	Tx6-7	↑		**rad_an**	↑	23.53	
	pH, S/T	↑		**C/N**	↑	2.84	Ncomp = 1
				RU7-9	↓	7.63	Q^2 = 80.6%
				S/T	↓	2.31	R^2 = 81.1%
				Tn11-2	↓	3.49	
				Alpes			
	RUx, RUM	↑		Aucun facteur significatif			
	CN	↓					
	Tn6, Tx6	↑					
	Tn4	↑					
	Tn9	↑					
				Jura			
	Tn9-11	↑		**pH,** S/T	↑	8.91	
	Tx4-7	↑		**Tx10-2**	↑	7.81	
	Tn4-8	↑		rad5-6	↑	4.63	Ncomp = 4
	Tn12-2	↑		BHc6, 9, 4	↑	4.20	Q^2 = 83.1%
	RUM	↑		Tx4-5	↓	2.20	R^2 = 84.6%
				rad9	↓	1.66	
				rad1,3	↑	3.54	

Tableau 5.8 : Synthèse des résultats de l'approche d'autécologie régionale, des variations spatiales des tendances, et de l'approche de régression PLS (Eq. 5.15) pour déterminer les facteurs en cause dans ces variations spatiales (Approche spatiale*). Nous avons reporté les facteurs significatifs par saison avec le signe de l'effet et la contribution cumulée (Contrib, en % du R^2 total). Les variables sont ordonnées de la plus significative à la moins significative. Nous avons indiqué le nombre de composantes retenues (Ncomp), le Q^2 et le R^2 d'ajustement. Les variables en gras sont celles qui ont pu être introduites simultanément dans un modèle de régression linéaire sur l'effet date (Eq 5.15).*

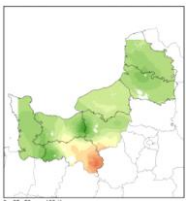
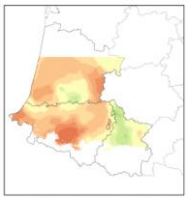
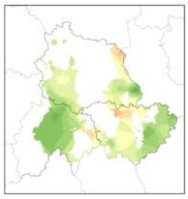
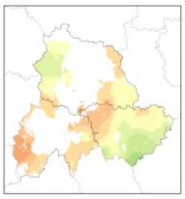
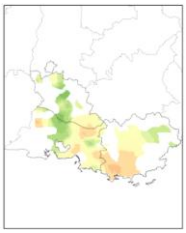
	AUTECOLOGIE		TENDANCES	APPROCHE SPATIALE			
	Variable	Signe		Variable	Signe	Contrib	
CHENE PEDONCULE				***Nord-Ouest***			
				BHc8,6	↑	5.35	
				DH7-9	↑	5.56	
				BHc10,1	↓	3.78	Ncomp = 6
				Tx2-4	↑	2.12	Q^2 = 73.5%
				rad7	↓	2.19	R^2 = 79.2%
				RU8	↑	1.36	
				Tx10	↓	1.02	
				Sud-Ouest			
	BH4, 9-11	↓		**Tn11-12**	↓	3.15	
	Tn9, 11, 3	↓		**BHc3-5**	↓	5.73	
	Tx7	↑		BHc9-10	↑	3.14	
				RU9	↑	1.42	
				pH	↑	1.14	Ncomp = 8
				Tn23	↓	2.40	Q^2 = 69.9%
				Tx7,5,3,1	↓	4.83	R^2 = 72.9%
				RU7	↓	0.92	
				BHc6	↑	1.19	
				Tx8	↑	1.50	
				rad4	↓	0.93	
SAPIN				***Massif Central***			
	DH7	↑		Tx3-5	↑	1.82	
	Tn9-10	↑		BHc11-1,7	↑	4.67	
	RU6-7	↑		Tn11	↓	1.06	
	BH7	↑		**Tx9-12**,2	↓	4.85	
				rad1,5	↑	1.74	Ncomp = 9
				rad4	↓	1.81	Q^2 = 66.4%
				BHc5	↓	0.93	R^2 = 68.9%
				Tn7,5,9	↑	2.96	
				RU89	↓	2.58	
				S/T	↑	3.31	
				RU5	↑	1.75	
				Tx7	↑	0.58	
				RUM	↑	1.77	
PIN SYLVESTRE				***Massif Central***			
	DH6-7	↑		**Tx12**,2	↓	3.96	
	Tx4, 9, 7	↓		rad4-6	↑	4.13	
	RU5-7, 8-10	↑		**BHc5**,10,3	↓	3.13	
	BH11-12, 6, 2,	↑		Tn9,5	↑	2.76	
				Tn12	↓	1.51	
				BHc12	↑	1.25	
				rad9-10,2	↓	3.21	Ncomp = 9
				RU5	↑	1.32	Q^2 = 71%
				rad11	↑	1.02	R^2 = 73.8%
				Tx3	↑	1.21	
				Tx8	↓	1.02	
				DH7	↑	1.11	
				Ndep, NH4	↑	3.84	
PIN D'ALEP				***Sud-Est***			
	Tx2-3, Tn3	↑		Tx9	↑	1.35	
	Tx8, Tn8	↑		**BHc11,**8,1	↑	4.70	
	Tx9	↓		**Tx6**,8	↓	2.42	
	Tn5	↑		**DH89**	↑	1.44	
	BH1	↑		Tn3	↑	0.64	
				C/N	↓	1.36	Ncomp = 10
				RU5	↓	0.83	Q^2 = 65.7%
				NH4, Ndep	↓	1.48	R^2 = 67.6%
				BHc3,5	↓	1.85	
				NO3	↑	0.82	
				Tx11	↓	1.28	
				Tn6-7	↑	1.58	
				rad4	↑	1.09	
				RU10	↑	1.66	

Tableau 5.8 (suite).

retenus varie de 1 à 10 (**Tab 5.8**). Les variables les plus influentes identifiées pour chaque espèce sont reportées dans le **tableau 5.8**. Celles qui ont pu être introduites simultanément dans un modèle de régression linéaire entre le paramètre de l'effet de la date non stationnaire et les facteurs sont indiquées en gras.

Nous avons également reporté les résultats de l'approche autécologique régionale, pour tester l'hypothèse de facteurs communs entre les deux approches.

3.3.2.1 Massif Central

Pour le Hêtre, les variations spatiales des changements de productivité sont positivement liées aux radiations hivernales, au S/T et au bilan hydrique climatique hivernal (**Tab 5.8**). **Ces trois facteurs expliquent 52.3% des variations spatiales de l'effet date. Ces résultats indiquent que la productivité a plus augmenté là où le niveau de radiations est élevé, où les conditions trophiques sont favorables et la disponibilité en eau d'octobre à mars est importante. La productivité a en revanche diminué dans les contextes peu ensoleillés, chimiquement pauvres et secs.** L'effet positif des radiations hivernales est cohérent avec l'effet positif des températures mis en évidence dans l'approche autécologique (**Tab 5.8**). En revanche les effets trophique et hydrique n'avaient pas été observés dans l'approche autécologique.

Pour l'Épicéa, l'effet de la date est positivement lié aux radiations (surtout estivales) et au C/N, et négativement relié à la réserve utile estivale et aux températures minimales de décembre. **Ces 4 facteurs expliquent 84.2% de la variabilité spatiale de l'effet date. La productivité a donc plus augmenté dans les zones recevant de fortes radiations, où les conditions trophiques sont défavorables, où la réserve utile estivale est peu importante et où les températures hivernales sont froides.** L'effet positif des radiations est cohérent avec l'effet positif des températures observé dans l'approche autécologique. En revanche les effets trophiques sont inversés, et les effets des réserves utiles estivales et des températures hivernales n'avaient pas été mise en évidence dans l'approche autécologique.

Pour le Pin sylvestre, l'effet date est négativement relié aux températures maximales de décembre et février, au bilan hydrique de mai et aux radiations hivernales. **Ces 3 variables expliquent 46.8% des variations spatiales de l'effet date. Ces résultats indiquent une augmentation de productivité plus importante dans les contextes froids et peu ensoleillés en hiver et où le bilan hydrique de mai est faible.** Les effets négatifs des températures et des radiations hivernales pourraient être rapprochées des effets négatifs des températures mis en évidence dans l'approche autécologique, bien qu'il ne s'agisse pas des mêmes mois. En revanche l'effet du bilan hydrique est opposé à ceux trouvés dans l'approche autécologique. **Notons que les facteurs identifiés pour le pin sylvestre sont les mêmes que pour le Hêtre, mais avec des signes opposés, ce qui suggère que les contextes où la productivité du Pin sylvestre a le plus augmenté sont ceux où celle du Hêtre à le plus diminué.**

Pour le Sapin, la tendance est négativement liée aux températures maximales d'automne-hiver, et aux radiations d'avril, et positivement liée aux radiations de janvier et aux températures minimales de juillet. **Ces 4 facteurs n'expliquent que 18% des variations spatiales de l'effet date**. **La productivité a donc plus augmenté dans les contextes froids en hiver mais recevant beaucoup de radiations, où l'ensoleillement est faible au printemps et où il fait chaud en été.** Les effets des températures hivernales et des réserves utiles de fin d'été sont opposés à ceux trouvés dans l'approche autécologique. Aucun effet des radiations n'y avait été mis en évidence, ni d'effet positif des températures estivales.

3.3.2.2 Nord ouest

Pour le Hêtre dans le Nord-Ouest, la tendance est négativement liée au bilan hydrique estival et au niveau de dépôts azotés, et positivement liée aux températures minimales de février. **Ces 3 facteurs n'expliquent que 11.5% des variations spatiales de l'effet date. Ceci indique une augmentation plus importante là où le bilan hydrique est faible en été, où le niveau de dépôts azotés est peu important et où il fait chaud en février. A l'inverse la productivité a diminué davantage dans les contextes à forte disponibilité en eau en été et où le niveau de dépôts azotés est important.** L'effet négatif du bilan hydrique estival n'avait pas été observé dans l'approche autécologique, de même qu'aucun effet trophique n'avait été mis en évidence. L'effet des températures hivernales est opposé à celui observé dans l'approche autécologique.

Pour le Chêne pédonculé nous avons trouvé un effet opposé du bilan hydrique par rapport au hêtre : l'effet date est positivement lié au bilan hydrique estival, indiquant **une augmentation de productivité plus importante dans les contextes bien alimentés en eau en été, alors que la productivité a plus diminué dans les contextes secs en été. Ce facteur explique 47.3% des variations spatiales de l'effet date.**

3.3.2.3 Pyrénées et Sud-Ouest

Pour le Hêtre dans les Pyrénées, la tendance est négativement liée aux températures maximales estivales, au bilan hydrique de février-mars et au S/T. **Ces trois facteurs expliquent 47% des variations spatiales de l'effet date. La productivité a donc plus augmenté dans les contextes froids en été, où l'apport en eau est modéré enfin d'hiver et où les conditions de nutrition sont défavorables.** Aucun de ces trois facteurs n'avait été mis en évidence dans l'approche autécologique, où seules les réserves utiles étaient ressorties comme des facteurs influant sur le niveau de productivité.

Pour le Chêne pédonculé dans le Sud-Ouest, l'effet date est négativement lié aux températures minimales de début d'hiver, au bilan hydrique de début de saison de végétation et aux températures maximales de juillet, et positivement lié au pH. **Ces 4 facteurs expliquent 49.3% des variations spatiales de l'effet date. La productivité a donc plus augmenté là où il fait froid en hiver et en été et où l'apport en eau est modéré en début de saison de végétation et le pH est élevé.**

A l'inverse elle a plus diminué dans les contextes chauds, où l'apport en eau est important au printemps et où le pH est acide. Les effets des températures hivernales et des bilans hydriques de printemps sont similaires à ceux identifiés dans l'approche autécologique. En revanche l'effet du pH n'était pas ressorti dans l'approche autécologique, et nous avions trouvé un effet opposé pour les températures de juillet.

3.3.2.4 Sud-Est

Dans le Sud-Est, les variations spatiales de la tendance du **Pin d'Alep** sont positivement corrélées au bilan hydrique de novembre et au déficit hydrique de fin de saison de végétation et négativement liée aux températures maximales estivales. **Ces trois facteurs expliquent 16.3% des variations spatiales de l'effet date. Ceci suggère que la productivité a plus augmenté dans les contextes frais et bien approvisionnés en eau, en particulier en été, alors qu'elle a plus diminué dans les contextes chauds et secs.** L'effet positif du bilan hydrique de novembre est cohérent avec l'effet positif du bilan hydrique de janvier identifié dans l'approche autécologique. L'effet négatif des températures estivales sur la tendance est cohérent avec l'effet positif des températures dans l'approche autécologique. En, revanche aucun effet du déficit hydrique n'avait été observé.

3.3.2.5 Jura

La tendance **de l'Épicéa** est positivement liée au pH et au S/T et aux températures maximales hivernales**. Ces deux facteurs expliquent 61.7% des variations spatiales de l'effet date. Ceci indique que la productivité a plus augmenté là où les conditions trophiques sont favorables et où il ne fait pas trop froid en hiver.** L'effet positif des températures hivernales est cohérent avec les effets thermiques positifs mis en évidence dans l'approche autécologique, en revanche aucun effet trophique n'avait été identifié.

3.3.2.6 Alpes

Nous n'avons trouvé aucun facteur expliquant significativement les variations spatiales de l'effet date pour l'Épicéa dans les Alpes. **Ceci est probablement lié au fait que la non stationnarité de l'effet date n'est pas significative dans cette région** (**Tab 5.6**).

4 DISCUSSION

Dans ce chapitre nous avons procédé à une analyse régionale de l'autécologie des espèces et avons mis en évidence des différences de limitations selon les régions. **Nous avons également montré que les changements de productivité pour une espèce donnée sont variables selon les régions. De même au sein d'une région nous avons montré des variations locales des tendances, dont le signe peut souvent s'inverser localement**. Nous avons adopté deux approches pour étudier le déterminisme environnemental des changements : une approche

temporelle dans laquelle nous avons corrélé les chronologies régionales de productivité à l'évolution temporelle des facteurs climatiques identifiés dans l'approche autécologique, et une approche spatiale dans laquelle nous avons relié les estimations locales des tendances aux facteurs moyens de l'environnement. Nous confrontons maintenant ces résultats pour tenter d'en dégager les cohérences et les incohérences.

4.1 Cohérence des résultats de l'approche autécologique avec les gradients environnementaux couverts régionalement

Les résultats de l'approche autécologique régionale ont mis en évidence des limitations différentes selon les régions pour une même espèce. Nous allons discuter ces réponses régionales à l'environnement en fonction des gradients environnementaux représentés dans chaque région. Cette discussion sera élargie dans la synthèse générale, où nous confronterons également les réponses obtenues à l'échelle nationale.

4.1.1 Hêtre

Nous avons trouvé que les effets thermiques étaient prépondérants pour le Hêtre dans le Massif Central et le Nord-Ouest. Dans le Massif Central, alors que les températures maximales hivernales ont un effet positif, nous avons trouvé un effet négatif des températures de novembre dans le Nord-Ouest. Cette apparente contradiction peut s'expliquer par des conditions moyennes de températures différentes entre ces deux régions. La médiane des températures de novembre se situe à 8°C dans le Massif Central, alors qu'elle est d'environ 10°C dans le Nord-Ouest. **Ainsi la réponse du Hêtre est positive quand les conditions sont plus froides, et négative quand les conditions sont plus chaudes, ce qui suggère une réponse "en cloche", et relativement étroite, à la température hivernale.** On observe exactement le même phénomène pour la réponse aux températures minimales d'avril, qui est positive dans le Massif Central où la médiane de ces températures est d'environ 1.5°C, et négative dans le Nord-Ouest où le niveau médian se situe à environ 4°C. Dans les Pyrénées nous avons vu que la seule variable ayant un effet significatif était la réserve utile. **Ceci est très cohérent avec le fait que la RUM est beaucoup plus défavorable dans cette région (environ 40 mm en moyenne) que dans les deux autres (80-90 mm).** Nous n'avons pas mis en évidence d'effet thermique négatif dans cette région, ce qui est cohérent avec le contexte montagnard. **On aurait cependant pu s'attendre, comme dans le Massif Central, à trouver des effets thermiques positifs.**

4.1.2 Epicéa

Nous avons mis en évidence des effets thermiques, trophiques et hydriques dont l'importance relative varie en fonction de la région considérée**. Dans les 3 régions, nous avons mis en évidence un fort effet positif des températures maximales estivales**. Cependant c'est dans le Massif Central que cet effet est le plus marqué, ce qui est cohérent avec le fait que les températures

maximales sont plus faibles dans cette région que dans les deux autres (**Fig 5.4**). Concernant l'effet des conditions trophiques, nous avons mis en évidence un effet positif très significatif du pH dans le Massif central, où le pH indique des conditions beaucoup plus acides (médiane = 4.5) que dans les deux autres régions (médiane = 5.5 et 6.0 pour les Alpes et le Jura respectivement). Dans les Alpes nous avons mis en évidence un effet négatif du C/N qui est très cohérent avec le niveau peu favorable du C/N dans cette région (médiane=18, bien qu'un peu meilleur que dans le Massif Central (médiane=21). Nous n'avons mis en évidence aucun effet trophique dans le Jura, ce qui s'explique par le bon niveau trophique dans cette région et son substrat calcaire : c'est là où le pH et le C/N ont les niveaux les plus favorables des trois régions (6 et 14.5 respectivement), et on peut supposer qu'ils ne sont pas limitants pour la croissance. La RUM est le facteur prépondérant dans les Alpes, ce qui s'explique par la très faible réserve utile dans cette région (environ 30 mm). Dans le Jura la disponibilité en eau du sol apparait aussi comme un facteur important. En revanche, aucun effet n'a été détecté dans le Massif central pour ce facteur. Ceci est cohérent avec le niveau très favorable de la RUM dans cette région (environ 100 mm), dont on peut supposer qu'il n'est pas limitant pour la croissance. **Ces résultats mettent en évidence que l'importance relative des différents facteurs influençant la productivité de l'Épicéa est directement lié au niveau de ces facteurs dans chaque région. Selon la position de la région sur les gradients environnementaux, les facteurs limitant la croissance ne sont pas les mêmes.**

4.1.3 Chêne pédonculé

Nous n'avons trouvé aucun facteur ayant un effet significatif sur la productivité du Chêne pédonculé dans le Nord-Ouest de la France. Ceci pourrait être dû au faible nombre de points disponibles dans cette région (**Tab 5.1**). Cependant il se pourrait également que les conditions dans lesquelles le Chêne pédonculé est présent soient assez homogènes et favorables à la croissance, et qu'aucun facteur ne soit assez limitant pour induire des variations de productivité.

Dans le Sud-Ouest en revanche, nous avons trouvé des effets significatifs négatifs des bilans hydriques et des températures en début et en fin de saison de végétation. Le bilan hydrique d'avril est plus élevé dans cette région (environ 65 mm) que dans le Nord-Ouest (environ 30mm). Le Chêne pédonculé semble donc être affecté d'un excès d'eau dans cette région ce qui est et difficile à interpréter. Les températures sont également relativement élevées dans ce contexte par rapport au Nord-Ouest et par rapport aux moyennes nationales. Il n'est donc pas surprenant d'observer une réponse négative aux températures si on se situe en limite supérieure du gradient. Il est cependant surprenant que nous ayons mis en évidence un effet positif des températures maximales de juillet alors qu'elles sont très élevées dans cette région (environ 26.5°C).

4.1.4 Autres espèces

Pour le Pin sylvestre, le Sapin et le Pin d'Alep nous n'avons étudié qu'une région. Il n'est donc pas possible de faire des comparaisons interrégionales mais on peut remarquer des différences de réponse par rapport à l'échelle nationale.

Pour le Sapin nous avons trouvé une forte limitation par le stress hydrique estival dans le Massif Central, alors que cet effet n'était pas prépondérant (mais présent) à l'échelle nationale. Ceci est cohérent avec le fait que le déficit hydrique de juillet est plus important dans cette région (médiane : -30mm) qu'à l'échelle nationale (médiane : -11 mm). Nous avons également mis en évidence un effet positif des températures de fin de saison de végétation alors que les effets de printemps-été primaient à l'échelle nationale.

Pour le Pin sylvestre, nous avons également mis en évidence une forte limitation par le stress hydrique estival dans le Massif Central. Ceci est surprenant étant donné que le déficit hydrique de juillet est moins prononcé dans cette région (médiane : -49 mm) qu'à l'échelle nationale (médiane : -65 mm). Les effets thermiques négatifs pendant la saison de végétation sont cohérents avec ceux trouvés à l'échelle nationale pour le mois de juin, de même que les effets positifs des bilans hydriques hivernaux.

Pour le Pin d'Alep, la région sélectionnée est très similaire à « l'échelle nationale », qui ne concerne en réalité que le Sud-Est de la France. Dans les deux cas nous avons identifié un effet positif prépondérant des températures de février-mars, et un effet positif du bilan hydrique de janvier. A l'échelle régionale, nous avons mis en évidence des effets thermiques supplémentaires, dans des sens opposés selon les mois.

4.2 Variations spatiales des changements de productivité

Nous avons observé des variations des tendances selon les régions pour une même espèce, et selon les espèces pour une même région, pouvant aller du simple changement d'intensité à l'inversion de signe. De même, nous avons observé une forte non-stationnarité intra-régionale des tendances, le signe de la tendance pouvant s'inverser localement.

4.2.1 Intérêt et limites de la régression GWR

4.2.1.1 Intérêt de la spatialisation des changements de productivité

L'approche de régression GWR nous a permis d'analyser les variations spatiales des changements de productivité, et d'élaborer des cartes de ces changements sur un ensemble de régions, ce qui à notre connaissance n'avait jamais été fait auparavant. La mise en évidence de fortes variations spatiales des tendances confirme l'intérêt de ce type d'approche pour caractériser les changements de productivité et évaluer leur caractère plus ou

moins local. L'ambition initiale était d'évaluer les variations spatiales des changements de productivité à l'échelle de la France, et de produire des cartes nationales de ces changements pour les différentes espèces. La méthode d'inventaire par département ne nous a pas permis de réaliser cet objectif, mais l'accumulation de cycles d'inventaire nouvelle méthode devrait permettre à l'avenir de réaliser de telles cartes.

Cette méthode nous a également permis d'interpréter les changements de productivité observés et leurs variations spatiales, **mais cet aspect est plus exploratoire et ne constitue pas une approche explicative stable.**

4.2.1.2 Signification de la non-stationnarité d'un paramètre

La non-stationnarité d'un paramètre dans un modèle est avant tout une indication de l'insuffisance du modèle pour expliquer les variations de la variable à expliquer. Cette insuffisance peut résulter de la non-prise en compte de variables explicatives importantes, ou d'une mauvaise formulation des effets des variables et de leurs interactions (Fotheringham *et al* 2002).

La régression GWR n'admet qu'une formulation linéaire des paramètres. **Il est donc difficile de formaliser des effets non linéaires des variables. La non-stationnarité d'un paramètre peut aussi résulter de la curvilinéarité d'une relation** (Austin, 2007 ; **Fig 5.10**) : En effet si la relation entre la variable dépendante et une variable explicative est curvilinéaire et que la variable explicative présente une auto-corrélation spatiale, la régression GWR va échantillonner localement une partie limitée du gradient et produire une apparente non-stationnarité du paramètre. Nous avons identifié un effet curvilinéaire de la date pour certains couples essence-région (**Fig 5.7**). **On pourrait soupçonner que cette curvilinéarité soit responsable de la non-stationnarité de l'effet date.**

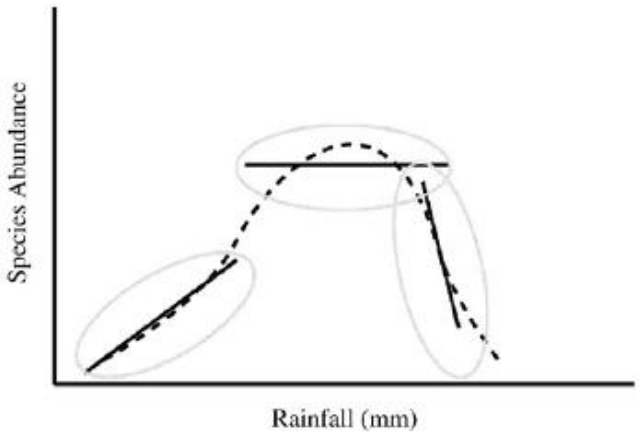


Figure 5.10 : Illustration théorique de la non-stationnarité apparente d'un paramètre si la relation entre la variable dépendante et la variable explicative est curvilinéaire (tiré de Austin, 2007).

À titre exploratoire, nous avons testé l'ajustement d'un effet quadratique de la date (polynôme du second degré) par régression GWR pour l'Épicéa dans le Massif Central. Seul le paramètre linéaire s'est révélé significativement non-stationnaire selon le test de Leung, le paramètre quadratique étant stationnaire et significatif sur la quasi-totalité de la région (Résultats non présentés). Nous avons représenté les estimations locales de la tendance obtenues pour chaque voisinage (**Fig 5.11a**). On observe une grande variabilité des tendances ajustées, allant d'une relation négative à une relation positive curvilinéaire convexe. Cependant en ne représentant les tendances que pour les observations où les deux paramètres sont significatifs au sens des t-surfaces ($|t|>1.96$), on n'observe que des relations positives convexes pouvant varier dans leur intensité (**Fig 5.11b**). **Ainsi même en prenant en compte la curvilinéarité de l'effet de la date, il subsiste une non-stationnarité de cet effet, ce qui confirme que les variations spatiales de l'effet date ne sont pas liées à la curvilinéarité de la relation. Le caractère général de ce comportement devra être précisé.**

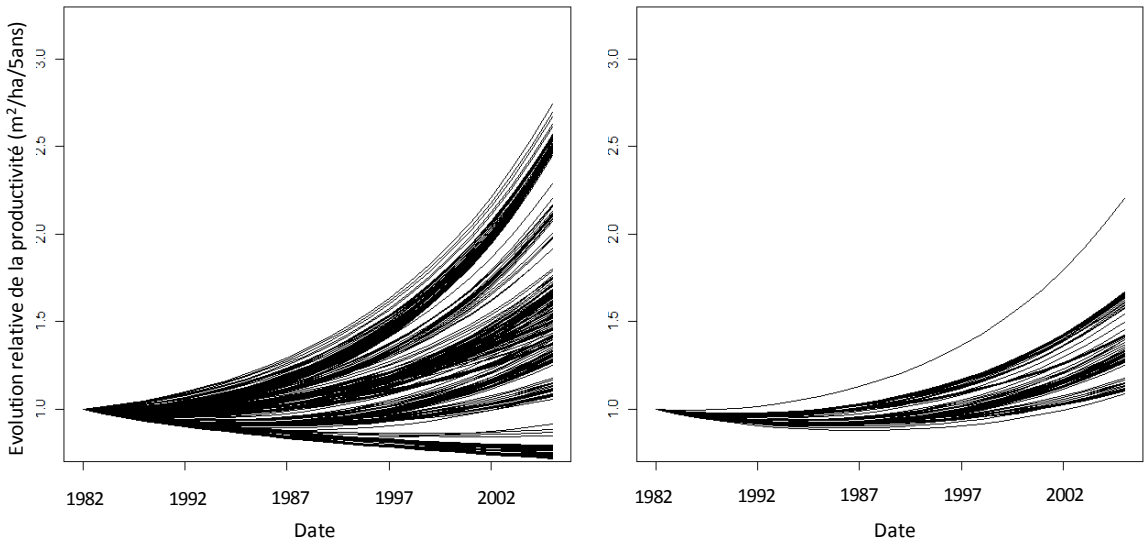


Figure 5.11 : Estimations locales de la tendance quadratiques pour l'épicéa dans le Massif Central. *a) Ensemble des relations ajustées sur chaque observation. b) restriction de a) aux seuls cas où les paramètres linéaire et quadratique sont significatifs (|t-surface| > 1.96). Chaque courbe correspond à la tendance ajustée sur une observation.*

Nous avons fait le choix d'utiliser une méthode de régression GWR mixte, en faisant l'hypothèse que seul l'effet de la date peut présenter une non-stationnarité. En effet notre objectif n'était pas d'élaborer un modèle spatial de la productivité, mais de chercher si l'effet de la date variait dans l'espace. Cependant le fait de fixer les autres paramètres pourrait avoir pour effet de reporter artificiellement leur non-stationnarité sur l'effet de la date.

4.2.1.3 Optimisation du rayon d'influence

Le rayon d'influence définit l'extension du voisinage considéré pour l'ajustement du modèle GWR. Nous avons vu que le rayon d'influence peut être optimisée par validation croisée dans le processus d'ajustement du modèle. Cette procédure permet d'optimiser le compromis biais-variance : un rayon d'influence important diminue la variance des estimations mais en augmente le biais, alors qu'un petit rayon d'influence conduit à des estimations moins biaisées mais augmente leur variance (Fotheringham *et al* 2002).

Cependant le rayon d'influence définit également l'échelle spatiale à laquelle on étudie les relations entre les variables. Les facteurs environnementaux varient à des échelles différentes, ce qui pourrait conduire à l'existence de plusieurs optimums du rayon d'influence, chacun lié à l'échelle caractéristique d'un facteur donné. **Cependant nous avons fait le choix d'une largeur de bande adaptative pour pallier à l'hétérogénéité de la distribution spatiale des espèces. Ceci permet d'optimiser le compromis biais-variance mais suppose que l'échelle d'étude varie dans l'espace, mais ne permet pas d'interpréter les proportions d'observations incluses dans le voisinage de calibration en termes d'échelle de variation d'un facteur donné.**

4.2.2 Variations spatiales des changements de productivité et influence de l'échelle d'étude

Dans le **tableau 5.9**, nous avons résumé les tendances observées à l'échelle nationale, régionale et locale. **Dans certains cas, la moyenne observée à l'échelle régionale est similaire à celle observée à l'échelle nationale** (Hêtre dans le Nord-Ouest et le Sud-Ouest, Épicéa dans le Massif Central, Sapin dans le Massif Central). **A l'inverse dans certains cas on observe à l'échelle régionale une tendance moyenne opposée à celle observée à l'échelle nationale** (Chêne pédonculé dans le Sud-Ouest), **ou de signe opposé entre régions (Chêne pédonculé)**. Enfin il arrive qu'une **tendance moyenne significative ait été estimée à l'échelle nationale mais qu'aucune tendance significative ne soit identifiée dans un contexte donné** (Hêtre dans le Massif Central). Au niveau intra-régional, on observe également de fortes variations des changements observés. A l'exception du Hêtre dans le Sud-Ouest, **on observe toujours des inversions locales du signe de la tendance**. Cependant celle-ci n'est pas toujours significative. Par exemple pour le Hêtre dans le Nord-Ouest et le Pin d'Alep, la tendance n'est significative que là où elle est positive. A l'inverse pour le Chêne pédonculé dans le Sud-Ouest et le Hêtre dans le Massif Central, la tendance n'est significative que là où elle est négative. **Dans ce dernier cas, il est intéressant de noter que la tendance non-significative observée à l'échelle régionale résulte en fait de variations opposées dans l'espace.**

Ces résultats mettent en évidence le rôle fondamental des contextes régionaux et locaux sur les changements de productivité. Un enseignement est donc qu'une tendance n'a de valeur qu'à l'échelle à laquelle elle a été observée et ne peut pas être extrapolée si aisément

	Tendance nationale	Tendance régionale		Tendance locale
HETRE		Nord-Ouest		**+ (-)**
		Massif Central		**(+) -**
		Sud-Ouest		**+**
EPICEA		Massif Central		**+ -**
		Alpes		**+ -**
		Jura		**+**
CH. PED.		Nord-Ouest		**+ -**
		Sud-Ouest		**(+) -**
SAPIN		Massif central		**+ -**
PIN SYL.		Massif Central		**+ -**
PIN D'ALEP		Sud-Est		**+ (-)**

Tableau 5.9 : Synthèse qualitative des tendances observées pour chaque espèce à l'échelle nationale (Chapitre IV) à l'échelle régionale et locale. *Pour les échelles nationale et régionale nous avons schématisé les tendances obtenues. Pour l'échelle locale nous avons reporté le sens des variations observées et leur significativité (tendances non significatives entre parenthèses).*

à d'autres contextes. Ainsi les tendances observées à l'échelle nationale peuvent ne pas être représentatives de ce qui s'est passé de manière plus locale, et les changements observés à l'échelle régionale ou locale ne sont pas extrapolables à large échelle.

Ces résultats rejoignent d'autres travaux ayant mis en évidence une variation spatiale des changements de productivité. Kellomaki et Kolstrom (1994) ont mis en évidence un gradient latitudinal dans les changements de productivité observés pour plusieurs espèces en Finlande, Vila *et al* (2008) ont reporté une inversion de tendance pour le Pin sylvestre entre les hautes et les basses altitudes dans le Sud-Est de la France, et Bontemps *et al.* (2011a) ont constaté une augmentation de croissance plus marquée dans le Nord-Est que dans le Nord-Ouest de la France pour le Hêtre.

Cette forte variation spatiale des tendances remet en question l'intérêt d'évaluer des changements de productivité à large échelle (nationale, européenne), qui peuvent être la moyenne de tendances opposées dans l'espace pour une même espèce. A l'inverse, elle met en lumière l'inconvénient d'extrapoler les résultats obtenus à l'échelle locale, et le risque lié à l'estimation de tendances dans des conditions particulières.

Dans la littérature, plusieurs études ont été réalisées sur l'impact du changement climatique sur le Pin d'Alep en Provence. Une étude de Vennetier *et al.* (2007) a montré que la productivité du Pin d'Alep avait augmenté au cours du siècle dernier, mais qu'elle avait connu un déclin entre 1995 et 2005 du fait d'une série d'années sèches, de chutes de neige et de la canicule de 2003. Plus récemment une étude de Girard *et al.* (in press) ont mis en évidence un déclin de la vigueur du Pin d'Alep dû à des sécheresses répétées en région méditerranéenne. Sans remettre en cause les résultats de ces deux études, nous discutons leur représentativité à large échelle : les travaux de Vennetier *et al. (*2007) sont localisés sur la face Nord du massif de la Sainte Baume, à différentes altitudes ; Ceux de Girard *et al.* (in press) sont localisés dans la forêt de Font-Blanche, un peu plus au Sud. Ces deux endroits ont été localisés sur la carte des changements de productivité obtenue dans notre étude (**Fig 5.12a**). **On constate qu'ils sont tous deux localisés dans une zone où nous avons observé un déclin de la productivité et nos résultats sont bien en accord au plan qualitatif**. **Cependant nous avons mis en évidence des zones où la productivité avait augmenté de manière très significative dans le Sud-est de la France**. Les résultats obtenus dans ces travaux ne sont donc pas extrapolables à la ressource du Pin d'Alep dans le Sud-Est de la France, **et soulignent tout le danger qu'il y aurait à dresser un panorama pessimiste à l'échelle de la région, à partir d'un échantillon non représentatif**.

Concernant le Hêtre dans le Nord-Ouest de la France, les travaux de Bontemps *et al.* (2011a) ont mis en évidence une augmentation de productivité moyenne entre 1960 et 1980 dans cette région, suivie d'un retour au niveau initial dans les années 1990. Sur la période 1980-2000, la croissance en hauteur dominante a diminué d'environ -25%, alors que la tendance moyenne de la productivité dans cette région est de +16.9% dans nos travaux. Nous avons localisé ces placettes sur les cartes des variations spatiales des tendances obtenues pour cette espèce (**Fig 5.12b**). Une grande partie

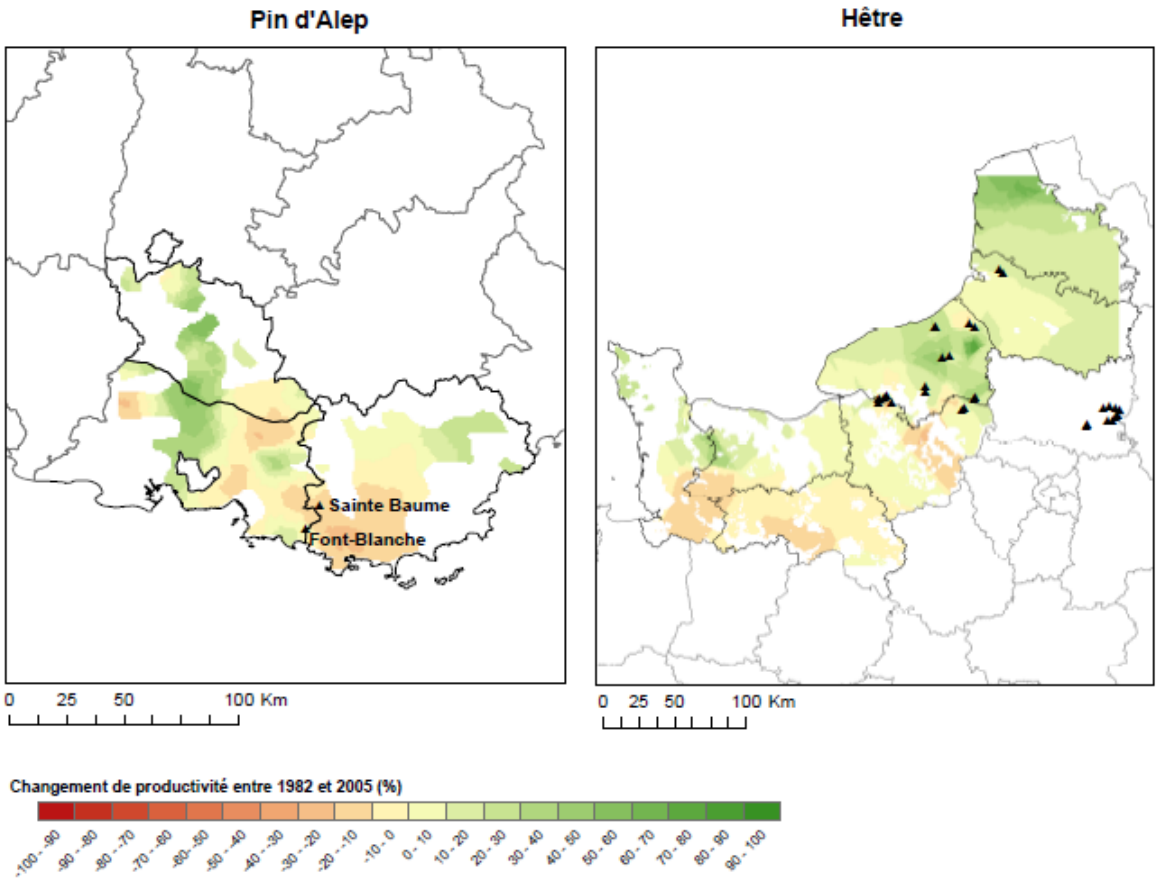


Figure 5.12: Confrontation des variations spatiales des changements de productivité observés à des travaux sur les mêmes espèces, dans les mêmes régions. *a) positionnement des sites d'étude de Vennetier et al. (2007) (Sainte Baume) et Girard et al. (in press) (Font Blanche) sur la carte des variations spatiales intra-régionales des tendances obtenue pour le pin d'Alep dans le Sud Est. b) positionnement des placettes de Bontemps et al. (2011a) sur la carte des variations spatiales intra régionales obtenue pour le hêtre dans le Nord-Ouest de la France.*

des placettes est localisée dans les zones où la productivité a augmenté le plus fortement et de manière significative, mais certaines se situent dans des zones où nous avons reporté une diminution. Ceci est cohérent avec l'absence de changement constatée sur les couples de peuplements à cet endroit (Bontemps, 2006 et *comm. pers.*). Cependant, la tendance moyenne estimée par Bontemps et al (2011a), basée sur un faible nombre de placettes, ne peut pas permettre de décrire les variations des changements de productivité à l'échelle régionale.

Ces exemples illustrent le caractère biaisé que pourrait avoir une extrapolation régionale fondée sur des échantillonnages locaux, et souligne l'intérêt des données d'inventaire et de leur caractère systématique pour ce type d'étude.

4.3 Interprétation environnementale des changements de productivité

Dans ce chapitre nous avons étudié le déterminisme environnemental des changements de productivité observés et de leurs variations en combinant une approche temporelle (confrontation des changements historiques de la productivité et de l'évolution temporelle des facteurs environnementaux) et une approche spatiale (relation entre les variations spatiales locales des changements et les facteurs stationnaires ou permanents de l'environnement). Nous avons utilisé l'autécologie régionale des espèces comme base de l'interprétation des tendances.

4.3.1 Complexité de l'approche

Notre approche d'identification des causes possibles des changements de productivité observés à l'échelle régionale repose donc sur une construction méthodologique relativement complexe. Alors que l'approche temporelle ne permet de prendre en compte que les facteurs climatiques, l'approche spatiale permet d'appréhender de manière indirecte le rôle des facteurs trophiques et des contraintes permanentes, et les interactions entre les évolutions temporelles du climat et le climat moyen.

Nous n'avons exploré que l'évolution temporelle des facteurs climatiques ayant pu induire des changements de productivité. **L'approche temporelle repose donc sur la sélection de facteurs réalisée dans l'approche d'autécologie régionale.**

Concernant l'approche spatiale, nous avons fait l'hypothèse que tous les facteurs du milieu pouvaient interagir avec les tendances historiques pour les moduler dans l'espace. **Nous avons donc procédé à une régression PLS entre les variations spatiales de l'effet de la date et l'ensemble des facteurs stationnaires de l'environnement** (Chapitre I section 5.1). Cependant cette approche est susceptible de conduire à des biais méthodologiques : comme l'effet date est issu d'un modèle prenant déjà en compte des facteurs de l'environnement sélectionnés dans l'approche autécologique, il se pourrait qu'une mauvaise formalisation des effets des facteurs de l'environnement dans la partie fixe du modèle de régression GWR entraîne un report de l'effet de ces facteurs dans la partie non stationnaire (effet date), et conduise à des effets artefactuels des

variations spatiales de ces facteurs sur l'effet date. Cependant nous avons rarement observé les mêmes facteurs dans les deux approches (autécologie et approche spatiale, **Tab 5.10**), ce qui indique que ce type de report d'effet doit être rare.

4.3.2 Confrontation des différentes approches

L'ensemble des résultats obtenus dans cette partie (autécologie, estimation des tendances régionales, approche temporelle et spatiale pour interpréter les causes des changements) ainsi que les interprétations qu'on peut en tirer sont résumé dans le **tableau 5.10**.

4.3.2.1 Attentes en termes de cohérence des résultats des différentes approches.

Afin d'évaluer la cohérence entre les résultats des différentes approches, nous proposons de définir des critères de cohérence comme suit :

Très bonne cohérence : L'évolution temporelle des facteurs sélectionnés dans l'approche autécologique permet d'expliquer en partie les variations historiques de la productivité (approche temporelle) et ces mêmes facteurs expliquent les variations spatiales des tendances (approche spatiale).

Bonne cohérence : L'évolution temporelle des facteurs sélectionnés dans l'approche autécologique permet d'expliquer en partie les variations historiques de la productivité (approche temporelle) mais d'autres facteurs expliquent les variations spatiales des tendances (approche spatiale). Ces derniers sont cependant cohérents avec l'approche temporelle dans la mesure où ils permettent d'en affiner l'interprétation (phénomènes de limitation ou d'amplification de la tendance du fait d'interactions).

Cohérence partielle : Une seule des deux approches spatiale ou temporelle est cohérente avec les résultats de l'autécologie régionale et permet d'expliquer la tendance.

Incohérence : Il n'y a pas de cohérence entre l'approche autécologique et les tendances observées, l'approche temporelle ne permet pas d'identifier les facteurs climatiques en jeu dans les changements de productivité et on n'arrive pas à interpréter les facteurs retenus dans l'approche spatiale.

Ces critères de cohérence ont été utilisés dans le **tableau 5.10** pour chaque couple essence-région. **Nous n'avons relevé aucune « très bonne » cohérence entre les différentes approches. On constate que dans la plupart des cas nous n'arrivons qu'à un niveau de cohérence partielle,** à savoir qu'une seule des deux approches fournit des éléments d'interprétation des changements de productivité observés. Dans deux cas nous avons cependant observé une bonne cohérence entre les résultats. Notons également que nous n'avons observé qu'un seul cas d'incohérence. **Notre combinaison d'approches permet donc de fournir des éléments d'interprétation intéressants pour les tendances observées, mais ne permet pasde dresser un panorama**

	AUTECOLOGIE		TENDANCE	APPROCHE TEMPORELLE					APPROCHE SPATIALE				INTERPRETATION	COHERENCE
				Eq. 5.13		*Eq. 5.14*			*Eq. 5.15*					
	Facteur	Coef	Tendance	Evolution	R^2 (%)	Coef	Pc	R^2 (%)	Facteur	Coef	Pc	R^2 (%)		
HETRE	***Massif Central***													
	Tx10-2	↑		+ 0.6°C	25.6				rad11-3	↑	1.10^{-6}	52.3	*Pas de changement de productivité malgré l'augmentation des températures qui ont un effet positif sur sa productivité. Possible limitation par les conditions trophiques et la disponibilité en eau.*	**Partielle**
	Tx5	↑	ns	+ 2.1°C	56.6	Aucun facteur significatif			S/T	↑	6.10^{-12}			
	Tx3	↑		+ 2.5°C	65.5				BH9-3	↑	$< 2.10^{-16}$			
	Tn4	↑		+ 1.2°C	46.1									
	Nord-Ouest													
	Tx5	↑		+2.9°C	74.2	↑	0.026	34.6	BH6	↑	$< 2.10^{-16}$	11.46	*L'augmentation des températures de printemps a contribué à l'augmentation de productivité constatée. Limitation de l' augmentation par la disponibilité en eau en été et les dépôts azotés. Amplification de l'effet du réchauffement là où il fait froid.*	**Bonne**
	Tx3	↑		+3.1°C	84.3				NO_3	↓	1.10^{-4}			
	Tn10-11	↓		+0.7°C	18				Tn2	↓	0.002			
	Tx11	↓		+0.5°C	0									
	BH2	↓		+13mm	8.4									
	Tn4	↓		+1.3°C	76.7									
	Pyrénées													
	RU5	↑		+	37.1	Aucun facteur significatif			Tx6-9	↓	$< 2.10^{-16}$	47.03	*Productivité limitée par la réserve utile. Augmentation amplifiée dans les zones où il fait froid en été, sec en fin d'hiver, et nutrition défavorable. Suggère l'effet d'un réchauffement et amélioration de la nutrition.*	**Partielle**
	RU9	↑		0	0				BH2-3	↓	$< 2.10^{-16}$			
	RU10	↑		+	34.3				S/T	↓	$< 2.10^{-16}$			
	RUM	↑												
EPICEA	***Massif Central***													
	Tx6-7	↑		+2.1°C	59.9	↑	0.001	56.5	rad4-8	↑	2.10^{-6}	84.2	*Augmentation de productivité due au réchauffement estival. Effet du réchauffement amplifié là où les radiations sont fortes, C/N défavorable (amélioration minéralisation ? Dépôts azotés ?) et températures froides.*	**Bonne**
	pH	↑		?	?				C/N	↑	$< 2.10^{-16}$			
	S/T	↑		?	?				RU7-9	↓	$< 2.10^{-16}$			
									Tn12	↓	$< 2.10^{-16}$			
	Alpes													
	RU	↑		?	?								*L'augmentation de productivité n'est pas corrélée à l'augmentation des températures qui ont pourtant un effet positif sur la productivité. Pas de facteur significatif dans l'approche spatiale. Effet de dépôts azotés ? (cohérent car limité par C/N)*	**Incohérent**
	RUM	↑												
	CN	↓		?	?	Aucun facteur significatif			Aucun facteur significatif					
	Tn6	↑		+2.5°C	60									
	Tx6	↑		+4.2°C	65.6									
	Tn4	↑		+2.0°C	63.9									
	Tn9	↑		+0.8°C	2.6									
	Jura													
	Tn9-11	↑		+1.8°C	35.4				pH	↑	$< 2.10^{-16}$	61.7	*L'augmentation de productivité n'est pas corrélée à l'augmentation des températures qui ont pourtant un effet positif sur la productivité. Augmentation amplifiée là où le pH est élevé et où il fait chaud en hiver.*	**Partielle**
	Tx4-7	↑		+2.9°C	59.7	Aucun facteur significatif			Tx10-2	↑	6.10^{-12}			
	Tn4-8	↑		+2.2°C	43.2									
	Tn12-2	↑		+1.1°C	9.7									
	RUM	↑												

Tableau 5.10 : Confrontation des résultats des différentes approches utilisées et interprétations. *Pour le Pin sylvestre, l'estimation de l'évolution des réserves utiles et du déficit hydrique estival n'a pu se faire que sur la période 2000-2005. Dans d'autres cas le ? indique que l'évolution n'a pas pu être estimée par manque de données.*

	AUTECOLOGIE		TENDANCE	APPROCHE TEMPORELLE						APPROCHE SPATIALE				INTERPRETATION	COHERENCE
				Eq. 5.13		*Eq. 5.14*				*Eq. 5.15*					
	Facteur	Coef	Tendance	Evolution	R^2 (%)	Coef	Pc	R^2 (%)		Facteur	Coef	Pc	R^2 (%)		
CHENE PEDONCULE	***Nord-Ouest***														
	Aucun facteur									BH6	↑	$< 2.10^{-16}$	47.3	*Augmentation de productivité amplifiée là où bonne disponibilité en eau en été. Suggère effet d'un réchauffement. Augmentation de Tx8 explique la tendance (testé a posteriori).*	**Partielle**
	Sud-Ouest														
	BH4	↓		0	0					Tn11-12	↓	4.10^{-15}	49.3	*Peu de changement des facteurs affectant la productivité, aucun n'explique la diminution de productivité observée. Diminution plus forte là où il fait chaud en hiver et humide au printemps, et pH acide (Acidification ?). Augmentation plus forte là où il fait froid en juillet (réchauffement ?)*	**Incohérent**
	BH9-11	↓		0	0					BH3-5	↓	$< 2.10^{-16}$			
	Tn9	↓		0	0	Aucun facteur significatif				pH	↑	0.04			
	Tn11	↓		0	0					Tx7	↓	$< 2.10^{-16}$			
	Tn3	↓		+0.8°C	12.9										
	Tx7	↑		+1.1°C	16.3										
PIN SYLVESTRE	***Massif Central***														
	DH6-7	↑		-50mm (2000-2005)						Tx12	↓	$< 2.10^{-16}$	48.6	*Diminution de productivité en partie expliquée par augementation des tempépratures estivales qui ont un effet négatif sur la productivité (stress hydrique). Diminution du BH estival a pu amplifier cet effet. Facteurs détectés par l'approche spatiale difficiles à interpréter.*	**Partielle**
	Tx4	↓		+1.5°C	67					BH5	↓	$< 2.10^{-16}$			
	Tx9	↓		0	0					rad9-10	↓	0.0065			
	Tx7	↓		+0.6°C	9.9	↓	0.05	22.5							
	RU5-7	↑		-50mm (2000-2005)											
	RU8-10	↑		0	0										
	BH11-12	↑		+15mm	10.2										
	BH6	↑		-20mm	47										
	BH2	↑		-14mm	32.2										
	BH9	↑		0	0										
SAPIN	***Massif Central***														
	DH7	↑		?	?					Tx9-12	↓	$< 2.10^{-16}$	18	*Augmentation de productivité liée à l'augmentation des températures d'automne qui ont un effet positif . Effet amplifié là où il fait froid en hiver. Effets des autres facteurs de l'approche spatiale difficiles à interpréter.*	**Partielle**
	Tn9-10	↑		+1.07°C	55.5	↑	0.087	16		rad4	↓	4.10^{-9}			
	RU6-7	↑		?	?					Tn7	↑	9.10^{-10}			
	BH7	↑		0	0					RU8-9	↓	9.10^{-16}			
PIN D'ALEP	***Sud-Est***														
	Tx2-3	↑		+2.5°C	46.6					BH11	↑	$< 2.10^{-16}$	16.3	*L'augmentation des températures qui on un effet positif sur la productivité n'explique pas les changements observés. Limitation de l'effet du réchauffement par la disponibilité en eau. Amplification de l'effet du réchauffement là où il fait froid en été et disponibilité en eau suffisante.*	**Partielle**
	Tn3	↑		+1.6°C	36.3					Tx6	↓	0.005			
	Tx8	↑		+2.3°C	70.9	Aucun facteur significatif				DH8-9	↑	$< 2.10^{-16}$			
	Tn8	↑		+2.3°C	68.7										
	Tx9	↓		0	0										
	Tn5	↑		+2.8°C	73.6										
	BH1	↑		0	0										

Tableau 5.10 (suite): Confrontation des résultats des différentes approches utilisées et interprétations. *Pour le Pin sylvestre, l'estimation de l'évolution des réserves utiles et du déficit hydrique estival n'a pu se faire que sur la période 2000-2005. Dans d'autres cas le ? indique que l'évolution n'a pas pu être estimée par manque de données.*

clair de leurs causes environnementales. La rareté des cas incohérents confirme cependant l'intérêt de l'approche dans un but exploratoire.

4.3.2.2 Bonne cohérence entre les différentes approches

Pour le Hêtre dans le Nord-Ouest et l'Épicéa dans le Massif Central, les résultats des différentes approches sont assez cohérents et permettent de comprendre en partie les causes des changements de productivité observés. **Dans ces deux cas nous avons trouvé un lien direct entre les changements de productivité observés et l'augmentation des températures** (approche temporelle).

Pour le Hêtre dans le Nord-Ouest, l'approche spatiale a suggéré une limitation de l'effet positif du réchauffement printanier par la disponibilité en eau en été. Par ailleurs, nous avons identifié une limitation de l'augmentation de productivité par les dépôts azotés (nitrate), suggérant une possible saturation par l'azote dans certaines zones. L'effet négatif des températures de février suggère que l'augmentation a été plus importante dans les contextes froids en hiver, ce qui est cohérent avec l'effet négatif des températures hivernales mis en évidence dans l'approche autécologique dans cette région (besoin de froid hivernal). **Ainsi, bien que la productivité soit principalement déterminée par des facteurs thermiques dans cette région, l'effet positif d'un réchauffement semble soumis à des contraintes hydriques et trophiques, et a un effet plus marqué quand les besoins en froid hivernal restent satisfaits.**

Pour l'Épicéa dans le Massif Central nous avons mis en évidence une plus forte augmentation de productivité dans les contextes où le niveau de radiations est le plus important pendant la saison de végétation, ce qui pourrait suggérer une amplification de l'effet positif du réchauffement dans les contextes bien ensoleillés. L'augmentation est également plus importante là où le C/N est défavorable, **suggérant une possible amélioration des conditions trophiques, soit par l'effet direct de dépôts azotés, soit par un effet indirect du réchauffement** (stimulation de la minéralisation de la matière organique), **ce qui est compatible avec l'effet positif du pH et du S/T mis en évidence dans l'approche autécologique** (préférence pour les bonnes conditions trophiques). **Ces deux effets sont donc cohérents avec l'effet positif d'un réchauffement, et permettent d'en comprendre les modulations spatiales par des effets d'interaction.** En revanche, nous avons observé un effet négatif des réserves utiles estivales et des températures hivernales dans l'approche spatiale, qui sont difficilement interprétable dans la mesure où ils n'apparaissaient pas dans l'approche autécologique, et qu'ils ne sont pas compatibles avec l'effet d'un réchauffement (augmentation plus forte dans les contextes secs et froids en hiver).

Pour ces deux couples essence-région, nous avons identifié l'effet positif d'un réchauffement dans l'approche temporelle, et l'approche spatiale a permis de confirmer cet effet, de mettre en évidence des interactions avec d'autres facteurs (thermiques,

hydriques), et a également suggéré l'implication de la disponibilité en azote (dépôts de NO_3 pour le Hêtre, C/N pour l'Épicéa) dans les changements observés.

4.3.2.3 Insuffisance de l'approche temporelle complétée par l'approche spatiale

Dans certains cas l'approche temporelle n'a pas permis d'expliquer les changements de productivité observés, mais l'approche spatiale a apporté des éléments d'interprétation.

Pour le Hêtre dans le Massif Central et le Pin d'Alep dans le Sud-Est, l'approche d'autécologie a mis en évidence une forte limitation de la productivité par les températures, indiquant que ces espèces se situent en marge froide de leur distribution. Dans ces deux régions les températures ont beaucoup augmenté sur la période d'étude. On s'attendrait donc à identifier une liaison entre l'augmentation de productivité et ce réchauffement. Cependant dans le Massif Central, la productivité du Hêtre n'a pas changé significativement, et le réchauffement n'explique pas directement les changements de productivité observés pour le Pin d'Alep. L'approche spatiale a permis de d'interpréter ces contradictions apparentes. En effet, **pour le Hêtre dans le Massif Central**, l'effet date est positivement lié au niveau de radiations hivernales, ce qui est cohérent avec l'effet positif des températures hivernales mis en évidence dans l'approche autécologique. Par ailleurs, nous avons mis en évidence un effet positif du S/T et du bilan hydrique hivernal sur la tendance, qui pourraient suggérer **une limitation hydrique et trophique annulant l'effet positif du réchauffement. Il se pourrait donc que ces multiples interactions ne permettent pas de dégager un panorama clair des tendances et de leurs causes environnementales à l'échelle régionale**. **Pour le Pin d'Alep dans le Sud-Est**, nous avons observé une limitation de l'augmentation par la disponibilité en eau en fin de saison de végétation, et une plus forte augmentation dans les contextes froids en été. **Ces effets suggèrent une limitation de l'effet positif du réchauffement là où la contrainte hydrique est élevée, alors que cet effet positif est amplifié dans les contextes les plus froids, où un réchauffement est plus bénéfique.**

Dans les deux cas, les résultats de l'approche spatiale restent compatibles avec l'effet d'un réchauffement qu'il est impossible d'observer de manière directe, peut-être du fait d'interactions avec d'autres facteurs, pouvant conduire à des effets positifs ou négatifs sur la productivité.

Pour le Chêne pédonculé dans le Nord-Ouest, l'approche temporelle n'a pas pu être mise en œuvre car nous n'avons pas trouvé de facteur affectant significativement la productivité dans l'approche autécologique. **Pour le Hêtre dans les Pyrénées,** les effets des réserves utiles n'expliquent pas l'augmentation de productivité observée. **Cependant dans les deux cas, l'approche spatiale a suggéré l'effet d'un réchauffement par une amplification de l'augmentation de productivité dans les contextes froids en été pour le Hêtre dans les Pyrénées, et dans les contextes où la disponibilité en eau est importante en été pour le Chêne pédonculé dans le Nord-Ouest**, bien que la température ne semble pas limiter la

productivité dans l'approche autécologique. Pour le hêtre dans les Pyrénées, nous avons également mis en évidence une plus forte augmentation de productivité dans les contextes où le S/T est défavorable, suggérant une **amélioration des conditions trophiques** (dépôts atmosphériques ou effet indirect du réchauffement).

Nous avons donc constaté dans ces 4 cas une insuffisance de l'approche temporelle pour expliquer les changements de productivité observés, et l'approche spatiale a suggéré des interactions entre l'augmentation des températures et des facteurs hydriques, trophiques et thermiques pouvant expliquer l'absence d'effet direct du réchauffement.

Pour le l'Épicéa dans le Jura, l'approche autécologique a mis en évidence une forte limitation de la productivité par les températures. Malgré leur forte augmentation sur la période d'étude, le réchauffement n'explique pas directement les changements de productivité observés. En revanche l'approche spatiale a indiqué un effet positif du pH sur la tendance, suggérant un effet des conditions trophiques, ainsi qu'un effet positif des températures hivernales, cohérent avec la limitation thermique de la productivité dans cette région. Il semble cependant difficile de relier ces effets à un effet du réchauffement.

4.3.2.4 Cohérence de l'approche temporelle et faiblesse de l'approche spatiale

Pour le Sapin et le Pin sylvestre dans le Massif Central, **l'approche temporelle a mis en évidence le rôle du réchauffement climatique dans les tendances observées, avec un effet positif sur le Sapin et négatif pour le Pin sylvestre (augmentation du stress hydrique estival).**

Dans le cas du Sapin, l'approche spatiale a indiqué une amplification de l'augmentation dans les contextes froids en hiver, les plus susceptibles de profiter d'un réchauffement**.** En revanche les autres effets sont difficiles à interpréter (effet positif des températures de juillet et effet négatif des réserves utiles) car ils sont contradictoires avec les observations de l'approche autécologie et incompatibles avec l'effet d'un réchauffement.

Pour le Pin sylvestre, les facteurs identifiés dans l'approche spatiale son difficiles à interpréter car ils ne sont pas cohérent avec l'autécologie régionale de cette espèce. Ces résultats suggèrent un déterminisme complexe des variations de la productivité, difficile à appréhender par une approche corrélative.

4.3.2.5 Manque de cohérence entre les approches et impossibilité d'interpréter les changements de productivité

Dans certains cas, ni l'approche temporelle ni l'approche spatiale n'a permis de comprendre les changements de productivité observés, alors que l'approche autécologique laissait supposer l'effet possible d'un réchauffement.

Pour l'Épicéa dans les Alpes, l'approche autécologique a mis en évidence une limitation de la productivité par la température et la réserve en eau. Les températures ont beaucoup augmenté sur la période d'étude mais le réchauffement n'explique pas l'augmentation de productivité observée. Nous n'avons pas pu expliquer les variations spatiales des tendances par des facteurs environnementaux.

Pour le Chêne pédonculé dans le Sud-Ouest, l'approche temporelle n'a pas permis d'expliquer la diminution de productivité observée. Dans cette région les températures n'ont pas ou peu augmenté. Les facteurs identifiés dans l'approche spatiale sont en partie cohérents avec l'approche autécologique mais ne permettent pas de comprendre les causes de la diminution de productivité.

Pour ces deux couples essence-région nous n'avons pas pu obtenir d'interprétation cohérente des changements de productivité observés. Ceci pourrait résulter de la non-prise en compte de certains facteurs (évolution du taux de CO_2, et des dépôts atmosphériques) ou de faiblesses méthodologiques (facteurs déjà ou mal pris en compte dans les modèles de productivité, complexité du déterminisme environnemental des tendances).

4.3.2.6 Facteurs non pris en compte

Le manque de cohérence des résultats des différentes approches dans certains cas suggére le rôle de facteurs et d'interactions dont nous n'avons pas pu tester l'effet. Par exemple nous n'avons pu tester l'évolution temporelle que des facteurs climatiques, pour lesquels nous disposions de données historiques. Cependant **l'évolution des conditions trophiques due aux dépôts atmosphériques** (augmentation de la disponibilité en azote, acidification) a été identifiée comme un déterminant majeur des changements de productivité au cours du siècle dernier (Kahle *et al.*, 2008a; Solberg *et al.*, 2009; Bontemps *et al.*, 2011a). **Dans 6 cas sur 11 (Hêtre dans les trois régions, Épicéa dans deux régions et Chêne pédonculé dans le Sud-Ouest) nous avons pu mettre en évidence le rôle des conditions trophiques dans l'approche spatiale**, qui apparaissent comme d'importants modulateurs des changements de productivité. Cependant l'effet des facteurs trophiques varie selon les cas : nous avons trouvé un effet positif du pH pour l'Épicéa dans le Jura et le Chêne pédonculé dans le Sud-Ouest, et un effet positif du S/T pour le Hêtre dans le Massif Central, suggérant une augmentation plus forte dans les contextes riches en éléments nutritifs (facteurs trophiques non limitants). En revanche, nous avons trouvé un effet négatif du S/T pour le Hêtre dans les Pyrénées, et un effet positif du C/N pour l'Épicéa dans le Massif Central, suggérant une amélioration des conditions trophiques dans ces régions (dépôts atmosphériques ou augmentation de la minéralisation), plus profitables dans les contextes les plus défavorables au niveau nutritif. Dans un seul cas, le Hêtre dans le Nord-Ouest, nous avons mis en évidence un effet négatif des dépôts azotés atmosphériques suggérant une saturation par l'azote. **Si les conditions trophiques ont un effet sur la réponse des espèces, il est probable que des modifications temporelles de ces conditions aient pu engendrer des changements de productivité, par effet direct ou en interaction avec d'autres facteurs, et dans des sens**

opposés selon que les conditions sont limitantes (Vitousek et Howarth, 1991) ou saturantes (Aber *et al.*, 1998)

Par ailleurs **l'augmentation du taux de CO_2 atmosphérique** a souvent été mise en cause dans les changements de productivité. Si son effet direct sur la croissance a long terme a été remis en question (Korner *et al.*, 2005), ses interactions avec l'eau (amélioration de l'efficience d'utilisation de l'eau) et la disponibilité en azote (qui contraint l'effet fertilisant du CO_2) semblent aujourd'hui bien reconnues (Huang *et al.*, 2007).

Notre approche cherche à tester l'hypothèse selon laquelle les facteurs en cause dans les changements de productivité sont nécessairement des facteurs qui influencent la productivité et déterminent ses variations dans l'espace. Dans l'approche temporelle nous n'avons donc testé l'effet que des facteurs identifiés dans l'approche d'autécologie régionale. **On ne peut cependant pas exclure l'effet potentiel de facteurs non pris en compte dans notre approche, ou représentés de manière trop homogènes dans les régions considérées pour donner lieu à des variations spatiales de la productivité, mais dont l'évolution temporelle pourrait induire des changements de productivité.**

4.4 Changements de productivité et position dans l'aire de distribution des espèces

Concernant le Hêtre nous avons trouvé une augmentation de productivité à la fois dans le Nord-Ouest de la France en marge occidentale de son aire, et dans les Pyrénées. **Le Nord-Ouest** constitue la marge occidentale de son aire. Bien que le réchauffement printanier semble avoir eu un effet positif sur la productivité, nous avons vu que son effet était modulé par les conditions hydriques et trophiques. Par ailleurs, l'effet négatif des températures hivernales dans ce contexte océanique pourrait moduler à terme la réponse du Hêtre en cas de réchauffement hivernal. **Le déterminisme multiple de la productivité du hêtre dans cette région empêche d'émettre des hypothèses sur l'évolution de son aire de distribution**. **Les Pyrénées** sont en marge Sud de son aire mais en contexte montagnard représentant une marge froide (altitude, versant Nord). **Il est donc cohérent d'observer une augmentation de productivité dans ce contexte même si nous n'avons pas pu mettre en évidence de levée de contrainte thermique due au réchauffement pour cette augmentation.**

Le Chêne pédonculé est la seule espèce pour laquelle nous avons pu mettre en évidence une augmentation de productivité dans le Nord de son aire (région Nord-Ouest), et une diminution dans le Sud de son aire (région Sud-Ouest). Cependant nous n'avons pas pu mettre clairement en évidence que la productivité déclinait du fait de l'augmentation des températures ou d'une augmentation du stress hydrique dans le Sud-Ouest. De même dans le Nord-Ouest nous n'avons pu suggérer un effet du réchauffement que de manière indirecte par l'interaction positive entre les tendances de productivité et le bilan hydrique estival. Nos résultats

ne permettent donc pas de conclure à une possible restriction future de l'aire du chêne pédonculé en marge Sud du fait du réchauffement climatique.

Pour le Pin d'Alep dans le Sud-Est de la France, en marge Nord de son aire, on s'attendrait à une augmentation de productivité du fait du réchauffement climatique, puisque nous avons vu que cette espèce était fortement limitée par la température. L'approche spatiale nous a permis d'identifier des tendances opposées dans l'espace, avec une augmentation de productivité dans les contextes les plus froids et une diminution dans les contextes les plus secs. **La réponse de cette espèce au changement climatique semble donc dépendre du contexte local, du fait d'une interaction entre l'effet positif du réchauffement et les conditions hydriques.**

RÉSUMÉ DU CHAPITRE V

La réponse des espèces aux facteurs de l'environnement varie dans l'espace, en fonction des conditions environnementales locales. Nous avons en général trouvé une **bonne cohérence entre les facteurs limitant la productivité (approche autécologique) et les gradients environnementaux représentés à l'échelle régionale.**

Nous avons mis en évidence d'importantes variations des changements de productivité dans l'espace : les tendances peuvent varier fortement d'une région à l'autre pour une même espèce, tant en intensité (hêtre, épicéa) qu'en signe (chêne pédonculé). De même au sein d'une région nous avons mis en évidence dans la plupart des cas des tendances opposées dans l'espace. **Ces résultats soulignent le caractère contextuel des changements de productivité, et remettent en question la pertinence de leur estimation à large échelle spatiale.**

De même que pour le sens et l'intensité des changements, **les causes de ces changements sont très contexte-dépendantes,** et la même évolution temporelle d'un facteur peut avoir des conséquences très différentes sur la productivité des espèces selon les conditions environnementales locales. Le réchauffement climatique apparait souvent comme une cause possible des changements observés, avec un effet positif quand il permet de lever une contrainte thermique, ou négatif quand il contribue à une augmentation du stress hydrique. Nous avons pu identifier des interactions entre l'évolution des températures et les contraintes hydriques et trophiques. Bien que nous n'ayons pas pu tester le rôle de l'évolution temporelle des conditions trophiques (dépôts azotés, acidification), **la mise en évidence de leur interaction ave l'effet de la date dans l'approche spatiale suggère un possible effet de ces facteurs** dans les changements observés. **Ces interactions entre les changements environnementaux et les conditions locales sont un élément fondamental à prendre en compte dans les prédictions des changements de productivité.**

Les changements observés sont relativement cohérents avec la position des espèces dans leur aire de distribution. Seul le chêne pédonculé présente une augmentation de productivité au nord de son aire, et une diminution au sud, mais nous n'avons pas pu attribuer directement ces changements au réchauffement climatique. Pour le Hêtre et le Pin d'Alep nous avons mis en évidence un déterminisme complexe des changements observés. **Le contexte local semble donc avoir un effet plus important que la position dans l'aire de distribution sur la réponse des espèces aux changements de l'environnement.**

VI - DISCUSSION GÉNÉRALE

1 RAPPEL DU CONTEXTE ET DES OBJECTIFS

Cette thèse s'inscrit dans le contexte des préoccupations liées aux changements de croissance observés au cours du XXe siècle dans les forêts européennes et à leurs causes environnementales. Une vision intégrée de ces changements, de leur hétérogénéité spatiale et de leur caractère spécifique, ainsi qu'une quantification à large échelle pour une large gamme d'espèces faisait défaut. De même les causes environnementales de ces changements ne sont pas clairement établies, ou vérifiées à de larges échelles.

Ce travail de thèse visait à évaluer les changements récents de la productivité survenus en France pour 8 espèces contrastées au plan de leur niche écologique et de leur aire de distribution, et d'étudier le déterminisme environnemental de ces changements.

Notre premier objectif était d'étudier le déterminisme environnemental de la productivité pour ces 8 espèces, à l'échelle de leur aire de distribution en France, dans le but d'identifier les facteurs les plus déterminants pour leur croissance. Nous avons pour cela prédit un indicateur de productivité (accroissement en surface terrière, ΔG) corrigé des effets de la densité et du stade de développement à partir d'un ensemble de facteurs environnementaux, grâce à une technique de régression PLS. Pour analyser le lien entre la croissance et la distribution observée des espèces, nous avons également élaboré des cartes de productivité à partir des modèles de régression PLS.

Notre deuxième objectif était de caractériser et de quantifier les variations historiques récentes de la productivité pour les différentes espèces et à différentes échelles (nationale, régionale, intra-régionale), afin d'en étudier la variabilité spécifique et l'hétérogénéité spatiale. Nous avons prédit la productivité à partir de la densité, du stade de développement et des facteurs environnementaux sélectionnés dans l'approche autécologique, afin d'identifier un effet historique de la date. Ces modèles on été ajustés à l'échelle nationale pour toutes les espèces, et à l'échelle régionale pour une sélection de couples espèce-région. Une approche de régression GWR nous a également permis d'évaluer les variations intra-régionales des tendances pour les couples espèce-région sélectionnés.

Notre troisième objectif était d'explorer les causes environnementales possibles des changements de productivité observés. Nous avons utilisé une approche corrélative temporelle et spatiale. L'approche temporelle visait à corréler les chronologies historiques de la productivité à des chronologies d'évolution temporelles des facteurs climatiques, et elle a été mise en œuvre à l'échelle nationale et à l'échelle régionale. L'approche spatiale visait à corréler les estimations locales (intra-régionales) des tendances aux variations spatiales des facteurs permanents de l'environnement, et elle n'a été mise en œuvre que pour les couples espèce-région sélectionnés.

2 RÉFLEXION SUR LES APPROCHES UTILISÉES

2.1 Adéquation des données IFN pour ce type d'étude

Cette thèse constitue la première expérience d'utilisation des données de l'Inventaire Forestier National français pour étudier les changements de productivité à l'échelle de la ressource à partir d'une approche de modélisation. Nos travaux ont permis d'évaluer la faisabilité de ce type d'approche à partir de données IFN.

2.1.1 Couverture spatiale

Le plus grand avantage des données IFN réside dans la couverture systématique du territoire national au plan spatial. En effet les larges gradients environnementaux échantillonnés sont représentatifs de l'ensemble des conditions environnementales couvertes par les différentes espèces, et permettent d'évaluer leur comportement à l'échelle de la ressource mais également d'analyser leur réponse aux différents facteurs de l'environnement.

Le caractère systématique dans l'espace à une résolution de 1 km permet également d'étudier les phénomènes à des échelles différentes : échelle nationale pour obtenir une réponse moyenne, échelle régionale permettant de procéder à des comparaisons interrégionales, et échelle locale pour analyser les variations des phénomènes sur des gradients environnementaux continus.

2.1.2 Aspect temporel

Au plan temporel, les données IFN présentent plusieurs inconvénients pour étudier les changements de productivité. **Tout d'abord, le faible recul temporel lié au caractère relativement récent de l'inventaire forestier national français ne permet que des investigations à moyen terme**, et ne permet pas de distinguer entre des évolutions à long terme de la productivité et des fluctuations de moyen terme. **Ce manque de recul temporel est en partie lié à l'indisponibilité d'une grande partie des données du premier cycle d'inventaire (non codées en base) et à l'indisponibilité des coordonnées géographiques des placettes pour le premier cycle et une partie du deuxième cycle**, rendant impossible l'extraction de données environnementales pour les placettes concernées. La récupération de ces informations permettrait de gagner une dizaine d'années sur les chronologies. **Par ailleurs, la mesure des ir_{10} (accroissements individuels cumulés sur les 10 dernières années) dans l'ancienne méthode permettait de reconstituer la productivité des placettes sur 5 années supplémentaires, et ainsi de gagner en recul temporel**. Il est regrettable que la mesure de ces ir_{10} ait été arrêtée dans la nouvelle méthode, mais ceux qui ont été mesurés dans l'ancienne méthode sont utilisables pour estimer des changements de productivité (Charru, 2008).

Le caractère pluriannuel (5 ans) des accroissements est une autre limite à l'interprétation des fluctuations de court terme. En effet ils limitent la résolution des

observations et ne permettent pas l'attribution d'un niveau d'accroissement à un évènement particulier (année favorable, sèche, froide…).

Par ailleurs le déséquilibre espace-date lié à l'ancienne méthode d'inventaire par département compromet l'homogénéité des conditions environnementales au cours du temps et nécessite une attention particulière pour l'estimation de changements historiques de la productivité.. Nous avons pu homogénéiser les conditions environnementales sur l'ensemble de la période d'étude grâce à une méthode de ré-échantillonnage, mais nous n'avons pas pu corriger de manière satisfaisante les fluctuations interannuelles de ces conditions environnementales. Sur ce plan la nouvelle méthode d'inventaire constitue une grande amélioration.

Enfin les changements de méthodes au cours du temps compromettent l'homogénéité des données. Même si le protocole des relevés de terrain sur les placettes n'a pas changé, le passage à la nouvelle méthode d'inventaire en 2004 a donné lieu à des changements dans les définitions, les variables enregistrées et leurs modalités par rapport à l'ancienne méthode. De même les fractions successives de la nouvelle méthode ont connu de nombreuses rectifications liées à la mise en place de la méthode. Ces changements nécessitent de procéder à des homogénéisations fastidieuses. Dans une perspective de suivi à long terme de la productivité, il faudrait veiller à assurer l'homogénéité temporelle des données.

2.1.3 Couplage avec d'autres sources de données environnementales

La disponibilité des coordonnées géographiques des placettes est un atout majeur dans l'étude des relations entre la productivité forestière et les facteurs environnementaux. En effet elles permettent d'extraire des données environnementales statiques ou dynamiques de systèmes d'information géographique, quand celles-ci sont disponibles. La disponibilité de ces données est à la base de l'étude de l'autécologie des espèces et de l'analyse de la corrélation des changements de productivité à l'évolution temporelle des facteurs de l'environnement.

Cependant ces coordonnées géographiques, quand elles sont disponibles, ne sont fournies qu'à une précision d'environ 1 km pour des raisons de confidentialité statistique. **Ce brouillage de la localisation géographique des placettes engendre une imprécision dans l'attribution des valeurs ponctuelles des facteurs environnementaux.** Pour pallier ce manque de précision des coordonnées, nous avons attribué à chaque placette une valeur moyennée sur un rayon de 1 km pour chacun des facteurs environnementaux extraits d'un SIG, ce qui rajoute une source de variabilité pour l'établissement de relations productivité-environnement. La mise à disposition des coordonnées réelles permettrait certainement d'affiner ces relations.

2.1.4 Précision des données

Les données IFN n'ayant pas vocation à être utilisées dans une perspective de recherche mais d'évaluation à large échelle de l'état de la ressource forestière, les données ponctuelles ne sont pas aussi précises que celles que l'on pourrait obtenir dans des approches de recherche. Par exemple les accroissements radiaux (ir_5) sont mesurés sur le

terrain à l'aide d'une loupe et d'un réglet, ce qui rend difficile la détection de cernes manquants ou de faux cernes, ou tout simplement la délimitation des cernes pour les espèces à pores diffus comme le hêtre. Sachant la difficulté de leur estimation, les accroissements en hauteur ne sont pas fiables et ne peuvent pas être utilisés pour calculer des accroissements en volume (Pignard, 2000), ce qui a conduit à leur suppression. Par ailleurs, l'échantillonnage sur des placettes concentriques de taille relativement restreinte peut donner lieu à des erreurs dans l'estimation des variables peuplement du fait de possibles hétérogénéités locales des peuplements ou d'effets de bordure (Guero et Houllier, 1990), en particulier dans les jeunes peuplement dont l'inventaire ne repose que sur la plus petite des placettes concentriques (Salas Gonzalez *et al.*, 1993). Dans la mesure où ces jeunes peuplements ont été écartés dans la procédure de sélection (Chapitre I section 3.2), ce biais doit être limité dans notre étude.

Cependant cette faiblesse ponctuelle dans la précision des données est à mettre en regard du très grand nombre d'observations. Cette considération est très importante à prendre en compte et détermine l'échelle de la validité des estimations : l'erreur peut être conséquente à l'échelle de la placette, mais les données IFN ont vocation à être interprétées à l'échelle régionale ou nationale.

2.1.5 Vraisemblance des modèles ajustés

Nous avons observé dans les différentes approches de modélisation développées dans ce manuscrit que les effets ajustés pour les variables dendrométriques et environnementales étaient très cohérentes avec les effets qu'elles étaient supposées représenter. Ce constat souligne que malgré les faiblesses dans la précision des mesures et la localisation des placettes énoncées ci-dessus, les relations ajustées à partir des données IFN ont un caractère sain, **ce qui confirme leur adéquation pour ce type d'approche à large échelle.**

2.2 Évaluation de la construction méthodologique

Les différentes approches développées dans cette thèse n'ont pas le même degré de robustesse, du fait d'une construction méthodologique emboîtée. En effet, nous avons basé notre démarche sur une série d'étapes successives, chacune des étapes utilisant les résultats des précédentes (**Fig 6.1**). La robustesse des résultats risque donc de diminuer au fur et à mesure que l'on développe les approches.

À la base de l'approche se trouve le calcul des indicateurs dendrométriques du peuplement à partir des données IFN, et l'extraction de données environnementales de sources de données externes à l'IFN (**Fig 6.1**). **Les accroissements en surface terrière** calculés sur chaque placette sont basés sur des données dendrométriques directement mesurées (arbres vifs) ainsi que sur des estimations de l'accroissement pour les arbres morts, coupés et chablis. Bien que le calcul des indicateurs dendrométriques à partir des données IFN puisse être soumis à de nombreuses sources d'erreur à l'échelle locale, le grand nombre d'observations disponibles fait que ces valeurs ne doivent pas êtres biaisées. **Les RDI des placettes** ont été calculés à partir

de relations d'auto-éclaircie calibrées sur les données IFN pour chaque espèce. **Cette cohérence entre les jeux de données garantit la compatibilité des indicateurs** qui sont calculés sur la même surface des placettes. **Par ailleurs elle empêche de possibles biais liés à l'utilisation d'une relation en dehors des gammes environnementales dans lesquelles elle a été calibrée**, comme cela aurait été le cas si on avait utilisé des relations d'auto-éclaircie calibrées dans des contextes très locaux. **Concernant l'extraction des indicateurs environnementaux, l'incertitude de localisation des placettes est une source d'erreur possible**. Cependant dans le cas des indicateurs spatialisés (indicateurs stationnaires ou permanents), si le lissage de l'information lié à la spatialisation conduit à une perte d'information (en particulier dans les zones hétérogènes), il peut limiter les fortes erreurs liées à l'incertitude de localisation des placettes. Dans le cas des séries temporelles du climat, la distance aux postes météorologiques pourrait induire des biais, si les conditions climatiques sont très différentes entre le poste et la placette, en particulier en contexte de montagne. **Cependant la précaution prise pour corriger les valeurs des séries climatiques par le climat de référence (Chapitre I section 5.2.1) devrait cependant limiter ce type de problème.**

L'approche autécologique constitue la première étape de notre démarche et vise à étudier le déterminisme environnemental de la productivité. Cette approche est assez directe, dans la mesure où l'indicateur de productivité (ΔG_{cor}) a été calculé à partir des indicateurs dendrométriques de base, et a directement été prédit à partir de l'ensemble des facteurs environnementaux (**Fig 6.1**). Les résultats de cette approche sont donc robustes.

La caractérisation des changements de productivité est la deuxième étape de notre démarche, et repose en partie sur les résultats de l'approche autécologique. En effet nous avons prédit l'accroissement en surface terrière (ΔG) à partir des indicateurs dendrométriques de base, et des facteurs environnementaux sélectionnés pour chaque espèce dans l'approche autécologique (**Fig 6.1**) pour contrôler l'effet de la fertilité. **Cependant les effets de ces facteurs ont été réajustés au cours de la procédure ce qui empêche un éventuel report d'erreur, et les tendances issues de cette approche sont robustes**. Notons cependant que **les tendances obtenues à l'échelle régionale sont moins robustes qu'à l'échelle nationale du fait du moins grand nombre d'observations disponibles.** Concernant la spatialisation des changements de productivité à l'échelle locale, **la régression GWR est une méthode appropriée et robuste qui nous a permis de mettre en évidence des variations spatiales des tendances et de les cartographier.**

La recherche des causes environnementales des changements de productivité, troisième étape de notre démarche, repose sur les résultats des deux étapes précédentes et sur une approche corrélative. **L'approche temporelle** consiste à prédire les changements de productivité mis en évidence dans l'étape de caractérisation des changements, à partir des évolutions temporelles des facteurs identifiés dans l'approche autécologique (**Fig 6.1**). Elle suppose donc que seule l'évolution des facteurs ayant un effet important sur la productivité est susceptible d'induire des changements de productivité.

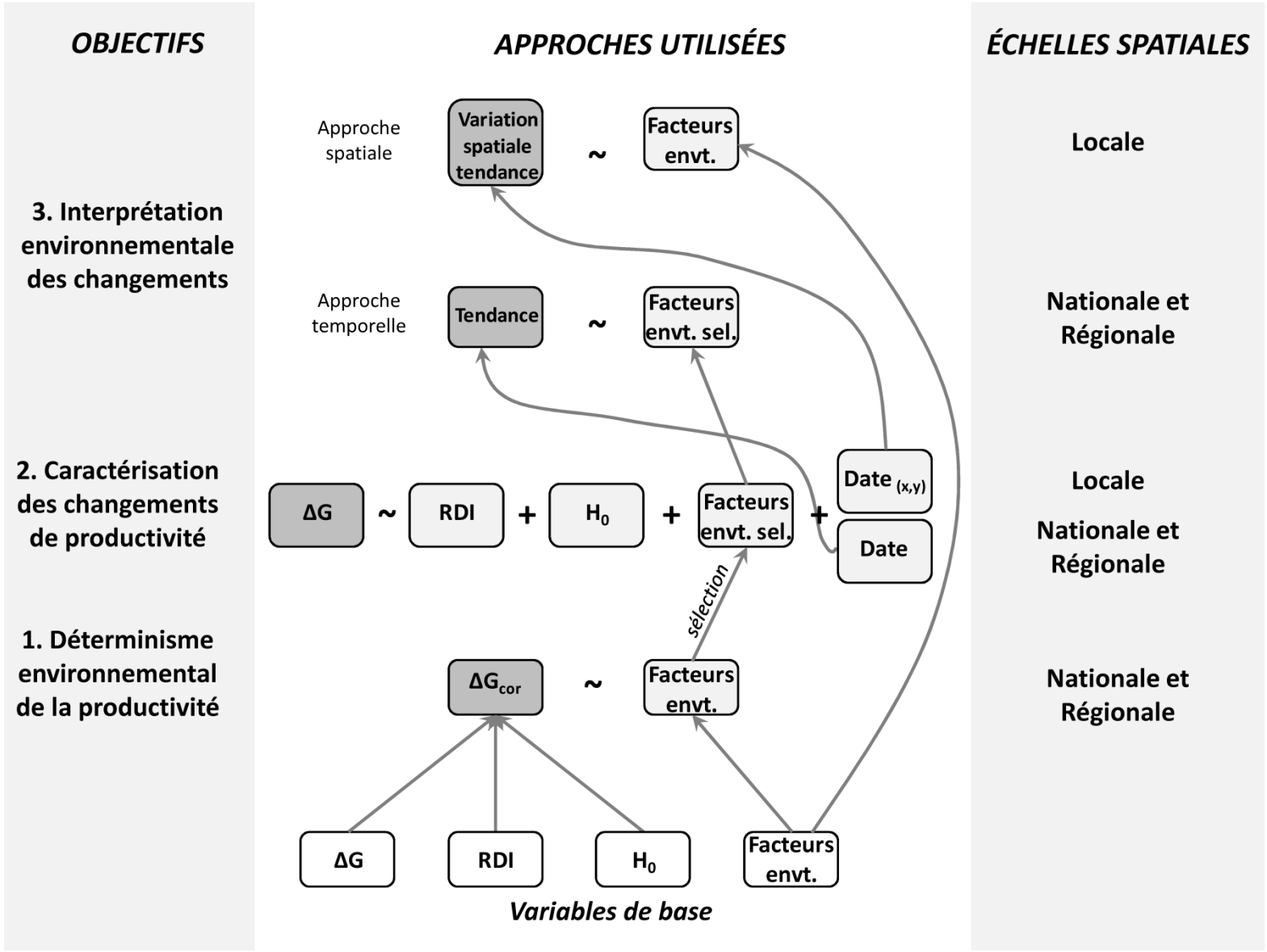


Figure 6.1 : Illustration de l'approche globale développée dans cette thèse. *Les différents niveaux correspondent aux approches successivement, auxquelles nous avons fait correspondre les grands objectifs et les échelles spatiales considérées. Les flèches indiquent les éléments ou résultats qui ont été repris d'une étape sur l'autre. Les variables en gris foncé sont les variables à expliquer, celles en gris clair sont les variables explicatives. Facteurs envt = facteurs environnementaux. Facteurs envt. sel. = facteurs environnementaux sélectionnés dans l'approche autécologique.*

Par ailleurs, nous ne disposons de séries temporelles que pour les facteurs climatiques, et cette approche ne permet pas d'appréhender le rôle de l'évolution des conditions trophiques. **Elle ne permet donc de donner qu'une vision partielle des causes possibles des changements de productivité. Enfin une corrélation ne permet pas d'établir un lien de causalité, et les résultats de cette approche ne peuvent que suggérer le rôle possible des facteurs climatiques.** Cependant la corrélation reste une des seules méthodes d'investigation à ces échelles.

L'approche spatiale d'identification des causes des changements est celle qui repose sur le plus grand nombre d'hypothèses, et que nous considérons comme la moins robuste. En effet, elle consiste à corréler les estimations locales des tendances régionales de productivité, issues d'un modèle de régression GWR, aux facteurs stationnaires de l'environnement. Étant donné que les variations spatiales des tendances sont susceptibles de résulter d'une mauvaise prise en compte des facteurs du milieu dans les modèles de productivité (Chapitre V, section 4.3.1), la corrélation de ces variations à un ensemble de facteurs environnementaux ne peut être utilisée qu'à des fins exploratoires, en complément de l'approche temporelle pour suggérer le rôle possible d'interactions entre l'effet date et les facteurs moyens du milieu, ou le rôle possible des facteurs trophiques non pris en compte dans l'approche temporelle. **Cette approche n'a pas vocation à produire des résultats stables.**

3 SYNTHÈSE DES RÉSULTATS

Dans cette section, nous récapitulons les résultats obtenus grâce aux différentes approches développées dans ce manuscrit, en les synthétisant par groupes d'espèces. Elle a pour but de donner une vision d'ensemble des relations entre la productivité des espèces et l'environnement et ses évolutions.

3.1 Espèces de montagne : Sapin et Épicéa

Les deux espèces les plus montagnardes de notre échantillon sont parmi celles qui répondent le plus aux facteurs de l'environnement (Tab 3.2). Nous avons trouvé des effets thermiques positifs pendant la saison de végétation (**Tab 3.5**), **témoignant d'une thermophilie de ces espèces pourtant adaptées aux contextes froids.** Le Sapin et l'épicéa sont également favorisés par un bon approvisionnement en eau, le Sapin étant particulièrement sensible au stress hydrique estival (**Tab 3.5**). Seul l'Épicéa présente une sensibilité significative à la richesse trophique (**Tab 3.5**).

En France, le Sapin et l'Épicéa ont des aires de distribution similaires, principalement cantonnées aux massifs montagneux. **Nous avons pu observer que leur productivité semblait meilleure à basse altitude (Fig 3.6 et 3.7), ce qui pourrait résulter de leur thermophilie**. Cette observation questionne les **raisons de l'absence de ces espèces à basse altitude ou dans des contextes plus chauds.**

L'analyse régionale de l'autécologie de ces deux espèces a permis de mettre en évidence des variations de sensibilité aux facteurs environnementaux par rapport à l'échelle nationale, en fonction du massif considéré. **Ces variations régionales sont d'une grande cohérence avec les conditions environnementales de chaque massif** : l'Épicéa est plus sensible à la température dans le Massif Central plus froid en moyenne, alors que la RUM semble plus limitante dans les Alpes où son niveau moyen est plus faible. Par ailleurs aucun effet trophique n'est significatif dans le Jura du fait de conditions moyennes favorables. Concernant le Sapin, nous avons mis en évidence une forte limitation par le déficit hydrique estival dans le Massif Central, plus marqué qu'à l'échelle nationale, ainsi qu'une limitation par les températures d'automne qui n'apparaissait pas à l'échelle nationale.

Ces deux espèces montagnardes sont également celles dont la productivité a le plus augmenté au cours de la période d'étude (+31% et +26% en moyenne pour l'Épicéa et le Sapin, respectivement ; Chapitre 4 section 3.2.1).

Pour l'Épicéa nous avons pu faire un lien explicite avec l'augmentation des températures estivales à l'échelle nationale, indiquant que dans les conditions actuelles (disponibilité en eau suffisante) une augmentation de température favorise la productivité. A l'échelle régionale, il n'y a que dans le Massif Central que cette relation se retrouve. Dans les deux autres régions il se pourrait qu'une interaction avec la RUM ait limité l'augmentation (d'où des tendances plus faibles), et que cette interaction empêche de voir un lien direct par corrélation.

Pour le Sapin, nous avons trouvé une faible relation entre la diminution du bilan hydrique de mai et l'augmentation de productivité à l'échelle nationale. On se serait plutôt attendu à un effet thermique positif, mais il n'était pas significatif. En revanche dans le Massif Central l'approche temporelle a suggéré le rôle du réchauffement en fin de saison de végétation dans l'augmentation de productivité observée.

Ainsi alors qu'il est assez clair que le réchauffement a été favorable à l'Épicéa, il est plus difficile de trancher pour le Sapin, dont la sensibilité au stress hydrique pourrait limiter l'effet positif du réchauffement.

3.2 Espèce continentale : le Hêtre

Le Hêtre est avec le Sapin et l'Épicéa l'espèce **qui répond le plus aux facteurs de l'environnement (Tab 3.2)**. **Nous avons mis en évidence un effet thermique très négatif en hiver traduisant un fort besoin de froid hivernal** (**Tab 3.5**)**.** Cependant sa productivité est favorisée par des températures élevées en début de saison de végétation. Le Hêtre est sensible au stress hydrique estival et à la disponibilité en azote (**Tab 3.5**). Les analyses régionales ont montré une forte limitation thermique dans le Massif Central au printemps mais aussi en hiver, ce qui contraste avec l'échelle nationale (**Tab 5.3**). A l'inverse dans le Nord-Ouest les effets sont cohérents avec ceux trouvés à l'échelle nationale. Dans les Pyrénées, seules les réserves utiles et la RUM ont un effet significatif positif (**Tab 5.3**). **Ces variations régionales de sensibilité à l'environnement sont très intéressantes si on les relie à la position dans l'aire de répartition**. Le Hêtre est une espèce continentale, et a besoin de froid

en hiver (**Tab 3.5**). **Ces besoins de froid pourraient ne pas être satisfaits dans l'Ouest du fait du climat océanique**. **En revanche en contexte de montagne, le Hêtre semble souffrir du froid** (Massif Central, **Tab 5.3**) car les températures moyennes y sont plus froides (**Fig 5.4**). Ces deux effets sont très cohérents avec la distribution continentale du Hêtre, et le fait qu'il est limité en altitude**. Dans les Pyrénées nous avons identifié un fort contrôle par la disponibilité en eau dans le sol** (**Tab 5.3**). Malgré la position au Sud de la distribution du Hêtre, les Pyrénées sont un contexte de montagne et constituent une marge froide (altitude). Les conditions thermiques semblent donc favorables au Hêtre, mais il se pourrait que la réserve en eau devienne limitante, en particulier pour les altitudes les plus faibles. Ceci pourrait expliquer en partie les **faibles productivités du Hêtre dans sa marge Sud (Fig 3.6).**

Concernant les variations dans le temps de sa productivité, nous avons observé une augmentation suivie d'une diminution à la période récente (Fig 4.13, 4.14).

Pour cette espèce nous n'avons pas trouvé de cause climatique très cohérente. La chronologie est bien corrélée aux températures hivernales, mais dans le sens inattendu d'une stimulation de la productivité par leur augmentation (**Tab 4.7**), alors que nous avons vu qu'en moyenne ces températures ont un effet négatif sur la productivité. **Cette incohérence souligne les limites d'une approche par corrélation partielle.** Il se pourrait en effet que de multiples causes soient impliquées, ou que des facteurs que nous n'avons pas pris en compte soient en jeu (CO_2, azote). **Ce cas souligne également la difficulté d'attribuer des changements de productivité à l'augmentation des températures, quand les températures ont des effets opposés sur la productivité selon la saison**. En effet dans le cas du Hêtre, **c'est le réchauffement de printemps (effet a priori positif) qui a été le plus marqué (Tab 4.6), mais ce sont les températures d'hiver (effet négatif) qui ont le plus fort poids sur la productivité (Tab 3.5), ce qui rend très difficile d'évaluer leur impact respectif dans les changements observés.**

La multiplicité des facteurs en cause est bien illustrée par les résultats obtenus à l'échelle régionale. **Dans le Nord-Ouest, la forte augmentation des températures printanières semble avoir stimulé la productivité du Hêtre,** ce qui est cohérent avec l'autécologie régionale (**Tab 5.10**). Les températures hivernales n'ayant pas beaucoup augmenté dans cette région, leur rôle est probablement mineur dans les changements constatés (**Tab 5.10**). Nous avons également mis en évidence dans l'approche spatiale une limitation de cette augmentation par la disponibilité en eau en été et par le niveau de dépôts azotés, indiquant des **interactions avec les conditions trophiques et hydriques (Tab 5.10)**. Ces interactions pourraient être en cause dans la chute de productivité observée en fin de période.

Dans les Pyrénées nous avons également pu mettre en évidence le rôle d'interactions trophiques, hydriques et thermiques dans les changements observés, suggérant indirectement l'effet positif d'un réchauffement (tendance plus forte dans les contextes froids en été), et une amélioration des conditions trophiques (tendance plus forte là où le rapport S/T est défavorable).

Dans le Massif Central, malgré une forte limitation thermique et une augmentation des températures, nous n'avons pas observé de changements significatifs de productivité, à l'exception d'une zone de légère diminution (approche spatiale, **Fig 5.8**) ce qui pourrait s'expliquer par des interactions locales avec d'autres facteurs. **En particulier nous avons identifié une contrainte hydrique (tendance plus faible là où le bilan hydrique est faible) et une contrainte trophique (tendance plus faible là où le rapport S/T est défavorable, probablement lié au socle granitique)** qui pourraient contrebalancer l'effet positif du réchauffement dans cette zone (**Tab 5.10**).

Ainsi dans le cas d'un déterminisme complexe de la productivité, variant dans l'espace et avec des effets saisonniers opposés, il est difficile d'identifier les causes environnementales d'un changement de productivité mais notre approche nous a suggéré des éléments d'interprétation.

3.3 Espèces subatlantiques : les Chênes sessile et pédonculé

Les Chênes sont parmi les espèces qui répondent le moins aux facteurs de l'environnement (Tab 3.2). Ce constat a déjà été fait dans d'autres travaux (Lebourgeois *et al.*, 2004) et semble indiquer que ces espèces ne sont pas dans des conditions très limitantes du point de vue climatique. **Le déterminisme de leur productivité est plutôt lié à la réserve utile du sol et aux conditions trophiques (Tab 3.5)**. Les températures semblent cependant avoir un effet positif sur leur productivité, alors que les bilans hydriques ont des effets très contrastés selon les mois pour le Chêne sessile.

L'analyse régionale pour le Chêne pédonculé n'a pas révélé d'effet des facteurs dans le Nord-Ouest, alors que nous avons mis en évidence un **effet néfaste des températures et des bilans hydriques élevés en début et en fin de saison de végétation dans le Sud-Ouest, en marge Sud de sa distribution (Tab 5.3).**

La cartographie de la productivité de ces deux espèces a mis en évidence des différences de comportement sur leur aire de distribution (Fig 3.6 et 3.7). Alors que la productivité du Chêne sessile est faible dans sa marge Sud, et élevée dans le Nord de la France et dans le Nord-Est au cœur de son aire, le gradient est moins clair pour le Chêne pédonculé. En effet sa productivité est meilleure dans le Nord de la France, mais on ne voit pas de franche diminution dans le Sud de son aire du fait de la présence de bonnes réserves utiles dans le Sud-Ouest de la France.

Les variations temporelles de la productivité de ces deux espèces sont contrastées : alors que la productivité du Chêne pédonculé a augmenté en tout début de période (1980-1985) puis s'est stabilisée, celle du Chêne sessile a augmenté de manière plus progressive entre 1985 et 1995 puis a diminué dans les années 2000 (Fig 4.14).

Alors que **pour le Chêne sessile nous avons mis en évidence un effet positif du réchauffement en fin de saison de végétation (Tab 4.7),** nous n'avons pas pu expliquer les variations de productivité du Chêne pédonculé par un déterminisme climatique. Ceci n'est pas

si surprenant dans la mesure où nous avions vu que sa productivité dépendait peu des conditions climatiques sur son aire de présence, alors que le Chêne sessile semblait plus sensible aux effets thermiques (**Tab 3.5**). **Cependant pour le Chêne pédonculé nous avons mis en évidence des tendances opposées entre le Nord (positive) et le Sud (négative) de son aire (Fig 5.6), suggérant malgré tout un possible effet du réchauffement climatique dans le Nord-Ouest, et une possible augmentation du déficit hydrique dans le Sud-Ouest.**

3.4 Espèces méditerranéennes : Chêne pubescent et Pin d'Alep

Pour ces deux espèces méditerranéennes, nous avons mis en évidence un fort effet positif des températures hivernales (Tab 3.5), ce qui est cohérent avec l'hypothèse de limitation par les faibles températures en marge Nord de distribution des espèces (Normand *et al.*, 2009).

Cependant nous avons mis en évidence un fort effet positif des réserves utiles et une sensibilité au stress hydrique estival pour le Chêne pubescent (Tab 3.5). Ce phénomène pourrait paraître surprenant pour une espèce méditerranéenne adaptée à la sécheresse (Rameau *et al.*, 1989). Cependant la mise en évidence d'un effet néfaste du stress hydrique sur la productivité, ne veut pas dire que la survie est affectée. Il se pourrait en effet que la croissance du chêne pubescent soit réduite quand les conditions ne sont pas favorables, mais que sa tolérance lui permette de survivre dans ces conditions. **Il ne faut donc pas confondre la tolérance à un stress (affectant la survie) et l'effet de ce stress sur la croissance.**

Pour le Pin d'Alep nous avons plutôt mis en évidence un effet positif des conditions hydriques hivernales (Tab 3.5), qui pourraient le rendre moins sensible au stress hydrique estival (Weber *et al.*, 2007). Nous avons également mis en évidence une sensibilité aux conditions trophiques pour cette espèce. **Étant présente dans des contextes très calcaires et défavorables au plan des conditions trophiques (Fig 1.5), une amélioration des conditions favorise donc sa croissance.**

Les cartes de productivité de ces deux espèces sont très différentes (**Fig 3.6 et 3.7**). **Pour le Pin d'Alep** la productivité est élevée sur l'ensemble de son aire de distribution à l'exception d'une petite zone côtière. **On n'observe pas de gradient de productivité entre le Nord et le Sud de la zone, probablement parce qu'elle est trop restreinte**. **Pour le Chêne pubescent** nous avons plutôt observé un gradient Est-Ouest de sa productivité, **probablement lié à la réserve utile beaucoup plus faible et au climat plus sec dans le Sud-Est que dans le Sud-Ouest**. Nous n'avons pas non plus constaté de gradient de productivité évident vers le Nord de son aire de distribution, bien que sa productivité n'y soit pas très élevée.

Les variations temporelles de la productivité de ces deux espèces sont également très différentes : **pour le Chêne pubescent nous avons mis en évidence une baisse de productivité continue (Fig 4.14), que nous avons pu relier en partie à l'augmentation des températures de juin et du stress hydrique associé (Tab 4.7)**. Il se pourrait cependant que sa tolérance lui permette de résister au stress même si sa croissance est fortement diminuée.

Pour le Pin d'Alep le manque d'observations ne permet pas de caractériser les évolutions de sa productivité de manière très précise, mais nous avons pu observer une légère augmentation sur la première partie de la période (Fig 4.14), et nous avons identifié un rôle possible du réchauffement des températures de février-mars. **Il est en effet tout à fait cohérent que la productivité de cette espèce limitée par le froid soit stimulée par un réchauffement**. Cependant nous avons observé une chute de sa productivité dans les années 2000, probablement du fait de la sécheresse de 2003. **L'analyse spatiale pour cette espèce a révélé des zones d'augmentation et des zones de diminution de productivité (Fig 5.9)**, cohérente avec l'hypothèse de l'effet positif d'un réchauffement à condition que la disponibilité en eau soit suffisante (**Tab 5.10**).

3.5 Espèce pan-européenne : le Pin sylvestre

Le Pin sylvestre répond faiblement aux facteurs de l'environnement (Tab 3.2). Sa productivité est principalement déterminée par les conditions thermiques et hydriques hivernales (pas trop froid et bien arrosé), ainsi que par les conditions estivales (pas trop chaud et bonne réserve utile) et les conditions trophiques (**Tab 3.5**). **Le besoin de chaleur hivernale est surprenant pour une espèce adaptée aux conditions boréales** (**Fig 1.3**), **mais l'effet négatif des chaleurs estivales est cohérent avec le fait que la France se situe dans le Sud-Ouest de son aire**. Par ailleurs, alors que le Pin sylvestre est connu pour sa frugalité, **sa croissance semble quand même favorisée par de bonnes conditions trophiques.**

Dans le Massif Central nous avons mis en évidence une sensibilité particulière au stress hydrique estival, un effet néfaste des fortes températures et un effet positif d'un bon approvisionnement en eau (**Tab 5.3**). **Ceci suggère une sensibilité au stress hydrique estival dans cette région.**

La productivité du Pin sylvestre ne semble pas être liée à sa position dans l'aire de distribution (sur la portion étudiée en France) mais plutôt à des contextes locaux, comme les reliefs des Cévennes très favorables, ou le Sud-Est de la France plutôt défavorable (**Fig 3.6 et 3.7**).

Sa productivité n'a pas changé de manière significative sur la période d'étude (Fig 4.12), mais a connu des fluctuations (Fig 4.14). Nous n'avons pu relier ces fluctuations à aucun facteur climatique. Cette espèce semble très plastique du fait de sa très large distribution, ce qui est conforté par cette **apparente insensibilité aux évolutions climatiques pourtant importantes sur la période d'étude**. Cependant dans le Massif Central nous avons mis en évidence le rôle de l'augmentation des températures estivales dans les diminutions de productivité locales (**Tab 5.10**).

4 MISE EN PERSPECTIVE CONCEPTUELLE DES RÉSULTATS

4.1 Réponse de la productivité sur de larges gradients environnementaux.

L'étude du comportement des espèces végétales vis-à-vis des facteurs environnementaux constitue un des piliers de l'écologie. Cette approche a permis d'élaborer la théorie de la niche écologique des espèces (Hutchinson, 1957) ou le concept du continuum (Austin, 1985), qui suggèrent une réponse non linéaire unimodale des espèces aux facteurs de l'environnement, caractérisée par une zone de limitation, une zone optimale et une zone de saturation (**Fig 6.2**). De nombreux travaux ont visé à déterminer la niche écologique des espèces à partir de l'étude de leur distribution géographique et de la relation de cette distribution avec les facteurs de l'environnement (Guisan et Zimmermann, 2000; Austin, 2002). L'originalité de notre approche réside dans une étude de l'autécologie des espèces basée sur le déterminisme environnemental de leur productivité.

Bien que la France ne couvre l'intégralité de l'aire de distribution d'aucune des espèces, les larges gradients environnementaux considérés devraient permettre d'établir la réponse de la productivité aux différents facteurs. Cependant nous avons rarement observé des réponses unimodales de la productivité aux facteurs dans notre approche de régression PLS, ce qui résulte probablement de la faiblesse de cet outil pour mettre en évidence des réponses non linéaires (Chapitre III section 4.1.3.4). L'analyse du déterminisme environnemental de la productivité à l'échelle régionale (Chapitre V) a cependant révélé des variations spatiales dans la réponse des espèces aux facteurs, qui pourraient s'expliquer par le caractère non linéaire de la réponse sur un large gradient (**Fig 6.2). Ainsi en fonction de la portion du gradient environnemental considéré, la réponse de la productivité à un facteur peut varier considérablement, et cette réponse n'est valable que dans la gamme dans laquelle elle a été calibrée.**

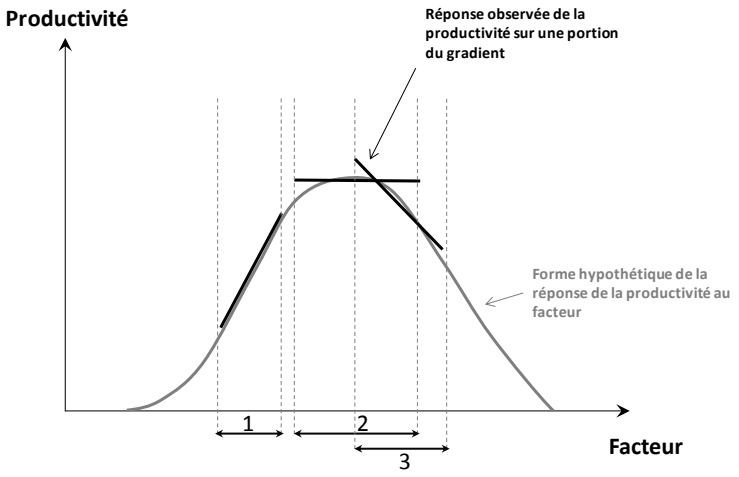


Figure 6.2 : Réponse théorique de la productivité à un facteur (gris) et réponse observée en fonction de la portion du gradient considérée. *1 : facteur limitant, réponse positive de la productivité à l'augmentation du niveau du facteur. 2 : niveau optimal du facteur, pas de réponse de la productivité dans cette gamme. 3 : niveau saturant du facteur, réponse négative de la productivité à une augmentation de son niveau.*

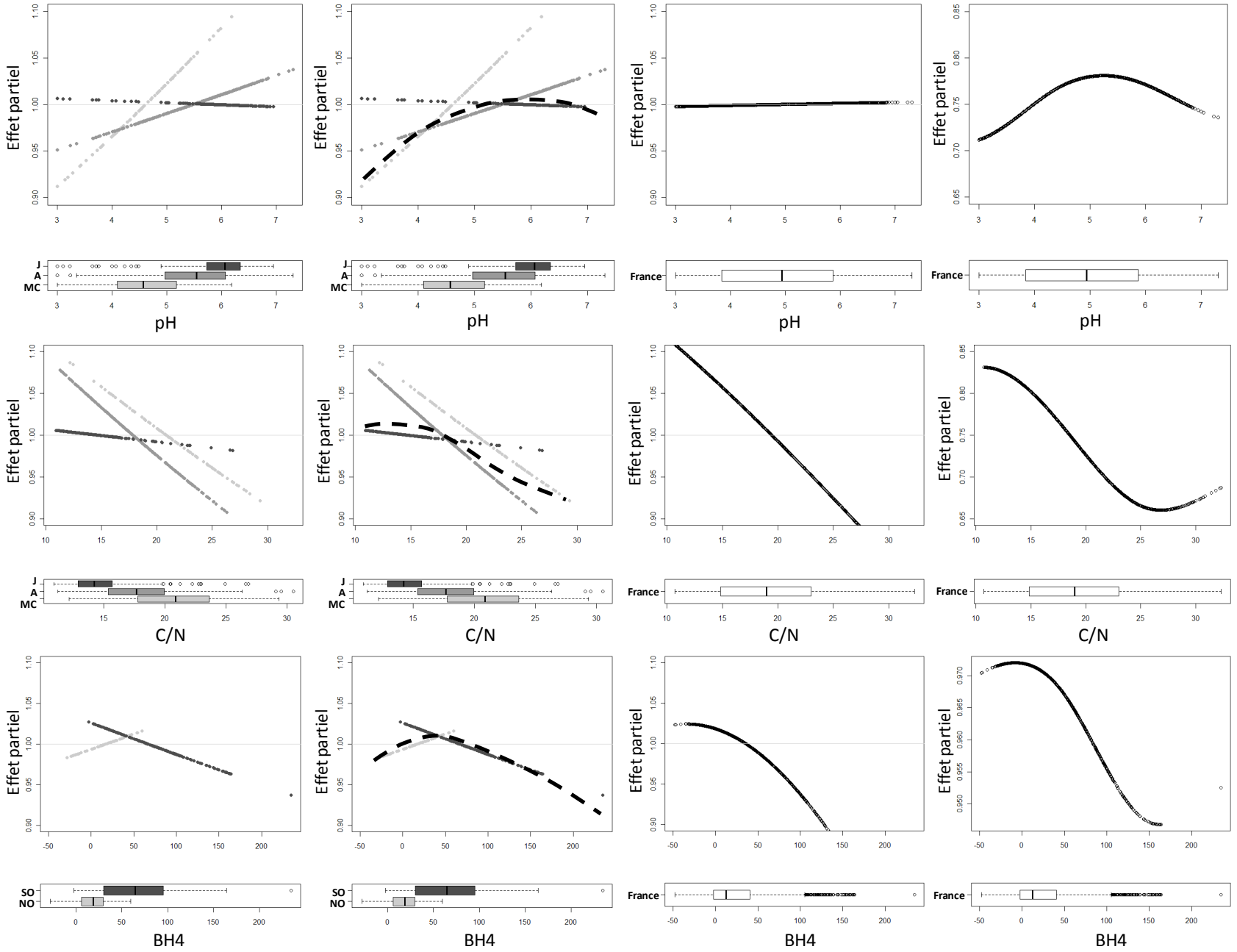


Figure 6.3 : Réponse de la productivité de l'épicéa au pH et au C/N (1ère et 2ème ligne) et du chêne pédonculé au bilan hydrique d'avril (3ème ligne). *1ère colonne : réponses régionales ajustées. 2ème colonne : réponse globale suggérée par les réponses régionales. 3ème colonne : réponse ajustée à l'échelle nationale par régression PLS linéaire avec effets quadratiques. 4ème colonne : réponse ajustée à l'échelle nationale par régression PLS non paramétrique (spline PLS).*

Il est remarquable d'observer que les réponses régionales à un facteur donné observées sur des portions de gradient gradients discontinus, une fois positionnées le long d'un gradient commun, peuvent permettre de reconstituer la réponse globale d'une espèce et de mettre en évidence des phénomènes de limitation/saturation selon la position sur le gradient environnemental (**Fig 6.3**). Pour l'Épicéa, la réponse de la productivité au pH est très positive dans les conditions très acides, un peu moins positive sur les pH intermédiaires et légèrement négative sur les pH les plus élevés (**Fig 6.3**). **Ces effets régionaux suggèrent donc une réponse « en cloche » sur le gradient total** (**Fig 6.3**). L'approche de régression PLS au niveau national n'a pas fait ressortir d'effet significatif du (**Fig 6.3**), probablement du fait de l'incapacité de notre modèle de régression PLS à prendre en compte un effet non linéaire. En effet la régression PLS non paramétrique (spline locale) mentionnée au chapitre III (section 4.1.3.4) nous a permis d'ajuster une réponse non linéaire très semblable à celle suggérée par les réponses régionales (**Fig 6.3**). Le même type d'analyse sur **la réponse de l'Épicéa au C/N met en évidence une réponse de limitation/saturation par l'azote** (**Fig 6.3**). Nous avions bien trouvé un effet négatif significatif du C/N dans notre approche de régression PLS à l'échelle nationale, mais les réponses régionales permettent d'affiner la forme de la réponse, de même que la régression PLS non paramétrique qui permet d'ajuster une réponse similaire à celle suggérée par les effets régionaux (**Fig 6.3**). Cependant dans certains cas notre approche de régression PLS avec effets quadratiques a bien permis de prendre en compte une réponse non linéaire. Par exemple **pour le Chêne pédonculé nous avions mis en évidence une réponse saturante au bilan hydrique d'avril (Fig 6.3), qui est bien cohérente avec l'effet positif de ce bilan hydrique dans les contextes où il est faible en moyenne, et négative dans les contextes où il est très élevé** (**Fig 6.3**).

On peut conclure de ces observations que les données IFN permettent d'établir la réponse de la productivité sur de larges gradients environnementaux. L'approche de régression PLS avec effets quadratiques nous a permis d'identifier les facteurs prépondérants dans le déterminisme environnemental de la productivité mais n'est pas très appropriée pour caractériser la forme de la réponse de la productivité aux facteurs (non linéarités). L'approche régionale a permis d'affiner la réponse des espèces dans des contextes environnementaux contrastés et de mettre en évidence des réponses limitantes/saturantes aux facteurs de l'environnement. Ainsi même en ne couvrant pas l'intégralité de l'aire de distribution des espèces, les larges gradients environnementaux couverts par les données IFN semblent suffire pour établir l'autécologie des espèces. L'utilisation d'une méthode de régression PLS non paramétrique pourrait fortement améliorer la formalisation des effets et l'analyse des formes des réponses de la productivité aux facteurs environnementaux.

4.2 Lien entre le déterminisme environnemental de la productivité et l'aire de distribution des espèces

Nous avons souligné en introduction l'intérêt d'étudier le déterminisme environnemental de la croissance pour comprendre le déterminisme des limites d'aires de distribution des espèces (Pulliam, 2000). En effet selon la théorie de la niche écologique (Hutchinson, 1957), on

pourrait s'attendre à ce que la croissance d'une espèce soit optimale au centre de sa niche, et diminue vers ses extrémités. En supposant que l'aire de distribution d'une l'espèce couvre l'intégralité de sa niche écologique, on s'attend donc à une diminution de croissance vers les marges de distribution (**Fig 6.4a**). Cependant d'autres facteurs tels que la forte variation spatiale des conditions environnementales, les interactions biotiques, la structuration génétique des populations, ou l'action anthropique peuvent affecter la croissance des espèces dans leur aire de distribution, ce qui peut conduire à un décalage entre le niveau de croissance d'une espèce et sa position dans son aire de distribution (**Fig 6.4b**). Ainsi Loehle (1998) a pointé le rôle de la compétition interspécifique dans la limitation de l'aire de distribution des espèces, en mettant en évidence que certaines avaient une croissance optimale en marge Sud de distribution. De même Bonan et Sirois (1992) ont montré que l'épinette noire pouvait croitre bien au-delà de la limite Nord de son aire de distribution. L'étude du déterminisme environnemental de la croissance apparait donc comme une approche très pertinente pour comprendre le déterminisme des limites de distribution des espèces. Par exemple, une mauvaise croissance en limite d'aire pourrait indiquer une limitation environnementale, alors qu'une bonne croissance en limite d'aire pourrait suggérer une limitation par des contraintes autres qu'environnementales (compétition interspécifique, obstacle à la dispersion, action anthropique ; **Fig 6.4**).

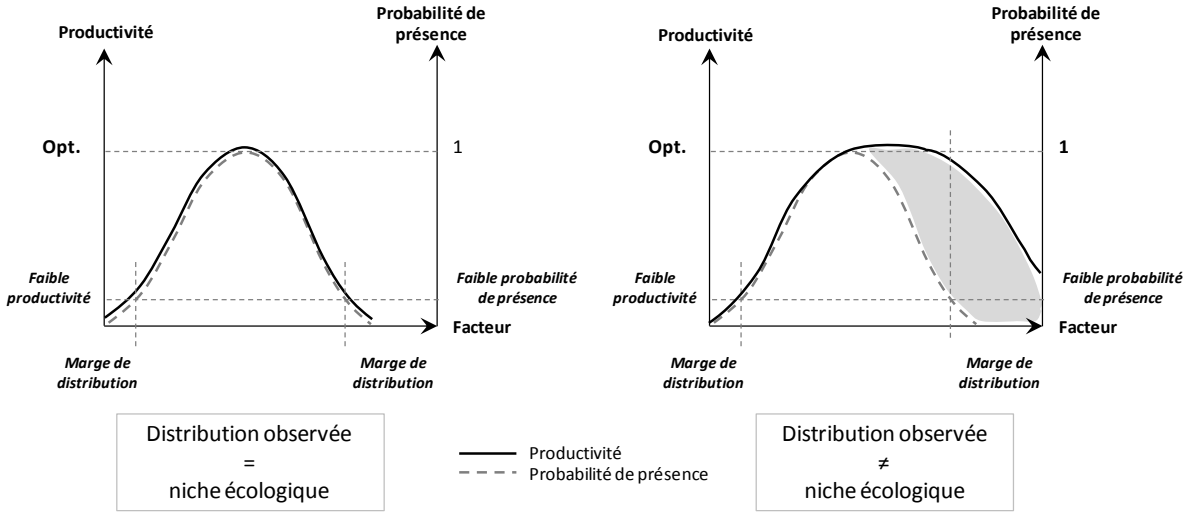


Figure 6.4 : Représentation théorique de la relation entre l'aire de distribution (probabilité de présence) et la productivité d'une espèce. *A gauche, hypothèse selon laquelle la distribution géographique correspond à la niche écologique, auquel cas la productivité est optimale au centre de l'aire et décroit aux marges de distribution. A droite, hypothèse selon laquelle l'aire de distribution est restreinte par des interactions biotiques, et ne couvre par l'intégralité de la niche écologique, auquel cas la productivité en marge de distribution est supérieure à celle attendue.*

Nous avons observé les deux cas présentés sur la **figure 6.4**. **Dans les cas du Hêtre et du Chêne sessile,** nous avons observé des productivités plus faibles dans le Sud de la France, correspondant à la marge Sud de la distribution des ces espèces, que dans le Nord-Est où ces

espèces sont au cœur de leur distribution. **On se trouve donc probablement dans le cas d'une limitation par des contraintes environnementales** (**Fig 6.4a**).

Pour les deux espèces les plus montagnardes, le Sapin et l'Épicéa, nous avons observé une meilleure productivité à basse altitude du fait de leur thermophilie. **Il peut donc paraître surprenant que les aires naturelles de distribution de ces deux espèces soient limitées aux contextes de montagne et à la zone boréale pour l'Épicéa.** En effet les conditions environnementales ne semblent pas être limitantes pour leur croissance en limite d'aire de distribution. Ce phénomène pourrait résulter d'une plus faible compétitivité de ces espèces en plaine par rapport aux autres espèces, alors que leur tolérance au froid leur confère une aptitude à se développer dans des contextes beaucoup plus défavorables aux autres espèces (Loehle, 1998). **Cette interprétation suggère une limitation de leur aire de distribution par la compétition interspécifique et non par des contraintes environnementales** (**Fig 6.4b**). Pour l'Épicéa cette interprétation est cohérente avec le succès des plantations en contexte de plaine. **Nous ne pouvons cependant pas écarter l'hypothèse du rôle de facteurs mal pris en compte dans notre modèle, ou d'interactions qui pourraient expliquer l'absence de ces espèces en plaine.**

Notons que dans le cas du Hêtre, la marge Ouest de sa distribution ne semble pas être limitée par des contraintes environnementales car les niveaux de productivité sont relativement élevés (**Fig 6.5a**). Si l'hypothèse d'une limitation par la compétition interspécifique est envisageable, **l'absence du Hêtre de l'Ouest de la France pourrait également être lié à l'action anthropique** (sylviculture ; Seynave *et al.*, 2008 ; E Silva, 2010), comme en témoignent les nombreux toponymes liés au Hêtre dans tout l'Ouest de la France (**Fig 6.5b ;** Tarze *et al.*, 2009).

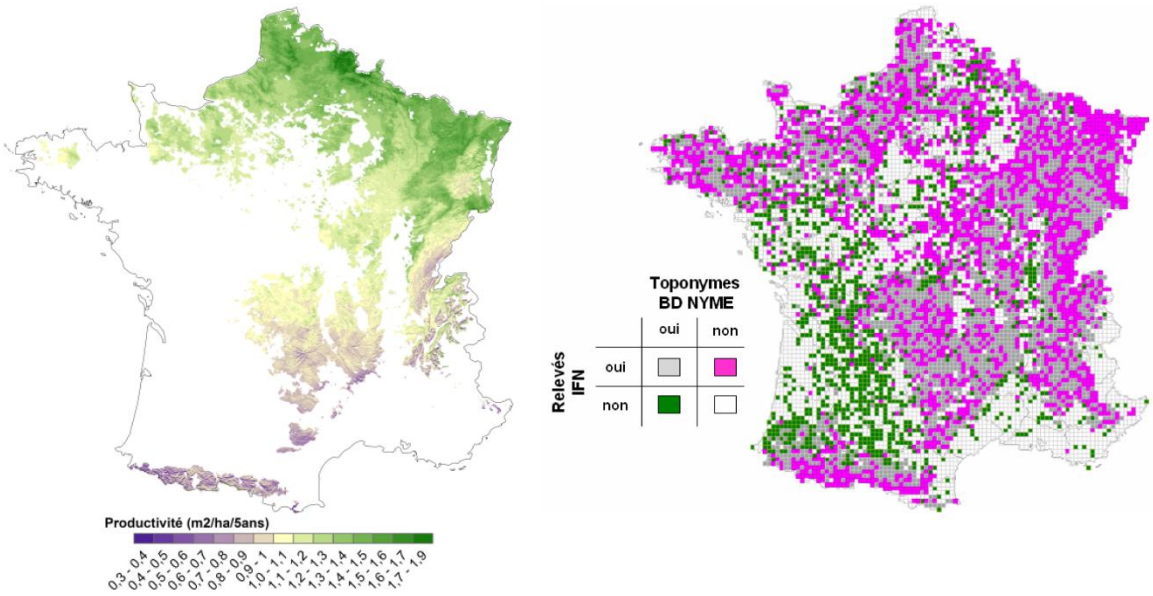


Figure 6.5 : a) répartition spatiale de la productivité du Hêtre (voir Chapitre III) et b) répartition spatiale des toponymes liés au Hêtre en confrontation à l'aire de distribution observée pour cette espèce (tiré de Tarze et al).

Dans le cas du Pin d'Alep, nous avons également constaté une productivité élevée en marge Nord de sa distribution. On pourrait donc s'attendre à le voir s'étendre au-delà de son aire actuelle. Nous avons mis en évidence une limitation par la température pour cette espèce, suggérant un besoin de chaleur en fin d'hiver, qui pourrait ne plus être satisfait plus au Nord de la zone méditerranéenne à laquelle il est cantonné. Cependant il se pourrait également que cette espèce ne soit pas compétitive par rapport aux autres espèces au Nord de sa distribution naturelle, alors que son adaptation à la sécheresse lui procure en avantage compétitif en contexte méditerranéen.

Pour les Chênes pédonculé et pubescent ainsi que pour le Pin sylvestre, nous n'avons pas trouvé de lien particulier entre leur croissance et leur aire de distribution. Pour ces espèces dont la productivité est fortement liée à la RUM et aux facteurs trophiques, il se pourrait que leur distribution soit plutôt liée à la qualité du sol qu'à un déterminisme climatique. Nous avions en effet remarqué que les motifs spatiaux de leur productivité semblaient refléter des limitations par des variables édaphiques.

L'analyse du déterminisme environnemental de la croissance apporte donc des éléments intéressants pour comprendre le déterminisme des limites de distribution des espèces.

4.3 Changements historiques de la productivité

4.3.1 Caractère spécifique des changements de productivité

Alors que les premiers travaux sur les changements de productivité au siècle dernier semblaient tous aller dans le sens d'une augmentation généralisée de la productivité des forêts (Spiecker *et al.*, 1996b; Boisvenue et Running, 2006), les résultats obtenus dans cette thèse font état de comportements contrastés entre les espèces. En effet certaines espèces ont connu une augmentation explosive de leur productivité sur la période étudiée (Épicéa) alors que d'autres ont décliné de manière continue (Chêne pubescent). Par ailleurs nous avons mis en évidence pour certaines espèces une atténuation (Hêtre, Sapin) voire une inversion de la tendance (Chêne sessile, Pin sylvestre, Pin d'Alep) en fin de période.

Ces différences de réaction peuvent s'interpréter par les différences de déterminisme environnemental de la productivité des différentes espèces. En effet, en faisant l'hypothèse que le même facteur environnemental est en jeu dans les changements observés pour toutes les espèces, ces dernières peuvent exhiber des réponses très variées en fonction de leur courbe de réponse à ce facteur (**Fig 6.6**). Selon le caractère limitant ou saturant d'un facteur pour une espèce donnée, une augmentation de son niveau au cours du temps peut conduire à une augmentation ou une diminution de productivité, respectivement. Il se peut également qu'une variation de ce facteur n'induise aucune réponse pour une espèce dont la productivité n'est pas affectée par ce facteur (pas de réponse) ou si la variation de ce facteur reste dans une zone de non-réponse de l'espèce (niveau optimal) (**Fig 6.6).**

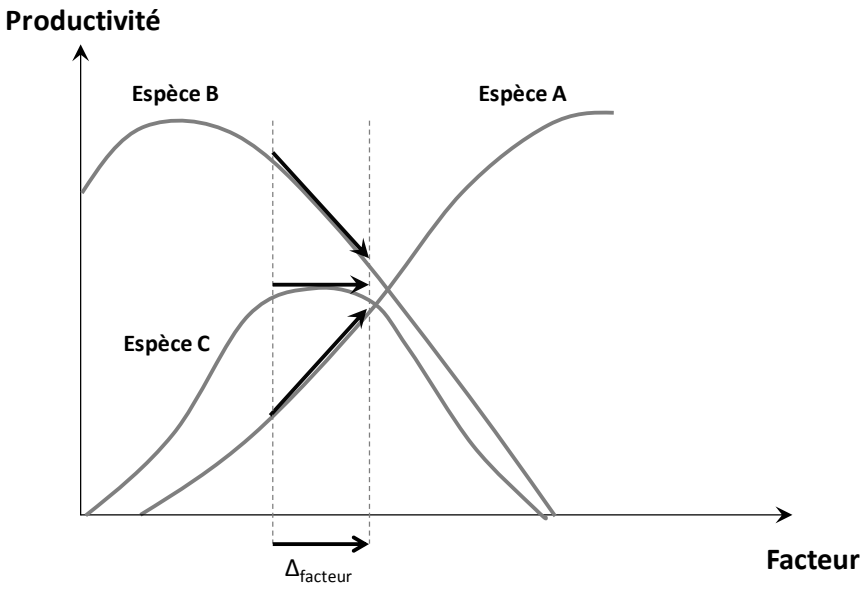


Figure 6.6 : Représentation théorique des réponses possibles de plusieurs espèces à la variation dans le temps d'un facteur de l'environnement (∆facteur) sur un même portion de gradient*. Selon les courbes de réponse des espèces à ce facteur, une même variation entraine des réponses différentes.*

4.3.2 Variations spatiales des changements de productivité

Au-delà de la variabilité spécifique des changements de productivité observés, **la réponse des espèces aux changements de l'environnement n'est pas uniforme dans l'espace et dépend des conditions locales.**

4.3.2.1 Réponse différente en fonction du caractère limitant ou saturant du facteur qui varie

Les conditions environnementales étant variables dans l'espace, les peuplements se situent sur des portions différentes de leur courbe de réponse à un facteur donné selon leur situation géographique. Ceci engendre donc des réponses différentes à un changement de facteur donné selon que son niveau initial est localement saturant (augmentation locale de la productivité), optimal (pas de changement de productivité) ou saturant (diminution de la productivité) (**Fig 6.6a**). Ainsi en comparant les changements de productivité observés dans des régions différentes pour une même espèce (Chapitre V section 3.2, **Fig 5.6**), **nous avons pu identifier des différences régionales dans l'intensité et le sens des changements**. Nous avons également pu mettre en évidence des **variations de la réponse des espèces sur des gradients environnementaux** (Chapitre V section 3.2, **Fig 5.8 à 5.10**), qui peuvent correspondre à un déplacement sur une portion non linéaire de la courbe de réponse d'une espèce au changement d'un facteur donné (**Fig 6.6b**).

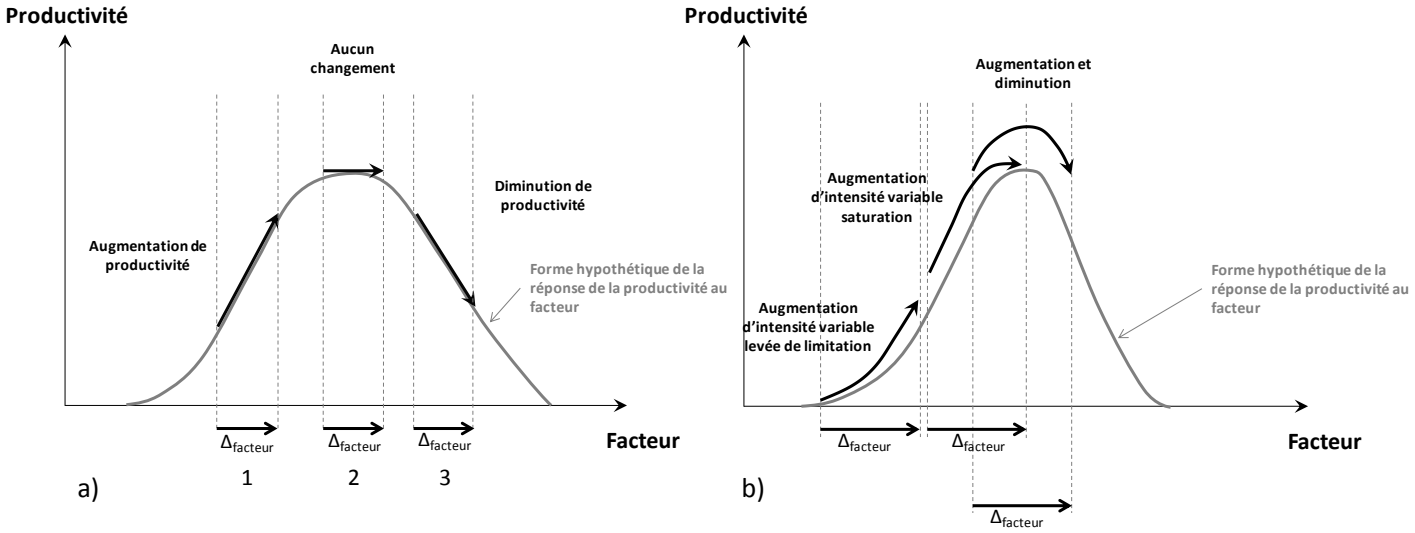


Figure 6.6 : Illustration théorique des variations historiques de la productivité liées à la variation d'un facteur dans le temps (∆facteur) en fonction de la portion du gradient considérée pour une espèce donnée. *a) réponses observées sur des gradients discontinus dans une zone de réponse linéaire (ex approche régionale). b) réponses observées sur des gradients continus dans une zone de réponse non linéaire (approche GWR).*

Ces variations spatiales des changements de productivité peuvent également résulter d'interactions entre les facteurs environnementaux stationnaires et dynamiques dans le temps (voir section 4.4.2).

4.3.3 Quel est le sens d'une tendance moyenne à l'échelle nationale ?

Compte tenu de la grande variabilité spatiale des changements de productivité observés pour une espèce donnée (section 4.3.2), **on peut se demander quel est le sens d'évaluer une tendance moyenne à l'échelle nationale.** En effet si cette tendance moyenne peut résulter de l'agrégation de changements d'intensité très différente ou *a fortiori* opposés dans l'espace, comme nous avons pu le constater dans certains cas, elle n'est absolument pas représentative du phénomène à une échelle plus restreinte. Nous tenons donc à insister sur le fait que **les tendances moyennes obtenues à l'échelle nationale dans cette thèse ne sont représentatives que de l'évolution globale de la ressource sur le territoire, et que des estimations régionales voire locales sont nécessaires pour évaluer les changements de productivité dans un contexte donné.**

4.3.4 Influence de l'échelle temporelle considérée

Par le recul temporel d'une trentaine d'années qu'elles autorisent, les données IFN ne permettent d'évaluer que des changements à moyen terme de la productivité. Nous avons pu observer des évolutions tendancielles (Chapitre IV, **Fig 4.12**) mais également des fluctuations de la productivité très importantes sur de courtes périodes (Chêne sessile, Pin sylvestre), ainsi que des fluctuations interannuelles témoignant de très fortes variations à l'échelle de quelques années, pouvant être du même ordre de grandeur que la tendance observée sur 25 ans. **A cette échelle de temps, il est donc difficile de séparer les réponses conjecturelles de la aux**

fluctuations du climat de réelles tendances à long terme. Cette difficulté est d'autant plus importante dans notre cas que **le début et la fin de notre période d'étude sont caractérisés par des évènements de sécheresse/chaleur extrêmes ayant fortement affecté les forêts françaises** (Ciais *et al.*, 2005; Granier *et al.*, 2007). **Les niveaux de productivité sont donc susceptibles d'être fortement diminués aux deux extrémités des chronologies, et nous ne pouvons pas déterminer si les évolutions observées entre ces deux extrémités résultent d'un rétablissement après un évènement extrême ou d'une réelle évolution tendancielle de la productivité.** Ainsi, alors que nos travaux permettent de décrire les variations récentes de la productivité, **ils ne permettent en aucun cas d'extrapoler ces évolutions et de prédire la productivité future.** L'accumulation progressive de nouveaux cycles d'inventaire permettra cependant de suivre ces évolutions sur le long terme.

4.4 Facteurs en cause dans les changements de productivité

4.4.1 Déterminisme climatique des évolutions observées

Nous avons vu que les fluctuations historiques de la productivité étaient souvent bien reconstituées par l'évolution des facteurs climatiques (projections dans le temps des modèles de régression PLS, Chapitre IV section 3.3.2), sans faire intervenir ni l'augmentation du taux de CO_2 atmosphérique ni les dépôts azotés, dont de nombreux travaux ont pourtant souligné le rôle sur les changements de croissance au cours du XXe siècle (Kahle *et al.*, 2008a; Solberg *et al.*, 2009; Bontemps *et al.*, 2011a). **Il se pourrait donc que sur la période étudiée, ces effets de long terme ne soient pas identifiables, et qu'on observe plutôt le rôle des fluctuations du climat plus cohérentes avec l'échelle d'étude**. Il se pourrait également qu'en France, sur cette période, les dépôts azotés n'aient finalement eu qu'un rôle mineur (Chapitre IV, **Fig 4.19**). On ne peut cependant pas écarter le fait que la prise en compte de ces facteurs pourrait améliorer les prédictions, par effets purs ou en interaction.

Notre approche corrélative temporelle nous a permis de mettre en évidence un déterminisme climatique, essentiellement thermique, des changements de productivité observés. Nous avons trouvé que l'augmentation des températures pouvait expliquer en partie l'augmentation de productivité de l'Épicéa, du Chêne sessile, du Pin d'Alep et du Hêtre (levée de contrainte thermique) et la diminution de productivité du Chêne pubescent (augmentation du stress hydrique).

La prise en compte de facteurs climatiques saisonniers ou mensuels nous a permis d'émettre des hypothèses sur les phénomènes physiologiques en jeu dans ces changements de productivité. Dans les cas où les températures de début de saison de végétation en jeu, nous avons supposé un **effet bénéfique d'un allongement de la saison de végétation** par un débourrement plus précoce (Pin d'Alep). Dans les cas d'un effet des températures estivales, nous avons pu avancer **l'effet négatif d'une augmentation du stress hydrique** (Chêne pubescent) ou une **levée de contrainte thermique** (Épicéa). Enfin quand un facteur de fin de saison de végétation était en jeu, nous avons pu le relier à **l'effet**

bénéfique d'un allongement de la période de mise en réserve et de préparation du cerne de l'année suivante (Chêne pédonculé).

4.4.2 Rôle des interactions entre facteurs

L'étude des variations spatiales des changements de productivité, par des comparaisons interrégionales ou une approche de spatialisation du phénomène à l'échelle intra-régionale, nous a permis d'améliorer notre compréhension du déterminisme environnemental de ces changements.

Ainsi nous avons montré dans plusieurs cas une modulation des changements de productivité par les conditions trophiques du milieu, suggérant un possible effet des dépôts atmosphériques (Hêtre dans le Nord-ouest) ou d'une amélioration des conditions trophiques par le réchauffement du sol (Épicéa dans le Massif Central), par exemple. **De même nous avons pu mettre en évidence des limitations de l'effet bénéfique du réchauffement climatiques dans les contextes secs**, conduisant à une augmentation du stress hydrique (Hêtre dans le Nord-Ouest, Pin d'Alep dans le Sud-Est). Au contraire, **dans d'autres cas nous avons trouvé une réponse positive au réchauffement d'autant plus importante que les températures moyennes étaient froides** (Sapin dans le Massif Central, Hêtre dans les Pyrénées.

Ces quelques interactions mises en évidence ne font que suggérer la complexité et l'interdépendance des phénomènes en jeu dans l'évolution de la productivité forestière. Notre approche ne nous a pas permis d'aller plus loin dans la compréhension du déterminisme de la productivité, du fait du manque de données adéquates sur les évolution historiques des facteurs environnementaux. **Ce type d'approche est cependant fondamental pour comprendre le déterminisme des changements de productivité et être en mesure de prédire ses évolutions futures.**

5 CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

5.1 Principales conclusions

Cette thèse a permis d'étudier la relation des espèces avec leur environnement à large échelle à partir d'un indicateur de productivité. Nous avons analysé les relations croissance-environnement pour 8 espèces, dans le temps et dans l'espace. **Alors que les conditions trophiques (azote) et la capacité de stockage en eau du sol semblent être des facteurs limitant la croissance pour la majorité des espèces, l'effet des facteurs climatiques présente un caractère plus spécifique.** Nous avons également souligné la dépendance des relations croissance-environnement au contexte local, témoignant de nombreuses interactions entre les différents facteurs. **L'étude des relations productivité-environnement est un moyen d'établir les courbes de réponse des espèces sur de larges gradients environnementaux**, mais la méthode mise en œuvre (régression PLS) n'est pas la plus appropriée.

La productivité des espèces a varié sur la période étudiée, mais pas de manière univoque pour toutes les espèces : alors que certaines ont connu une augmentation tendancielle de productivité d'amplitude variable, d'autres n'ont pas connu de changement notable ou ont connu une diminution de productivité. Par ailleurs, nous avons pu constater d'importantes fluctuations de la productivité à l'échelle décennale ou interannuelle, qui soulignent la **difficulté d'interpréter des tendances à moyen terme sur un indicateur soumis à de telles fluctuations**. La variation spatiale des tendances observées, tant à l'échelle inter- qu'à l'échelle intra-régionale, témoigne également du **caractère contextuel des estimations et souligne l'importance de l'échelle d'étude sur les changements observés**.

Le rôle du réchauffement climatique a été identifié comme un des facteurs responsables de ces variations de productivité, tant positives (levée d'une contrainte thermique) que négatives (augmentation du stress hydrique). **Le rôle de l'évolution des conditions trophiques a également été suggéré de manière indirecte mais n'a pas pu être testé**. Notre approche corrélative ne nous a pas non plus permis de tester l'effet du CO_2 et des interactions entre ces facteurs.

Nous avons observé que le lien entre le niveau de productivité et l'aire de distribution des espèces n'est pas toujours direct. Alors que certaines espèces semblent bien être limitées en marge Sud ou Nord de leur aire de distribution, il apparait pour d'autres espèces que la productivité est meilleure en marge de leur distribution, **ce qui laisse supposer le rôle de contraintes biotiques dans la délimitation de leur aire, et celui d'un compromis entre tolérance et préférence**.

5.2 Perspectives de recherche

5.2.1 Améliorations nécessaires pour faire des projections de la productivité future

Après avoir identifié les facteurs environnementaux déterminant la productivité de chaque espèce et avoir réalisé des cartes de productivité, la tentation est grande de projeter ces relations productivité-environnement dans le futur, selon des scénarii d'évolution du climat. **Cependant il faudrait d'abord affiner la formalisation des relations productivité-environnement, qui a une importance capitale pour réaliser des projections** (Austin, 2007). En effet des formalisations inappropriées (mauvaise prise en compte du caractère non linéaire des relations) peuvent mener à de fortes erreurs en extrapolation. Nous avons vu que la régression PLS dans sa forme linéaire n'était pas appropriée pour appréhender la non linéarité des relations. Cependant une étude préliminaire en utilisant la spline-PLS (Kramer *et al.*, 2008) a montré l'adéquation de cette méthode non paramétrique pour mettre en évidence des réponses non linéaires (**Fig 6.3**). **Cette méthode constitue donc une voie d'amélioration très intéressante de l'approche développée dans cette thèse.**

Nous avons indiqué que la non prise en compte des interactions était une lacune importante de notre approche autécologique. **Les travaux futurs devraient viser à systématiser la formalisation des interactions entre facteurs afin d'améliorer la capacité prédictive des modèles et produire des prédictions plus réalistes.** Nous avons testé l'introduction d'interaction dans la régression PLS mais cette solution ne nous a pas parue optimale (choix *a priori* des interactions à introduire). Une autre possibilité serait de procéder à analyse par arbre de Breiman sur les résidus d'un modèle de régression PLS, afin d'identifier des interactions résiduelles (méthode utilisée par Bertrand *et al.* 2011).

Il faudrait également essayer de prendre en compte les différences génétiques entre populations. En effet, du fait de la recolonisation post-glaciaire à partir de refuges différents, on peut trouver à l'échelle de la France des populations ayant évolué différemment (Petit *et al.*, 2003; Magri *et al.*, 2006), Ces différences de provenance pouvant affecter la réponse de la productivité à l'environnement, il se pourrait que certaines des variations interrégionales des relations productivité-environnement y soient liées. **La disponibilité grandissante de cartes de diversité génétiques à l'échelle européenne pour un certains nombre d'espèces (Petit *et al.*, 2002; Cheddadi *et al.*, 2006; Magri *et al.*, 2006; Liepelt *et al.*, 2009); pourrait permettre de prendre en compte ce facteur** pour affiner la compréhension des relations croissance-environnement à large échelle.

5.2.2 Extension de l'approche aux peuplements mélangés et/ou irréguliers

Nous n'avons considéré dans nos travaux que les peuplements mono-spécifiques et réguliers, pour lesquels les relations dendrométriques sont les mieux connues. **Cependant ce type de peuplement ne correspond qu'à une fraction très restreinte de la ressource forestière française : 50% de la surface des forêts françaises est constituée de peuplements mélangés** (Morneau *et al.*, 2008).

Nous avons mis en évidence dans nos travaux des comportements très contrastés entre les différentes espèces en peuplement pur. Ces différences spécifiques de réponse aux changements de l'environnement pourraient mener à des modifications importantes de la dynamique des mélanges en affectant la compétitivité relative des espèces. **Il serait donc intéressant d'élargir les approches développées dans cette thèse à des peuplements mélangés.** Cependant la modélisation de la productivité de ces peuplements est beaucoup plus complexe, en particulier pour contrôler la densité et la fertilité du milieu.

Nous avons mené des travaux exploratoires sur cette question dans le cadre d'un stage, effectué par une étudiante co-encadrée par Jean-Daniel Bontemps et moi-même. Ce stage a donné lieu à une analyse bibliographique sur la représentation de la densité et de la fertilité dans des modèles de productivité pour les peuplements mélangés réguliers, ainsi qu'à des analyses préliminaires à partir des données IFN. Nous avons esquissé une méthode d'ajustement de la loi d'auto-éclaircie dépendant de la proportion relative des espèces pour des peuplements à deux espèces, permettant de calculer un RDI du mélange. Concernant le contrôle de la fertilité, le contrôle direct par des facteurs environnementaux, prenant en compte la proportion relative des

espèces, est apparu comme une solution pertinente. **Ces travaux préliminaires pourraient servir de base à une analyse plus approfondie des changements de productivité dans les mélanges par une approche similaire à celle développée dans cette thèse.**

5.2.3 Impact des changements de l'environnement sur la loi d'auto-éclaircie

Si les changements de l'environnement affectent la productivité des peuplements, **il est probable qu'ils affectent également les processus de compétition et de mortalité au sein de ces peuplements.**

Nos travaux sur la relation d'auto-éclaircie (Chapitre II, Article 2) ont mis en évidence le caractère spécifique de cette relation, tant du point de vue de la densité maximale tolérée par les différentes espèces (ordonnée à l'origine de la droite dans le plan log-log) que du point de vue de la pente de cette relation (self-tolerance). **Il serait très intéressant de s'intéresser au rôle des facteurs de l'environnement sur cette relation.** En effet l'auto-éclaircie est avant tout un phénomène de mortalité par compétition pour les ressources du milieu. Etant donné que la productivité les différentes espèces répond de manière contrastée aux facteurs de l'environnement (chapitre III), on pourrait s'attendre à des phénomènes de compétition intra-spécifique différents selon les espèces, ce qui pourrait être une voie d'interprétation écologique de la relation d'auto-éclaircie.

Par ailleurs, il serait intéressant de rechercher de possibles variations temporelles de la relation d'auto-éclaircie et de les mettre en relation avec les facteurs du milieu. En effet on pourrait s'attendre à des modifications des phénomènes de compétition intraspécifique liée aux modifications des facteurs de l'environnement (par exemple augmentation de la compétition pour à la ressource en eau à cause de l'augmentation du stress hydrique). Les travaux amorcés dans cette thèse sur l'ajustement de cette relation à partir des données IFN ouvrent la voie pour une évaluation du déterminisme environnemental de la relation d'auto-éclaircie et sa possible évolution au cours du temps sur des larges gradients environnementaux et pour un grand nombre d'espèces.

BIBLIOGRAPHIE

Aber, J., McDowell, W., Nadelhoffer, K., Magill, A., Berntson, G., Kamakea, M., McNulty, S., Currie, W., Rustad, L., Fernandez, I., 1998. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems - Hypotheses revisited. *Bioscience* 48, 921-934.

Abrams, M.D., 1994. Genotypic and phenotypic variation as stress adaptations in temperate tree species: a review of several case studies. *Tree Physiology* 14, 833-842.

Aertsen, W., Kint, V., van Orshoven, J., Ozkan, K., Muys, B., 2010. Comparison and ranking of different modelling techniques for prediction of site index in Mediterranean mountain forests. *Ecological modelling* 221, 1119-1130.

Aigner, D., Lovell, C.A.K., Schmidt, P., 1977. Formulation and estimation of stochastic frontier production function models. *Journal of Econometrics* 6, 21-37.

Ainsworth, E.A., Rogers, A., 2007. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising CO_2 : mechanisms and environmental interactions. *Plant Cell and Environment* 30, 258-270.

Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T., Curtis-McLane, S., 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1, 95-111.

Al Majou, H., Bruand, A., Duval, O., Le Bas, C., Vautier, A., 2008. Prediction of soil water retention properties after stratification by combining texture, bulk density and the type of horizon. *Soil Use and Management* 24, 383-391.

Albert, K.R., Ro-Poulsen, H., Mikkelsen, T.N., Michelsen, A., Van der Linden, L., Beier, C., 2011. Effects of elevated CO_2, warming and drought episodes on plant carbon uptake in a temperate heath ecosystem are controlled by soil water status. *Plant Cell and Environment* 34, 1207-1222.

Albert, M., Schmidt, M., 2010. Climate-sensitive modelling of site-productivity relationships for Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forest Ecology and Management* 259, 739-749.

Andreassen, K., Solberg, S., Tveito, O.E., Lystad, S.L., 2006. Regional differences in climatic responses of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) growth in Norway. *Forest Ecology and Management* 222, 211-221.

Arovaara, H., Hari, P., Kuusela, K., 1984. Possible effect of changes in atmospheric composition and acid rain on tree growth. An analysis based on the results of Finnish National Forest Inventories. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 122, 4-14.

Asman, W.A.H., Drukker, B., Janssen, A.J., 1988. Modeled historical concentrations and depositions of ammonia and ammonium in Europe. *Atmospheric Environment* 22, 725-735.

Assmann, E., 1970. The principles of forest yield study. Pergamon Press, Oxford, 506p.

Austin, M., 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological modelling* 200, 1-19.

Austin, M.P., 1985. Continuum concept, ordination methods, and niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16, 39-61.

Austin, M.P., 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological modelling* 157, 101-118.

Ayres, M.P., Lombardero, M.a.J., 2000. Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *Science of the Total Environment* 262, 263-286.

Baize, D., 2000. Guide des analyses en pédologie (2° édition), INRA, Paris, 257p.

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

Bastien, Y., Aussenac, G., Frochot, H., 2000. Les changements climatiques : conséquences pour la sylviculture. *Revue Forestiere Francaise* Numéro spécial - Changements climatiques, 129-138.

Bateman, I.J., Lovett, A.A., 1998. Using geographical information systems (GIS) and large area databases to predict Yield Class: a study of Sitka spruce in Wales. *Forestry* 71, 147-168.

Battaglia, M., Sands, P.J., 1998. Process-based forest productivity models and their application in forest management. *Forest Ecology and Management* 102, 13-32.

Battipaglia, G., Saurer, M., Cherubini, P., Siegwolf, R.T.W., Cotrufo, M.F., 2009. Tree rings indicate different drought resistance of a native (*Abies alba* Mill.) and a nonnative (*Picea abies* (L.) Karst.) species co-occurring at a dry site in Southern Italy. *Forest Ecology and Management* 257, 820-828.

Beaulieu, J., Raulier, F., Prégent, G., Bousquet, J., 2011. Predicting site index from climatic, edaphic, and stand structural properties for seven plantation-grown conifer species in Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 41, 682-693.

Becker, M., 1987. Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Etude écologique et dendrochronologique. *Annals of Forest Science* 44, 379-402.

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, 1110-1117.

Becker, M., Bert, G.D., Bouchon, J., Dupouey, J.-L., Picard, J.-F., Ulrich, E., 1995. Long-term changes in forest productivity in northeastern France : the dendrocological approach. In: Landmann, G., Bonneau, M. (Eds.), Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains. Springer, Berlin, Heidelberg, New-York, pp. 143-156.

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

Berger, T.W., Glatzel, G., 2001. Response of *Quercus petraea* seedlings to nitrogen fertilization. *Forest Ecology and Management* 149, 1-14.

Bergès, L., Balandier, P., 2010. Revisiting the use of soil water budget assessment to predict site productivity of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in the perspective of climate change. *European Journal of Forest Research* 129, 199-208.

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

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

Bergès, L., Nepveu, G., Franc, A., 2008. Effects of ecological factors on radial growth and wood density components of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in Northern France. *Forest Ecology and Management* 255, 567-579.

Bergh, J., Linder, S., Lundmark, T., Elfving, B., 1999. The effect of water and nutrient availability on the productivity of Norway spruce in northern and southern Sweden. *Forest Ecology and Management* 119, 51-62.

Berry, J., Bjorkman, O., 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher-plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 31, 491-543.

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

Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrio-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C., Gegout, J.-C., 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* 479, 517-520.

Bi, H.Q., Wan, G.G., Turvey, N.D., 2000. Estimating the self-thinning boundary line as a density-dependent stochastic biomass frontier. *Ecology* 81, 1477-1483.

Binkley, D., Hogberg, P., 1997. Does atmospheric deposition of nitrogen threaten Swedish forests? *Forest Ecology and Management* 92, 119-152.

Bloom, A.J., Chapin, F.S., Mooney, H.A., 1985. Resource limitation in plants - An economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16, 363-392.

Boisvenue, C., Running, S.W., 2006. Impacts of climate change on natural forest productivity - evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* 12, 862-882.

Bonan, G.B., Sirois, L., 1992. Air-temperature, tree growth, and the northern and southern range limits to *Picea-mariana*. *Journal of vegetation science* 3, 495-506.

Bontemps, J.-D., 2006. Evolution 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 XXe siècle. Doctorat Sciences Forestières, LERFoB, AgroParistech – ENGREF, Nancy, 444p.

Bontemps, J.-D., Duplat, P., Hervé, J.-C., Dhôte, J.-F., 2007. Croissance en hauteur dominante du hêtre dans le Nord de la France – Des courbes de référence qui intègrent les tendances à long terme. RenDez-Vous Techniques, Hors-série n°2 : Gestion des hêtraies dans les forêts publiques françaises, 39-47.

Bontemps, J.-D., Charru, M., 2008. Reconstitution de l'accroissement brut en surface terrière de peuplements réguliers avec les données de l'IFN sur deux périodes de 5 ans à partir des mesures d'IR5 et d'IR10. Document interne, LERFoB, AgroParisTech, Nancy.

Bontemps, J.-D., Hervé, J.-C., Dhote, J.-F., 2009. Long-Term Changes in Forest Productivity: A Consistent Assessment in Even-Aged Stands. *Forest Science* 55, 549-564.

Bontemps, J.-D., Hervé, J.-C., Dhôte, J.-F., 2010. Dominant radial and height growth reveal comparable historical variations for common beech in north-eastern France. *Forest Ecology and Management* 259, 1455-1463.

Bontemps, J.-D., 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, 99-107.

Bontemps, J.-D., Hervé, J.-C., Leban, J.-M., Dhôte, J.-F., 2011a. Nitrogen footprint in a long-term observation of forest growth over the twentieth century. *Trees - Structure and Function*, 1-15.

Bontemps, J.-D., Hervé, J.-C., Duplat, P., Dhôte, J.-F., 2011b. 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. in press.

Bouriaud, O., Leban, J.-M., Bert, D., Deleuze, C., 2005. Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. *Tree Physiology* 25, 651-660.

Bréda, N., Badeau, V., 2008. Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? *Comptes Rendus Geosciences Ecosystèmes et événements climatiques extrêmes - Ecosystems and extreme climatic events* 340, 651-662.

Bréda, N., Cochard, H., Dreyer, E., Granier, A., 1993. Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. *Annals of Forest Science* 50, 571-582.

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

Brown, J.H., 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist* 124, 255-279.

Brown, J.H., 1995. Macroecology. The University of Chicago Press, Chicago, 269p.

Brubaker, L.B., 1986. Responses of tree populations to climatic-change. *Vegetatio* 67, 119-130.

Bugmann, H., 1996. Functional types of trees in temperate and boreal forests: classification and testing. *Journal of vegetation science* 7, 359-370.

Camarero, J.J., Olano, J.M., Parras, A., 2010. Plastic bimodal xylogenesis in conifers from continental Mediterranean climates. *New Phytologist* 185, 471-480.

Cannell, M.G.R., 1999. Relative importance of increasing atmospheric CO_2, N deposition and temperature in promoting European forest growth. In: Karjalainen, T., Spiecker, H., Laroussinie, O. (Eds.), Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe, Nancy, pp. 25-41.

Cannell, M.G.R., Smith, R.I., 1986. Climatic warming, spring budburst and frost damage on trees. *Journal of Applied Ecology* 23, 177-191.

Carrascal, L.M., Galvan, I., Gordo, O., 2009. Partial least squares regression as an alternative to current regression methods used in ecology. *Oikos* 118, 681-690.

Caspersen, J.P., Pacala, S.W., Jenkins, J.C., Hurtt, G.C., Moorcroft, P.R., Birdsey, R.A., 2000. Contributions of land-use history to carbon accumulation in US forests. *Science* 290, 1148-1151.

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.

Ceulemans, R., Mousseau, M., 1994. Effects of elevated atmospheric CO_2 on woody-plants. *New Phytologist* 127, 425-446.

Chabaud, L., Nicolas, L., 2009. Guides des sylvicultures - Pineraies des plaines du Centre et du Nord-Ouest. ONF, Paris, 399p.

Chapin, F.S., 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Syststematics* 11, 233-260.

Chapin, F.S., Bloom, A.J., Field, C.B., Waring, R.H., 1987. Plant responses to multiple environmental factors. *Bioscience* 37, 49-57.

Charru, M., 2008. Caractérisation de l'évolution récente de la productivité des peuplements réguliers de Hêtre et de Chêne sessile dans le Nord de la France à partir des données de l'inventaire forestier national. Rapport de stage de Master II, UMR LERFoB. Agroparistech, Nancy, 47p.

Charru, M., Seynave, I., Morneau, F., 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, 864-874.

Charru, M., Seynave, I., Morneau, F., Rivoire, M., Bontemps, J.-D., 2011. Significant differences and curvilinearity in the self-thinning relationships of 11 temperate tree species assessed from forest inventory data. *Annals of Forest Science*, 1-11.

Cheddadi, R., Vendramin, G.G., Litt, T., François, L., Kageyama, M., Lorentz, S., Laurent, J.-M., De Beaulieu, J.-L., Sadori, L., Jost, A., Lunt, D., 2006. Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of Pinus sylvestris. *Global Ecology and Biogeography* 15, 271-282.

Cherubini, P., Dobbertin, M., Innes, J.L., 1998. Potential sampling bias in long-term forest growth trends reconstructed from tree rings: A case study from the Italian Alps. *Forest Ecology and Management* 109, 103-118.

Cherubini, P., Gartner, B.L., Tognetti, R., BrÄKer, O.U., Schoch, W., Innes, J.L., 2003. Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from mediterranean climates. *Biological Reviews* 78, 119-148.

Choisnel, E., 1992. Soil water balance calculations: modelling options and levels of complexity. *Sciences du sol* 30, 15-31.

Chuine, I., Morin, X., Bugmann, H., 2010. Warming, photoperiods, and tree phenology. *Science* 329, 277-278.

Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogée, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., al., E., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437, 529-533.

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

Cochard, H., Granier, A., 1999. Hydraulic functioning of forest trees (in French). *Revue Forestière Française* 51, 121-134.

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

Cochard, H., Tyree, M.T., 1990. Xylem dysfunction in Quercus - Vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiology* 6, 393-407.

Cook, E.R., Briffa, K.R., Meko, D.M., Graybill, D.A., Funkhouser, G., 1995. The segment length curse in long tree-ring chronology development for paleoclimatic studies. *Holocene* 5, 229-237.

Croise, L., Ulrich, E., Duplat, P., Jaquet, O., 2005. Two independent methods for mapping bulk deposition in France. *Atmospheric Environment* 39, 3923-3941.

Cruiziat, P., Cochard, H., Ameglio, T., 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science* 59, 723-752.

Cuny, H., Rathgeber, C., Lebourgeois, F., Fortin, M., Fournier, M., in prep. Scots pine, Norway spruce and silver fir developed distinct strategies in their intra-annual dynamics of cambial activity. *Submitted to Tree Physiology*.

Curt, T., 1999. Predicting yield of Norway spruce and Douglas-fir using a morphopedological approach in the granitic landscapes of French Massif Central. *Canadian Journal of Soil Science* 79, 491-500.

Curt, T., Bouchaud, M., Agrech, G., 2001. Predicting site index of Douglas-Fir plantations from ecological variables in the Massif Central area of France. *Forest Ecology and Management* 149, 61-74.

Curtis, P.S., Wang, X.Z., 1998. A meta-analysis of elevated CO_2 effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia* 113, 299-313.

Czarnowski, M., Humphreys, F., Gentle, S., 1971. Quantitative expression of site index in terms of certain soil and climate characteristics of *Pinus radiata* plantations in Australia and New Zealand. *Ekologia Polska* 19, 295-309.

Davison, A.C., Hinkley, D.V., 1997. Bootstrap methods and their application. Cambridge University Press, Cambridge.

de Vries, W., 2009. Assessment of the relative importance of nitrogen deposition and climate change on the sequetration of carbon by forests in Europe: an overview. *Forest Ecology and Management* 258, 7-10.

de Vries, W., Vel, E., Reinds, G.J., Deelstra, H., Klap, J.M., Leeters, E., Hendriks, C.M.A., Kerkvoorden, M., Landmann, G., Herkendell, J., Haussmann, T., Erisman, J.W., 2003. Intensive monitoring of forest ecosystems in Europe - 1. Objectives, set-up and evaluation strategy. *Forest Ecology and Management* 174, 77-95.

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

Desplanque, C., Rolland, C., 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, 737-748.

Dewar, R.C., Medlyn, B.E., McMurtrie, R.E., 1999. Acclimation of the respiration/photosynthesis ratio to temperature: insights from a model. *Global Change Biology* 5, 615-622.

Dhôte, J.-F., Dupouey, J.-L., Bergès, L., 2000. Modifications à long terme, déjà constatées, de la productivité des forêts françaises. *Revue Forestière Française* LII, 37-48.

Dhôte, J.F., Hervé, J.C., 2000. Productivity changes in four sessile oak forests since 1930: a stand-level approach. *Annals of Forest Science* 57, 651-680.

Di Filippo, A., Biondi, F., Cufar, K., de Luis, M., Grabner, M., Maugeri, M., Saba, E.P., Schirone, B., 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, 1873-1892.

Dittmar, C., Fricke, W., 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, 249-259.

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

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, 319-333.

Duchaufour, P., 2001. Introduction à la science du sol (6° édition de l'abrégé de pédologie). Dunod, Paris, 331p.

Duplat, P., 1997. Dominant height growth of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl) in even-aged high forest. *Bulletin Technique - Office National des Forets*, 49-57.

Duplat, P., Tran-Ha, M., 1997. Modelling the dominant height growth of sessile oak (*Quercus petraea*) in France. Inter-regional variability and effects of the period 1959-93. *Annales des Sciences Forestieres* 54, 611-634.

Durand, J.F., 2001. Local polynomial additive regression through PLS and splines: PLSS. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems* 58, 235-246.

E Silva, D., 2010. Ecologie du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) en marge sud-ouest de son aire de distribution. Thèse de dostorat, UMR INRA-UHP 1137 Ecologie et Ecophysiologie Forestières. Université Henri-Poincaré, Nancy, 196p.

Eastaugh, C.S., Potzelsberger, E., Hasenauer, H., 2011. Assessing the impacts of climate change and nitrogen deposition on Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) growth in Austria with BIOME-BGC. *Tree Physiology* 31, 262-274.

Efron, B., 1979. 1977 Rietz lecture - Bootstrap methods - Another look at the jackkinfe. *Annals of Statistics* 7, 1-26.

Egli, P., Korner, C., 1997. Growth responses to elevated CO_2 and soil quality in beech-spruce model ecosystems. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 18, 343-349.

Eichhorn, F., 1904. Beziehungen zwischen Bestandshöhe und Bestandsmasse. *Allgemeine Forst- und Jagd-Zeitung* 80, 45-49.

Eilmann, B., Zweifel, R., Buchmann, N., Fonti, P., Rigling, A., 2009. Drought-induced adaptation of the xylem in Scots pine and pubescent oak. *Tree Physiology* 29, 1011-1020.

Elfving, B., Tegnhammar, L., 1996. Trends of tree growth in Swedish forests 1953-1992: an analysis based on sample trees from the National Forest Inventory. *Scandinavian Journal of Forest Research* 11, 26-37.

Elling, W., Dittmar, C., Pfaffelmoser, K., 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, 1175-1187.

Ellsworth, D.S., Thomas, R., Crous, K.Y., Palmroth, S., Ward, E., Maier, C., DeLucia, E., Oren, R., 2011. Elevated CO_2 affects photosynthetic responses in canopy pine and subcanopy deciduous trees over ten years: A synthesis from Duke FACE. *Global Change Biology*, in press.

Emmett, B.A., Boxman, D., Bredemeier, M., Gundersen, P., Kjønaas, O.J., Moldan, F., Schleppi, P., Tietema, A., Wright, R.F., 1998. Predicting the effects of atmospheric nitrogen deposition in conifer stands: evidence from the NITREX ecosystem-scale experiments. *Ecosystems* 1, 352-360.

Enquist, B.J., West, G.B., Charnov, E.L., Brown, J.H., 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* 401, 907-911.

Ericsson, T., 1995. Growth and shoot: root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. *Plant and Soil* 168-169, 205-214.

Esper, J., Cook, E.R., Schweingruber, F.H., 2002. Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability. *Science* 295, 2250-2253.

Falusi, M., Calamassi, R., 1996. Geographic variation and bud dormancy in beech seedlings (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science* 53, 967-979.

Farber, S., Páez, A., 2007. A systematic investigation of cross-validation in GWR model estimation: empirical analysis and Monte Carlo simulations. *Journal of Geographical Systems* 9, 371-396.

Fierst, J.L., 2011. A history of phenotypic plasticity accelerates adaptation to a new environment. *Journal of Evolutionary Biology* 24, 1992-2001.

Footen, P.W., Harrison, R.B., Strahm, B.D., 2009. Long-term effects of nitrogen fertilization on the productivity of subsequent stands of Douglas-fir in the Pacific Northwest. *Forest Ecology and Management* 258, 2194-2198.

Fotheringham, S.A., Brunsdon, C., Charlton, M., 2002. Geographically weighted regression: the analysis of spatially varying relationships. Wiley, Chichester, 269p.
.

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

Fries, A., Ruotsalainen, S., Lindgren, D., 1998. Effects of temperature on the site productivity of Pinus sylvestris and lodgepole pine in Finland and Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 13, 128-140.

Fritts, H.C., 1976. Tree rings and climate. Academic Press, London, 567p.

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., Vorosmarty, C.J., 2004. Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry* 70, 153-226.

Gégout, J.-C., Coudun, C., Bailly, G., Jabiol, B., 2005. EcoPlant : a forest site database to link floristic data with soil resources and climatic conditions. *Journal of vegetation science* 16, 257-260.

Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Houllier, F., Pierrat, J.-C., 2003. Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. *Journal of vegetation science* 14, 55-62.

Gégout, J.C., 2008. Validation de bioindicateurs floristiques pour la surveillance de l'état nutritionnel des sols forestiers français à partir des données de l'Inventaire Forestier National. Agroparistech-ENGREF – IFN, Nancy, 47p.

Geladi, P., Kowalski, B.R., 1986. Partial least-squares regression - A tutorial. *Analytica Chimica Acta* 185, 1-17.

Gillot, P., 1985. Economie de l'eau chez l'épicéa (*Picea abies* (L.) Karsten.) en conditions de détresse hydrique : variabilité écophysiologique des individus dans les Alpes dauphinoises; comparaison avec le sapin (*Abies alba* Mill.). Thèse de doctorat, Grenoble-1 Univ, Grenoble, 116p.

Girard, F., Vennetier, M., Guibal, F., Corona, C., Ouarmim, S., Herrero, A., in press. Pinus halepensis Mill. crown development and fruiting declined with repeated drought in Mediterranean France. *European Journal of Forest Research*.

Glatzel, G., 1999. Historic forest use and its possible implications to recently accelerated tree growth in central Europe. In: Karjalainen, T., Spiecker, H., Laroussinie, O. (Eds.), Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe, Nancy, pp. 65-74.

Gordo, O., Jose Sanz, J., Lobo, J.M., 2008. Geographic variation in onset of singing among populations of two migratory birds. *Acta Oecol.-Int. J. Ecol.* 34, 50-64.

Granier, A., Reichstein, M., Breda, N., Janssens, I.A., Falge, E., Ciais, P., Grunwald, T., Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Facini, O., Grassi, G., Heinesch, B., Ilvesniemi, H., Keronen, P., Knohl, A., Kostner, B., Lagergren, F., Lindroth, A., Longdoz, B., Loustau, D., Mateus, J., Montagnani, L., Nys, C., Moors, E., Papale, D., Peiffer, M., Pilegaard, K., Pita, G., Pumpanen, J., Rambal, S., Rebmann, C., Rodrigues, A., Seufert, G., Tenhunen, J., Vesala, I., Wang, Q., 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, 123-145.

Graumlich, L.J., Brubaker, L.B., Grier, C.C., 1989. Long term trends in forest net primary productivity - Cascade mountains, Washington. *Ecology* 70, 405-410.

Gschwantner, T., 2006. Growth changes according to the data of the Austrian National Forest Inventory and their climatic causes - reprint of the approved Ph.D. Thesis of April 2004. *BFW Berichte*, 133p

Guehl, J.M., 1985. Comparative study of the winter photosynthetic potential of 3 evergreen conifers of the temperate zone (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. *Abies alba* Mill. and *Picea excelsa* Link). *Annales des Sciences Forestieres* 42, 23-38.

Guero, M.C., Houllier, F., 1990. La base de données de l'Inventaire Forestier National. Nature et utilisation de ses données dynamiques. *Bulletin de la Recherche Agronomique de Gembloux* 25, 49-64.

Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling* 135, 147-186.

Gunderson, L.H., 2000. Ecological resilience - in theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 425-439.

Guo, L., Ma, Z.H., Zhang, L.J., 2008. Comparison of bandwidth selection in application of geographically weighted regression: a case study. *Canadian Journal of Forest Research* 38, 2526-2534.

Hacke, U., Sauter, J.J., 1996. Xylem dysfunction during winter and recovery of hydraulic conductivity in diffuse-porous and ring-porous trees. *Oecologia* 105, 435-439.

Hagglund, B., Lundmark, J.-E., 1977. Site index stimation by means of site properties. Skogshögskolan, Stockholm, 38p.

Hansen, A.J., Neilson, R.P., Dale, V.H., Flather, C.H., Iverson, L.R., Currie, D.J., Shafer, S., Cook, R., Bartlein, P.J., 2001. Global change in forests: Responses of species, communities, and biomes. *Bioscience* 51, 765-779.

Hasenauer, H., Burkhart, H.E., Sterba, H., 1994. Variation in potential volume yield of loblolly pine plantations. *Forest Science* 40, 162-176.

Hasenauer, H., Nemani, R.R., Schadauer, K., Running, S.W., 1999. Forest growth response to changing climate between 1961 and 1990 in Austria. *Forest ecology and management* 122, 209-219.

Hastings, M.G., Jarvis, J.C., Steig, E.J., 2009. Anthropogenic Impacts on Nitrogen Isotopes of Ice-Core Nitrate. *Science* 324, 1288.

Heide, O.M., 1993. Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees. *Physiologia Plantarum* 88, 531-540.

Hogberg, P., Fan, H.B., Quist, M., Binkley, D., Tamm, C.O., 2006. Tree growth and soil acidification in response to 30 years of experimental nitrogen loading on boreal forest. *Global Change Biology* 12, 489-499.

Houllier, F., Pignard, G., Schmitt, F., Bertrand, P., 1995. Medium-term evolution of forest productivity in the French mountains: the use of National Forest Inventory data. In: Landmann, G., Bonneau, M. (Eds.), Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains. Springer, Berlin Heidelberg, pp. 157-173.

Huang, J.G., Bergeron, Y., Denneler, B., Berninger, F., Tardif, J., 2007. Response of forest trees to increased atmospheric CO_2. *Critical Reviews in Plant Sciences* 26, 265-283.

Hutchinson, G.E., 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, 415-427.

Hyvönen, R., Ågren, G.I., Linder, S., Persson, T., Cotrufo, M.F., Ekblad, A., Freeman, M., Grelle, A., Janssens, I.A., Jarvis, P.G., Kellomäki, S., Lindroth, A., Loustau, D., Lundmark, T., Norby, R.J., Oren, R., Pilegaard, K., Ryan, M.G., Sigurdsson, B.D., Strömgren, M., Oijen, M.v., Wallin, G., 2007. The likely impact of elevated [CO₂], nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. *New Phytologist* 173, 463-480.

International Panel on Climate Change, I.P.C.C., 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. In: International Panel on Climate Change, I.P.C.C. (Ed.), Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the IPCC. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 996p.

Inventaire Forestier National, 1994. Manuel du chef d'équipe, IFN, Nogent-sur-Vernisson.

Inventaire Forestier National, 2008a. Instructions pour les mesures et observations de terrain - Campagne d'inventaire 2008, IFN, Nogent-sur-Vernisson.

Inventaire Forestier National, 2008b. La forêt en chiffres et en cartes. IFN, Nogent-sur-Vernisson, 28p.

Inventaire Forestier National, 2010. La forêt française - Les résultats issus des campagnes d'inventaire 2005 à 2009. IFN, Nogent-sur-Vernisson, 57p.

Irland, L.C., Adams, D., Alig, R., Betz, C.J., Chen, C.-C., Hutchins, M., McCarl, B.A., Skog, K.E.N., Sohngen, B.L., 2001. Assessing socioeconomic impacts of climate change on us forests, wood-product markets, and forest recreation. *Bioscience* 51, 753-764.

Iverson, L.R., Prasad, A.M., 1998. Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the eastern United States. *Ecological Monographs* 68, 465-485.

Jacoby, G.C., Darrigo, R.D., 1997. Tree rings, carbon dioxide, and climatic change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94, 8350-8353.

Jactel, H., Petit, J., Desprez-Loustau, M.-L., Delzon, S., Piou, D., Battisti, A., Koricheva, J., 2012. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology* 18, 267-276.

Johnson, D.W., 2006. Progressive N limitation in forests: Review and implications for long-term responses to elevated CO2. *Ecology* 87, 64-75.

Jonard, M., Legout, A., Nicolas, M., Dambrine, E., Nys, C., Ulrich, E., van der Perre, R., Ponette, Q., 2011. Deterioration of Norway spruce vitality despite a sharp decline in acid deposition: a long-term integrated perspective. *Global Change Biology* in press.

Jump, A.S., Hunt, J.M., Penuelas, J., 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology* 12, 2163-2174.

Kahle, H.P., Karjalainen, T., Schuck, A., Agren, G.I., Kellomaki, S., Mellert, K., Prietzel, J., Rehfuess, K.-E., Spiecker, H. (Eds.), 2008a. Causes and consequences of forest growth trends in Europe. EFI research report 21, Joensuu, 261p.

Kahle, H.P., Spiecker, H., Unseld, R., Perez-Martinez, P.-J., Prietzel, J., Mellert, K., R., S., Rehfuess, K.-E., 2008b. Temporal trends and spatial patterns of height growth changes in relation to changes in air temperature and precipitation, and in relation to levels of foliar nitrogen and nitrogen deposition. In, Kahle, H.P., Karjalainen, T., Schuck, A., Agren, G.I., Kellomaki, S., Mellert, K., Prietzel, J., Rehfuess, K.E., Spiecker, H. (Eds.), Causes and consequences of forest growth trends in Europe. EFI, Joensuu (Finland), pp. 127-167.

Kahle, H.P., Spiecker, H., Unseld, R., Perez-Martinez, P.-J., Prietzel, J., Mellert, K., Straussberger, R., Rehfuess, K.E., 2008c. Sampling, measurement and analysis

methods. In: Kahle, H.P., Karjalainen, T., Schuck, A., Agren, G.I., Kellomaki, S., Mellert, K., Prietzel, J., Rehfuess, K.E., Spiecker, H. (Eds.), Causes and consequences of forest growth trends in Europe. Brill, Leiden, pp. 35-45.

Karjalainen, T., Schuck, A., 2008. Introduction. In: Kahle, H.P., Karjalainen, T., Schuck, A., Agren, G.I., Kellomaki, S., Mellert, K., Prietzel, J., Rehfuess, K.E., Spiecker, H. (Eds.), Causes and consequences of forest growth trends in Europe. Brill, Leiden, pp. 3-11.

Katzensteiner, K., Glatzel, G., Kazda, M., 1992. Nitrogen-induced nutritional imbalances — a contributing factor to Norway spruce decline in the Bohemian forest (Austria). *Forest Ecology and Management* 51, 29-42.

Kauppi, P.E., Mielikäinen, K., Kuusela, K., 1992. Biomass and carbon budget of European forests, 1971 to 1990. *Science* 256, 70-74.

Keller, T., Edouard, J.L., Guibal, F., Guiot, L., Tessier, L., Vila, B., 2000. Impact of a climatic warming scenario on tree growth. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Série III-Sciences de la Vie-* 323, 913-924.

Kellomaki, S., Kolstrom, M., 1994. The influence of climate change on the productivity of Scots pine, Norway spruce pendula birch and pubescent birch in Southern and Northern Finland. *Forest Ecology and Management* 65, 201-217.

Keskitalo, J., Bergquist, G., Gardestrom, P., Jansson, S., 2005. A cellular timetable of autumn senescence. *Plant Physiology* 139, 1635-1648.

King, D.A., 1990. The adaptative significance of tree height. *The American Naturalist* 135, 809-828.

Kiviste, A., 1999. Site index change in the 1950s-1990s according to Estonian forest inventory data. In: Karjalainen, T., Spiecker, H., Laroussinie, O. (Eds.), Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe, Nancy, pp. 87-100.

Kleinschmit, J., 1993. Intraspecific variation of growth and adaptive traits in European oak species. *Ann. For. Sci.* 50, 166s-185s.

Korner, C., 2006. Plant CO_2 responses: an issue of definition, time and resource supply. *New Phytologist* 172, 393-411.

Korner, C., Asshoff, R., Bignucolo, O., Hattenschwiler, S., Keel, S.G., Pelaez-Riedl, S., Pepin, S., Siegwolf, R.T.W., Zotz, G., 2005. Carbon flux and growth in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO_2. *Science* 309, 1360-1362.

Korner, C., Basler, D., 2010. Phenology under global warming. *Science* 327, 1461-1462.

Kramer, N., Boulesteix, A.L., Tutz, G., 2008. Penalized Partial Least Squares with applications to B-spline transformations and functional data. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems* 94, 60-69.

Kreyling, J., 2010. Winter climate change: a critical factor for temperate vegetation performance. *Ecology* 91, 1939-1948.

Kreyling, J., Thiel, D., Nagy, L., Jentsch, A., Huber, G., Konnert, M., Beierkuhnlein, C., 2011. Late frost sensitivity of juvenile *Fagus sylvatica* L. differs between southern Germany and Bulgaria and depends on preceding air temperature. *European Journal of Forest Research*, 1-9.

Lamarche, V.C., Graybill, D.A., Fritts, H.C., Rose, M.R., 1984. Increasing atmospheric carbon dioxide: Tree ring evidence for growth enhancement in natural vegetation. *Science* 225, 1019-1021.

Landsberg, J., 2003. Modelling forest ecosystems: state of the art, challenges, and future directions. *Canadian Journal of Forest Research* 33, 385-397.

Lanner, R.M., 1985. On the insensitivity of height growth to spacing. *Forest Ecology and Management* 13, 143-148.

Leary, R.A., Holdaway, M.R., 1979. Modifier function. In, A generalized forest growth projection system applied to the Lake States region. General Technical Report, North Central Forest Experiment Station, USDA Forest Service, pp. 31-38.

Leban, J.-M., Houllier, F., Pignard, G., Saint-André, L., 1999. Assessment of long-term changes in timber quality: combining national forest inventory data and growth and wood quality models. In: Karjalainen, T., Spiecker, H., Laroussinie, O. (Eds.), Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe, Nancy, pp. 181-195.

Lebourgeois, F., 2006a. Climate response of fir (*Abies alba* Mill.) and spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in the RENECOFOR network. *Revue Forestiere Francaise* 58, 419-432.

Lebourgeois, F., 2006b. Sensitivity of sessile and pedunculate oak to climate in the RENECOFOR network. A comparison with beech stands. *Revue Forestiere Francaise* 58.

Lebourgeois, F., 2010. Cours de bioclimatologie à l'usage des forestiers. Agroparistech-ENGREF, Nancy, 245p.

Lebourgeois, F., Breda, N., Ulrich, E., 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, 385-401.

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

Lebourgeois, F., Mérian, P., 2011. Has sensitivity of forest species to climate changed in the 20th century? *Revue Forestière Française* 63, 17-32.

Lebourgeois, F., 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* LVII, 331-355.

Lebourgeois, F., Pierrat, J.C., Perez, V., Piedallu, C., Cecchini, S., 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, 563-581.

Lebourgeois, F., Rathgeber, C.B.K., 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, 364-376.

Legendre, P., Legendre, L., 1998. Numerical ecology. Elsevier, New York, 870p.

Lenoir, J., Gegout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., Brisse, H., 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320, 1768-1771.

Leung, Y., Mei, C.L., Zhang, W.X., 2000. Statistical tests for spatial nonstationarity based on the geographically weighted regression model. *Environ.ment and Planning A* 32, 9-32.

Lévy, G., Becker, M., Duhamel, D., 1992. A comparison of the ecology of pedunculate and sessile oaks: Radial growth in the centre and northwest of France. *Forest Ecology and Management* 55, 51-63.

Liepelt, S., Cheddadi, R., de Beaulieu, J.-L., Fady, B., Gömöry, D., Hussendörfer, E., Konnert, M., Litt, T., Longauer, R., Terhürne-Berson, R., Ziegenhagen, B., 2009. Postglacial range expansion and its genetic imprints in *Abies alba* (Mill.) — A synthesis from palaeobotanic and genetic data. *Review of Palaeobotany and Palynology* 153, 139-149.

Loehle, C., 1998. Height growth rate tradeoffs determine northern and southern range limits for trees. *Journal of Biogeography* 25, 735-742.

Loehle, C., LeBlanc, D., 1996. Model-based assessments of climate change effects on forests: A critical review. *Ecological modelling* 90, 1-31.

Long, S.P., 1991. Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO_2 concentrations - Has its importance been underestimated. *Plant Cell and Environment* 14, 729-739.

Loustau, D., Bosc, A., Colin, A., Ogée, J., Davi, H., François, C., Dufrêne, E., Déqué, M., Cloppet, E., Arrouays, D., Le Bas, C., Saby, N., Pignard, G., Hamza, N., Granier, A., Bréda, N., Ciais, P., Viovy, N., Delage, F., 2005. Modeling climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub-regional level. *Tree Physiology* 25, 813-823.

Lovett, G.M., Canham, C.D., Arthur, M.A., Weathers, K.C., Fitzhugh, R.D., 2006. Forest ecosystem responses to exotic pests and pathogens in eastern North America. *Bioscience* 56, 395-405.

Luckai, N., Larocque, G.R., 2002. Challenges in the application of existing process-based models to predict the effect of climate change on C pools in forest ecosystems. *Climatic Change* 55, 39-60.

Luo, Y., Su, B., Currie, W.S., Dukes, J.S., Finzi, A.C., Hartwig, U., Hungate, B., McMurtrie, R.E., Oren, R., Parton, W.J., Pataki, D.E., Shaw, M.R., Zak, D.R., Field, C.B., 2004. Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. *Bioscience* 54, 731-739.

Luo, Y.Q., Reynolds, J.F., 1999. Validity of extrapolating field CO_2 experiments to predict carbon sequestration in natural ecosystems. *Ecology* 80, 1568-1583.

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

Magill, A.H., Aber, J.D., Currie, W.S., Nadelhoffer, K.J., Martin, M.E., McDowell, W.H., Melillo, J.M., Steudler, P., 2004. Ecosystem response to 15 years of chronic nitrogen additions at the Harvard Forest LTER, Massachusetts, USA. *Forest Ecology and Management* 196, 7-28.

Magri, D., Vendramin, G.G., Comps, B., Dupanloup, I., Geburek, T., Gömöry, D., scaron, an, Latałowa, M., Litt, T., Paule, L., Roure, J.M., Tantau, I., Van Der Knaap, W.O., Petit, R.J., De Beaulieu, J.-L., 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist* 171, 199-221.

Manion, P.D., 1981. Tree disease concepts. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 399p.

Martens, H., Izquierdo, L., Thomassen, M., Martens, M., 1986. Partial least-squares regression on design variables as an alternative to analysis of variance. *Analytica Chimica Acta* 191, 133-148.

Martens, H., Martens, M., 2000. Modified Jack-knife estimation of parameter uncertainty in bilinear modelling by partial least squares regression (PLSR). *Food Quality and Preference* 11, 5-16.

Martin-Benito, D., Gea-Izquierdo, G., del Rio, M., Canellas, I., 2008. Long-term trends in dominant-height growth of black pine using dynamic models. *Forest Ecology and Management* 256, 1230-1238.

Martinez-Vilalta, J., Lopez, B.C., Adell, N., Badiella, L., Ninyerola, M., 2008. Twentieth century increase of Scots pine radial growth in NE Spain shows strong climate interactions. *Global Change Biology* 14, 2868-2881.

Matèrn, B., 1975. On estimating the dominant height. In, Stockholm : Royal College of Forestry, Dept. of Forest Biometry, 4p.

Matson, P., Lohse, K.A., Hall, S.J., 2002. The globalization of nitrogen deposition: Consequences for terrestrial ecosystems. *Ambio* 31, 113-119.

McKenney, D.W., Pedlar, J.H., 2003. Spatial models of site index based on climate and soil properties for two boreal tree species in Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* 175, 497-507.

McMurtrie, R.E., Wang, Y.P., 1993. Mathematical models of the photosynthetic response of tree stands to rising CO_2 concentrations and temperatures. *Plant, Cell & Environment* 16, 1-13.

Medlyn, B.E., Duursma, R.A., Zeppel, M.J.B., 2011. Forest productivity under climate change: a checklist for evaluating model studies. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 3, 332-335.

Meehl, G.A., Tebaldi, C., 2004. More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science* 305, 994-997.

Melillo, J.M., Butler, S., Johnson, J., Mohan, J., Steudler, P., Lux, H., Burrows, E., Bowles, F., Smith, R., Scott, L., Vario, C., Hill, T., Burton, A., Zhou, Y.M., Tang, J., 2011. Soil warming, carbon-nitrogen interactions, and forest carbon budgets. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108, 9508-9512.

Mellert, K.H., Prietzel, J., Straussberger, R., Rehfuess, K.E., Kahle, H.P., Perez, P., Spiecker, H., 2008. Relationships between long-term trends of air temperature, precipitation, nitrogen nutrition and growth of coniferous stands in Central Europe and Finland. *European Journal of Forest Research* 127, 507-524.

Mercado, L.M., Bellouin, N., Sitch, S., Boucher, O., Huntingford, C., Wild, M., Cox, P.M., 2009. Impact of changes in diffuse radiation on the global land carbon sink. *Nature* 458, 1014-U1087.

Mérian, P., Bontemps, J.-D., Bergès, L., 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, 1855-1871.

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

Messaoud, Y., Chen, H.Y.H., 2011. The Influence of Recent Climate Change on Tree Height Growth Differs with Species and Spatial Environment. *PLoS One* 6.

Mevik, B.-H., Wehrens, R., 2007. The pls package: Principal component and partial least squares regression in R. *Journal of Statistical Software* 18.

Mevik, B.H., Cederkvist, H.R., 2004. Mean squared error of prediction (MSEP) estimates for principal component regression (PCR) and partial least squares regression (PLSR). *Journal of Chemometrics* 18, 422-429.

Mielikaïnen, K., Sennov, S.N., 1996. Growth trends in Finland and North-Western Russia. In: Spiecker, H., Mielikaïnen, K., Kohl, M., Skovsgaard, J.P. (Eds.), Growth trends in European forests. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg pp. 19-27.

Misson, L., Degueldre, D., Collin, C., Rodriguez, R., Rocheteau, A., Ourcival, J.-M., Rambal, S., 2011. Phenological responses to extreme droughts in a Mediterranean forest. *Global Change Biology* 17, 1036-1048.

Moisselin, J.M., Schneider, M., Canellas, C., 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., Chuine, I., 2010. Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. *New Phytologist* 186, 900-910.

Morison, J.I.L., 1993. Response of plants to CO_2 under water limited conditions. *Vegetatio* 104, 193-209.

Morneau, F., Duprez, C., Herve, J.C., 2008. Mixed-species forests in metropolitan France - characterization based on national forest inventory findings. *Revue Forestiere Francaise* 60, 107-120.

Murray, M., Cannell, M.G.R., Smith, F.W., 1989. Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. *Journal of Applied Ecologu* 26, 693-700.

Myneni, R.B., Dong, J., Tucker, C.J., Kaufmann, R.K., Kauppi, P.E., Liski, J., Zhou, L., Alexeyev, V., Hughes, M.K., 2001. A large carbon sink in the woody biomass of Northern forests. *Proceedings of the National Academy of Science* 98, 14784-14789.

Myneni, R.B., Keeling, C.D., Tucker, C.J., Asrar, G., Nemani, R.R., 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* 386, 698-702.

Nadelhoffer, K.J., Aber, J.D., Melillo, J.M., 1985. Fine roots, net primary production, and soil-nitrogen availability - A new hypothesis. *Ecology* 66, 1377-1390.

Nadelhoffer, K.J., Emmett, B.A., Gundersen, P., Kjonaas, J., Koopmans, C.J., Schleppi, P., Tietema, A., Wright, R.F., 1999. Nitrogen deposition makes a minor contribution to carbon sequestration in temperate forests. *Science* 398, 145-148.

Nellemann, C., Thomsen, M.G., 2001. Long-term changes in forest growth: Potential effects of nitrogen deposition and acidification. *Water Air and Soil Pollution* 128, 197-205.

Nemani, R.R., Keeling, C.D., Hashimoto, H., Jolly, W.M., Piper, S.C., Tucker, C.J., Myneni, R.B., Running, S.W., 2003. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science* 300, 1560-1563.

Nepveu, G., 1999. Possible effects on wood quality to expect from accelerating tree growth in Europe: tentative answers and questions to accomodate. In: Karjalainen, T., Spiecker, H., Laroussinie, O. (Eds.), Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe, Nancy, pp. 207-216.

Newell, R.G., Stavins, R.N., 2000. Climate Change and Forest Sinks: Factors Affecting the Costs of Carbon Sequestration. *Journal of Environmental Economics and Management* 40, 211-235.

Niinemets, U., Valladares, F., 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs* 76, 521-547.

Nilsson, L.O., Wiklund, K., 1992. Influence of nutrient and water-stress on Norway spruce production in south Sweden - The role of air-pollutants. *Plant and Soil* 147, 251-265.

Norby, R.J., Warren, J.M., Iversen, C.M., Medlyn, B.E., McMurtrie, R.E., 2010. CO_2 enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 19368-19373.

Norby, R.J., Wullschleger, S.D., Gunderson, C.A., Johnson, D.W., Ceulemans, R., 1999. Tree responses to rising CO_2 in field experiments: implications for the future forest. *Plant Cell and Environment* 22, 683-714.

Normand, S., Treier, U.A., Randin, C., Vittoz, P., Guisan, A., Svenning, J.-C., 2009. Importance of abiotic stress as a range-limit determinant for European plants: insights from species responses to climatic gradients. *Global Ecology and Biogeography* 18, 437-449.

Nowak, R.S., Ellsworth, D.S., Smith, S.D., 2004. Functional responses of plants to elevated atmospheric CO_2 - Do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytologist* 162, 253-280.

Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37, 637-669.

Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37-42.

Pasho, E., Camarero, J.J., de Luis, M., Vicente-Serrano, S.M., 2011. Spatial variability in large-scale and regional atmospheric drivers of Pinus halepensis growth in eastern Spain. *Agricultural and Forest Meteorology* 151, 1106-1119.

Pearson, R.G., Dawson, T.P., 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12, 361-371.

Peguero-Pina, J.J., Camarero, J.J., Abadía, A., Martín, E., González-Cascón, R., Morales, F., Gil-Pelegrín, E., 2007. Physiological performance of silver-fir (*Abies alba* Mill.) populations under contrasting climates near the south-western distribution limit of the species. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 202, 226-236.

Penuelas, J., Boada, M., 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9, 131-140.

Peñuelas, J., Canadell, J.G., Ogaya, R., 2011. Increased water-use efficiency during the 20th century did not translate into enhanced tree growth. *Global Ecology and Biogeography* 20, 597-608.

Penuelas, J., Hunt, J.M., Ogaya, R., Jump, A.S., 2008. Twentieth century changes of tree-ring delta C-13 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, 1076-1088.

Petit, R.J., Aguinagalde, I., de Beaulieu, J.-L., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., Ennos, R., Fineschi, S., Grivet, D., Lascoux, M., Mohanty, A., Müller-Starck, G., Demesure-Musch, B., Palmé, A., Martín, J.P., Rendell, S., Vendramin, G.G., 2003. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* 300, 1563-1565.

Petit, R.J., Csaikl, U.M., Bordács, S., Burg, K., Coart, E., Cottrell, J., van Dam, B., Deans, J.D., Dumolin-Lapègue, S., Fineschi, S., Finkeldey, R., Gillies, A., Glaz, I., Goicoechea, P.G., Jensen, J.S., König, A.O., Lowe, A.J., Madsen, S.F., Mátyás, G., Munro, R.C., Olalde, M., Pemonge, M.-H., Popescu, F., Slade, D., Tabbener, H., Taurchini, D., de Vries, S.G.M., Ziegenhagen, B., 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, 5-26.

Petit, R.J., Pineau, E., Demesure, B., Bacilieri, R., Ducousso, A., Kremer, A., 1997. Chloroplast DNA footprints of postglacial recolonization by oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94, 9996-10001.

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

Picon, C., Guehl, J.M., Aussenac, G., 1996. Growth dynamics, transpiration and water-use efficiency in *Quercus robur* plants submitted to elevated CO_2 and drought. *Annales des Sciences Forestieres* 53, 431-446.

Piedallu, C., Gégout, J.C., 2007. Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling. *Annals of Forest Science* 64, 899-909.

Piedallu, C., Gegout, J.C., Bruand, A., Seynave, I., 2011. Mapping soil water holding capacity over large areas to predict potential production of forest stands. *Geoderma* 160, 355-366.

Piedallu, C., Perez, V., Gegout, J.C., Lebourgeois, F., Bertrand, R., 2009. Potential impact of global warming on the range of spruce, fir, beech and sessile oak in France. *Revue Forestiere Francaise* 61, 567-593.

Pienaar, L.V., Shiver, B.D., 1984. The effect of planting density on dominant height in unthinned slash pine plantations. *Forest Science* 30, 1059-1066.

Pignard, G., 2000. Ananlyse de l'évolution de la productivité des forêts françaises au cours des 25 dernières années à partir des données de l'Inventaire Forestier National. Rapport de convention de recherche, convention 99.38 du GIP ECOFOR "Productivité des forêts en France". 49p.

Piovesan, G., Biondi, F., Di Filippo, A., Alessandrini, A., Maugeri, M., 2008. Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. *Global Change Biology* 14, 1265-1281.

Polgar, C.A., Primack, R.B., 2011. Leaf-out phenology of temperate woody plants: from trees to ecosystems. *New Phytologist* 191, 926-941.

Pretzsch, H., 1996. Growth trends of forests in southern Germany. In: Spiecker, H., Kohl, M., Skovsgaard, J.P., Mielikaïnen, K. (Eds.), Growth trends in European forests. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York, pp. 107-131.

Pretzsch, H., 2006. Species-specific allometric scaling under self-thinning: evidence from long-term plots in forest stands. *Oecologia* 146, 572-583.

Pretzsch, H., 2009. Forest dynamics, growth and yield, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 664p.

Pretzsch, H., Biber, P., 2005. A re-evaluation of Reineke's rule and stand density index. *Forest Science* 51, 304-320.

Prietzel, J., Mellert, K., Straussberger, R., Kahle, H.P., Spiecker, H., Rehfuess, K.E., 2008. Collection, selection and processing of data. In, Kahle, H.P., Karjalainen, T., Schuck, A., Agren, G.I., Kellomaki, S., Mellert, K., Prietzel, J., Rehfuess, K.E., Spiecker, H. (Eds.), Causes and consequences of forest growth trends in Europe. EFI, Joensuu (Finland), pp. 15-34.

Proe, M.F., Allison, S.M., Matthews, K.B., 1996. Assessment of the impact of climate change on the growth of Sitka spruce in Scotland. *Canadian Journal of Forest Research* 26, 1914-1921.

Pulliam, H.R., 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3, 349-361.

Quinn Thomas, R., Canham, C.D., Weathers, K.C., Goodale, C.L., 2010. Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. *Nature Geosci* 3, 13-17.

Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., 1989. Flore Forestière Française. Tome1 – Plaine et collines. IDF, 1785p.

Rasmussen, L., Beier, C., Bergstedt, A., 2002. Experimental manipulations of old pine forest ecosystems to predict the potential tree growth effects of increased CO_2 and temperature in a future climate. *Forest Ecology and Management* 158, 179-188.

Rastetter, E.B., Agren, G.I., Shaver, G.R., 1997. Responses of N-limited ecosystems to increased CO_2: A balanced-nutrition, coupled-element-cycles model. *Ecological Applications* 7, 444-460.

Rathgeber, C., Guiot, J., Roche, P., Tessier, L., 1999. Augmentation de productivité du chêne pubescent en région méditerranéenne française. *Annals of Forest Science* 56, 211-219.

Rathgeber, C.B.K., Misson, L., Nicault, A., Guiot, J., 2005. Bioclimatic model of tree radial growth: application to the French Mediterranean Aleppo pine forests. *Trees-Structure and Function* 19, 162-176.

Rathgeber, C.B.K., Rossi, S., Bontemps, J.-D., 2011. Cambial activity related to tree size in a mature silver-fir plantation. *Annals of Botany* 108, 429-438.

Reineke, L.H., 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *Journal of Agricultural Research* 46, 627-638.

Roderick, M.L., Farquhar, G.D., Berry, S.L., Noble, I.R., 2001. On the direct effect of clouds and atmospheric particles on the productivity and structure of vegetation. *Oecologia* 129, 21-30.

Rolland, C., Michalet, R., Desplanque, C., Petetin, A., Aimé, S., 1999. Ecological requirements of *Abies alba* in the French Alps derived from dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science* 10, 297-306.

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

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

Rozas, V., Zas, R., García-González, 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, 959-970.

Ruel, J.-C., 1995. Understanding windthrow: Silvicultural implications. *The Forestry Chronicle* 71, 434-445.

Rustad, L.R., Campbell, J.C., Marion, G.M., Norby, R.N., Mitchell, M.M., Hartley, A.H., Cornelissen, J.C., Gurevitch, J.G., Gcte-News, G.-N., 2001. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia* 126, 543-562.

Ryan, M.G., Binkley, D., Fownes, J.H., 1997. Age-Related Decline in Forest Productivity: Pattern and Process. In: Begon, M., Fitter, A.H. (Eds.), Advances in Ecological Research. Academic Press, pp. 213-262.

Rydgren, K., Økland, R.H., Økland, T., 2003. Species response curves along environmental gradients. A case study from SE Norwegian swamp forests. *Journal of Vegetation Science* 14, 869-880.

Sabate, S., Gracia, C.A., Sanchez, A., 2002. Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean region. *Forest Ecology and Management* 162, 23-37.

Salas Gonzalez, R., Houllier, F., Lemoine, B., Pierrat, J.C., 1993. Effect of the design and the size of inventory plots on the estimation of stand characteristics. *Annales des Sciences Forestieres* 50, 469-495.

Sarris, D., Christodoulakis, D., Korner, C., 2011. Impact of recent climatic change on growth of low elevation eastern Mediterranean forest trees. *Clim. Change* 106, 203-223.

Saxe, H., Cannell, M.G.R., Johnsen, O., Ryan, M.G., Vourlitis, G., 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist (Tansley Review)* 149, 369-400.

Saxe, H., Ellsworth, D.S., Heath, J., 1998. Tree and forest functioning in an enriched CO_2 atmosphere. *New Phytologist* 139, 395-436.

Schütz, J.-P., Zingg, A., 2010. Improving estimations of maximal stand density by combining Reineke's size-density rule and the yield level, using the example of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European Beech (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science* 67, 507.

Seydack, A.H.W., Durrheim, G., Louw, J.H., 2011. Spatiotemporally interactive growth dynamics in selected South African forests: Edaphoclimatic environment, crowding and climate effects. *Forest Ecology and Management* 261, 1152-1169.

Seynave, I., Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Dhôte, J.-F., 2008. Is the spatial distribution of European beech (*Fagus sylvatica* L.) limited by its potential height growth? *Journal of Biogeography* 35, 1851-1862.

Seynave, I., Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Dhôte, J.-F., Drapier, J., Bruno, E., Dumé, G., 2005. *Picea abies* site index prediction by environmental factors and understorey vegetation: a two-scale approach based on survey databases. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 1669-1678.

Shaw, J.D., 2005. Reineke's stand density index: Where are we and where do we go from here? In: foresters, S.o.A. (Ed.), Society of American foresters 2005 National Convention., Ft. Worth, TX, pp. 13. (published on CD_ROM, Bethesda MD, Society of American Foresters).

Skovsgaard, J.-P., Vanclay, J.K., 2008. Forest site productivity: a review of the evolution of dendrometric concepts for even-aged stands. *Forestry* 81, 13-31.

Smith, F.W., Long, J.N., 2001. Age-related decline in forest growth: an emergent property. *Forest Ecology and Management* 144, 175-181.

Solberg, S., Dobbertin, M., Reinds, G.J., Lange, H., Andreassen, K., Fernandez, P.G., Hildingsson, A., de Vries, W., 2009. Analyses of the impact of changes in atmospheric deposition and climate on forest growth in European monitoring plots: A stand growth approach. *Forest Ecology and Management* 258, 1735-1750.

Spiecker, H., 1999a. Growth trends in European forests - Do we have sufficient knowledge ? In: Karjalainen, T., Spiecker, H., Laroussinie, O. (Eds.), Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe, Nancy, pp. 157-169.

Spiecker, H., 1999b. Overview of recent growth trends in European forests. *Water Air and Soil Pollution* 116, 33-46.

Spiecker, H., Mielikaïnen, K., Kohl, M., Skovsgaard, J.P., 1996a. Discussion. In: Spiecker, H., Mielikaïnen, K., Kohl, M., Skovsgaard, J.P. (Eds.), Growth trends in European froests. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 355-367.

Spiecker, H., Mielikäinen, K., Köhl, M., Skovsgaard, J.P. (Eds.), 1996b. Growth trends in European forests. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 367p.

Spittlehouse, D.L., Stewart, R.B., 2003. Adaptation to climate change in forest management. *BC Journal of Ecosystems and Management* 4, 1-11.

Stromgren, M., Linder, S., 2002. Effects of nutrition and soil warming on stemwood production in a boreal Norway spruce stand. *Global Change Biology* 8, 1195-1204.

Tarze, D., Tamine, M., Mustière, S., Badeau, V., Dupouey, J.-L., 2009. Changement climatique et toponymie - Etude de la répartition ancienne du hêtre à travers ses traces toponymiques. Colloque Sagéo 09 - Géomatique et information spatiale, Paris.

Tenenhaus, M., 1998. La régression PLS - Théorie et pratique. Technip, Paris, 254p.

Tenenhaus, M., 1999. L'approche PLS. *Revue de statistique appliquée* 47, 5-40.

Tenenhaus, M., Gauchi, J.-P., Ménardo, C., 1995. Régression PLS et applications. *Revue de statistique appliquée* 43, 7-63.

Tessier, L., 1986. Dendroclimatologic approach of the ecology of *Pinus-silvestris* L and *Quercus-pubescens* Willd in southeastern France. *Acta Oecologica-Oecologia Plantarum* 7, 339-355.

Tessier, L., 1989. Spatio-temporal analysis of climate–tree ring relationships. *New Phytologist* 111, 517-529.

Tessier, L., Nola, P., Serrebachet, F., 1994. Deciduous Quercus in the Mediterranean region - tree-ring/climate relationships. *New Phytologist* 126, 355-367.

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

Thomas, H., 2002. Ageing in plants. *Mechanisms of Ageing and Development* 123, 747-753.

Thuiller, W., Albert, C., Araujo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgely, G.F., Paterson, J., Schurr, F.M., Sykes, M.T., Zimmermann, N.E., 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 9, 137-152.

Timbal, J., Aussenac, G., 1996. An overview of ecology and silviculture of indigenous oaks in France. *Annales des Sciences Forestieres* 53, 649-661.

Tomppo, E., Schadauer, K., McRoberts, R.E., Gschwantner, T., Gabler, K., Stahl, G., 2010. Introduction. In: Tomppo, E., Gschwantner, T., Lawrence, M., McRoberts, R.E. (Eds.), National forest inventories: pathways for common reporting. Springer, Heidelberg, pp. 1-18.

Tromborg, E., Buongiorno, J., Solberg, B., 1999. Implications of increased european timber supply on global markets for roundwood and forest industry products. In: Karjalainen, T., Spiecker, H., Laroussinie, O. (Eds.), Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe, Nancy, pp. 237-252.

Turc, L., 1961. Estimation of irrigation water requirements, potential evapotranspiration: a simple climatic formula evolved up to date. *Annals of Agronomy* 12, 13-49.

Tyree, M.T., Cochard, H., 1996. Summer and winter embolism in oak: Impact on water relations. *Annales des Sciences Forestieres* 53, 173-180.

Ulrich, E., Lelong, N., Lanier, M., Schneider, A., 1998. Regional differences in the relation between monthly precipitation and bulk concentration in France (Renecofor). *Water, Air, and Soil Pollution* 102, 239-257.

UNFCCC, 1998. Kyoto Protocol to the United Nations Framework Convention on Climate Change. United Nations 20p.

Ung, C.H., Bernier, P.Y., Raulier, F., Fournier, R.A., Lambert, M.C., Regniere, J., 2001. Biophysical site indices for shade tolerant and intolerant boreal species. *Forest Science* 47, 83-95.

Untheim, H., 1996. Has site productivity changed ? A case study in the eastern Swabian Alb, Germany. In: Spiecker, H., Mielikäinen, K., Köhl, M., Skovsgaard, J.-P. (Eds.), Growth trends in European forests. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 133-147.

Valentine, H.T., 1997. Height growth, site index, and carbon metabolism. *Silva Fennica* 31, 251-263.

van Oijen, M., Agren, G.I., Chertov, O., Kellomaki, S., Komarov, A., Mobbs, D., Murray, M., 2008. Evaluation of past and future changes in European forest growth by means of four process-based models. In: Kahle, H.P., Karjalainen, T., Schuck, A., Agren, G.I., Kellomaki, S., Mellert, K., Prietzel, J., Rehfuess, K.-E., Spiecker, H. (Eds.), Causes and consequences of forest growth trends in Europe. EFI, Joensuu (Finland), pp. 183-199.

Vanclay, J.K., 1994. Modelling forest growth and yield : application to mixed tropical forests. In. CAB International, Wallingford, UK.

Vennetier, M., Vila, B., Liang, E., Guibal, F., Taahbet, A., Gadbin-Henry, C., 2007. Impact of climate change on pines forest productivity and on the shift of a bioclimatic limit in Mediterranean area. In: Leone, V., Lovreglio, R. (Eds.), International workshop MEDPINE 3: conservation, regeneration and restoration of Mediterranean pines and their ecosystems CIHEAM, Bari (Italy).

Vila, B., Vennetier, M., Ripert, C., Chandioux, O., Liang, E., Guibal, F., Torre, F., 2008. Has global change induced divergent trends in radial growth of *Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis* at their bioclimatic limit? The example of the Sainte-Baume forest (south-east France). *Annals of Forest Science* 65.

Vitasse, Y., Francois, C., Delpierre, N., Dufrene, E., Kremer, A., Chuine, I., Delzon, S., 2011. Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees. *Agricultural and Forest Meteorology* 151, 969-980.

Vitasse, Y., Porte, A.J., Kremer, A., Michalet, R., 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, 187-198.

Vitousek, P.M., Howarth, R.W., 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea - How can it occur. *Biogeochemistry* 13, 87-115.

von Humboldt, A., 1807. Essai sur la géographie des plantes accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales. Schoell, F., Paris, 155p.

von Teuffel, K., 1999. Consequences of increased tree growth on forest management planning and silviculture. In: Karjalainen, T., Spiecker, H., Laroussinie, O. (Eds.), Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe, Nancy, pp. 229-236.

Walther, G.R., 2004. Plants in a warmer world. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 6, 169-185.

Wang, N., Mei, C.L., Yan, X.D., 2008. Local linear estimation of spatially varying coefficient models: an improvement on the geographically weighted regression technique. *Environment and Planning A* 40, 986-1005.

Watt, M.S., Palmer, D.J., Kimberley, M.O., Hock, B.K., Payn, T.W., Lowe, D.J., 2010. Development of models to predict Pinus radiata productivity throughout New Zealand. *Canadian Journal of Forest Research* 40, 488-499.

Way, D.A., Oren, R., 2010. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree Physiology* 30, 669-688.

Weber, P., Bugmann, H., 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, 777-792.

Wehrens, R., Mevik, B.H., 2007. PLS: Partial Least Squares Regression (PLSR) and Principal Component Regression (PCR). R package version 2.1-0. http://mevik.net/work/software/pls.html

Weiskittel, A., Gould, P., Temesgen, H., 2009. Sources of Variation in the Self-Thinning Boundary Line for Three Species with Varying Levels of Shade Tolerance. *Forest Science* 55, 84-93.

Weller, D.E., 1987. A re-evaluation of the -3/2 power rule of plant self-thinning. *Ecological Monographs* 57, 23-43.

Williams, M.S., 1998. Distinguishing between change and growth in forest surveys. *Canadian Journal of Forest Research* 28, 1099-1106.

Willis, K.J., Whittaker, R.J., 2002. Species diversity - Scale matters. *Science* 295, 1245.

Wold, H., 1975. Path models with latent variables: The NIPALS approach. In: Blalock, H.M., Aganbegian, A., Borodkin, F.M., Boudon, R., Capecchi, V. (Eds.), Quantitative sociology: International perspectives on mathematical and statistical modeling, New York, pp. 307-357.

Wykoff, W.R., 1990. A basal area increment model for individual conifers in the northern Rocky Mountains. *Forest Science* 36, 1077-1104.

Xenakis, G., Ray, D., Mencuccini, M., 2011. Effects of climate and site characteristics on Scots pine growth. *European Journal of Forest Research*, DOI: 10.1007/s10342-011-0516-2.

Xiao, X., White, E.P., Hooten, M.B., Durham, S.L., 2011. On the use of log-transformation vs. nonlinear regression for analyzing biological power laws. *Ecology* 92, 1887-1894.

Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H., Hozumi, K., 1963. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology of Osaka City University* 14, 107-129.

Yoder, B.J., Ryan, M.G., Waring, R.H., Schoettle, A.W., Kaufmann, M.R., 1994. Evidence of Reduced Photosynthetic Rates in Old Trees. *Forest Science* 40, 513-527.

Zeide, B., 1985. Tolerance and self-tolerance of trees. *Forest Ecology and Management* 13, 149-166.

Zeide, B., 2010. Comparison of self-thinning models: an exercise in reasoning. *Trees - Structure and Function*, 1-10.

ANNEXES

ANNEXE 1 : Coefficients ajustés pour estimer la circonférence à 1.30 m à partir de la circonférence à la souche, et pour estimer l'épaisseur d'écorce à partir de la circonférence à 1.30 m

Ce tableau indique les coefficients des régressions linéaires ajustées entre la circonférence à 1.30m (C_{13}) et la circonférence à la souche (C_0), et entre l'épaisseur d'écorce (EC) et la circonférence à 1.30m (voir chapitre I sections 4.1.3.1 et 4.1.3.2).

Le nombre d'arbres correspond au nombre d'arbres de cette espèce présents dans la base de données et utilisés pour calibrer la relation.

	$C_{13} = a + b*C_0$				$EC = a + b*C_{13}$			
Essence	**a (m)**	**b (m)**	**R^2 (%)**	**Nb Arbres**	**a (m)**	**b (m)**	**R^2 (%)**	**Nb Arbres**
CHENE INDIFFERENCIE	3.80E-02	6.54E-01	95.10	318	3.20E-03	9.92E-03	68.42	407
CHENE PEDONCULE	9.97E-02	5.99E-01	93.07	111361	3.31E-03	9.48E-03	70.88	122963
CHENE SESSILE	9.88E-02	5.85E-01	94.36	107935	3.56E-03	9.03E-03	70.11	119400
CHENE ROUGE D'AMERIQUE	7.17E-02	6.07E-01	94.58	654	4.93E-04	7.44E-03	76.42	748
CHENE PUBESCENT	-2.64E-02	7.55E-01	94.92	50137	4.82E-03	1.01E-02	56.21	57199
CHENE VERT	-2.73E-02	7.82E-01	91.28	17355	3.25E-03	8.67E-03	35.55	22428
CHENE TAUZIN	-2.46E-02	7.74E-01	96.17	540	5.07E-03	1.09E-02	63.88	610
CHENE-LIEGE	-8.77E-02	8.91E-01	97.26	108	1.15E-02	2.34E-02	49.08	136
HETRE	1.01E-01	6.20E-01	92.72	103642	9.27E-04	3.86E-03	62.54	128982
CHATAIGNIER	6.34E-03	7.30E-01	95.25	24891	1.27E-03	1.00E-02	70.45	31083
CHARME	4.28E-02	6.02E-01	92.70	57775	4.16E-04	4.00E-03	42.59	73790
BOULEAU	1.55E-02	6.43E-01	91.48	24469	-1.89E-03	1.67E-02	64.06	28117
GRAND AULNE	5.73E-02	6.34E-01	92.83	2549	7.75E-04	1.27E-02	71.43	3996
ROBINIER FAUX ACACIA	1.69E-02	7.47E-01	95.81	4897	1.50E-03	1.74E-02	64.53	5654
GRAND ERABLE	4.38E-02	6.70E-01	94.52	5375	6.37E-04	5.88E-03	57.14	7022
MICOCOULIER	4.71E-02	6.06E-01	97.36	5	4.02E-04	4.99E-03	57.75	9
FRENE	6.41E-02	6.38E-01	93.82	10900	8.44E-04	9.04E-03	70.89	13971
ORME	3.35E-02	6.68E-01	93.50	3035	2.19E-03	1.08E-02	54.45	3676
PEUPLIER CULTIVE	2.33E-01	5.46E-01	87.19	201	3.23E-03	9.87E-03	52.23	210
TILLEUL	6.38E-02	6.47E-01	93.57	4961	1.53E-03	9.08E-03	61.40	7354
PETIT ERABLE	2.88E-02	6.72E-01	92.07	11757	1.82E-03	7.66E-03	39.62	14880
CERISIER OU MERISIER	7.96E-02	6.01E-01	92.26	7340	1.37E-03	7.03E-03	59.33	8508
AUTRE FRUITIER	1.20E-02	7.37E-01	94.95	10250	6.80E-04	1.07E-02	53.33	13659
TREMBLE	6.90E-02	6.63E-01	94.47	10836	8.35E-04	1.20E-02	65.89	11319
SAULE	-1.17E-02	7.66E-01	93.52	4884	6.85E-04	1.36E-02	52.57	7516
PLATANE	2.01E-01	6.61E-01	86.44	31	4.46E-03	2.24E-03	22.57	36
NOYER	-2.71E-02	7.95E-01	96.86	142	6.01E-04	1.31E-02	51.64	176
OLIVIER	4.37E-02	7.06E-01	93.11	78	3.59E-03	4.95E-03	50.74	138
AUTRE FEUILLU EXOTIQUE	5.26E-02	6.96E-01	93.00	147	1.66E-03	6.87E-03	66.25	223
NOISETIER	1.06E-01	5.09E-01	57.67	3363	3.01E-04	7.51E-03	10.31	7548
CHARME-HOUBLON	4.32E-03	7.33E-01	93.26	163	1.85E-03	7.61E-03	27.84	207

PEUPLIER NON CULTIVE	9.25E-02	6.84E-01	89.63	479	2.91E-03	1.34E-02	46.81	585
CHENE CHEVELU	4.70E-02	6.46E-01	96.10	64	2.70E-03	1.14E-02	73.16	83
AULNE VERT	-2.72E-02	8.37E-01	96.64	14	-5.28E-04	1.24E-02	66.26	19
GRAND CYTISE (AUBOUR)	2.57E-02	7.23E-01	82.53	422	1.07E-03	1.22E-02	32.74	730
CORNOUILLER MALE	1.17E-01	4.55E-01	37.00	47	1.88E-03	4.54E-03	3.35	80
ARBOUSIER	3.53E-02	7.17E-01	81.49	654	2.24E-03	3.62E-03	4.31	894
ALISIER TORMINAL	2.03E-02	7.06E-01	96.43	2765	9.60E-04	9.42E-03	55.43	3408
AUTRE FEUILLU INDIGENE	2.91E-02	7.31E-01	87.81	539	1.65E-03	8.03E-03	15.96	797
PIN MARITIME	-3.41E-02	8.49E-01	97.67	2264	7.23E-03	2.04E-02	58.16	2295
PIN SYLVESTRE	-5.30E-02	8.34E-01	97.15	101700	2.44E-03	1.72E-02	68.83	106634
PIN LARICIO	-3.99E-02	8.55E-01	98.54	1031	3.48E-03	1.78E-02	75.64	1039
PIN NOIR	-7.49E-02	8.69E-01	97.67	1748	3.04E-03	1.91E-02	76.45	1836
PIN PIGNON	-1.01E-01	9.12E-01	99.29	43	6.56E-03	1.88E-02	72.28	45
PIN WEYMOUTH	4.82E-02	7.00E-01	96.61	451	3.20E-04	1.21E-02	73.43	471
PIN D'ALEP	-1.18E-01	8.78E-01	98.10	2658	1.80E-03	2.21E-02	77.13	2883
PIN A CROCHETS	-4.95E-02	8.15E-01	94.40	736	3.17E-03	1.07E-02	58.44	933
PIN CEMBRO	2.24E-02	7.48E-01	95.49	73	4.82E-03	8.33E-03	47.34	103
PIN MUGHO	7.62E-02	5.17E-01	86.70	10	6.64E-04	1.86E-02	42.52	31
SAPIN PECTINE	7.81E-02	6.65E-01	94.96	72578	8.49E-04	8.72E-03	69.45	75860
EPICEA COMMUN	7.58E-02	6.19E-01	92.95	81432	1.32E-03	8.27E-03	69.14	85818
MELEZE D'EUROPE	1.04E-02	7.32E-01	96.07	1668	-4.04E-04	1.89E-02	71.02	1743
DOUGLAS	3.20E-02	7.15E-01	96.21	38574	-5.88E-04	1.37E-02	77.89	38958
CEDRE DE L'ATLAS	-2.54E-02	8.12E-01	98.46	105	2.16E-03	1.16E-02	76.38	110
CYPRES	3.09E-02	6.88E-01	97.89	19	2.66E-03	8.01E-03	44.57	28
IF	-2.48E-02	7.85E-01	96.08	149	1.81E-03	6.21E-03	47.92	276
AUTRE CONIFERE EXOTIQUE	1.95E-02	7.09E-01	95.33	144	-9.23E-04	1.50E-02	52.04	149
SAPIN DE NORDMANN	2.15E-02	7.10E-01	97.56	152	1.83E-03	7.42E-03	56.46	157
SAPIN AMERICAIN	3.39E-02	6.96E-01	96.59	895	1.25E-03	6.48E-03	62.75	914
EPICEA DE SITKA	1.08E-01	5.57E-01	91.06	791	3.13E-03	6.11E-03	49.53	811
MELEZE EXOTIQUE	5.10E-02	7.01E-01	95.45	511	-1.33E-04	1.48E-02	62.31	518
AUTRE CONIFERE INDIGENE	4.09E-02	6.08E-01	65.79	180	1.26E-03	9.70E-03	11.41	250

ANNEXE 2 : Reconstitution de l'accroissement brut en surface terrière de peuplements réguliers, à partir des mesures d'ir_5 (d'après Bontemps et Charru, 2008).

On suppose reconstitués les diamètres à 1.30 m (D_{13}) de tous les arbres du peuplement, vifs ou exploités, et les épaisseurs d'écorce (EC). L'épaisseur d'écorce est considérée constante. Chaque arbre est ordinairement muni d'un facteur de répétition (R) et de pondération (P). Les diamètres quadratiques moyens (D_g) et le nombre d'arbres par hectare sur chaque placette (N) sont également supposés reconstitués. Les mensurations et accroissements ci-dessous s'entendent sous écorce. Le seuil de recensement à D_{13} = 7.5 cm sur écorce est également pris en compte dans le calcul des accroissements. On considère donc un accroissement brut au seuil de 7.5cm de diamètre sur écorce, ce qui implique que le sous étage n'est pas pris en compte.

1 Définition pour chaque placette d'un estimateur moyen de l'ir_5 des arbres vifs

Cet estimateur est défini pour reconstituer l'accroissement des arbres dont l'ir_5 n'est pas documenté (arbres morts, chablis, exploités et arbres vifs pour lesquels il y a absence de mesure). De façon à être cohérent avec le calcul d'un accroissement en surface terrière, on le définit comme l'accroissement radial tel qu'il conduit à la même estimation d'accroissement partiel en surface terrière quand il est appliqué à la sous population des arbres vifs possédant un ir_5 individuel. On le note $\widehat{ir_5}$. La population des arbres vifs est notée V, celle des arbres morts, exploités ou chablis est notée $\overline{V}$. On note de plus : $D_i = D_{13i} - EC_i$.

$$\widehat{ir_5} = \frac{1}{2}\left(D_{g,V} - \left(\frac{\sum_{i \in V} R_i P_i (\max(D_i - 2ir_{5i} + 2EC_i)^2}{\sum_{i \in V} R_i P_i} \right)^{\frac{1}{2}} \right) \qquad \text{Eq A2.1}$$

2 Reconstitution des ir_5 non documentés

L'accroissement précédent est appliqué aux arbres morts, exploités ou chablis et par extension aux arbres vifs dont l'ir_5 n'est pas documenté. Il est cependant réduit ou modulé pour 2 raisons :

- L'accroissement des arbres éclaircis ou morts est généralement inférieur à l'accroissement moyen. On peut le considérer comme étant simplement proportionnel au statut social de l'arbre, défini de façon cohérente avec l'accroissement en surface terrière comme étant le rapport du diamètre de l'arbre au moment de sa mort au diamètre quadratique moyen en fin de période d'accroissement : D_i / D_g
- Les arbres morts ou éclaircis sont ordinairement comptabilisés s'ils appartenaient à la sous-population des arbres vifs il y a au plus 5 ans (IFN, 1994). Par ailleurs, dans l'ancienne méthode les chablis sont distingués selon leur ancienneté (< 2 ans, > 2 ans). On est donc généralement amené à introduire une nouvelle pondération individuelle, notée pi , des accroissements des arbres non vifs (sous-population notée $\overline{V}$), qui

représente la fraction temporelle d'une durée de 5 ans pendant laquelle la croissance a lieu.

Les pondérations sont fondées sur l'approximation de répartition uniforme des éclaircies et de la mortalité des arbres sur la durée de la période.

Les arbres morts, chablis et coupés sont pris en compte seulement s'ils ont moins de 5 ans. On a donc généralement la pondération p_i = ½, en supposant qu'ils ont en moyenne poussé sur la moitié de la période.

Pour les arbres morts, on fait l'hypothèse qu'ils sont de statut dominé (mort progressive) si leur statut social $D_i/D_g < 0.2$. Dans ce cas, on considère que leur accroissement sur la période est négligeable et $p_i = 0$, sinon, $p_i = 1/2$ (mort accidentelle).

Pour les arbres chablis, on distingue les cas où la date du chablis est renseignée (ancienne méthode) des cas où elle ne l'est pas, auquel cas l'hypothèse est la même que pour les arbres morts et coupés.

Type d'arbre	Fraction	Pondération
Arbre vif	tous	1
Arbres chablis	datant de moins de 2 ans	4/5
	datant de plus de 2 ans	3/10
	date non renseignée	1/2
	présomption de chablis	1/2
Arbres coupés	tous	1/2
Arbres morts	$D_i / D_g < 0.2$	0
	$D_i / D_g > 0.2$	1/2

Tableau A2.1 : Valeurs des pondérations utilisées pour les différents décrits dans la section 1.2.

Les ir_5 des arbres morts, exploités ou chablis sont reconstitués en leur attribuant l'estimateur moyen obtenu pour la placette à laquelle ils appartiennent, modulé par la pondération et l'indice de statut social individuels.

$$\widehat{ir}_{5i} = \widehat{ir}_{5p} \cdot \frac{D_i}{D_g} \qquad \text{Eq A2.2}$$

3 Reconstitution de l'accroissement en surface terrière du peuplement

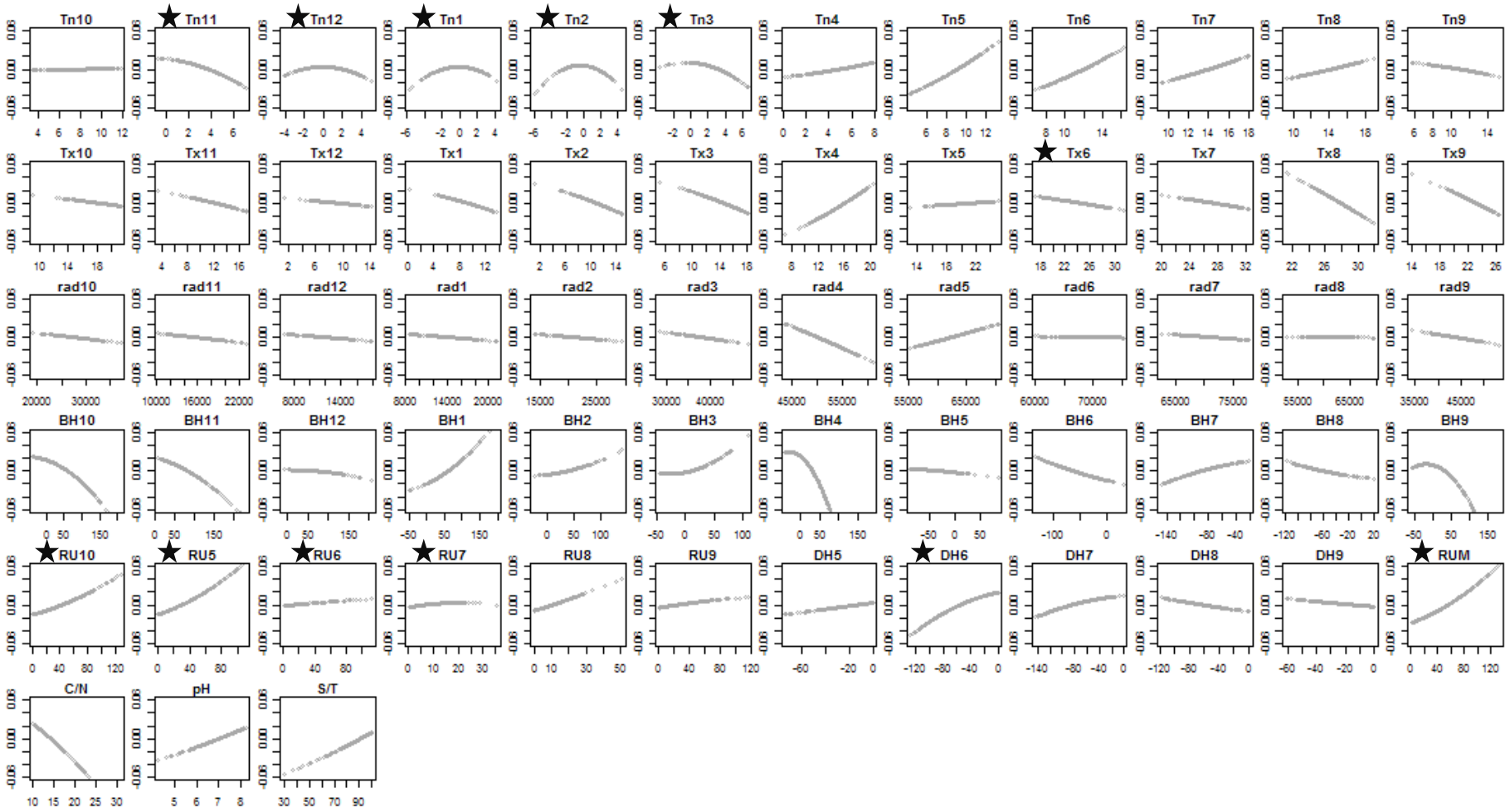
Les arbres étant tous dotés d'un ir_5 mesuré ou reconstitué, on peut reconstituer un accroissement en surface terrière du peuplement. Il faut cependant tenir compte des arbres qui auraient franchi le seuil de recensement D_{13}=7.5 cm au cours de la période. Dans ce cas, on ne prend en compte que la part d'accroissement correspondant à un diamètre supérieur à 7.5 cm. On a donc :

$$\Delta G = \frac{\pi}{4} \sum_{i \in \bar{V}} R_i P_i (D_i^2 - (\max(D_i - 2ir_{5i} + 2EC_i)^2) \qquad \text{Eq A2.3}$$

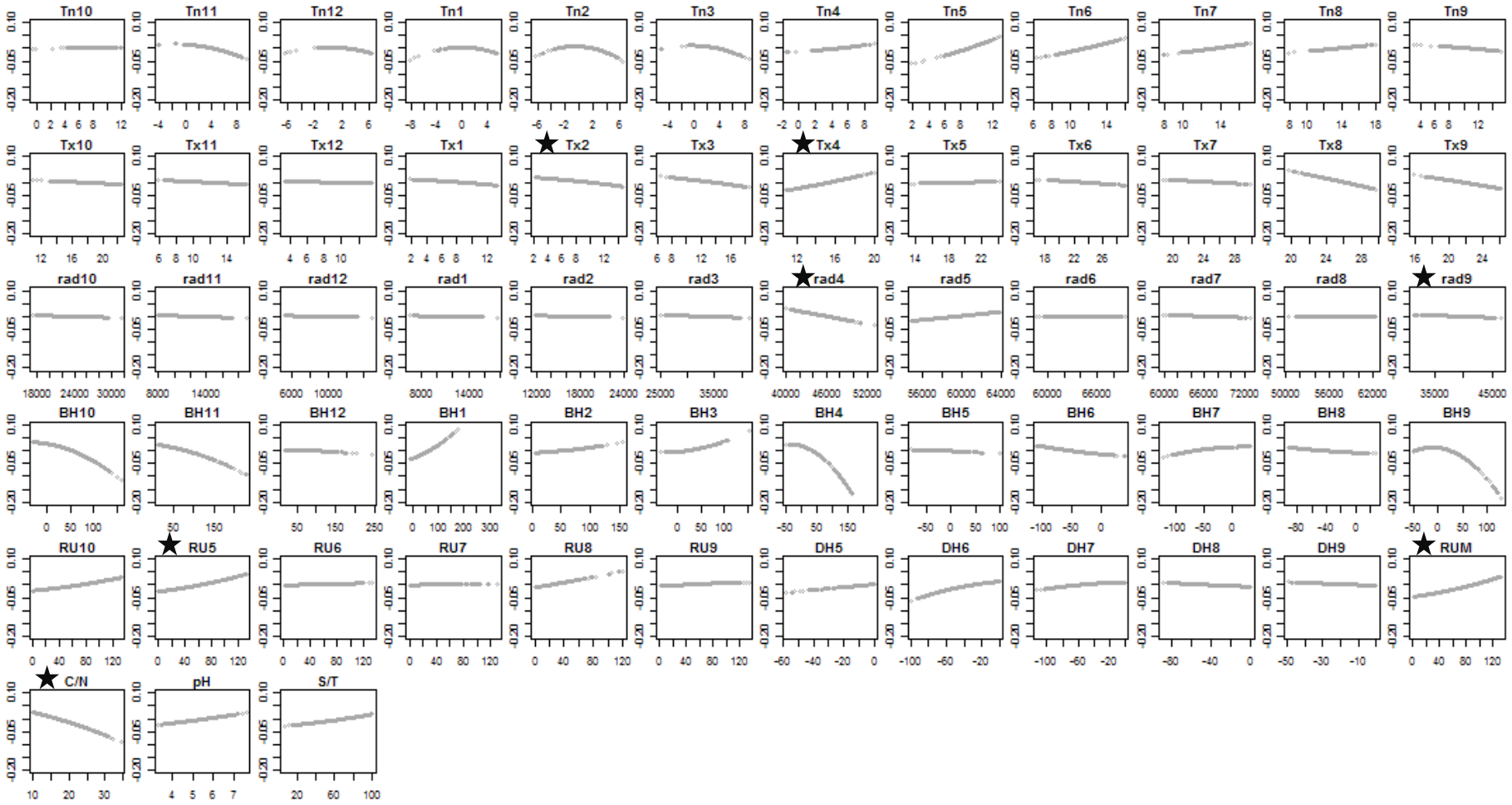
ANNEXE 3 : Représentation des effets ajustés par régression PLS pour chaque espèce.

Nous présentons ici les effets partiels ajustés pour chaque variable dans la procédure de régression PLS (chapitre III). Les variables sélectionnées pour chaque espèce (voir chapitre III sections 3.2.2 et 3.2.3) sont identifiées par une étoile.

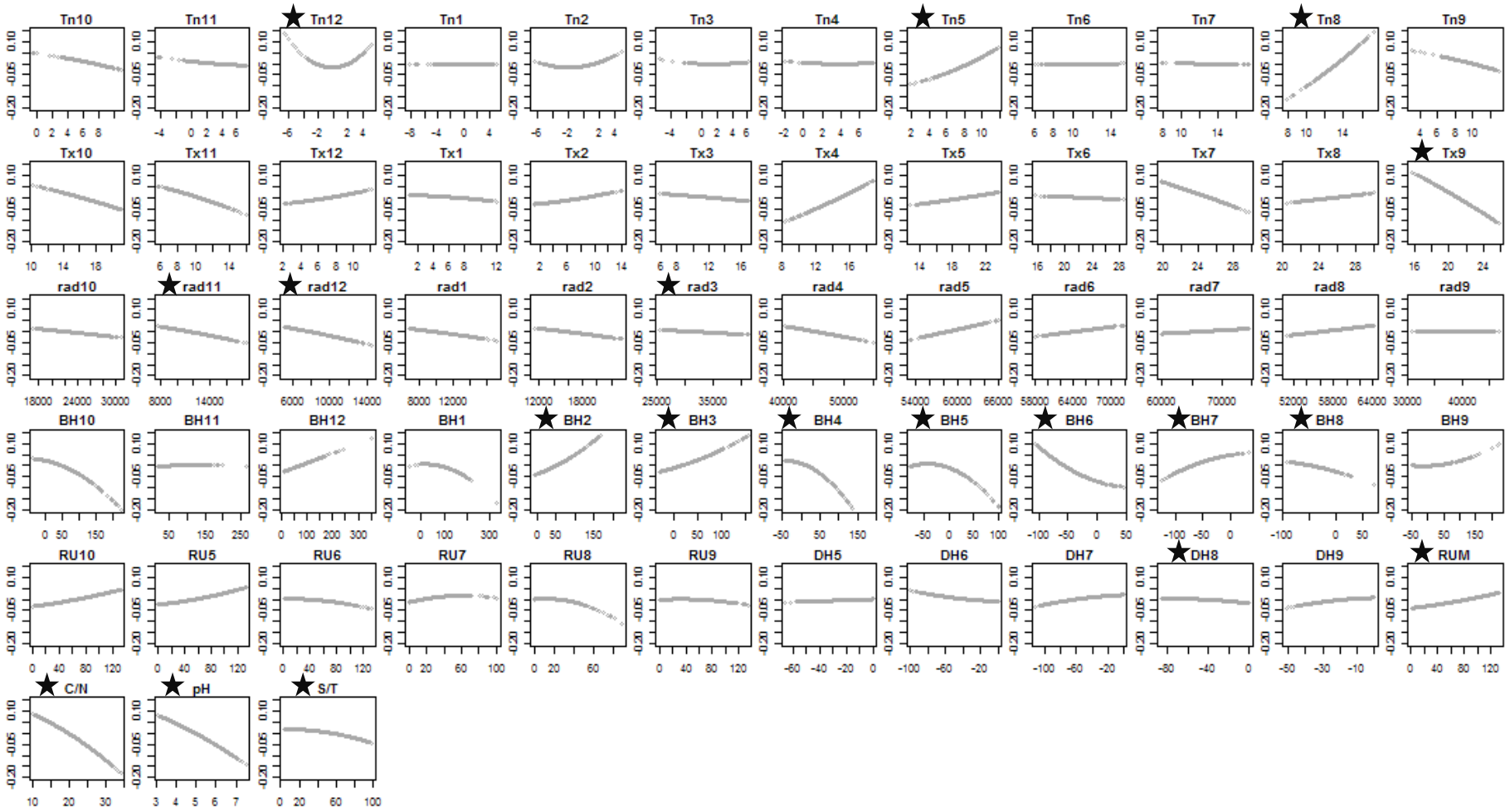
Chêne pubescent



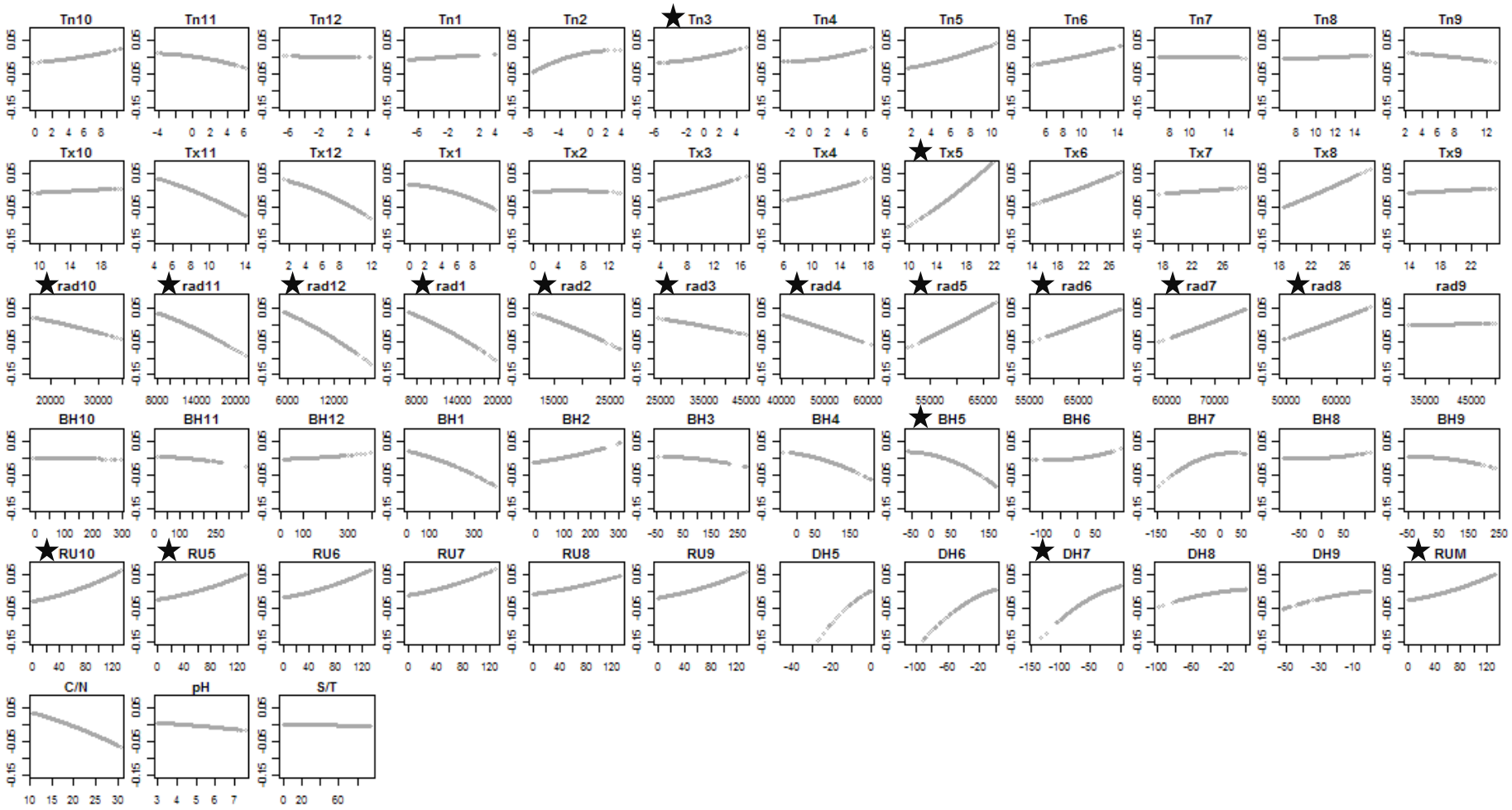
Chêne pédonculé



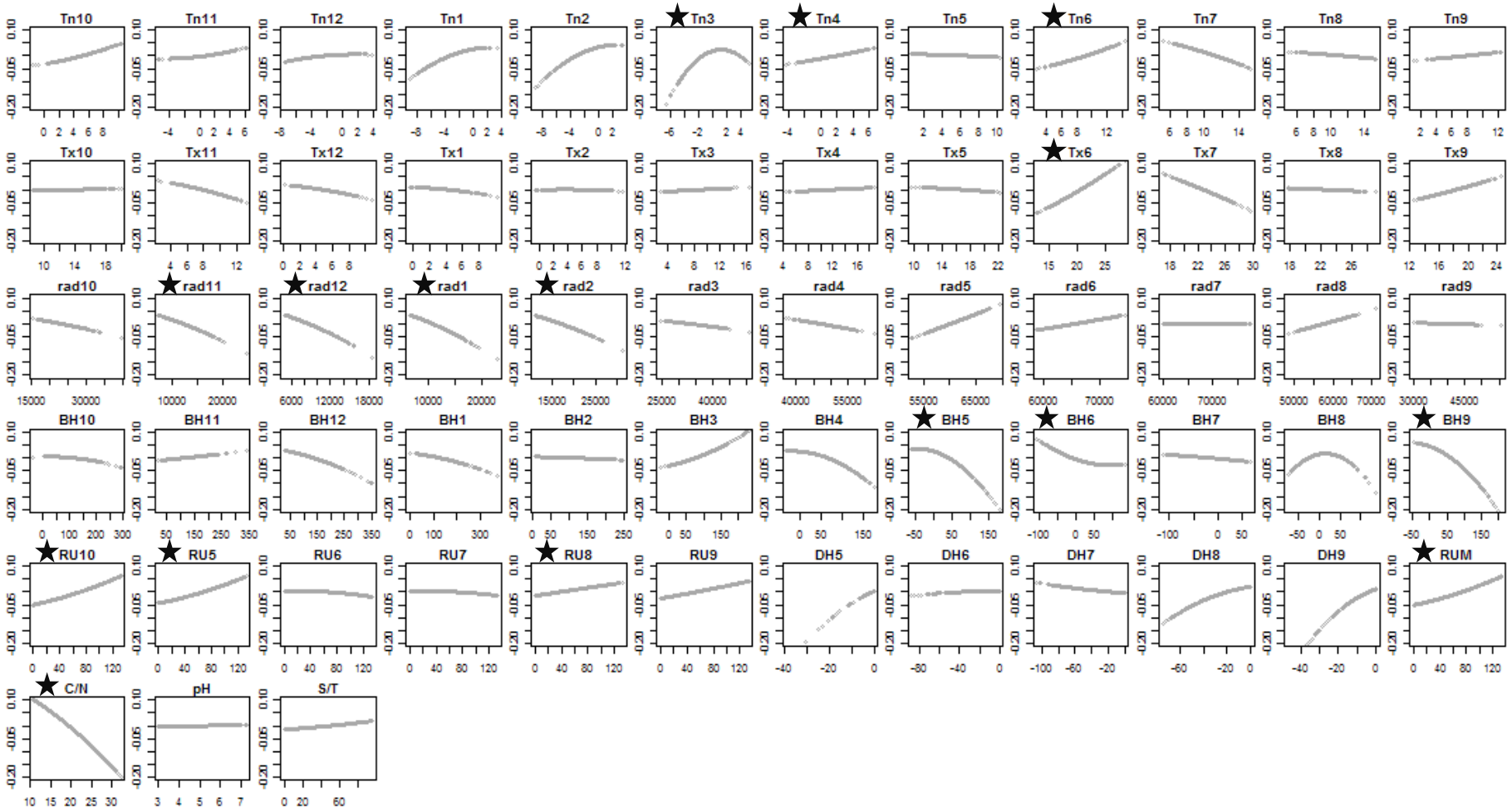
Chêne Sessile



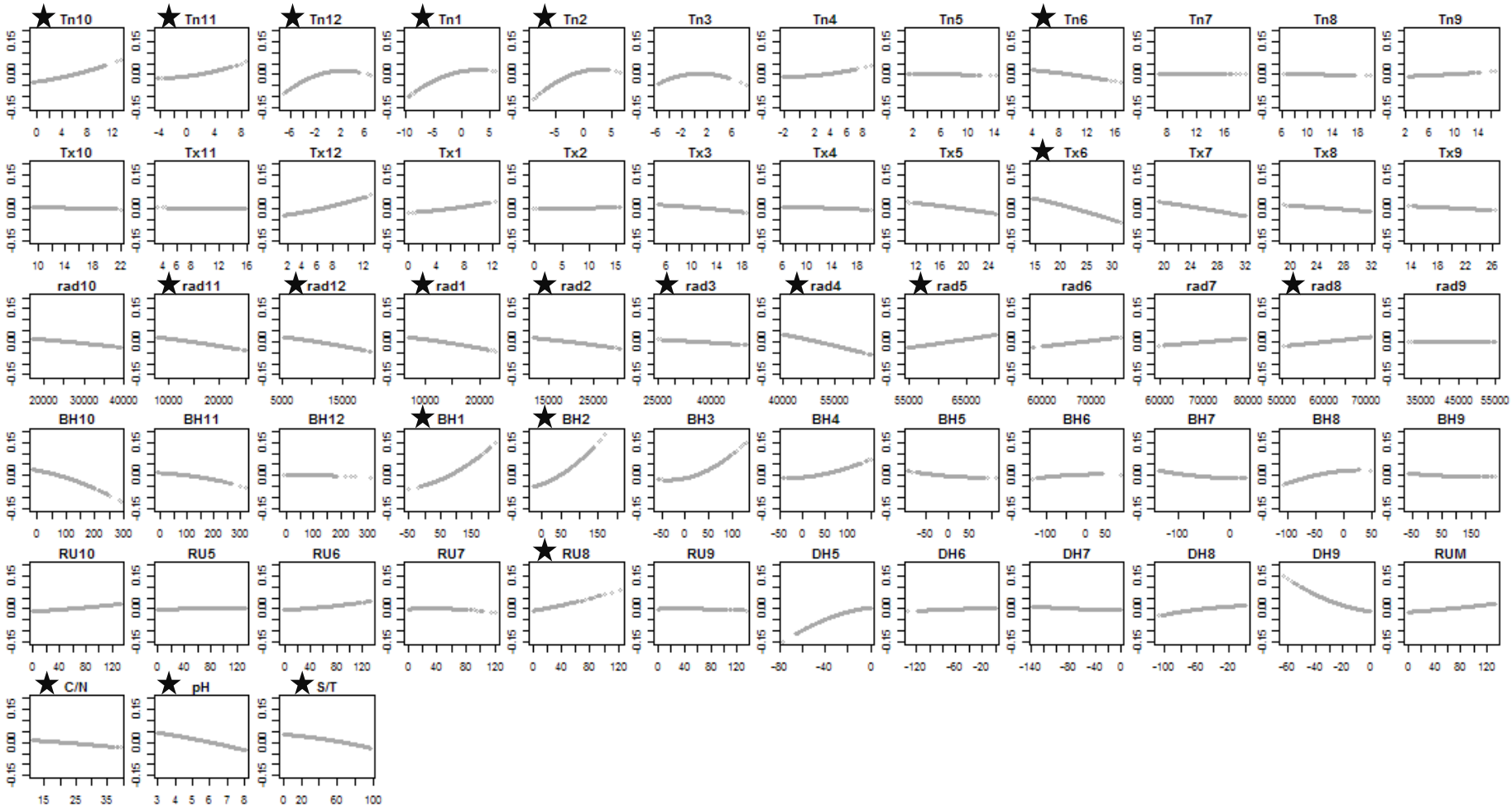
Sapin


Tn10
Tn11
Tn12
Tn1
Tn2
Tn3
Tn4
Tn5
Tn6
Tn7
Tn8
Tn9
Tx10
Tx11
Tx12
Tx1
Tx2
Tx3
Tx4
Tx5
Tx6
Tx7
Tx8
Tx9
rad10
rad11
rad12
rad1
rad2
rad3
rad4
rad5
rad6
rad7
rad8
rad9
BH10
BH11
BH12
BH1
BH2
BH3
BH4
BH5
BH6
BH7
BH8
BH9
RU10
RU5
RU6
RU7
RU8
RU9
DH5
DH6
DH7
DH8
DH9
RUM
C/N
pH
S/T

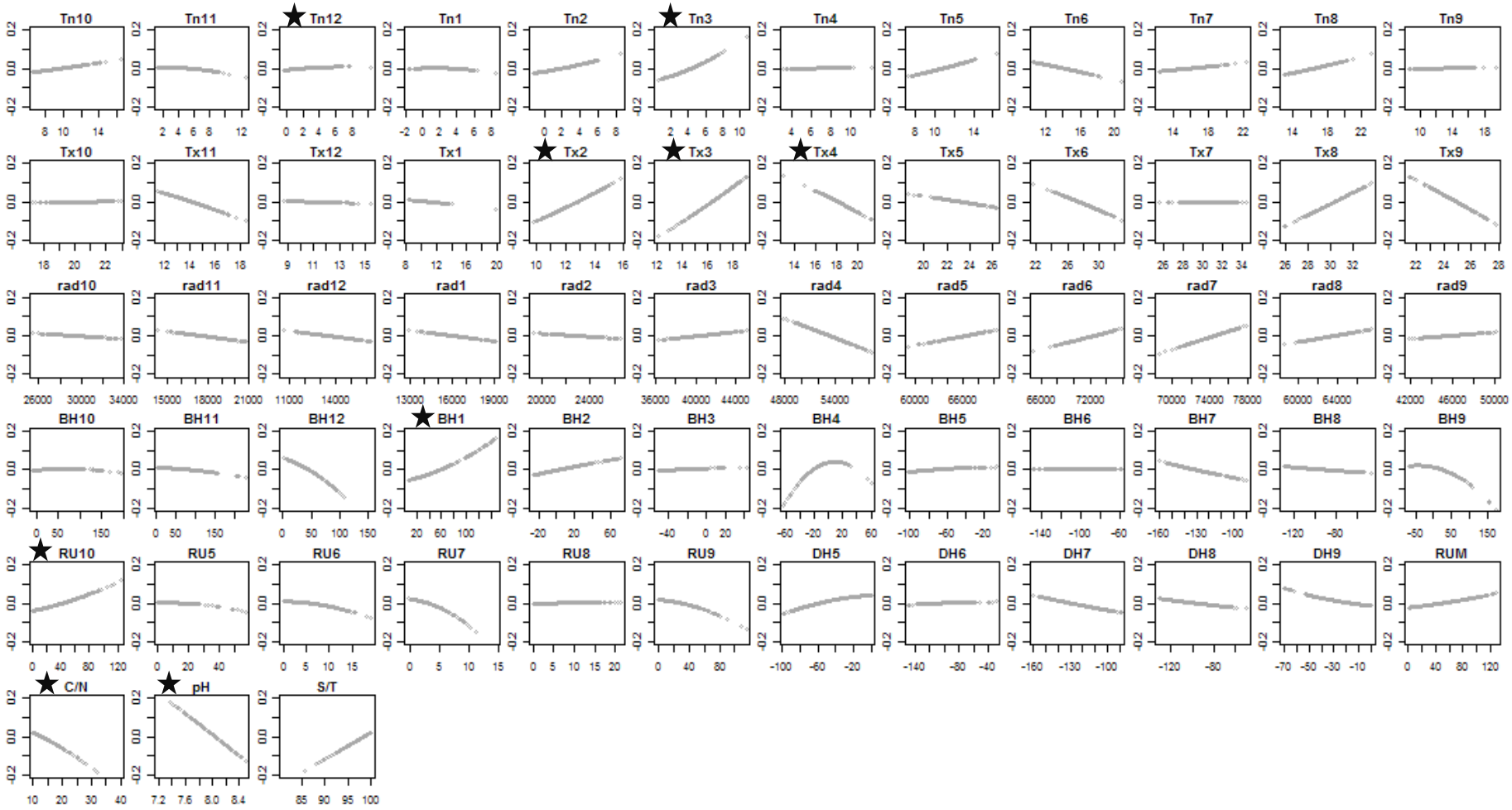
Epicéa


Tn10
Tn11
Tn12
Tn1
Tn2
Tn3
Tn4
Tn5
Tn6
Tn7
Tn8
Tn9
Tx10
Tx11
Tx12
Tx1
Tx2
Tx3
Tx4
Tx5
Tx6
Tx7
Tx8
Tx9
rad10
rad11
rad12
rad1
rad2
rad3
rad4
rad5
rad6
rad7
rad8
rad9
BH10
BH11
BH12
BH1
BH2
BH3
BH4
BH5
BH6
BH7
BH8
BH9
RU10
RU5
RU6
RU7
RU8
RU9
DH5
DH6
DH7
DH8
DH9
RUM
C/N
pH
S/T

Pin sylvestre



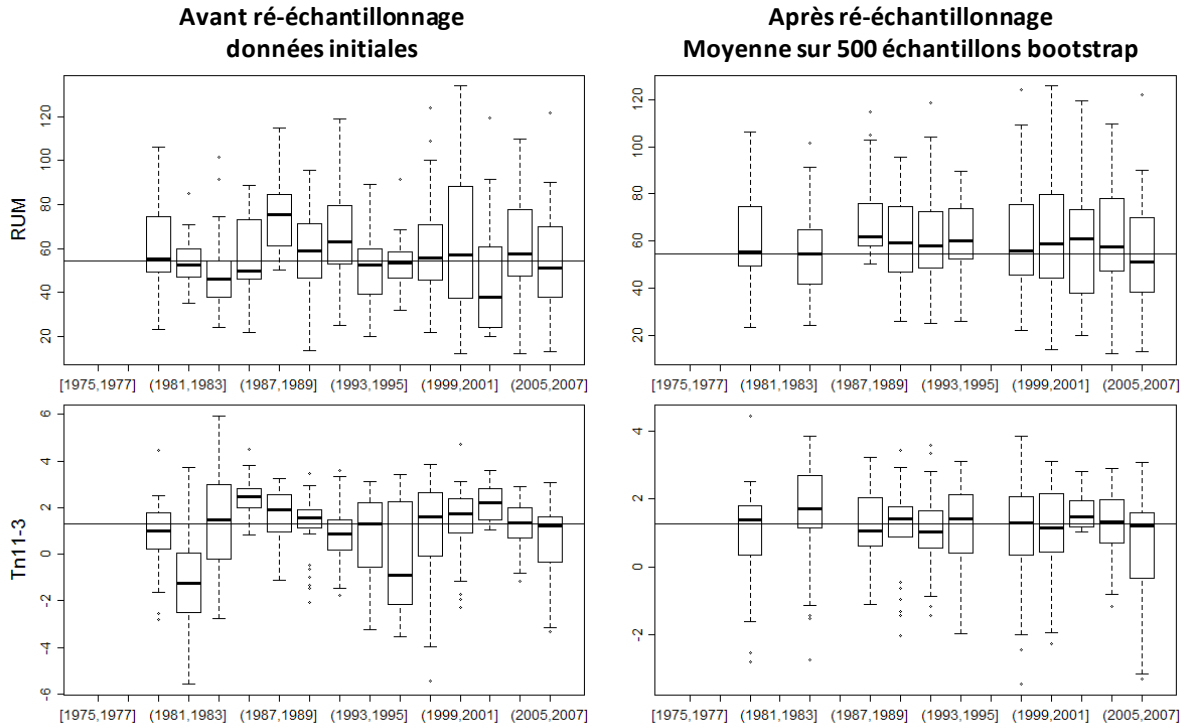
Pin d'Alep


Tn10
Tn11
Tn12
Tn1
Tn2
Tn3
Tn4
Tn5
Tn6
Tn7
Tn8
Tn9
Tx10
Tx11
Tx12
Tx1
Tx2
Tx3
Tx4
Tx5
Tx6
Tx7
Tx8
Tx9
rad10
rad11
rad12
rad1
rad2
rad3
rad4
rad5
rad6
rad7
rad8
rad9
BH10
BH11
BH12
BH1
BH2
BH3
BH4
BH5
BH6
BH7
BH8
BH9
RU10
RU5
RU6
RU7
RU8
RU9
DH5
DH6
DH7
DH8
DH9
RUM
C/N
pH
S/T

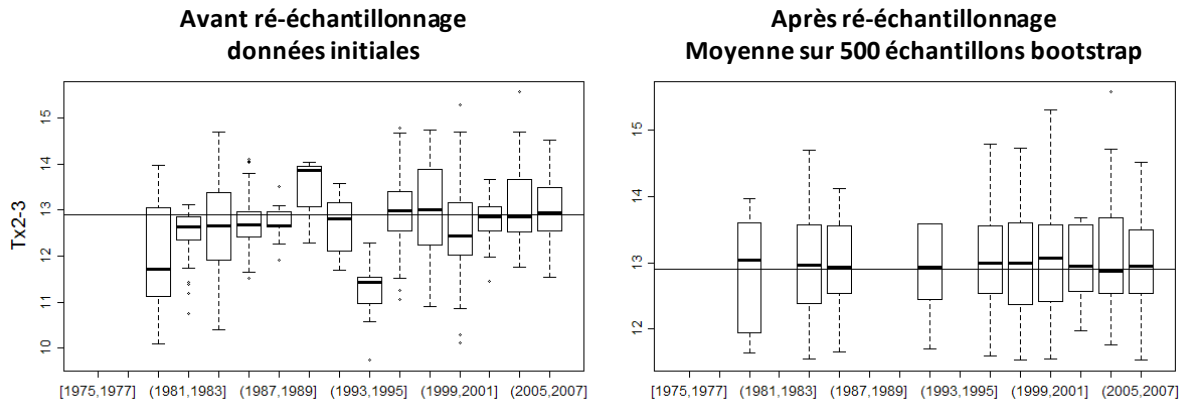
ANNEXE 4 : Résultats du ré-échantillonnage des placettes par espèce.

Nous présentons ici les résultats du ré-échantillonnage des placettes (chapitre IV section 2.2) en comparant la distribution des facteurs environnementaux au cours du temps avant et après ré-échantillonnage, par période de deux ans.

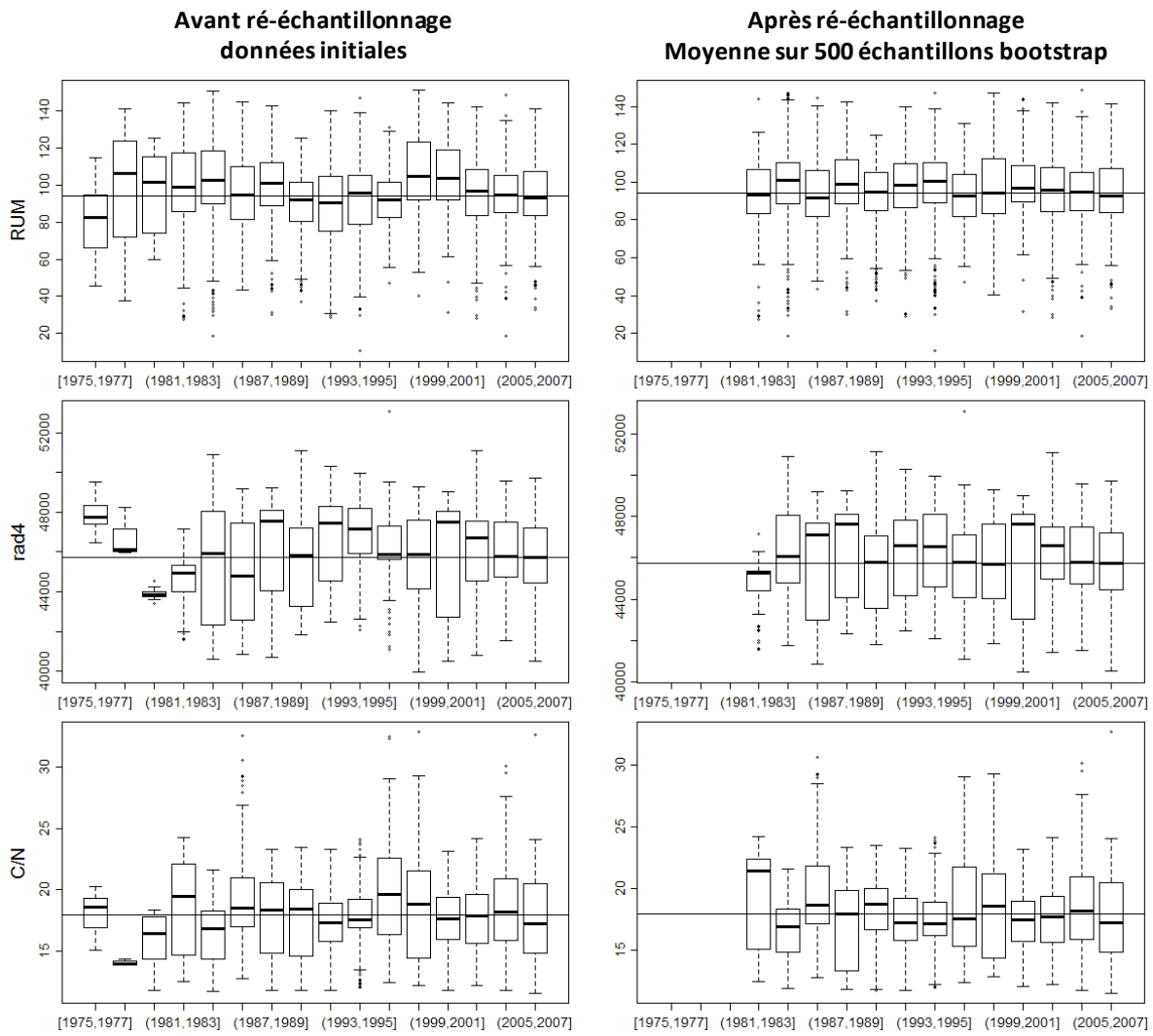
Chêne pubescent



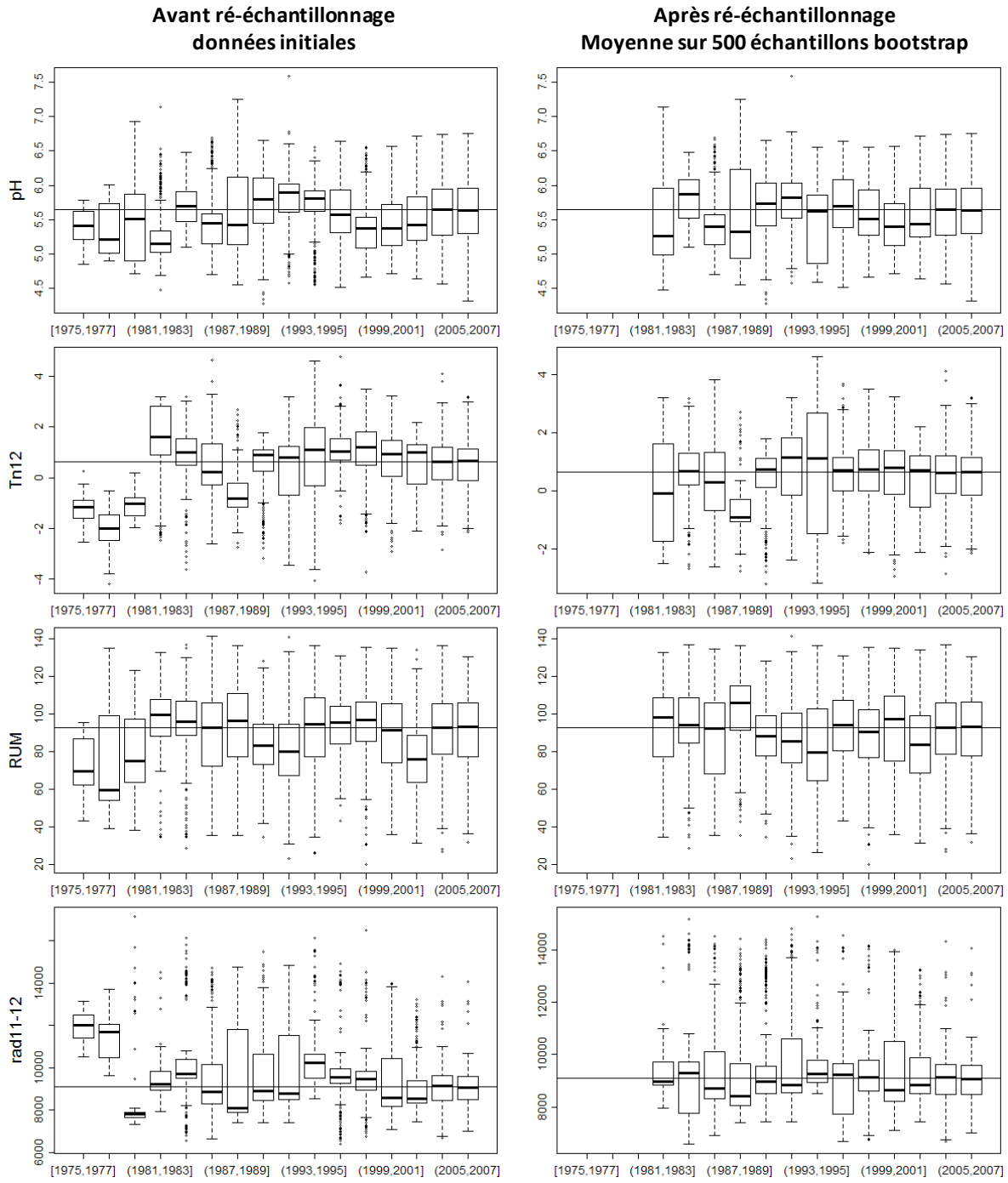
Pin d'Alep



Chêne pédonculé



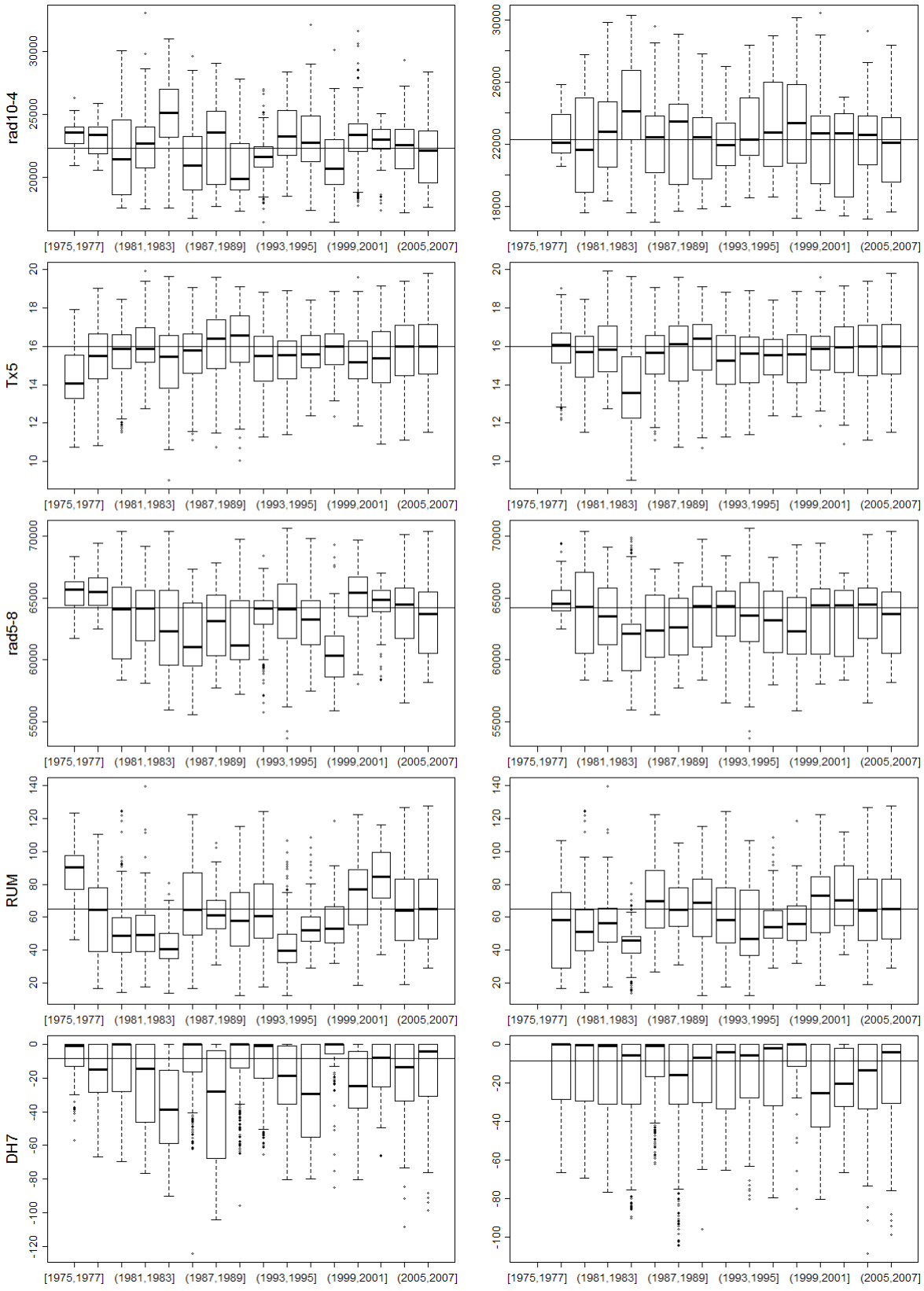
Chêne sessile



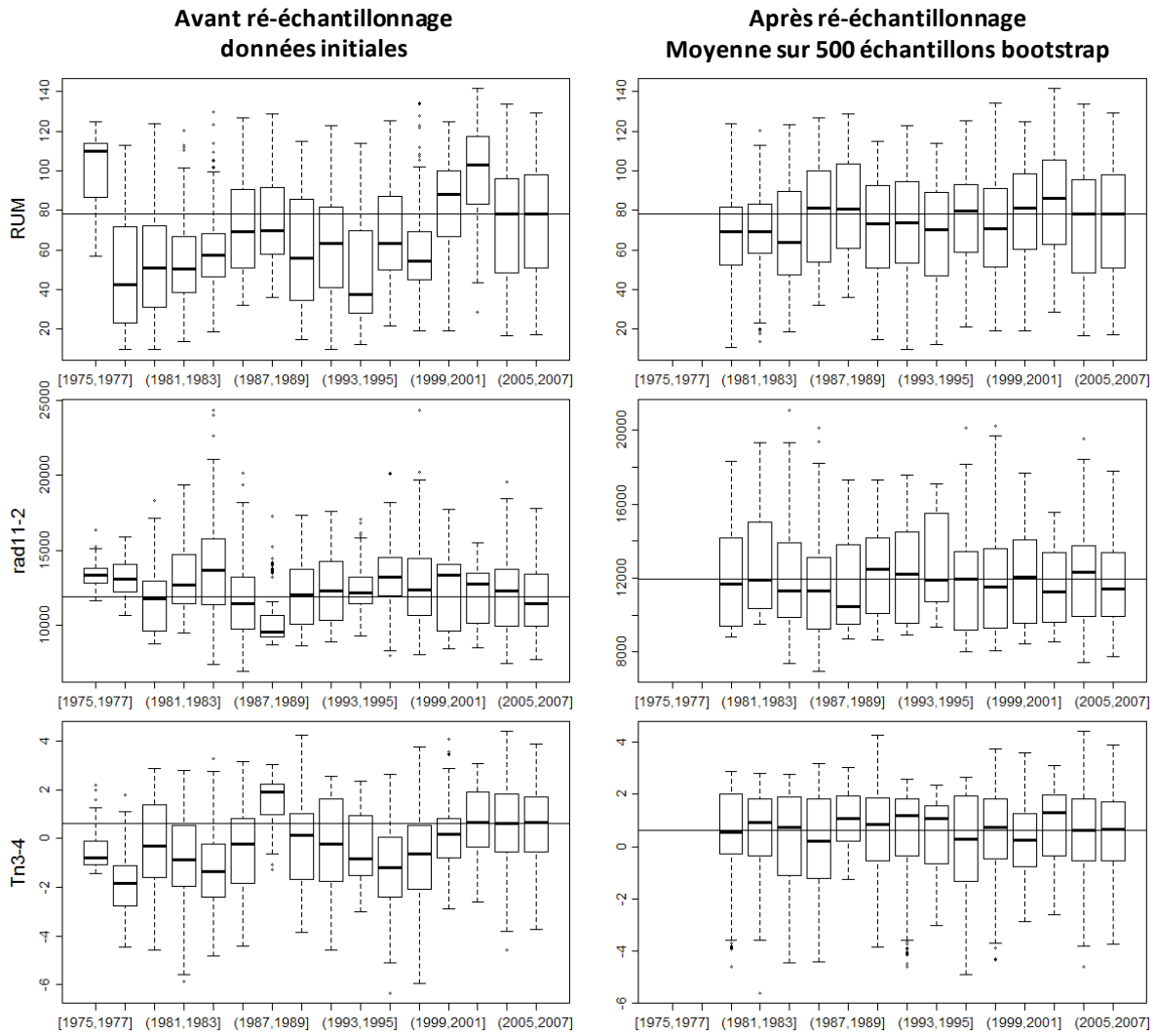
Sapin

Avant ré-échantillonnage
données initiales

Après ré-échantillonnage
Moyenne sur 500 échantillons bootstrap



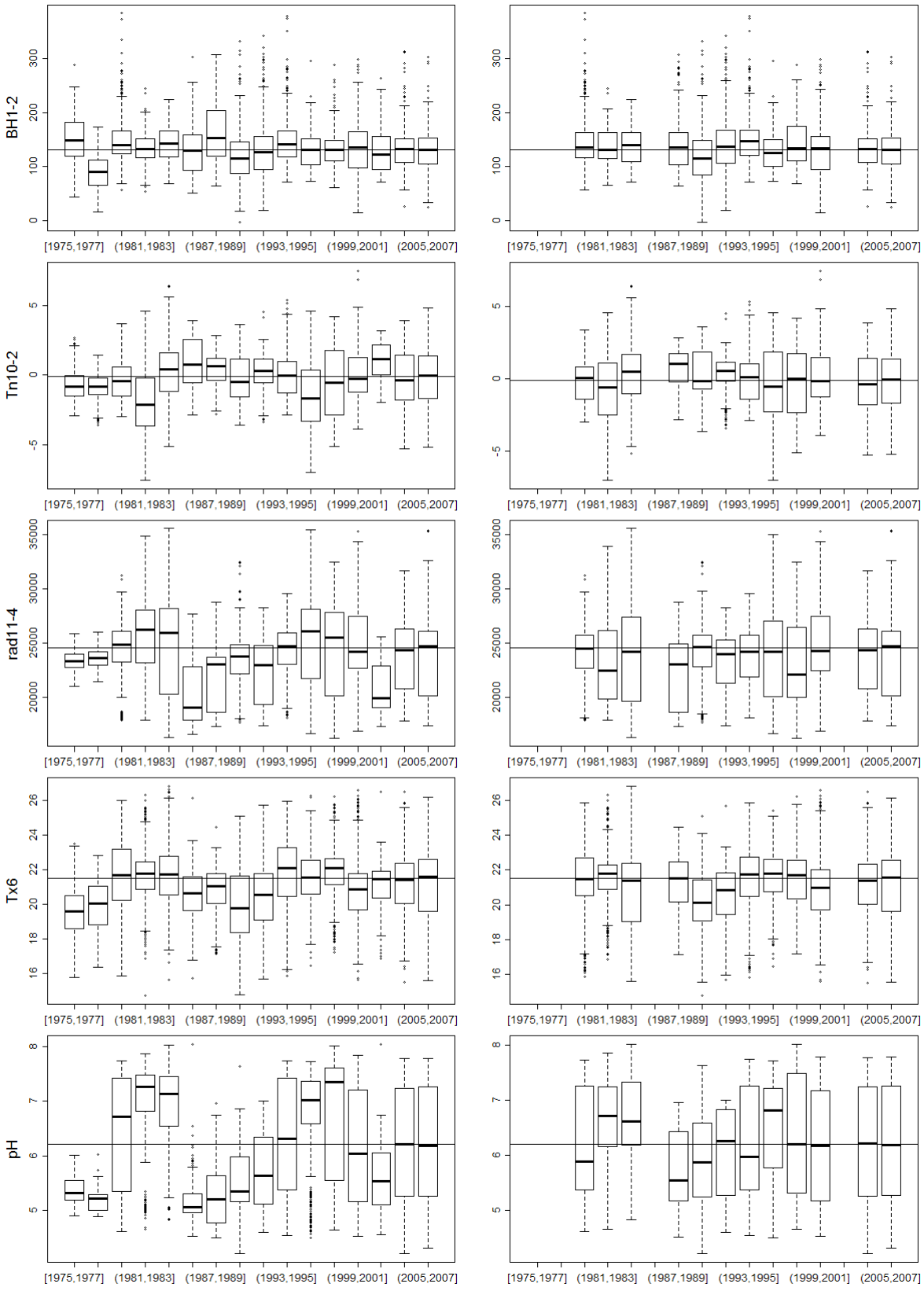
Epicéa


Avant ré-échantillonnage
données initiales
Après ré-échantillonnage
Moyenne sur 500 échantillons bootstrap
RUM
rad11-2
Tn3-4
[1975,1977]
(1981,1983]
(1987,1989]
(1993,1995]
(1999,2001]
(2005,2007]

Pin sylvestre

Avant ré-échantillonnage
données initiales

Après ré-échantillonnage
Moyenne sur 500 échantillons bootstrap



ANNEXE 5 : Article 3 – Are growth changes of tree species in accordance with species relationships to the abiotic environment?

Charru M., Bontemps, J.D.

ABSTRACT

While forest growth changes have been evidenced in many regions of Europe, spatial variation in these changes and the environmental determinism of such variation has been poorly addressed. However, analyzing both tree species growth and their historical changes in different regions and/or on environmental gradients may help uncover the underlying environmental causes of past growth changes. We applied this approach to Norway spruce in three regions in a mountain context (Massif Central, Alps and Jura) of contrasted water, nitrogen and climatic status. Using forest inventory data, we explored the environmental factors influencing stand basal area increment (BAI) in the three regions, based on a PLS regression approach. Mean regional changes in BAI were estimated and compared across regions. Within each region, we further investigated spatial variations in BAI trends, in relation to environmental gradients, using a geographically weighted regression (GWR) approach. Norway spruce productivity was mainly favored by high soil water capacity, warm growing season and summer temperatures, and low C:N ratio. However we found inter-regional differences in the relative importance of these factors. We found an increase in BAI in the three regions over 1980-2005, greater in the Massif Central (+30%) than in the Alps (+25%) and the Jura ranges (+21%). We also showed important intra-regional variation of BAI changes in the Massif Central, both in the sign and the intensity of the trend. Inter-regional differences in BAI changes suggested the release of a thermal constraint found more important in the Massif Central, in agreement with the strong temperature increase over the period. Intra-regional spatial variations in the trend could be related to spatial variation in environmental factors. These were in agreement with a possible release of thermal and/or nutritional constraints, and the possible role of increased mineralization following recent warming. Our results highlighted the context- and scale-dependence of productivity changes. In addition, we found that knowledge on species autecology may help understand past productivity changes based on their variation in space.

INTRODUCTION

Forest growth changes have been reported widely over the last decades (Spiecker et al., 1996; Boisvenue and Running, 2006), both at global (Nemani et al., 2003), national (Elfving and Tegnhammar, 1996; Gschwantner, 2006), or regional scale (Jump et al., 2006; Bontemps et al., 2011). Much effort has then been spent in the identification of the environmental drivers of these changes (increase in atmospheric CO_2 concentration and temperature, nitrogen deposition and interactions between these factors; (Hyvönen et al., 2007)). There is some evidence that growth changes can vary over space for a given species (Kellomaki and Kolstrom, 1994; Vila et al., 2008; Bontemps et al., 2011; Messaoud and Chen, 2011). However the environmental origin of spatial variations in growth trend has been little explored (Messaoud and Chen, 2011; Seydack et al., 2011). They may be the result of different evolution of environmental drivers across space (Eastaugh et al., 2011). They may also be related to differences in the factors limiting growth over space (Lebourgeois et al., 2010), inducing variation in growth-environment relationships and thus differential response to the evolution of the environmental factors(Messaoud and Chen, 2011). For example, historical changes in Aleppo pine NDVI have been shown to vary with site aridity in northern Spain (Vicente-Serrano et al., 2010), and Bontemps et al. (2011) attributed regional differences in height growth patterns of common beech to variations in nitrogen status between north eastern and north western France. While large-scale observational studies may be a good way to investigate variations in growth changes along broad environmental gradients and the key factors underlying such variations (Mäkinen et al., 2002), the study of Nellemann and Thomsen (2001) is the single one to have investigated spatial variations in radial growth trends of Norway spruce and correlated these with nitrogen deposition. They found that in regions with a high level of atmospheric deposition (acidifying and fertilizing compounds), growth was initially enhanced (from 1960 to 1975) by nitrogen fertilization and then was negatively affected by acidification and sulfur deposition (from 1975 to 1995). In contrast, no change in growth was observed in areas with low levels of nitrogen deposition.

Depending on the spatial scale considered, spatial variation in growth changes may be due to different environmental factors. Indeed a recent study provided observational evidence for the theoretical scale dependence of vegetation-environment relationships (ref), with climatic factors acting at large scale and nutritional factors acting at local scale (Siefert et al., 2012). Thus we may expect that local scale spatial variations in productivity changes are mostly due to soil factors, whereas inter-regional scale variations are mostly linked to differences in the climatic conditions. To our knowledge, the scale dependence of forest productivity changes and their environmental determinism has not been studied.

Knowledge on growth-environment relationships for the species considered is fundamental for the interpretation of growth changes and their spatial variation. Indeed species may react to environmental changes only if these are limiting for growth. Furthermore local limitations may explain differential responses to environmental changes in different regions. However few studies simultaneously considered species relationship to the abiotic environment and historical

growth trends in different environmental contexts to explain spatial variations in growth changes (Mäkinen et al., 2002; Messaoud and Chen, 2011).

Such approaches conducted on enlarged sets of environmental factors, and at different spatial scales, would be a way to progress in the environmental interpretation of growth changes. In particular, it would permit to evaluate whether identifying environmental factors that govern spatial variation in species growth can allow understand species growth change over time and in space. Because they consist in a systematic forest monitoring in space and over time, forest inventory data are a promising tool to investigate relationships between species behavior and their environment. Such data have proven useful to explicit the environmental determinism of species site index at regional and national scales (Ung et al., 2001; Seynave et al., 2005; Seynave et al., 2008), and it may be also used to any growth indicator. NFI data have also successfully been used to assess growth changes (Charru et al., 2010).

In this paper we hypothesize that growth-environment relationships vary with the environmental context because of differences in the limiting factors (H1), and that historical growth changes may differ between regions because of different limiting factors (H2). We also hypothesize that spatial variation of growth changes may occur at different spatial scales, with a scale-specific environmental determinism (H3). Finally, we hypothesize that understanding spatial variation in growth trends, together with the knowledge of growth environment relationships may help uncover the environmental determinism of past growth changes (H4).

We focused on Norway spruce, a major species in Europe, as its range extends from the boreal zone to Western Europe. It is mainly found in mountain contexts that have the desirable property to exhibit strong variations in environmental factors over short distances, making them very relevant to study species response to environmental factors. We first analyzed growth-environment relationships of Norway spruce, in 3 mountain ranges, Alps, Jura and Massif Central, based on NFI data. These regions differ in their environmental conditions for factors known to influence Norway spruce growth: soil water content (positive effect; Seynave et al., 2005), summer temperature and water balance (either positive or negative effect depending on elevation; (Desplanque et al., 1998; Andreassen et al., 2006; Lebourgeois et al., 2010)) and soil pH and C:N ratio (negative effect; Seynave et al., 2005). The approach was based on the prediction of a productivity indicator (defined as stand BAI corrected from the effects of stand density and developmental stage) from a set of environmental indicator covering thermal, water and nutritional factors, at the regional level. We then evaluated temporal variations in growth of Norway spruce in each of the three regions from models of stand BAI function of stand density, developmental stage, site fertility, and calendar date (Charru et al., 2010). Regional trends were compared and related to the factors found to influence productivity in each region. Finally we tested for intra-regional spatial variations in the trends based on a spatial regression approach, and analyzed how these related to environmental factors.

MATERIAL

NFI data

We used data from the French NFI collected between 1976 and 2008. The NFI sampling method is based on a temporary plots distributed over a systematic grid of 1 km x 1 km, ensuring that existing environmental gradients are encompassed. Between 1976 and 2004, the NFI sampling method was applied in each 'département' administrative unit (average area of 590,000 ha, hereafter a.u.), and repeated approximately every 12 years (Robert et al., 2010). In 2004, the sampling design was changed in order to cover the whole forested area each year. It is now based on a systematic grid of 10km×10 km, shifted by 2 km each year, thereby ensuring a 2-km coverage every 5 years (1 km coverage in 10 years). The organization of NFI inventory plots is presented in **appendix 1**.

Plot selection

We targeted pure (more thant 70% of stand basal area is Norway spruce) and even-aged stands of Norway spruce in three mountain ranges of contrasted environmental conditions: the French Alps, the Jura and the Massif Central (**Fig 1**). The selection criteria are detailed in **appendix 2**. The number of plots selected for each region is given in **Table 1**. The Massif Central sample is characterized by a high soil water capacity and a high C:N ratio indicating poor nitrogen availability (**Tab 1**). In contrast the Alps and the Jura samples have lower soil water capacity and better C:N ratio (**Tab 1**). These two samples have similar climatic conditions, whereas the Massif Central sample is characterized by higher minimal annual temperatures and lower maximal temperatures, especially in summer (**Tab 1**). June water balance is also the lowest in the Massif Central sample (**Tab 1**).

Calculation of dendrometric variables

5-yr stand BAI were computed from tree inventory data following Charru et al. (2010). Stand developmental stage was evaluated by the stand dominant height (H0), calculated on each NFI plot as the mean of the n-1 thickest trees over each plot of n ares (Matèrn, 1975). Stand density was assessed by the relative density index (RDI, (Reineke, 1933)), calculated using the self-thinning relationship fitted on NFI data for Norway spruce in Charru et al. (2011):

$$RDI = \frac{N}{N_{max}} \text{ where } N_{max} = exp(10.043 - 0.287\,(log D_g)^2) \qquad \text{(Eq. 1)}$$

where N is the number of trees in the plot, and Dg is the plot quadratic mean diameter. **Table 1** gives summary statistics for these dendrometric variables in each region.

Environmental data

We used both environmental data corresponding to average site properties, and historical data corresponding to the environmental conditions prevailing during the 5 years of each BAI increment.

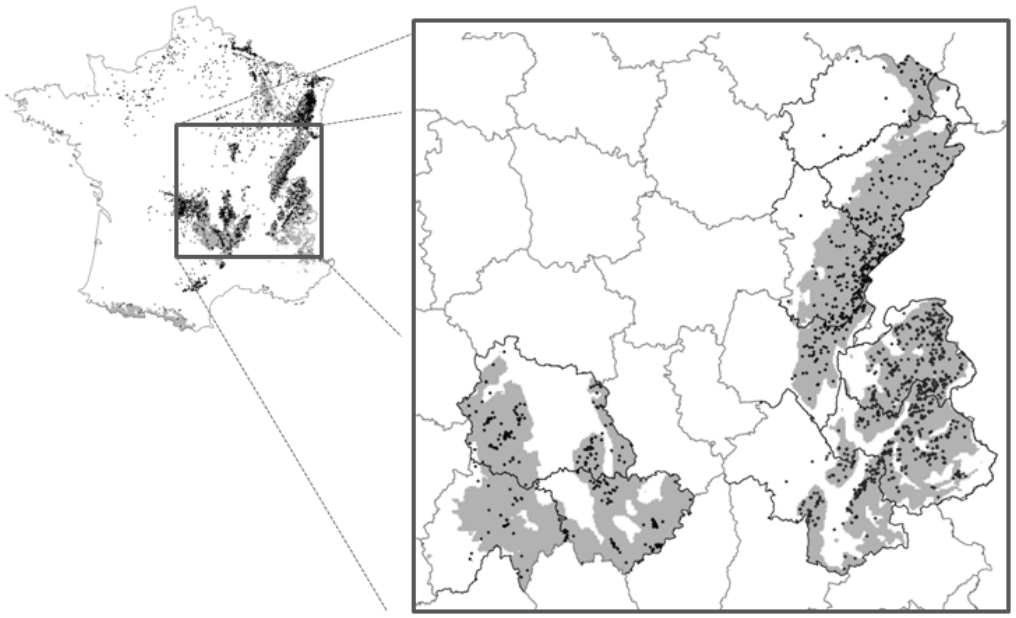


Figure 1: Distribution of Norway spruce selected plots over the three regions. *Grey area corresponds to the distribution area of Norway spruce modeled by Piedallu et al (2009), intersected with the regions of interest.*

	Tn_an (°C)			Tx_an (°C)			Tx6 (°C)			WB6 (mm)			SWC (mm)			C/N		
	Q5	**Mean**	Q95	Q5	**Mean**	Q95	Q5	**Mean**	Q95	Q5	**Mean**	Q95	Q5	**Mean**	Q95	Q5	**Mean**	Q95
Massif Central	0.71	**2.23**	3.82	8.35	**11.2**	13.7	14.5	**17.4**	20	-38	**-15**	15.7	55.6	**95.1**	118	16.1	**18.6**	20.9
Alps	-0.3	**1.76**	4.19	9.8	**11.7**	14.2	16	**18.5**	21.5	-31	**24.7**	69.6	35.5	**62.2**	92.9	14.4	**16.2**	18.6
Jura	-1.2	**1.6**	4.09	10.2	**12.3**	14.5	16.3	**19.1**	22	-15	**32.3**	68.2	15.1	**38.9**	86.3	12.6	**14.2**	17.5

	Nb of plots	BAI (m^2/ha/5yr)			H_0 (m)			RDI		
		Q5	**Mean**	Q95	Q5	**Mean**	Q95	Q5	**Mean**	Q95
Massif Central	291 (90)	2.13	**6.2**	12.1	12.1	**21.6**	32.3	0.33	**0.78**	1.23
Alps	640 (299)	1.22	**3.9**	8.67	16.6	**26**	34.5	0.33	**0.76**	1.32
Jura	394 (196)	1.31	**4.3**	8.45	17.2	**25.8**	34	0.26	**0.69**	1.12

Table 1: Summary statistics for the selected plots for environmental and dendrometric variables. *In the column Number of plots, the number in brackets corresponds to the number of NFI plots provided with NFI environmental data (soil nutrition and water capacity). Q5 and Q95 are the quantiles of variables distributions of level 5% and 95% respectively.*

Site properties. Data for average climate over the period 1961–1990 (Bénichou and Le Breton, 1987) were extracted at a 1 km resolution, including monthly minimal (Tn) and maximal temperatures (Tx), and monthly precipitations (P). We extracted monthly solar radiations (Rad) from a Gis map elaborated by Piedallu and Gégout (2007) at a 1km resolution. Monthly evapo-transpirations (ETP) were computed from temperatures and solar radiations according to Turc formula (Turc, 1961). We then derived monthly water balance (WBa=P-ETP). Soil water capacity (SWC) estimates were extracted from GIS maps at a 500 m resolution calculated from the NFI soil characteristics (soil depth, texture, rocky outcrop, stone content) and using Al Majou et al. (2008) texture coefficients (Piedallu et al., 2011). Monthly soil water budget (SWBu) and soil water deficit (SWD) were then calculated according to Lebourgeois and Piedallu (2005) from monthly water budget and soil water capacity. pH, C:N ratio and S:T ratio for each plot were extracted from GIS maps, obtained by kriging the bio-indicated values of pH, C:N and S:T ratios on NFI plots ((Gégout, 2008) for pH).

Historical environmental data Each NFI plot was related to the closest weather station. Historical climatic data for minimal (Tn_5) and maximal monthly temperature (Tx_5) and monthly precipitation (P_5) corresponding to the period covered by each 5-yr BAI were extracted from climatic series (Météo-France, ref). To avoid distance-related biases in the climatic data, climatic series were corrected from the difference between average climate data (Bénichou and Le Breton, 1987) and historical data average over 1961-1990. No historical solar radiation data was available in this study. Further climatic indices (ETP_5, WBa_5) were thus computed using the aforementioned average monthly solar radiation (Piedallu and Gégout, 2007). When soil data was available we computed SWC on each plot as in Piedallu et al. (2011), and calculated monthly SWBu_5 and SWD_5 according to Lebourgeois and Piedallu (2005).We also used pH, C:N ratio and S:T ratio bio-indicated from the NFI floristic surveys (Gégout et al., 2003) when they were available (Tab 1). Since floristic surveys and soil data are not available for all plots in the 2 first inventory cycles, the number of plots provided with historical data is inferior to the initial number of selected plots (**Tab. 1**).

METHODS

Growth response to the abiotic environment (autecology)

Productivity indicator To study variations in BAI solely attributable to the environment, BAI was first filtered out from stand density and developmental stage. As in Charru et al. (2010), we modeled log-transformed BAI as a function of stand density (RDI) and developmental stage (H_0) by linear regression:

$$log(BAI) = f_1(RDI) + f_2(H_0) + \varepsilon \qquad \text{(Eq. 2)}$$

where ε is an error term assumed to follow a normal distribution. The model was fitted by an ordinary least square criterion for each region, by testing different transformations of the

independent variables. BAI was then filtered out from these estimated effects of competition and developmental stage:

$$log(BAI)_{cor} = log(BAI) - (\hat{f}_1(RDI) + \hat{f}_2(H_0)) = \hat{\varepsilon} \qquad \text{(Eq. 3)}$$

PLS regression approach This productivity indicator was predicted as a function of the historical environmental indicators collected:

$$log(BAI)_{cor} = \sum_i g_i X_i + \varepsilon \qquad \text{(Eq.4)}$$

where the Xi are the historical environmental indicators. We used a partial least squares (PLS) regression approach (Wold, 1975; Geladi and Kowalski, 1986) that aims to identify predictors in a high-dimensional set of partially correlated variables, as can be the case with climatic and nutritional data (Gordo et al., 2008; Carrascal et al., 2009). PLS regression consists in computing orthogonal linear combinations of the initial explanatory variables (X, latent variables or components), of decreasing explicative power on the dependent variable. It is then possible to predict the Y from the initial X variables. The model was fitted with the plsr package (Wehrens and Mevik, 2007) of the R software (R Development Core Team, 2009), using the kernel PLS algorithm on normalized variables. As the predictive power is concentrated in the first few components, we selected the most predictive components based on a leave-one-out cross-validation procedure (Geladi and Kowalski, 1986) (see **Appendix 2** for further details). The identification of the most important environmental indicators in the prediction of productivity was based both on their contribution to the global predictive power, and their significance. The latter was assessed by performing generalized jackknife tests for each predictor over the selected set of components, based on the cross-validation approach (Martens and Martens, 2000) (see **appendix 2** for details on the selection procedure).

Regional growth trends

We estimated temporal changes in BAI of Norway spruce at constant stand density, developmental stage and site fertility in each region. Therefore we extended the initial model (Eq. 2) to site fertility and an effect of calendar date (Charru et al., 2010):

$$log(BAI) = f_1(RDI) + f_2(H_0) + f_3(SF) + f_4(Date) + \varepsilon \qquad \text{(Eq. 5)}$$

where *SF* is permanent site fertility, Date is the median year of each 5-year BAI, and ε is an error term following a normal distribution. Site fertility was controlled by the environmental variables selected in the PLS regression approach. However in order to avoid that the historical change is confused with environmental variables, we replaced historical environmental variables with their corresponding average form (site properties variables, see Material section). The environmental variables were introduced in their order of significance in the PLS regression approach, and only those that were significant in the linear model were retained:

$$f_3(SF) = \sum_k f_{3k}(X_k) \qquad \text{(Eq. 6)}$$

where the X_k are the retained environmental variables. Finally we introduced the date effect that had the following form :

$$f_4(Date) = log(1 + a(Date - Date_{ref})) \quad \text{(Eq. 7)}$$

where *Dateref* is a reference date for trend assessment, taken as 1982, so that $f_4(Dateref) = 0$, and it is a linear effect on BAI. The regional models for trend estimation (Eq. 5) were fitted by non-linear regression based on an ordinary least squares criterion using the nls() function in R software.

Intraregional spatial variations of changes in BAI

In order to estimate intra-regional spatial variations of historical changes in BAI, we fitted the regional models (Eq. 5) in an extended framework using linear geographically weighted regression (GWR; Fotheringham et al., 2002) that allows testing for spatial non-stationarity in the regression parameters, and obtaining local estimates of these parameters, based on an interpolation approach. The mixed GWR approach (Fotheringham et al., 2002) allows to assume some of the parameters global (*i.e.* constant over space) and some other non-stationary. This technique was thus used to test for local variations in the date effect, whereas the other parameters where kept constant over space:

$$log(BAI) = g_1(RDI) + g_2(H_0) + g_3(SF) + g_{4(x,y)}(Date) + \varepsilon_{(x,y)} \quad \text{(Eq. 8)}$$

where (x,y) denote coordinates of the observations, and $\varepsilon_{(x,y)}$ is an error term. As GWR only holds linear relationships, the date effect was specified as:

$$g_{4(x,y)}(Date) = a_{(x,y)}(Date - Date_{ref}) \quad \text{(Eq. 9)}$$

In practice, the model is fitted as many times as there are observations in the data, taking each observation and an appropriate spatial neighborhood as a fitting subset (Fotheringham et al., 2002). This neighborhood is characterized by a bandwidth defining the distance within which observations are taken into account, and a weighting function allowing to weight data according to their distance to the local observation of reference. Bandwidth selection strongly influences model output (Fotheringham et al., 2002; Farber and Páez, 2007). The optimal bandwidth was selected based on a cross-validation procedure. We used an adaptative bandwidth, based on a k-nearest neighbor approach, which is more adequate when the data are not evenly distributed over space (Fotheringham et al., 2002). The bandwidth is thus larger where the observations are locally sparse and smaller where observations are denser. Each data point was weighted using a bi-square function (Fotheringham et al., 2002), defined as:

$$w_{ij} = (1 - (\frac{d_{ij}}{R_{ij}})^2)^2 \text{ if j is one of the k nearest neigbours of i}$$

$$w_{ij} = 0 \text{ otherwise} \quad \text{(Eq. 10)}$$

where R*ij* is the distance between the regression point i and its kth nearest neighbor.

We tested for parameter non-stationarity using Leung et al test (Leung et al., 2000), allowing to assess whether a given parameter significantly varies over space. We computed the t-surface of the date coefficient, corresponding to local parameter estimate divided by the estimate of its standard error (Fotheringham et al., 2002). These t-surfaces can be mapped to highlight parts of the map where significant relationships appear to be occurring. As in Fotheringham et al. (2002), we used the thresholds of 1.96 and 2.58 that correspond to the 95% and the 99% significance levels, respectively.

Environmental causes for local changes in BAI

At the inter-regional scale, differences in regional BAI trends were interpreted based on the growth-environment relationships found in each region. At the intra-regional scale, we related local estimates of BAI changes obtained in the GWR approach to average site properties, using a second PLS regression approach:

$$g_{4_{(x,y)}} = \sum_i p_i X_i(x,y) + \varepsilon \qquad \text{(Eq. 10)}$$

Selection of the predictive components and significant variables was done as described in the "growth response to the abiotic environment" section.

RESULTS

BAI-environment relationships

The models of BAI against dendrometric variables are summarized in **Table 2**. For the three regions, we fitted a logarithmic effect of RDI and H_0, and the adjusted R^2 amounted to 42%, 25.6% and 42.3% in the Massif Central, the Alps and the Jura ranges, respectively.

	Massif Central			Alpes			Jura		
	Coef.	Std. Error	P-value	Coef.	Std. Error	P-value	Coef.	Std. Error	P-value
Intercept (m^2/ha/5yrs)	4.56	0.48	2.43E-15 ***	3.67	0.45	1.16E-14 ***	5.12	0.45	< 2E-16 ***
logRDI	0.74	0.09	2.96E-12 ***	0.68	0.07	< 2E-16 ***	0.89	0.08	< 2E-16 ***
logH_0 (m)	-0.79	0.15	1.54E-06 ***	-0.66	0.14	1.77E-06 ***	-1.04	0.13	5.83E-13 ***
Adj. R^2 (%)	42.2			25.6			42.3		
RSE (m^2/ha/5yrs)	0.39			0.48			0.44		

Table 2 : Summary statistics for the linear regression models of BAI against RDI and H_0 in the three regions (Eq xx).

In the Jura only one PLS component was retained whereas in the Alps and the Massif Central we retained two components (**Tab 3**). The R^2 of the PLS regression cumulated over the components amounted to 32.8%, 26.4% and 24.1% for the Jura, the Alps and the Massif Central ranges, respectively (**Tab 3**). The Q^2 amounted to 30.5%, 21.9% and 4.8%, respectively (**Tab 3**).

The variables selected in each region are reported in **Table 3**. In the Jura, all minimal temperatures were found significant, as well as maximal temperatures of the growing season.

The soil water content also had a significant positive effect. In the Alps, soil water content and all monthly soil water budgets had a significant positive effect. We also found a significant and strong negative effect of the C:N ration (positive effect of nitrogen availability). Minimal temperatures had a significant positive effect in April, June, and in September, as well as June maximal temperatures. In the Massif Central, maximal temperature of June-July had a positive effect, as well as pH and S:T ratio, and July water budget had a negative effect.

Several factors that influence BAI were found general across the three regions, namely temperature (positive effect), soil water content (positive effect in 2 regions), and soil nutritional status (positive effect of nitrogen through C:N ratio in the Alps, and of pH and base saturation in the Massif Central). However the relative importance of these factors varied from one region to another (**Tab 3**). The effect of SWC had the highest contribution and significance in the Alps whereas it was the less important variable in the Jura (**Tab 3**). Interestingly, the effect of SWC was not significant in the Massif Central, where its average level is much higher than in the two other regions (**Tab 1**). On the contrary June temperature was found the most significant, in accordance with their lower average level in this region (**Tab. 1**). Nutritional variables had no significant effect in the Jura where their level is the most favorable, whereas their effect had a high contribution and significance in the Alps and the Massif Central, where their average level is less favorable (**Tab 1**).

Variable	Sign	Contribution	Statistics
	Massif Central		
Tx6-7	↑	1.79	Ncomp = 2
pH, S:T	↑	4.25	Q^2 = 4.8%
			R^2 = 24.1%
	Alps		
WBx, SWC	↑	6.02	
C:N	↓	2.63	Ncomp = 2
Tn6, Tx6	↑	1.53	Q^2 = 21.9%
Tn4	↑	0.77	R^2 = 26.4%
Tn9	↑	0.78	
	Jura		
Tn9-11	↑	3.18	
Tx4-7	↑	4.12	Ncomp = 1
Tn4-8	↑	4.79	Q^2 = 30.5%
Tn12-2	↑	2.35	R^2 = 32.8%
SWC	↑	1.01	

Table 3: Variables selected in the PLS regression approach in each region. *Variables were grouped in seasonal effects when several months of the same variable were significant, and were ranked in their order of significance. The sign of the jackknife coefficient and the contribution are also indicated. We reported the number of selected components (Ncomp), predictive power assessed by cross-validation (Q^2) and R^2 of the regressions.*

Regional changes in BAI

Strong correlations between the selected environmental variables (**Tab 4**) sometimes prevented from introducing all of them in the regional BAI models (**Tab. 5**). In the Alps, we retained the positive effects of SWC and Tn6 (**Tab 5**). The effect of the C:N ratio was not significant. The interaction between Tn6 and SWC was tested but was not significant. In the Jura the different temperatures effects were strongly correlated (**Tab 4**), and we selected Tx4-7 because it was the less correlated with the effect of SWC. Both Tx4-7 and SWC had a positive effect, and their interaction was also significantly positive, suggesting an enhanced effect of temperature where the maximal SWC is high (**Tab 5**). In the Massif Central, Tx6 had a positive effect, whereas SWB7 had a negative effect (**Tab 5**). We also found a significant positive interaction between these two factors, suggesting that the positive effect of temperature is enhanced where the SWB7 are high (**Tab 5**). The effects of pH and S:T ratio were not significant.

In the three regions we observed a significant positive historical effect (**Tab 5**), but its magnitude was much higher in the Massif Central (+27.3% between 1982 and 2005) than in the Jura (+22.7%) and the Alps (+18.7%) (**Fig 4**). The R2 was lower in the Alps (41.8%) than in the Jura (66.6%) and the Massif Central (51%) (**Tab 5**).

Massif Central

	Tx6	**pH**	**S:T**
pH	-0.30		
S:T	-0.11	**0.96**	
SWBu7	-0.43	0.45	0.45

Alps

	Tn9	**SWC**	**C:N**	**Tn4-6**
SWC	0.22			
C:N	-0.28	-0.12		
Tn4-6	**0.98**	0.21	-0.27	
SWBu_an	0.08	**0.90**	-0.22	0.07

Jura

	Tx9	**SWC**	**Tn9-11**	**Tn4-6**	**Tn7-8**	**Tn12-3**
SWC	0.65					
Tn9-11	**0.81**	0.71				
Tn4-6	**0.86**	0.74	**0.98**			
Tn7-8	**0.84**	0.71	**0.99**	**0.99**		
Tn12-3	**0.84**	0.74	**0.99**	**0.99**	**0.99**	
Tx4-7	**0.98**	0.68	**0.84**	**0.89**	**0.87**	**0.87**

Table 4 : Pearson correlations between the environmental variables selected in each region from the PLS regression approach. *High correlations are indicated in bold figures.*

Massif Central	Coef.	Stand. Err.	p-value		Jura	Coef.	Err.	p-value		Alps	Coef.	Stand. Err.	p-value	
(Intercept)	6.93E+00	1.59E+00	1.78E-05	***	(Intercept)	1.13E+00	4.36E-01	0.00988	**	(Intercept)	3.14E+00	2.67E-01	2.00E-16	***
logRDI	6.45E-01	5.75E-02	2.00E-16	***	logRDI	8.05E-01	4.54E-02	2.00E-16	***	logRDI	7.61E-01	4.31E-02	2.00E-16	***
$logH_0$	-1.71E+00	3.58E-01	2.78E-06	***	$logH_0$	-9.34E-01	8.49E-02	2.00E-16	***	$logH_0$	-8.48E-01	8.07E-02	2.00E-16	***
$1/H_0$	-1.42E+01	6.11E+00	0.020876	*	Tx4-7	1.91E-01	1.84E-02	2.00E-16	***	SWC	6.35E-03	1.01E-03	6.14E-10	***
Tx6-7	3.30E-02	3.50E-02	0.347562		SWC	5.40E-02	8.02E-03	6.03E-11	***	Tn6	8.85E-02	1.24E-02	2.30E-12	***
SWBu7	-5.73E-02	1.64E-02	0.000543	***	Tx4-7:SWC	-2.67E-03	4.22E-04	6.79E-10	***	t_{82}	7.47E-03	2.52E-03	0.0032	**
Tx6-7:SWBu7	3.34E-03	8.87E-04	0.000201	***	t_{82}	8.88E-03	1.99E-03	1.04E-05	***					
t_{82}	1.05E-02	1.97E-03	2.08E-07	***										
R^2=0.51					R^2=0.67					R^2=0.42				
RSE=0.39					RSE=0.35					RSE=0.44				

Table 5: Summary statistics for the models with date effects elaborated for Norway spruce in each of the three regions.

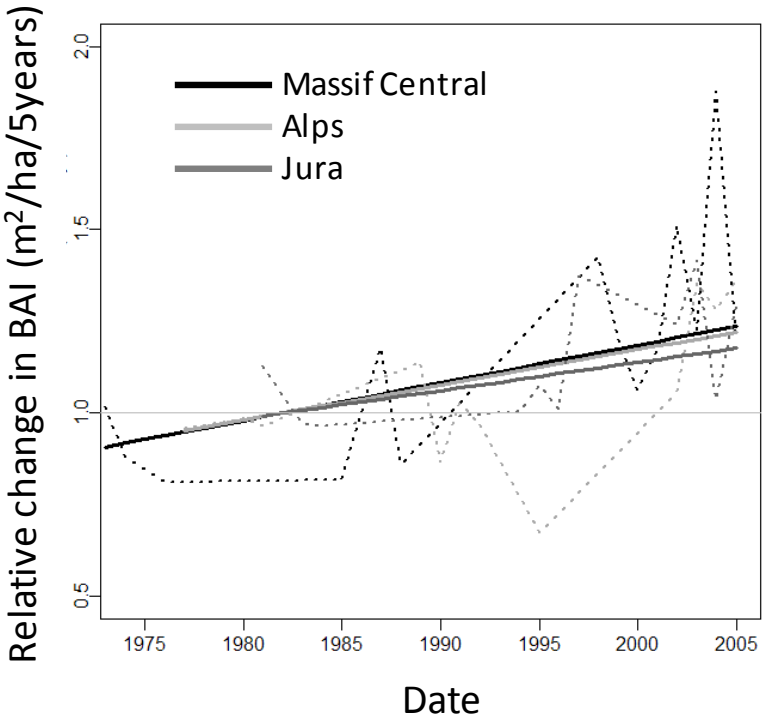


Figure 2: Historical BAI trends fitted for Norway spruce in the three regions (Eq 5, solid lines) and interannual fluctuations of BAI (partial residuals corresponding to the date effect, dotted lines).

Intra-regional variations in BAI changes

The proportions of neighbors selected for the adaptative bandwidth were 8.8%, 93.8% and 1.1% for the Massif Central, the Jura and the Alps, respectively (**Tab 6**). In the Massif Central, the date effect was significantly non-stationary according to Leung et al (2000) test (p-value<10^{-16}, **Tab 6**). The BAI change varied from -34% to +116% between 1982 and 2005, with an average trend of +28% over the area. A NW-SE gradient was identified in this spatial variation (**Fig 5**), with the highest changes in the south-east. The trend was found not significant in the north-west (t<|1.96|; **Fig 5**), where the estimated changes were the lowest, except for an area located on the Monts Dore mountain where the trend was significantly decreasing (t<-1.96; **Fig 5**). The trend was highly significant in the south-east (t>2.58, Fig 5). The PLS regression approach identified rad 48, C:N ratio, SWBu79, S:T ratio and Tn11-2 as the most significant in explaining trend variations (**Tab 7**).

In the Jura and the Alps ranges, the date effect was not significantly non-stationary (p-value= 1 in the Jura, and 0.13 in the Alps) suggesting a homogenous positive trend not strongly depending on location.

	Coefficient	Standard Error	p-value	Min	1stQ	Med	3rdQ	Max	Leung test p-value
Massif Central. Selected bandwith:8.8% nearest neighbors(25plots)									
intercept	8.328			7.862	8.183	8.422	8.549	8.579	$<2.10^{-16}$ ***
logRDI	0.657	0.055	$<2.10^{-16}$ ***						
logH_0	-1.700	0.372	$7.32.10^{-6}$ ***						
1/H_0	-14.787	6.209	0.0179 *						
Tx6-7	-0.028	0.063	0.6575						
SWBu7	-0.029	0.030	0.3418						
Tx6-7:SWBu	0.001	0.002	0.3591						
t_{82}	0.0091			-0.0170	-0.0033	0.0110	0.0224	0.0331	$<2.10^{-16}$ ***
R^2	62.10%								
Jura. Selected bandwith: 93.8% of nearest neighbors (366 plots)									
intercept	0.651			0.645	0.651	0.652	0.652	0.652	0.014 *
logRDI	0.753	0.045	$<2.10^{-16}$ ***						
logH_0	-0.874	0.082	$<2.10^{-16}$ ***						
Tx4-7	0.208	0.064	0.001 **						
SWC	0.043	0.019	0.027 *						
Tx4-7:SWC	-0.002	0.001	0.033 *						
t_{82}	0.0082			0.0081	0.0082	0.0082	0.0082	0.0082	1
R^2	66%								
Alpes.Selected bandwidth: 1.1% of nearest neighbors (7 plots)									
intercept	2.144			1.297	2.007	2.151	2.291	2.822	1.42E-14 ***
logRDI	0.711	0.040	$<2.10^{-16}$ ***						
logH_0	-0.768	0.076	$<2.10^{-16}$ ***						
SWC	0.013	0.003	$3.38.10^{-6}$ ***						
Tn6	0.126	0.029	$2.31.10^{-5}$ ***						
t_{82}	0.0058			-0.0431	-0.0018	0.0066	0.0138	0.0700	0.112
R^2	59.10%								

Table 6: Summary statistics for the GWR models fitted for Norway spruce in each of the three regions.

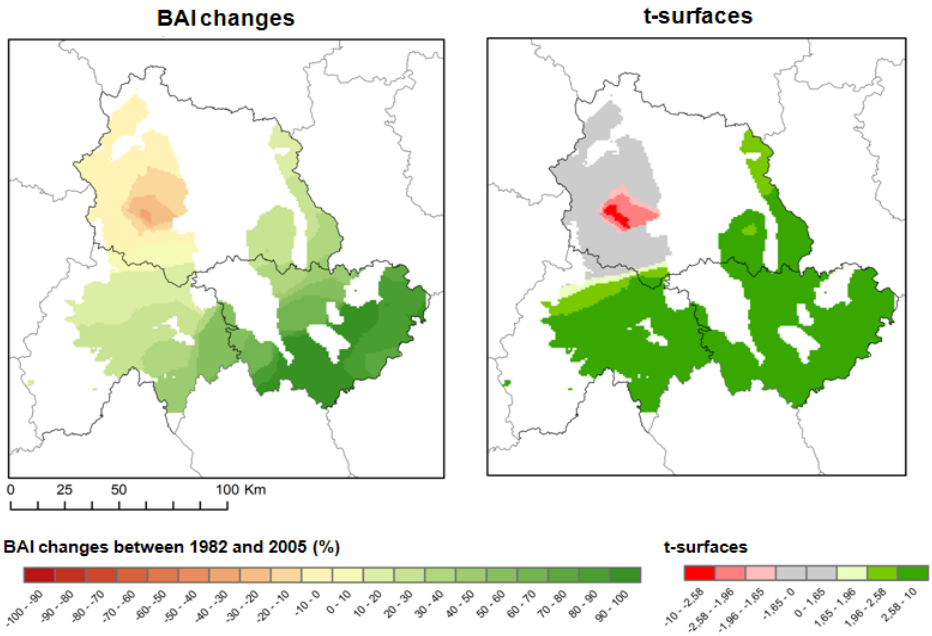


Figure 3: Spatial variations in Norway spruce BAI change between 1982 and 2005 (left) and t-surfaces of the date parameter (right).

Variables	Sign	Contribution	Statistics
rad_an	⇧	23.53	
C/N	⇧	2.84	Ncomp = 1
SBu7-9	⇩	7.63	Q^2 = 80.6%
S/T	⇩	2.31	R^2 = 81.1%
Tn11-2	⇩	3.49	

Table 7: Significant variables explaining intra-regional trend variation in the Massif Central (Eq. 11). *Variables were grouped in seasonal effects when several months of the same variable were significant, and were ranked in their order of significance. The sign of the jackknife coefficient and the contribution are also indicated. We reported the number of selected components (Ncomp), predictive power assessed by cross-validation (Q2) and R2 of the regressions.*

DISCUSSION

The aim of this study was to investigate whether knowledge of the environmental factors influencing tree species productivity may help understand the environmental determinism of their historical productivity changes, based on the spatial variation of both growth environment relationships and historical productivity trends. Using NFI data, we explored the environmental determinism of Norway spruce BAI in three mountain regions (Massif Central, Alps and Jura). The contrasted water, nitrogen and climatic status represented in the three regions allowed to investigate regional environmental limitations. We then estimated mean regional changes in BAI and related regional differences in these estimates to differences in limiting factors. Within each region, we further investigated spatial variations in BAI trends, using a geographically weighted regression approach (GWR). These local variations were related to local variations in the environmental conditions.

Adequacy of the approach used

NFI data was very appropriate for this study: the broad ecological gradients covered allowed us to investigate the growth environment relationships of Norway spruce in three contrasted regions, the periodicity of the inventories allowed assessing historical changes in BAI and to perform inter-regional comparisons of the trends, and the fine resolution of the sampling design also allowed investigating intra-regional variations of the trends. The PLS regression approach was successful in identifying the main driving factors of Norway spruce productivity, and their regional variability. However the decision rule elaborated to select the most influencing variables is not entirely satisfactory. It does not ensure that all the most important variables were selected, nor that all the selected variables are important. However we can be sure that we did not miss the most influencing ones. One may argue that some of the environmental signal may be absorbed in the effects of RDI and H0. However the correlation between these variables and each of the environmental indicator was never above 0.2 (not presented), which discards such an artefact. Regional BAI models had already proven useful to estimate historical BAI trends (Charru et al., 2010), however the use of the most relevant environmental variables selected from a prior autecological analysis in each region is an originality of this approach. The GWR approach can be considered as a further refinement of the latter model where the date effect was tested for non-stationarity. To our knowledge, such maps of productivity trends have never been presented and are a very promising tool to investigate spatial variations in productivity changes. However it was only an exploratory approach aiming at revealing spatial patterns. Indeed, Fotheringham et al. (2002) pointed out that non-stationarity in a parameter is only an indication of lacks in the model, which can arise from misspecification in the explanatory variables, or from a lack of important explanatory variables. We related trend non-stationarity to spatial variation in the environmental factors. However we cannot discard a possible transfer of misspecifications in the effects of the environmental variables to the date effect. In particular, we hypothesized that only the date effect was likely to vary over space (mixed GWR), but potential non-stationarity in the other parameters may also induce bias in the date parameter estimates.

Regional limiting factors of Norway spruce productivity

BAI-environment relationships indicated that growth of Norway spruce is favored by high SWC, elevated temperature, in particular during the growing season, and good nutritional status (**Tab 3**). These findings agree with the literature, as SWC and C:N ratio were shown to have a positive effect on Norway spruce site index (Seynave et al., 2005), and summer temperature is known to have a positive effect on radial growth at high altitudes or latitudes (Desplanque et al., 1998; Andreassen et al., 2006; Lebourgeois et al., 2010). However the relative importance of the main influential factors varied from one region to another. The effect of summer temperature was found the most significant in the Massif Central, where average summer temperature is the lowest (**Tab 1**), whereas it was the least significant in the Alps (**Tab 3**), where its average level is higher (**Tab 1**). In the Jura range, average minimal temperatures had a very important cumulated contribution and significance (**Tab 3**), consistently with their low average level in this region (**Tab 1**). Soil nutrition only had a significant effect in the Alps and the Massif Central ranges. In the Massif Central the positive effects of pH and S/T were in accordance with the low level of pH in this region (**Tab 1**). In the Alps, the negative effect of C/N was the most significant, in accordance with the high average C:N ratio in this area (**Tab 1**), indicating a poor nitrogen mineralization. In all these cases the response was found the most significant in the most limiting conditions. SWC had no significant effect in the Massif Central, consistently with its high average level. However it had the most contributing and significant effect in the Alps (**Tab 3**), although the average SWC is intermediate between the two other regions (**Tab 1**). SWC also had a surprisingly little significant effect in the Jura (**Tab 3**), in spite of its very low average level in this region (**Tab 1**). This finding suggests that in spite of a low SWC in the Jura, the low level of minimal temperatures is more limiting for growth (co-limitation). The response of productivity to the environmental factors identified was thus often consistent with the regional level of these factors, suggesting different environmental limitations of Norway spruce productivity in the three regions considered.

Regional changes in BAI

In the three regions we found an increase in BAI, which is an interesting finding because there is no agreement in the literature on Norway spruce growth changes. Indeed it was found to increase in some places (Hasenauer et al (1999) and Eastaugh et al (2011) in Austria; Kahle et al (2008) in Central Europe; Elfving and Tengnhammar (1996) in Sweden) and to decrease in others (Nelleman and Thomsen (2001) in Norway; Gschwantner et al (2006) in Austria). We found inter-regional differences in trend intensity, which highlights the context-dependence of trend estimation. We hypothesized that differences in limiting factors may explain inter-regional differences in BAI changes (H2), and that the understanding of spatial variations may help uncover the environmental determinism of historical changes in productivity (H4). As Norway spruce productivity was particularly limited by June temperature and nutritional conditions in the Massif Central, we suggest that the stronger increase in this region may be due either to the release of a more limiting thermal constraint or to a larger improvement in nutritional conditions. June temperature has indeed increased by 4.1°C to 4.5°C between 1977

and 2007 in the 3 regions (Météo-France chronologies), which confirms that the higher level of change in the Massif Central is probably due to more limiting thermal conditions and not to a stronger warming.

Lower change in BAI in the Alps and Jura mountain may be related to the stronger limitation by water in these two regions (**Fig 3**), where SWC are less favorable (**Tab 1**). Consequently, the same increase in temperature may not have favored growth as much as in the Massif Central because of water limitation. This is was confirmed by the positive interaction between temperature and SWC in the Jura range (**Tab 5**), suggesting better productivity where both water and temperature were high.

Regional differences in BAI changes were thus consistent with differences in limiting factors and gave insight into the potential environmental causes of historical productivity changes in these regions.

Intr-regional variations of BAI changes

We found significant spatial variation of historical BAI changes in the Massif Central, where both positive and negative trends were observed depending on location (**Fig 5**). This confirms that spatial variation in the trends can occur at different scales, from regional to local (H3), which is a salient result of this study. Spatial variations in the trends could be related to spatial variations in site properties: the trend was higher where summer radiation was elevated, nutrient status poor (high C:N ratio and low S:T ratio), winter temperatures low and summer water budget low (**Tab 7**). At regional scale, summer radiations are more important at high altitudes, and at southern expositions with a moderate slope (Piedallu and Gégout, 2007). In our sample, summer radiation is mainly correlated to elevation ($r=0.55$, $p<10\text{-}16$) and slope ($r=-0.29$, $p<10\text{-}6$). It is also highly correlated to the C:N ratio ($r=0.69$, $p<10\text{-}16$) and Tn12 ($r=-0.65$, $p<10\text{-}16$). Our results thus suggest that BAI increase may have been enhanced where the thermal constraint was important (altitude, cold winter temperature) and where the higher level of summer radiation (moderate slope) increased the positive effect of warming. BAI increase was also higher where the C:N ratio was high, suggesting the release of a nutritional constraint either through a direct positive effect of nitrogen deposition (not tested but see Kahle et al (2008); Eastaugh et al (2011)) or through an indirect effect of warming on organic matter decomposition (Melillo et al., 2011). These results are thus in accordance with the hypothesis of a positive effect of climate warming on Norway spruce productivity suggested from inter-regional comparisons of the trends. In addition, they suggest a modulation of this effect by site conditions, and indicate other potential drivers of change such as an improvement of nutritional conditions. The negative effect of summer water budget on BAI trend is however difficult to interpret because it is not consistent with an effect of warming (expected to be enhanced where water is abundant). Our results are in favor of the scale dependence of the environmental determinism of spatial variations in productivity trends (H3). Indeed, whereas inter-regional variations appeared to be mainly linked to temperature and water availability, intra-regional variations are mainly related to summer radiation and nutritional conditions.

The trend did not significantly depend on location in the Jura and the Alps. In the Jura, this might be due to a homogeneous trend in space (the optimal neighborhood was very large, including 94% of the plots, **Tab 6**) whereas it might be the result of a very high local variability in the Alps (very small neighborhood, 1% of the plots, **Tab 6**) preventing from identifying spatial patterns. Consequently we did not obtain further information on potential historical causes of productivity increase in these two regions.

Environmental factors not tested

The effect of atmospheric CO_2 increase could not be tested in this study. Although the long-term effect of CO_2 fertilization on growth of adult trees are under debate (Korner et al., 2005), it might have interacted with site conditions, in particular with water stress and nitrogen availability (Huang et al., 2007). N deposition may also have played a role in the productivity increase (Kahle et al., 2008; Eastaugh et al., 2011). However we did not have historical data on N deposition. According to Croisé et al. (2005), the level of total N deposition was higher in the Alps and the Jura than in the Massif Central between 1993 and 1998. As we found a significant negative effect of the C:N ratio on Norway spruce productivity in the Alps (**Tab 7**), we may expect a positive effect of increased deposition rate on BAI in this region.

CONCLUSION

Our study revealed regional differences in the productivity-environment relationships of Norway spruce, in accordance with the contrasted environmental conditions found in the Jura, the Alps and the Massif Central ranges. We observed an increasing BAI trend in the three regions, but we found regional differences in trend intensity. At intra-regional scale in the Massif Central, we also found a strong spatial variation both in the sign and intensity of the trends. Our results thus highlight the context- and scale-dependence of productivity changes. Inter-regional differences in trend intensity could be related to regional limitations in the temperature, water and nutritional conditions, and suggested that historical productivity changes in Norway spruce productivity may be due to climate warming and to an improvement in nutritional conditions. Intra-regional spatial variations of the trend in the Massif Central could be related to environmental factors that had not been identified in the autecological approach, but that were in agreement with a positive historical effect of climate warming and/or nutritional improvement. Thus we showed that knowledge on species productivity-environment relationships and their spatial variations can help understanding past growth changes. We believe that such approaches should be generalized for a wide range of species and contexts to better understand historical productivity changes and their spatial variations, in order to better anticipate future evolution of forest productivity.

REFERENCES

Al Majou, H., Bruand, A., Duval, O., Le Bas, C., Vautier, A., 2008. Prediction of soil water retention properties after stratification by combining texture, bulk density and the type of horizon. Soil Use and Management 24, 383-391.

Andreassen, K., Solberg, S., Tveito, O.E., Lystad, S.L., 2006. Regional differences in climatic responses of Norway spruce (Picea abies L. Karst) growth in Norway. Forest Ecology and Management 222, 211-221.

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

Boisvenue, C., Running, S.W., 2006. Impacts of climate change on natural forest productivity - evidence since the middle of the 20th century. Global Change Biology 12, 862-882.

Bontemps, J.D., Hervé, J.C., Duplat, P., Dhôte, J.F., 2011. 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. in press.

Carrascal, L.M., Galvan, I., Gordo, O., 2009. Partial least squares regression as an alternative to current regression methods used in ecology. Oikos 118, 681-690.

Charru, M., Seynave, I., Morneau, F., 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, 864-874.

Charru, M., Seynave, I., Morneau, F., Rivoire, M., Bontemps, J.-D., 2011. Significant differences and curvilinearity in the self-thinning relationships of 11 temperate tree species assessed from forest inventory data. Annals of Forest Science, 1-11.

Croise, L., Ulrich, E., Duplat, P., Jaquet, O., 2005. Two independent methods for mapping bulk deposition in France. Atmos. Environ. 39, 3923-3941.

Desplanque, C., Rolland, C., Michalet, R., 1998. Comparative dendroecology of the silver fir (Abies alba) and the Norway spruce (Picea abies) in an Alpine valley of France. Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For. 28, 737-748.

Eastaugh, C.S., Potzelsberger, E., Hasenauer, H., 2011. Assessing the impacts of climate change and nitrogen deposition on Norway spruce (Picea abies L. Karst) growth in Austria with BIOME-BGC. Tree Physiology 31, 262-274.

Elfving, B., Tegnhammar, L., 1996. Trends of tree growth in Swedish forests 1953-1992: an analysis based on sample trees from the National Forest Inventory. Scand. J. For. Res. 11, 26-37.

Farber, S., Páez, A., 2007. A systematic investigation of cross-validation in GWR model estimation: empirical analysis and Monte Carlo simulations. Journal of Geographical Systems 9, 371-396.

Fotheringham, S.A., Brunsdon, C., Charlton, M., 2002. Geographically weighted regression : the analysis of spatially varying relationships.

Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Houllier, F., Pierrat, J.-C., 2003. Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. Journal of vegetation science 14, 55-62.

Gégout, J.C., 2008. Validation de bioindicateurs floristiques pour la surveillance de l'état nutritionnel des sols forestiers français à partir des données de l'Inventaire Forestier National. In. Agroparistech-ENGREF

Inventaire Forestier National, Nancy, p. 47.

Geladi, P., Kowalski, B.R., 1986. Partial Least-Squares Regression - A tutorial. Analytica Chimica Acta 185, 1-17.

Gordo, O., Jose Sanz, J., Lobo, J.M., 2008. Geographic variation in onset of singing among populations of two migratory birds. Acta Oecol.-Int. J. Ecol. 34, 50-64.

Gschwantner, T., 2006. Growth changes according to the data of the Austrian National Forest Inventory and their climatic causes - reprint of the approved Ph.D. Thesis of April 2004. BFW Berichte.

Hasenauer, H., Nemani, R.R., Schadauer, K., Running, S.W., 1999. Forest growth response to changing climate between 1961 and 1990 in Austria. Forest ecology and management 122, 209-219.

Huang, J.G., Bergeron, Y., Denneler, B., Berninger, F., Tardif, J., 2007. Response of forest trees to increased atmospheric CO2. Crit. Rev. Plant Sci. 26, 265-283.

Hyvönen, R., Ågren, G.I., Linder, S., Persson, T., Cotrufo, M.F., Ekblad, A., Freeman, M., Grelle, A., Janssens, I.A., Jarvis, P.G., Kellomäki, S., Lindroth, A., Loustau, D., Lundmark, T., Norby, R.J., Oren, R., Pilegaard, K., Ryan, M.G., Sigurdsson, B.D., Strömgren, M., Oijen, M.v., Wallin, G., 2007. The likely impact of elevated [CO₂], nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. New Phytologist 173, 463-480.

Jump, A.S., Hunt, J.M., Penuelas, J., 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of Fagus sylvatica. Global Change Biology 12, 2163-2174.

Kahle, H.P., Karjalainen, T., Schuck, A., Agren, G.I., Kellomaki, S., Mellert, K., Prietzel, J., Rehfuess, K.-E., Spiecker, H. (Eds.), 2008. Causes and consequences of forest growth trends in Europe. EFI, Joensuu (Finland).

Kellomaki, S., Kolstrom, M., 1994. The influence of climate change on the productivity of Scots pine, Norway spruce pendula birch and pubescent birch in Southern and Northern Finland. Forest Ecology and Management 65, 201-217.

Korner, C., Asshoff, R., Bignucolo, O., Hattenschwiler, S., Keel, S.G., Pelaez-Riedl, S., Pepin, S., Siegwolf, R.T.W., Zotz, G., 2005. Carbon flux and growth in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO2. Science 309, 1360-1362.

Lebourgeois, F., 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 LVII, 331-355.

Lebourgeois, F., Rathgeber, C.B.K., 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, 364-376.

Leung, Y., Mei, C.L., Zhang, W.X., 2000. Statistical tests for spatial nonstationarity based on the geographically weighted regression model. Environ. Plan. A 32, 9-32.

Mäkinen, H., Nöjd, P., Kahle, H.-P., Neumann, U., Tveite, B., Mielikäinen, K., Röhle, H., 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, 243-259.

Martens, H., Martens, M., 2000. Modified Jack-knife estimation of parameter uncertainty in bilinear modelling by partial least squares regression (PLSR). Food Quality and Preference 11, 5-16.

Matèrn, B., 1975. On estimating the dominant height. In, Stockholm : Royal College of Forestry, Dept. of Forest Biometry, p. 4pp.

Melillo, J.M., Butler, S., Johnson, J., Mohan, J., Steudler, P., Lux, H., Burrows, E., Bowles, F., Smith, R., Scott, L., Vario, C., Hill, T., Burton, A., Zhou, Y.M., Tang, J., 2011. Soil warming, carbon-nitrogen interactions, and forest carbon budgets. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 108, 9508-9512.

Messaoud, Y., Chen, H.Y.H., 2011. The Influence of Recent Climate Change on Tree Height Growth Differs with Species and Spatial Environment. PLoS One 6.

Nellemann, C., Thomsen, M.G., 2001. Long-term changes in forest growth: Potential effects of nitrogen deposition and acidification. Water Air Soil Pollut. 128, 197-205.

Nemani, R.R., Keeling, C.D., Hashimoto, H., Jolly, W.M., Piper, S.C., Tucker, C.J., Myneni, R.B., Running, S.W., 2003. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. Science 300, 1560-1563.

Piedallu, C., Gégout, J.C., 2007. Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling. Annals of Forest Science 64, 899-909.

Piedallu, C., Gegout, J.C., Bruand, A., Seynave, I., 2011. Mapping soil water holding capacity over large areas to predict potential production of forest stands. Geoderma 160, 355-366.

R Development Core Team, 2009. R: A language and environment for statistical computing. In. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria.

Reineke, L.H., 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. Journal of Agricultural Research 46, 627-638.

Robert, N., Vidal, C., Colin, A., Herve, J.C., Hamza, N., Cluzeau, C., 2010. France. In: Tomppo, E., Gschwantner, T., Lawrence, M., McRoberts, R.E. (Eds.), National Forest Inventories - Pathways for common reporting. Springer, Heidelberg Dordrecht London New York, pp. 207-221.

Seydack, A.H.W., Durrheim, G., Louw, J.H., 2011. Spatiotemporally interactive growth dynamics in selected South African forests: Edaphoclimatic environment, crowding and climate effects. Forest Ecology and Management 261, 1152-1169.

Seynave, I., Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Dhôte, J.-F., 2008. Is the spatial distribution of European beech (Fagus sylvatica L.) limited by its potential height growth? Journal of Biogeography 35, 1851-1862.

Seynave, I., Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Dhôte, J.-F., Drapier, J., Bruno, E., Dumé, G., 2005. Picea abies site index prediction by environmental

factors and understorey vegetation: a two-scale approach based on survey databases. Canadian Journal of Forest Research 35, 1669-1678.

Siefert, A., Ravenscroft, C., Althoff, D., Alvarez-Yépiz, J.C., Carter, B.E., Glennon, K.L., Heberling, J.M., Jo, I.S., Pontes, A., Sauer, A., Willis, A., Fridley, J.D., 2012. Scale dependence of vegetation–environment relationships: a meta-analysis of multivariate data. Journal of vegetation science, n/a-n/a.

Spiecker, H., Mielikäinen, K., Köhl, M., Skovsgaard, J.P. (Eds.), 1996. Growth trends in European forests. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg

Turc, L., 1961. Estimation of irrigation water requirements, potential evapotranspiration: a simple climatic formula evolved up to date. Annals of Agronomy 12, 13-49.

Ung, C.H., Bernier, P.Y., Raulier, F., Fournier, R.A., Lambert, M.C., Regniere, J., 2001. Biophysical site indices for shade tolerant and intolerant boreal species. Forest Science 47, 83-95.

Vicente-Serrano, S.M., Lasanta, T., Gracia, C., 2010. Aridification determines changes in forest growth in Pinus halepensis forests under semiarid Mediterranean climate conditions. Agricultural and Forest Meteorology 150, 614-628.

Vila, B., Vennetier, M., Ripert, C., Chandioux, O., Liang, E., Guibal, F., Torre, F., 2008. Has global change induced divergent trends in radial growth of Pinus sylvestris and Pinus halepensis at their bioclimatic limit? The example of the Sainte-Baume forest (south-east France). Annals of Forest Science 65.

Wehrens, R., Mevik, B.H., 2007. The PLS package. In.

Wold, H., 1975. Path models with latent variables: The NIPALS approach. In: Blalock, H.M., Aganbegian, A., Borodkin, F.M., Boudon, R., Capecchi, V. (Eds.), Quantitative sociology: International

perspectives on mathematical and statistical modeling, New York, pp. 307-357.

SUPPLEMENTARY MATERIALS

Appendix 1: NFI sampling plots are organized into four circular concentric subplots of 25 m-, 15 m-, 9 m- and 6 m-radius. Data collected include environmental data such as topography (25-m radius subplot), soil characteristics (pit at plot center) and floristic survey (15 m-radius subplot), stand characteristics (25-m radius subplot), and tree characteristics inventoried exhaustively over a countable threshold at a diameter at breast height (dbh) of 7.5 cm (6 m-, 9 m- and 15 m-radius, for the small, medium, and large trees, respectively). Variables measured on each countable tree include dbh, bark thickness at breast height, total tree height and 5-year radial increment under bark (ri5) at breast height. Damaged or cut trees are inventoried when the time elapsed since the event is assumed to not exceed five years.

Appendix 2: We selected even-aged plots where Norway spruce represented over 70% of the stand basal area, with a minimum total cover of 50% of plot area. Furthermore we targeted plots that were historically forested and where no change in species was carried out within the last 40 years. Because of the NFI countable threshold on dbh, tree inventory cannot be exhaustive in a fraction of young stand plots. To avoid plots where total stand BAI may be underestimated, we discarded plots of a quadratic mean diameter (Dg) below 10 cm. We also excluded plots of a density of regeneration (trees not inventoried) above 500 trees/ha.

Appendix 3: The selection of the most predictive components was based on a leave-one-out cross-validation procedure (Geladi and Kowalski, 1986). The predictive power (hereafter Q2, (Tenenhaus, 1998)) was therefore computed for an increasing number of components, and we selected the number of components allowing reaching 80% of the maximum predictive power.

The identification of important predictors in the prediction of Y is often based on their contribution to the global predictive power. However a variable can have a high contribution "by chance". In order to detect predictors which effect was stable in the prediction we performed generalized jackknife tests for each predictor over the selected set of components, based on the cross-validation approach (Martens and Martens, 2000). Due to lack of knowledge on the distribution of the variance estimates (Mevik and Wehrens, 2007), p-values resulting from these tests cannot be used as absolute values. The predictors were thus ranked according to their p-values, and their cumulative predictive power was calculated based on their global contributions to Y. We calculated the predictive power reached by the variables whose p-value was under the heuristic threshold of 5%, and selected the variables allowing reaching 50% of this predictive power as the most influent.