



HAL
open science

Effet du statut social des arbres sur la réponse du Hêtre et du Sapin au climat et à ses aléas, en peuplements mélangés dans le contexte du massif Vosgien

Paul Eberle

► **To cite this version:**

Paul Eberle. Effet du statut social des arbres sur la réponse du Hêtre et du Sapin au climat et à ses aléas, en peuplements mélangés dans le contexte du massif Vosgien. Sciences de l'environnement. 2012. hal-01870935

HAL Id: hal-01870935

<https://hal.univ-lorraine.fr/hal-01870935>

Submitted on 10 Sep 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-memoires-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

Paul EBERLE

M2 FAGE (FGE)

Université de Lorraine

2011-2012

Effet du statut social des arbres sur la réponse du Hêtre et du Sapin au climat et à ses aléas, en peuplements mélangés dans le contexte du massif Vosgien

Soutenance de stage de Master 2, le 03/09/2012



Maître de stage : François LEBOURGEOIS

Structure d'accueil : UMR LERFoB (Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois, AgroParisTech/INRA)



Sommaire

I.	<u>Introduction</u>	1
1.	Présentation de l'organisme d'accueil.....	1
2.	Synthèse bibliographique.....	2
3.	Objectifs.....	6
II.	<u>Matériel et méthode</u>	7
1.	Echantillonnage.....	7
2.	Données de largeurs de cernes.....	7
3.	Données climatiques.....	11
4.	Analyse de la réponse au climat.....	11
III.	<u>Résultats</u>	13
1.	Caractéristiques des cernes.....	13
2.	Stabilité du statut social.....	13
3.	Années caractéristiques.....	14
4.	Sensibilité au climat moyen.....	16
	4.1 Réponse globale.....	16
	4.2 Interactions climat/compétition.....	16
	4.3 Interactions climat et taux de mélange.....	19
IV.	<u>Discussion</u>	21
V.	<u>Conclusion</u>	24

Rermerciements :

Je tiens tout d'abord à remercier mon maître de stage François LEBOURGEOIS pour m'avoir donnée l'opportunité de réaliser ce projet, pour les compétences qu'il m'a transmises, pour la liberté d'initiative qu'il m'a laissée, pour son humour et pour ses conseils. Je tiens également à remercier Ingrid SEYNAVE pour avoir fourni les données de sa thèse, pour ses explications et pour ses relectures qui ont permis d'améliorer sensiblement la qualité de ce mémoire.

Je remercie aussi toute l'équipe du LERFoB qui m'a accueilli chaleureusement et dont les membres ont su me conseiller et m'enrichir au fil des discussions. Merci particulièrement à Vincent PEREZ, Sébastien DAVILLER, Fabien SPICHER, Bernard JABIOL, Bruno FERRY, Sophie BARTRELEMY, Pierre MERIAN (pour l'aide au lancement), et Marie CHARRU pour leur bonne humeur communicative durant ces 6 mois.

Enfin, je remercie Simon RIZZETTO, Emilien KUHN et Raphaël TROUVE et Gabriela RIOFRIO-DILLON pour m'avoir permis de passer d'agréables repas / ping-pong / discussions / soirées et pour leur aide statistique, ainsi que les amis du MP3F pour leur présence appréciée.

I. Introduction

1. Présentation de l'organisme d'accueil

AgroParisTech est un organisme né de la fusion entre l'ENGREF (Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts), l'INA P-G (Institut National Agronomique Paris-Grignon) et l'ENSIA (Ecole Nationale Supérieure des Industries Agricoles et Alimentaires). Ce regroupement permet de coordonner les enseignements dans les domaines du vivant et de l'agro-alimentaire. L'antenne AgroParisTech-ENGREF de Nancy (ex-ENGREF) est plus particulièrement axée sur l'étude des ressources forestières et leur gestion. Elle constitue une école de formation d'ingénieurs forestiers et de doctorants en recherche forestière. Au sein de cette structure se trouve le LERFOB (Laboratoire d'Etude des Ressources FORêt-Bois), sous la direction de Meriem FOURNIER. Ses axes de recherche sont variés, mais tendent tous à caractériser l'impact des évolutions climatiques et sylvicoles sur :

- l'organisation des ressources forestières (facteurs du milieu, structure des peuplements)
- La productivité et la qualité de ces ressources
- Leur vulnérabilité et leur résilience

Les effectifs de cette UMR AgroParisTech-INRA sont répartis entre l'INRA de Champenoux et AgroParisTech à Nancy. Elle comporte plusieurs équipes de recherche avec des thèmes variés, dont l'équipe d'Ecologie Forestière (EF) qui se préoccupe de l'étude de la distribution spatiale des facteurs écologiques et des espèces, ainsi que des changements de croissance actuels et attendus en lien avec les modifications environnementales. Outre les publications scientifiques, les différents acteurs de l'équipe travaillent à l'écriture d'ouvrages de formation et d'aide à la prise de décision pour les gestionnaires forestiers. Au sein des nombreuses disciplines mises au service du laboratoire (Pédologie, dendrologie, dendroécologie, bioclimatologie, autécologie des espèces, phytoécologie, gestion des espaces naturels,...), François LEBOURGEOIS (Maître de conférences) utilise principalement l'approche dendroécologique pour caractériser la réponse des arbres au climat et à ses aléas (croissance radiale).

Ce mémoire rend compte d'un stage d'une durée de 6 mois (du 1^{er} février au 31 juillet 2012) au sein de ce laboratoire, avec comme maîtres de stage François LEBOURGEOIS et Ingrid SEYNAVE. Ce travail porte sur ***l'effet du statut social des arbres sur la réponse du***

Hêtre et du Sapin au climat et à ses aléas, en peuplements mélangés dans le contexte du massif Vosgien.

2. Synthèse bibliographique

La dendroécologie est un domaine d'application de la dendrochronologie qui étudie les relations entre la croissance radiale des arbres et leurs habitats (Contreras, Affleck et al. 2011). Cette discipline largement éprouvée depuis des décennies a permis, entre autres, de mieux comprendre le déterminisme climatique de la croissance des arbres et ceci dans des contextes écologiques variés et sur des espèces aussi bien feuillues que résineuses. (Lebourgeois et Merian 2011). Dans le cadre de la problématique des effets des changements globaux sur la dynamique des écosystèmes forestiers, cette approche s'est révélée intéressante pour mettre en évidence des ajustements de réponse des arbres à ces modifications (D'Arrigo, Wilson et al. 2008). Il est incontestable que le climat a changé et qu'il continuera à évoluer au cours des prochaines décennies entraînant très certainement des modifications importantes des paysages forestiers et naturels.

Face à cela, le gestionnaire a différents moyens d'action. Ces derniers concernent : le choix des contextes écologiques à « privilégier » pour assurer la pérennité de la ressource en termes de production (stations forestières), le choix des espèces (stratégies éco-physiologiques) et la modification de la gestion de façon à minimiser les effets des changements (notamment la compétition pour l'eau)(Vitousek, Mooney et al. 1997; Weart 2010). A l'heure actuelle, les principaux axes de recherche concernent la meilleure connaissance de l'autécologie des essences forestières, principalement vis-à-vis du facteur hydrique dont on suppose une augmentation très forte du rôle dans les prochaines années (Giorgi, Bi et al. 2004) et l'adaptation de la gestion pour atténuer les contraintes hydriques.

Concernant la gestion, les forestiers ont trois principaux leviers d'action : le choix de la **composition spécifique** (pure ou mélangée), le choix de **la structure du peuplement** (régulière ou irrégulière) et enfin **la densité** (contrôlée par l'intensité d'éclaircies). La gestion appliquée par le forestier se décline en une série d'opérations qui modulent la compétition. La futaie irrégulière mélangée (inéquienne, âges différents, et mélange d'espèces) est particulièrement répandue en contexte montagnard, où elle constitue un moyen de protection contre les risques naturels (avalanches, chutes de rochers, glissements de terrain) (Renaud, Rupe et al. 1994). Le comportement des espèces en peuplements mélangés dépend beaucoup des associations mais les études sur le sujet sont rares (Schutz 1997).

Dans la gestion forestière, **le statut social** d'un arbre est une donnée essentielle car il reflète le niveau de compétition subi par un individu. Les individus se répartissent dans plusieurs strates : Dominant (Do), Codominant (Co) ou Dominé (Dé) (Kraft 1884). Les arbres

dominants sont les arbres les plus gros en diamètre et les plus hauts du peuplement. Ces caractéristiques morphologiques leur confèrent un accès préférentiel à la lumière : leur houppier domine celui des autres. Les arbres codominants ont accès à la canopée, mais leur houppier est plus étriqué, et ils sont légèrement moins hauts. Ils semblent avoir perdu l'avantage par rapport à leur voisinage. Les arbres dominés, eux, ont un accès direct à la lumière réduit ou nul. Ils sont moins hauts que leurs voisins mais leur houppier reste globalement dans le même étage, et ils profitent principalement de la lumière qui filtre à travers le couvert constitué par les houppiers des dominants et codominants. Selon le statut, l'efficacité de captage des ressources par un arbre sera évidemment très différente (Dhote 1991). On peut donc s'attendre notamment à une réponse différentes aux contraintes climatiques (Linares, Julio Camarero et al. 2009; Linares, Julio Camarero et al. 2010; Merian et Lebourgeois 2011). Ainsi, selon Mäkinen et Vanninen (1999)(Makinen et Vanninen 1999), la réponse des arbres dominés aux facteurs climatiques au sein d'un peuplement apparaît beaucoup plus faible mais plus variable entre individus que pour les arbres de statuts supérieurs (amplification des effets des conditions micro-stationnelles). En peuplements mélangés de feuillus en contexte tempéré, Aasamaa et al. (2004), (Aasamaa, Sober et al. 2004), montrent que les dominés ont des taux de photosynthèse plus faible et une efficacité d'utilisation de l'eau (Water Use Efficiency, WUE) supérieure à celle des arbres dominants. Les auteurs expliquent cette observation par l'acclimatation des individus aux quantités d'énergie reçue, et finalement à l'adoption de la stratégie la plus adaptée.

En dendroécologie, la grande majorité des études se focalise sur l'échantillonnage des arbres dominants sensés intégrer mieux le signal climatique (Merian et Lebourgeois 2011; Rathgeber, Rossi et al. 2011). Cette seule prise en compte de la strate dominante ne correspond cependant pas aux problématiques rencontrées par le gestionnaire, qui gère un peuplement dans son ensemble et qui peut difficilement tirer de ces études sur les seuls dominants des enseignements concrets applicables à son échelle de travail. De plus, les rares études portant sur l'effet du statut social sur la sensibilité au climat se contredisent : certains auteurs recommandent suite à leur étude de continuer à n'échantillonner que les arbres dominants, le signal climatique y étant plus marqué (Makinen et Vanninen 1999; Meyer et Braker 2001; Zang, Pretzsch et al. 2011) ; d'autres préconisent une stratification dans les échantillons, permettant d'étudier des arbres des différents statuts sociaux (Martin-Benito, Cherubini et al. 2008; Linares, Julio Camarero et al. 2009; Klopčič et Boncina 2010; Linares, Julio Camarero et al. 2010; Perez-de-Lis, Garcia-Gonzalez et al. 2011; Rathgeber, Rossi et al. 2011).

La prise en compte du statut social pose cependant plusieurs problèmes. Dans un premier temps, l'estimation de cette variable est très souvent faite visuellement sur le terrain lors des relevés. L'expérimentateur introduit donc une part de subjectivité dans l'attribution d'un statut social par « classes », appliquées à un continuum biologique. Le statut social peut en outre être difficile à évaluer dans les peuplements jeunes ou en régénération. Il peut correspondre d'une placette à l'autre à des arbres de tailles et d'âges

qui ne sont pas toujours comparables. La question centrale à propos de cet indicateur de compétition concerne sa stabilité dans le temps. Les études dendroécologiques sont rétrospectives et il est donc essentiel que les hiérarchies établies au moment de l'échantillonnage soient les mêmes que durant la période d'investigation de l'étude. Selon Cherubini (Cherubini, Dobbertin et al. 1998), il faut donc vérifier si le statut social des arbres échantillonnés n'a pas changé au cours de cette période, en établissant un classement de diamètres à plusieurs dates, choisies en fonction des événements historiques et sylvicoles connus. Ce classement s'effectue simplement par cumul des largeurs de cernes antérieurs à la date choisie. Les plus gros diamètres sont considérés comme les arbres dominants. L'incertitude concernant la stabilité temporelle de ce critère de stratification explique pourquoi une partie des auteurs a préféré stratifier les échantillons par classes de tailles (De Luis, Novak et al. 2009; Merian et Lebourgeois 2011; Zang, Pretzsch et al. 2011), par classes d'âge (Carrer et Urbinati 2004), ou par classes de densité/intensité de compétition (Bachacou et Decourt 1976; Ottorini 1978; Badeau, Dupouey et al. 1995; Novak, Slodicak et al. 2010).

Une autre difficulté concerne les comportements propres à chaque espèce vis-à-vis de la tolérance à l'ombrage. En effet, pour pouvoir étudier sur le long terme et rétrospectivement la réponse des arbres aux facteurs du milieu selon le statut social, il est indispensable que les espèces étudiées supportent la compétition et l'ombrage. Parmi les espèces forestières, Le Hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) et le Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) sont connues pour être des espèces dryades et supportant la compétition (en opposition aux espèces héliophiles et/ou « asociales » comme le Frêne, le Merisier)(Siegert et Levia 2011). Ces deux espèces ont également l'avantage de pousser en mélange et dans des conditions écologiques comparables en contexte montagnard (IFN 2010). Concernant leurs réponses aux facteurs climatiques, un grand nombre de travaux entrepris depuis les années 1980 ont permis de mieux cerner la réponse de ces deux espèces majeures en France et en Europe. Concernant le Hêtre, un nombre important de facteurs d'influence ont été identifiés (Dittmar, Zech et al. 2003). Cette espèce est particulièrement réactive au climat. Ainsi, le bilan hydrique d'été, plus précisément de juin, est fortement déterminant des variations interannuelles (Lebourgeois et Merian 2011). De fortes températures et/ou de faibles précipitations durant ces périodes (juillet/août de l'année précédente ; juin/juillet/août de l'année courante) sont corrélées avec des ralentissements de croissance, et donc la mise en place de cernes plus fins (Lebourgeois, Breda et al. 2005; Cailleret et Davi 2011; Petras et Mecko 2011). De fortes précipitations durant le mois de Septembre de l'année précédant la mise en place du cerne influencent positivement la croissance radiale (Piutti et Cescatti 1997). Sa sensibilité aux événements climatiques extrêmes dépend grandement du niveau de « xéricité » stationnelle. Plus celle-ci est élevée, plus le Hêtre sera sensible au climat. La réponse du Sapin au climat est également assez bien documentée. Par rapport au Hêtre, c'est une essence plus thermophile avec une forte sensibilité aux températures hivernales

extrêmes. Il est également davantage sensible aux arrière-effets avec une forte dépendance de la croissance annuelle aux conditions de l'année précédente (températures de l'été, précipitations de septembre)(Becker 1987; Becker, Landmann et al. 1989; Lebourgeois, Rathgeber et al. 2010). En contexte méditerranéen, et en peuplement mélangé Hêtre / Sapin un printemps doux et un été chaud, enfin, sont des conditions également favorables à sa croissance (Cailleret et Davi 2011). Les principales périodes et les principaux facteurs qui gouvernent la croissance de ces deux espèces sont résumés sur la figure 1.

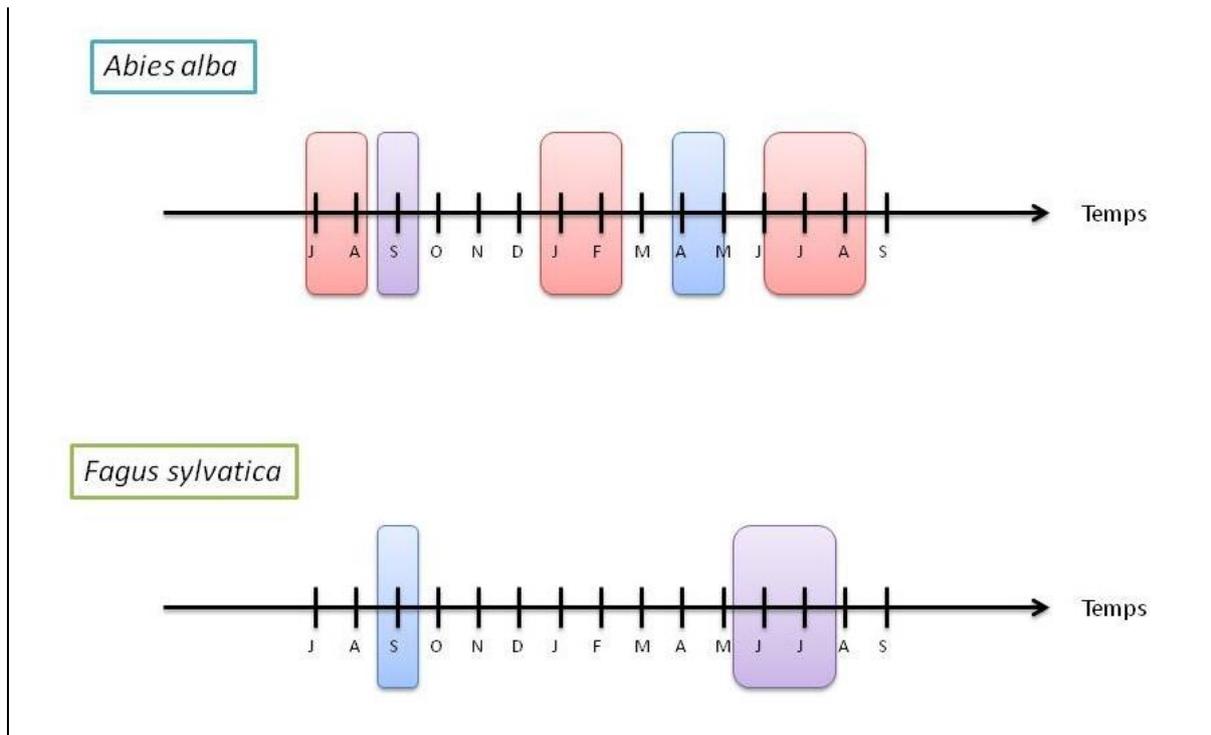


Figure 1 : Périodes et paramètres déterminants pour la croissance radiale du Hêtre et du Sapin. Graduations : mois de l'année de juillet à septembre de l'année suivante. Rouge : dépendance à la température. Bleu : dépendance aux précipitations. Violet : dépendance au bilan hydrique.

L'intérêt d'étudier les effets du statut social sur ces deux espèces aux traits fonctionnels différents (feuillu/résineux) (Cailleret et Davi 2011) (voir II.1.), inclut un objectif de généralisation à terme : les résultats fourniront des éléments qui permettront d'entrevoir la nature et l'ampleur de la modulation (par le statut social) de la réponse au climat de ces deux espèces, mais aussi par extrapolation et suite à d'autres études potentielles, d'autres espèces proches de ces dernières.

3. Objectifs et hypothèses

Pour répondre aux changements climatiques en cours et minimiser les contraintes environnementales, le gestionnaire peut donc modifier son choix d'essences et/ou adapter sa gestion. Actuellement, dans le cadre de la sylviculture des peuplements réguliers, le mélange des essences est une orientation forte des gestionnaires pour faire face à ces modifications environnementales. Dans ce contexte, il est donc essentiel d'apporter des réponses sur les espèces à favoriser et dans quelles strates (dominant, codominant et dominé). Plus précisément, il est important de répondre aux questions suivantes :

- a. Comment se répartit la contrainte climatique au sein d'un peuplement forestier ? En d'autres termes, la réponse des arbres aux facteurs environnementaux (particulièrement climatiques) varie-t-elle selon leur statut social ?
- b. La variable « statut social » est-elle la plus pertinente pour stratifier l'échantillon. En d'autres termes, la prise en compte d'autres indicateurs de compétition et/ou de vitalité (rapport H/D, diamètre, hauteur, âge, importance du houppier...) aboutit-elle aux mêmes résultats que ceux obtenus avec le statut ?
- c. L'effet du statut social sera-t-il le même pour des espèces aux comportements écologiques différents ?
- d. Quelle est l'influence du taux de mélange sur la réactivité au climat des espèces qui les constituent ?

Dans ce travail, nous avons analysé la réponse au climat du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et du Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) poussant dans le contexte pédo-climatique du Massif Vosgien ; contexte dans lequel les deux espèces poussent naturellement en mélange dans des conditions semblables. La réponse des arbres est appréhendée à travers les cernes d'accroissement radial par une approche de type dendrochronologique. Ce type d'analyse d'approche permet une analyse rétrospective de la sensibilité des arbres aussi bien par rapport aux conditions climatiques moyennes que par rapport aux événements extrêmes. Les principales hypothèses de départ sont que :

- (1) le Hêtre et le Sapin présentent des différences de réponse face au climat ;
- (2) le statut social module cette réponse au sein de chaque espèce de façon significative ;
- (3) les arbres les plus grands et gros (dominants) sont les plus sensibles au climat.

II. Matériel et méthodes

1. Echantillonnage

Les données proviennent de l'échantillonnage réalisé par Ingrid SEYNAVE au cours de sa thèse, soutenue en juillet 1999 à l'ENGREF, avec pour sujet « *Analyse de la structure de deux peuplements mélangés équiennes : la Sapinière-hêtraie et la chênaie-hêtraie dans le Nord-Est de la France. Analyse dynamique de la structure de la Sapinière-hêtraie* » (Seynave 1999)

Le choix d'échantillonner dans des peuplements mélangés a été guidé par le fait que cette stratégie permet de fixer les conditions écologiques : les deux espèces étant ainsi simultanément dans les mêmes conditions). Ceci limite les effets de celles-ci sur les résultats et permet *in fine* de mieux isoler les effets du statut social. De plus, les échantillons proviennent de forêts géographiquement très proches, ce qui permet de limiter les effets de la variabilité des conditions climatiques sur la réponse observée. Ce sont les forêts communales de Metzeral, de Munster, de Muhlbach, et la forêt domaniale du Herrenberg qui ont été retenues. Elles sont toutes dans le département du Haut-Rhin, dans la haute vallée de Munster au sein de la région forestière des Vosges Cristallines.

Les vents dominants viennent de l'Ouest et du Sud Ouest. La saison de végétation s'étend classiquement de mi-mai à fin août. L'altitude des placettes s'échelonne de 500 à 1200 m (moyenne : 886 m) ; l'exposition est variable selon les massifs forestiers et les placettes considérées. Cette variation d'altitude et d'exposition n'a pas été prise en compte dans le présent travail. La vallée d'où proviennent les échantillons est incluse dans les Vosges granitiques. Le substrat est constitué de Schistes et de Grauwackes, et les sols associés sont (très) profonds et peu acides (Seynave 1999).

Quarante trois placettes ont été échantillonnées systématiquement selon une grille d'un pas de 50 ou 100 m. Sur chacune de ces placettes, tous les Sapins ont été carottés (tarière de Pressler) et décrits : circonférence, hauteur, caractéristiques de houppier, attribution d'un statut social. Les Hêtres ont été carottés de manière exhaustive pour 11 des **43 placettes**. En ce qui concerne les 32 placettes restantes, 4 Hêtres sélectionnés en fonction de leur statut social ont été carottés (2 dominants, 2 dominés) sur chacune d'elles. La circonférence à 1,30 m et la hauteur ont été mesurées. Au total, **942 arbres** ont été carottés, dont 573 Sapins (243 dominants, 168 codominants, 162 dominés) et 369 Hêtres (76 dominants, 138 codominants, 155 dominés) (**Tableau 1**).

2. Données de largeurs de cernes

Les détails d'acquisition et de traitement des carottes sont explicités dans le manuscrit de thèse d'Ingrid SEYNAVE (Seynave 1999). Les différentes étapes suivent la

procédure classique en dendrochronologie (Fritts 1976), et sont présentées en détail dans plusieurs publications (Lebourgeois, Breda et al. 2005; Lebourgeois et Piedallu 2005; Lebourgeois, Rathgeber et al. 2010; Merian, Bontemps et al. 2011). Les 942 arbres ont été carottés à cœur à 1,30 m, ou lorsque ce n'était pas le cas, l'âge a été estimé après correction et estimation du nombre de cernes manquants. Après mesure, les séries individuelles ont été interdatées à l'aide d'années caractéristiques et d'un programme spécifique (interdat, Becker et Dupouey) de façon à s'assurer du bon synchronisme des séries. Ces années représentent généralement des conditions climatiques particulières (souvent extrêmes) et correspondent aux années pour lesquelles au moins 70% des arbres du peuplement présentent une variation relative de croissance d'au moins 10% par rapport à l'année précédente. L'année sera positive en cas de cerne plus large et négative sinon.

Par la suite, les chronologies individuelles ont été standardisées à l'aide du programme spécifique (sous R) selon le processus classique de la double pondération afin d'éliminer les signaux non liés au climat (Cook 1985; Merian 2012) (Annexe 3). Dans une seconde étape, les séries d'indices (chronologies standardisées) obtenus sont moyennées par groupes d'intérêt (par statut social, diamètre, hauteur, etc...). C'est à partir de ces courbes moyennes que les relations cerne-climat sont analysées (Guiot 1991). Divers paramètres statistiques ont également été calculés afin de juger de la qualité et de la force du signal climatique contenu dans les cernes. Tout d'abord la sensibilité moyenne (SM), qui correspond au pourcentage moyen de variation de largeur entre deux cernes consécutifs ; puis l'Expressed Signal Population (EPS) qui reflète la part de signal commune aux arbres du peuplement. Il permet d'estimer la force du signal contenu dans les cernes étudiés (Fritts 1976; Merian et Lebourgeois 2011).

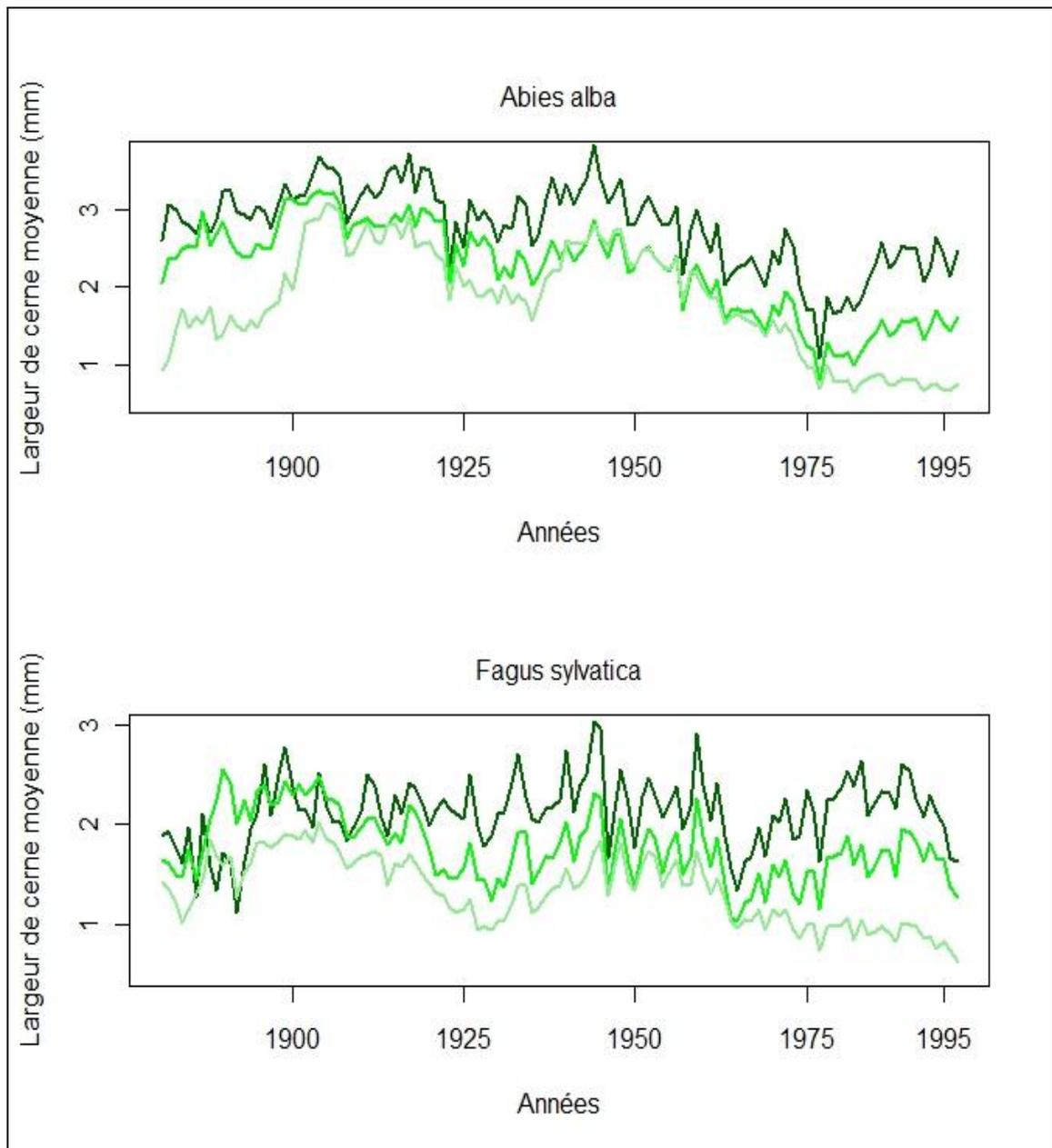


Figure 2 : Evolution des croissances moyennes dans le temps en fonction du statut social. Vert foncé : Dominants. Vert : Codominants. Vert clair : Dominés.

	Sapin (<i>Abies alba</i>)				Hêtre (<i>Fagus sylvatica</i>)			
	Total	Dominants	Codominants	Dominés	Total	Dominants	Codominants	Dominés
Nombre d'arbres échantillonnés	573	243	168	162	369	76	138	155
Nombre de cernes mesurés	39602	17421	12444	9737	25573	5281	9982	10310
Largeur de cernes moyenne (en mm)	2.1 ± 1.4	2.7 ± 0.7	2.1 ± 0.5	1.6 ± 0.4	1.7 ± 1	2.2 ± 0.5	1.7 ± 0.5	1.3 ± 0.4
EPS (Expressed Signal Population)	0.99	0.982	0.969	0.956	0.986	0.961	0.976	0.938
SM (Sensibilité Moyenne)	0.161	0.115	0.103	0.101	0.105	0.195	0.171	0.134
Diamètre (cm)	36.8 ± 14.9	46.4 ± 13.1	37.1 ± 10.6	22 ± 7.6	25.8 ± 10.8	34.8 ± 9.9	28.8 ± 9.8	18.6 ± 6.7
Hauteur (m)	23.9 ± 5.6	26.5 ± 4.6	25.1 ± 4.4	18.7 ± 4.4	22.7 ± 5.2	25.6 ± 3.9	24.5 ± 4.3	19.6 ± 5
Age (années, en 1997)	73.7 ± 24.9	77 ± 27	78 ± 25	61 ± 17	74.6 ± 26.5	75 ± 29	77 ± 27	70 ± 25

Tableau 1 : Description des données de cernes et caractéristiques des échantillons ; période 1920-1996

3. Données climatiques

L'étude s'appuie sur deux types de séries climatiques : des données de précipitations mensuelles cumulées et des données de températures moyennes mensuelles. Les données de précipitations proviennent d'une série homogénéisée disponible pour la période 1899-2000 mesurées sur un poste (Wildenstein. Référence station Météo France : 68370001) très proche de l'ensemble des placettes d'échantillonnage (entre 2,5 et 7,5 km) et à une altitude de 560 m. Pour ce qui est des données de températures mensuelles moyennes, aucun poste à proximité immédiate de la vallée de Munster (où se trouvent toutes les placettes) ne fournit de données assez anciennes pour correspondre aux objectifs de l'étude. Cependant, les données provenant de la station de Colmar (Référence station Météo France : 68066004), qui se trouve entre 25 et 30 km des placettes, fournit les températures moyennes mensuelles sur une période suffisante pour couvrir la période de l'étude rétrospective de nos données de croissance (1920-1996). L'altitude de la station de mesures de Colmar étant nettement plus faible que l'altitude moyenne des placettes (207 m vs 886 m), une rectification des températures moyennes est nécessaire. Pour ce faire, des fonctions de régression linéaire entre ces données de températures et celles d'une station (Geishouse, Référence station Météo France : 68102001) plus proche (géographiquement : 8,2 à 13,5 km ; en altitude : 660 m), mais pour laquelle les données disponibles ne s'étendent pas suffisamment dans le temps (1965-2008), ont été calculées pour chaque mois (Lebourgeois, Breda et al. 2005; Lebourgeois 2012) L'équation ainsi obtenue a servi de correction, appliquée à la série de températures de la station de Colmar. Logiquement, la correction a systématiquement entraîné une diminution des valeurs de températures.

Les conditions climatiques sont homogènes entre les placettes du fait de la proximité des forêts retenues entre elles (même vallée). Le climat est continental à influence montagnarde. Il se caractérise par des gammes de températures moyennes annuelles comprises entre 7 et 9°C, de précipitations entre 1700 et 1900 mm/an (période : 1920-1996). Au niveau mensuel, les pluies sont en moyenne de 162 mm. Ces niveaux très élevés de précipitations suggèrent une limitation de la croissance plus forte par le régime thermique qu'hydrique.

4. Analyse de la réponse au climat

Tous les calculs statistiques ont été effectués avec le logiciel statistique libre R, en partie à partir de scripts développés à partir des packages **dplR** et **bootRes** (<http://cran.r->

project.org), par Pierre Mérian au cours de sa thèse au LERFoB (communication personnelle), et en partie grâce aux packages **ade4** pour les analyses en composantes principales, et **lattice** pour certaines figures graphiques.

Des fonctions de corrélations entre largeur de cerne et climat (précipitations et températures mensuelles) ont été calculées avec une méthode itérative de type « bootstrap » (Guiot 1991). Cette méthode consiste en un tirage aléatoire avec remise. Classiquement, 1000 tirages sont effectués et la valeur obtenue correspond à la moyenne des ces 1000 tirages aléatoires avec remise. Dans cette étude, ce sont les coefficients de corrélation entre les variables climatiques (précipitations mensuelles et températures moyennes mensuelles) et les largeurs de cernes qui sont tirés au sort et moyennés. Les années qui n'ont pas été tirées servent à la phase de vérification (voir Mérian 2012 pour une présentation détaillée).

Ces fonctions de corrélations ont été calculées en stratifiant l'échantillon en fonction de neuf indicateurs :

- Indicateurs du niveau de compétition individuelle : statut social, H/D (hauteur / diamètre), hauteur relative de houppier (Bert 1992) ;
- Indicateurs du stade de développement : diamètre, âge, hauteur ;
- Autres indicateurs : surface terrière, taux de mélange en % de la surface terrière, taux de mélange en % du nombre de tiges.

Le ratio H/D (Hauteur / Diamètre) est un indicateur de compétition. Il renseigne sur la « forme » de l'individu. Les individus qui présentent de faibles H/D ont une faible hauteur en rapport à leur diamètre. Ils sont donc de forme trapue, ce qui indique qu'ils ont subi une faible compétition. Ceux dont le ratio H/D est élevé sont hauts et fins, ils ont subi une compétition intense. La hauteur relative de houppier donne également des renseignements sur la taille du houppier de l'arbre en proportion de sa taille totale, ce qui est également un indicateur de compétition.

Pour interpréter plus facilement les résultats issus de la stratification en fonction du taux de mélange (en % du nombre de tiges), une ACP a été réalisée. Les corrélations entre les coefficients de corrélation bootstrap (BCC) et 30 régresseurs climatiques (températures mensuelle moyenne et précipitations mensuelles moyennes pour 15 mois) ont été étudiées, puis l'analyse de la répartition des espèces et différents taux de mélange a été effectuée.

La difficulté de la prise en compte de paramètres multiples est que certains d'entre eux peuvent être fortement corrélés. C'est le cas notamment pour le diamètre, l'âge et la hauteur. Ainsi, pour un statut social fixé, il est difficile de savoir, le ou lesquels ont l'influence la plus forte sur les résultats observés. Afin de tester le poids respectifs des différentes variables, différents sous-échantillons ont donc été effectués sur ces variables. Ces sous-échantillons ont été construits à partir des classes définies de manière à ce que les effectifs soient suffisants (> 10 arbres) (Merian et Lebourgeois 2011; Mérian 2012) et comparables. Par exemple, afin d'étudier l'effet de la hauteur en limitant celui du diamètre, l'échantillon a été subdivisé en deux classes de diamètre au sein desquelles deux classes de hauteur ont été déterminées. De plus, afin de limiter les conséquences de la variabilité des dimensions des individus sur les résultats issus de l'étude de l'effet de l'âge, les classes d'âge ont été réalisées à statut social fixe : seuls les dominants ont été pris en compte ici. Les statistiques descriptives des classes utilisées pour les calculs sont présentées en annexe 1.

III. Résultats

1. Caractéristiques des cernes

L'observation générale des largeurs de cernes fournit un certain nombre d'informations. Tout d'abord, les deux espèces présentent des niveaux de croissance différents : le Sapin a un niveau de croissance radiale annuelle moyenne supérieur à celui du Hêtre (2.1 ± 1.4 contre 1.7 ± 1). Dans le détail, lorsque l'échantillon est segmenté en groupes correspondant aux différents statuts sociaux, les sensibilités moyennes des Hêtres dominants, codominants et dominés sont supérieures à celles des Sapins dominants, codominants et dominés (tableau 1).

Les EPS (Expressed Population Signal), sont pour les deux espèces très élevés, et significatifs (>0.95). C'est également valable lorsque l'échantillon est divisé en fonction des statuts sociaux, mis à part l'EPS des Hêtres dominés qui atteint 0.938, ce qui est élevé mais, de peu, non significatifs. Le signal climatique contenu dans les cernes peut être alors considéré comme fiable.

2. Stabilité du statut social

Il est intéressant de constater (figure 2, II.2.) que les hiérarchies sociales ne se sont pas mises en place de la même manière pour les deux espèces. En effet, pour le Sapin, les

dominants le sont depuis une longue période et ont moins subi de compétition de la part des individus codominants et dominés au moment de l'échantillonnage. Ce sont ces deux strates inférieures qui ont été en compétition intense entre elles pour l'accès à la lumière. Les hiérarchies sociales se sont déterminées autrement pour le Hêtre. Les statuts sociaux semblent moins stables, et les croissances radiales annuelles moyennes sont longtemps restées proches. Les écarts de croissance s'amplifient depuis quelques décennies, comme pour le Sapin. Cependant, pour les deux espèces, les hiérarchies semblent avoir été instables jusqu'approximativement 1920, période où l'écart de croissance se creuse entre les strates malgré une lutte visible entre codominants et dominés, pour les deux espèces autour des années 1950. Toutefois, ces croissances très proches ne suffisent pas aux dominés durant cette période pour surplomber les codominants, qui avaient «pris de l'avance». C'est donc ce qui a conduit au choix de la période 1920-1996 pour les autres calculs, de façon à pouvoir interpréter l'effet du statut social sur une période durant laquelle il est resté relativement stable.

3. Années caractéristiques

Les années caractéristiques ont été calculées sur la période 1870-1996 (tableau 2). Le nombre total d'années caractéristiques est de 38 pour le Hêtre et 30 pour le Sapin. Le Hêtre est donc, dans ce contexte, plus sensible aux événements extrêmes que le Sapin, plus particulièrement aux événements qui stimulent la croissance. Il présente plus d'années caractéristiques positives que négatives (20 contre 18), tandis que c'est l'inverse pour le Sapin (11 contre 19). La répartition des années caractéristiques déclinée par statut social n'est pas uniforme. Pour le Hêtre, les dominants présentent plus d'années caractéristiques que les codominants, qui eux-mêmes en comptent plus que les dominés. Ce constat est également valable pour le Sapin, mais dans une moindre mesure (moins grand écart dans les nombres d'années caractéristiques d'un statut à l'autre). Pour les deux espèces, plus les arbres sont dominés et moins ils sont sensibles aux événements climatiques extrêmes. Cependant, ces mêmes arbres réagissent plutôt aux événements qui inhibent la croissance qu'aux événements qui la stimulent (plus grand nombre d'années caractéristiques négatives que positives).

Une seule année est intégrée comme particulièrement négative par tous les statuts sociaux des deux espèces. C'est l'année 1976, caractérisée par un hiver froid et une saison de végétation très chaude et sèche, et qui est considérée comme une année de sécheresse sans précédent dans les trois quarts Nord de la France (Becker, Landmann et al. 1989; Bert 1993). Pour le Sapin, les années 1948, 1956 et 1962 sont intégrées comme caractéristiques négatives pour les trois statuts sociaux. Les conditions estivales en 1948 et 1956 ont été

fraîches, ce qui pourrait expliquer ces faibles croissances radiales correspondantes. Elles sont fréquemment retrouvées dans la littérature sur la sensibilité au climat du Sapin dans les Vosges (Becker 1987; Becker, Landmann et al. 1989; Lebourgeois, Rathgeber et al. 2010) et dans le Jura (Bert 1993). L'année 1977 apparaît comme caractéristique positive pour les trois statuts sociaux également. Cependant, l'année 1976 étant fortement négative, ce constat pourrait résulter d'un artefact : le retour à une croissance normale entraînerait un écart relatif positif de plus de 10% pour plus de 70% des arbres, ce qui suffirait à faire apparaître cette année comme caractéristique positive. Les années caractéristiques communes aux trois statuts sociaux du Hêtre sont les années 1945 (négative), 1958 (positive) et 1976 (négative). Elles sont toutes trois régulièrement citées dans la littérature (Picard 1995; Lebourgeois, Breda et al. 2005). L'année 1958 a été mise en évidence comme une année avec un printemps frais et un été sans sécheresse (Lebourgeois, Breda et al. 2005).

	Dominant		Codominant		Suppressed		Fagus Abies	
	Fagus (76)	Abies (243)	Fagus (138)	Abies (168)	Fagus (155)	Abies (162)	Fagus	Abies
1878		41,0						1
1889		23,9						1
1891	-26,9				-18,4		2	
1892	52,4				46,3		2	
1903	30,6						1	
1907		-13,1						1
1917		-14,4						1
1922		-28,8		-25,5				2
1923		32,9						1
1925	20,1	32,7		29,9			1	2
1926			-16,9				1	
1939	24,4						1	
1940	-16,1						1	
1943	30,5						1	
1945	-41,3		-38,8		-25,0		3	
1946	51,4						1	
1948		-17,3	-22,1	-18,1	-19,9	-10,1	2	3
1950	33,9		34,7				2	
1956	-16,5	-31,6		-32,5		-25,1	1	3
1957		32,1		36,2				2
1958	35,8		43,8		45,4		3	
1959	-16,6						1	
1961	26,5						1	
1962	-20,1	-25,8	-22,3	-20,9		-16,8	2	3
1969	30,9	29,9	43,8				2	1
1973		-19,4		-17,8				2
1972	-15,2		-11,3				2	
1974	34,1		32,4				2	
1976	-19,5	-34,4	-19,1	-32,1	-18,7	-27,5	3	3
1977	40,7	82,5	48,1	67,7		67,8	2	3
1981						-15,6		1
1988			37,0				1	
Total	20	15	12	9	6	6		
(+)	12	7	6	3	2	1		
(-)	8	8	6	6	4	5		

Tableau 2 : Années caractéristiques de chaque espèce en fonction du statut social. Le signe (-) indique une année caractéristique négative, pas de signe une année caractéristique positive ; période 1870-1996.

Conclusions partielles :

- Le Hêtre est plus sensible aux évènements extrêmes que le Sapin ;
- Pour les deux espèces, plus les arbres sont dominants et plus ils sont sensibles aux évènements climatiques extrêmes.

4. Sensibilité au climat

4.1. Réponse globale

Comme attendu, la réponse aux températures est nettement plus importante que la réponse aux précipitations et ceci quels que soient les indicateurs utilisés pour la stratification et l'espèce (figures 3 et 4, annexe 4). Pour les deux espèces, la température du mois d'août joue un rôle central avec un cerne d'autant plus large que la température est élevée. Concernant les différences entre les deux espèces, les conditions hydriques du mois de septembre précèdent la formation du cerne modulent également fortement la croissance du Sapin (réponse positive aux fortes pluies). Pour cette espèce, il apparaît également qu'en plus du mois d'août, les conditions thermiques pendant le reste de la saison de végétation influencent positivement la croissance.

4.2. Interactions climat/compétition

Concernant les effets de la compétition, sur les 9 indicateurs testés (statut social, diamètre, hauteur, âge, hauteur/diamètre, hauteur relative de houppier, surface terrière de la placette, taux de mélange (% tiges), taux de mélange (% de surface terrière)), trois n'ont pas permis de mettre en évidence de différence de réponse : la hauteur relative de houppier, le taux de mélange en % de surface terrière, et la surface terrière. Pour les autres indicateurs les réponses sont différentes entre les classes (figures 3 et 4 et annexe 4). Il apparaît également que les **différences de réponse sont plus marquées chez le Sapin indiquant que la compétition module plus fortement la sensibilité au climat pour cette espèce.**

Ainsi, pour le Sapin, la sensibilité aux conditions thermiques pendant la saison de végétation de l'année en cours mais aussi de l'année précédente est d'autant plus forte que l'arbre est dominé (figure 3). Pour les précipitations en revanche, aucune différence

n'apparaît entre les trois statuts. Pour le Hêtre, la différence entre les trois statuts s'exprime essentiellement à travers une réponse positive aux précipitations et aux arrière-effets: précipitations de l'été précédent (juillet) pour les dominants, de l'hiver pour les dominés (janvier) et du début d'été (juin) pour les codominants. Les températures estivales de l'année précédente modulant également fortement la réponse des dominants, on peut émettre l'hypothèse d'une plus forte sensibilité au bilan hydrique des arbres de cette strate.

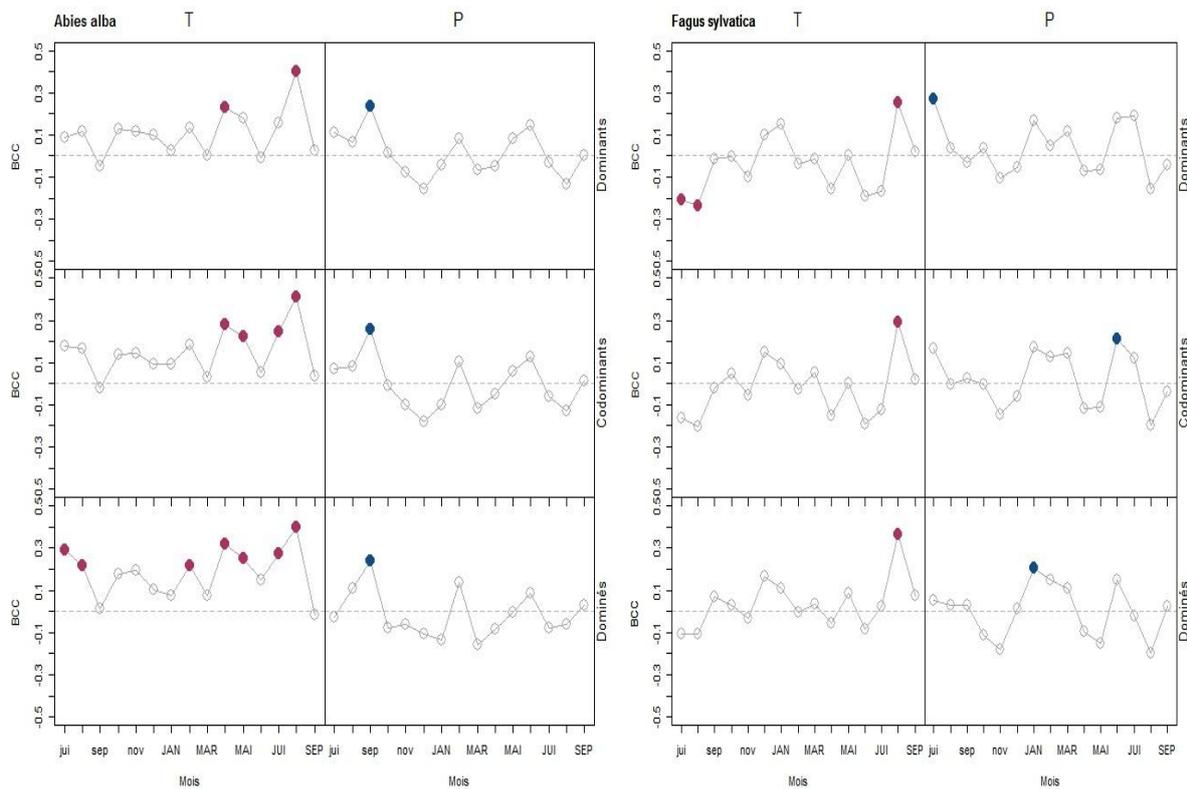


Figure 3 : Corrélations entre la variation de croissance interannuelle et les variables climatiques mensuelles en fonction du statut social. T = Températures moyennes, P = Précipitations, BCC = Coefficients de corrélation bootstrap. En abscisse, les mois de l'année de juillet de l'année précédente à septembre de l'année de mise en place du cerne. Les points colorés représentent les coefficients significatifs au seuil de 5%.

La stratification **selon la hauteur et le diamètre** [grands (30-45 m) et gros (30-60 cm) arbres vs petits (10-20 m de haut / < 30 cm de diamètre)] donne des résultats globalement cohérents avec la seule prise en compte du statut social (figure 1 en annexe 4). Pour les deux espèces, cette stratification permet cependant de mettre en évidence l'effet positif des fortes précipitations estivales et automnales pour la mise en place du cerne des plus gros et grands arbres. Pour le Hêtre, comme observé pour le statut social, la corrélation négative avec les températures estivales suggère que c'est le bilan hydrique qui joue un rôle majeur pour cette espèce (sensibilité articulée autour du mois de juin).

Pour le Hêtre, la prise en compte **du rapport H/D** donne des résultats cohérents avec ceux présentés précédemment : la sensibilité au bilan hydrique estival (principalement de juin, à nouveau) est d'autant plus grande que l'arbre présente un H/D faible (< 70 ici) c'est-à-dire qu'il est « gros » et donc qu'il a subi une moindre compétition. Pour le Sapin, en revanche, ce sont les individus ayant subi une compétition « intermédiaire » ($70 < H/D < 100$) qui sont les plus sensibles aux températures estivales (réponse positive aux températures élevées) (figure 2 en annexe 4).

L'analyse des effets **du diamètre** corroborent les résultats précédents pour le Hêtre (figure 4). La sensibilité aux pluies et au bilan hydrique d'été (juin) est plus forte pour les arbres de plus grands diamètres. Pour le Sapin, les résultats concordent à nouveau avec les précédents également : les arbres les plus gros sont les moins sensibles aux températures. Les plus petits arbres sont fortement favorisés par des températures élevées.

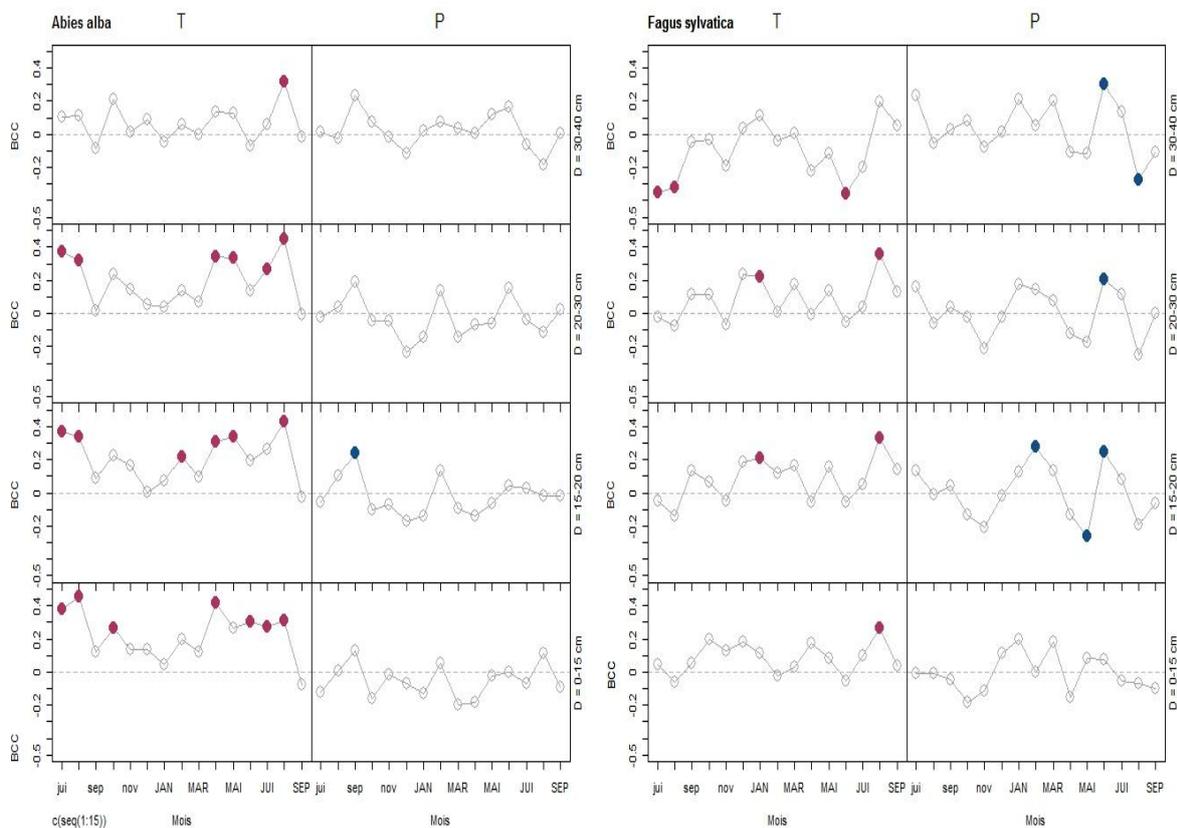


Figure 4 : Corrélations entre la variation de croissance interannuelle et les variables climatiques mensuelles, en fonction du diamètre. T = Températures moyennes, P = Précipitations moyennes, BCC = Coefficients de corrélation issus du bootstrap. En abscisse, les mois de l'année de juillet de l'année précédente à septembre de l'année de mise en place du cerne. Les points colorés représentent les coefficients significatifs.

Enfin, au sein de la strate dominante, l'âge influence également la sensibilité au climat (figure 3 annexe 4). Pour le Hêtre, les résultats sont encore une fois cohérents avec les stratifications précédentes. Les arbres les plus âgés (> 100 ans) sont les plus sensibles au

bilan estival (réponse positive aux pluies et négatives aux températures). Pour le Sapin, on observe une inversion de réponse aux températures des arbres les plus vieux ; la croissance étant défavorisée par des températures estivales élevées.

Conclusions partielles :

- **Pour le Hêtre**, il apparaît que la croissance des arbres dominants (gros et/ou grands et/ou vieux) est davantage dépendante du bilan hydrique estival (importance de juin) et des arrière-effets que celle des arbres de moindres dimensions ;
- **Pour le Sapin**, les arrière-effets et la réponse positive aux températures pendant la saison de végétation sont d'autant plus forts que l'arbre est dominé (petits et/ou jeunes). Pour les arbres les plus vieux, la réponse aux températures estivales s'inverse : la croissance est réduite lorsque les températures sont élevées.

4.3. Interactions climat et taux de mélange

Les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales expliquent 72 % de la variance (figure 5). Le premier axe (qui explique 52,5 % de la variance) discrimine nettement les deux espèces et correspond à l'influence des bilans hydriques de printemps / été de l'année en cours et de l'automne de l'année précédente. Ce résultat est cohérent avec les analyses précédentes qui montrent une plus forte sensibilité du Hêtre au bilan hydrique estival et confirme l'existence de traits fonctionnels différents.

Le second axe (qui explique 19,5 % de la variance) discrimine la réponse des différentes classes de mélange (en proportion du taux de Sapin). Les températures de septembre précédent et les précipitations de printemps et d'automne contribuent fortement à l'explication de cet axe. **La proportion de chaque espèce dans le mélange influence donc la relation croissance -températures estivales et précipitations printanières (et automnales précédentes dans une moindre mesure)**. Le Sapin est moins sensible aux températures printanières et estivales lorsqu'il est grandement majoritaire dans le peuplement. En revanche, lorsqu'il est minoritaire, sa croissance est très fortement favorisée par les températures élevées. A l'opposé, pour le Hêtre, sa croissance est fortement défavorisée par des températures estivales élevées quand il est minoritaire. Le comportement des deux espèces vis-à-vis des températures estivales en fonction du taux de mélange est schématisé dans la figure 6.

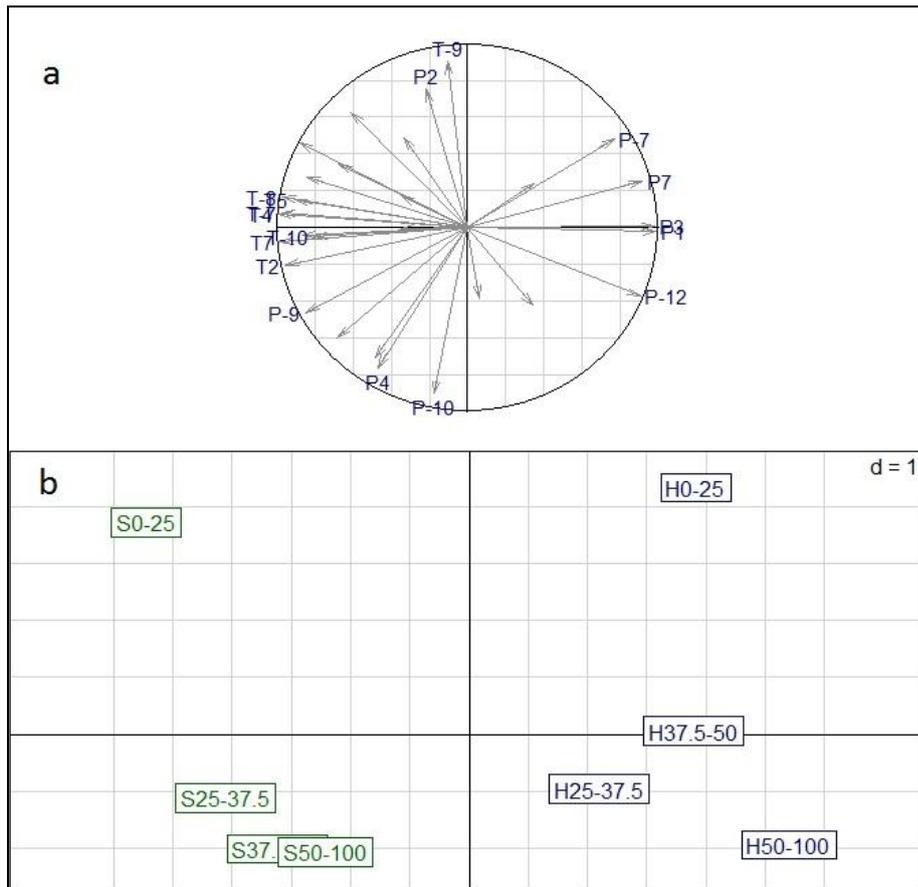


Figure 5 : a. Cercle des corrélations entre les croissances annuelles et les paramètres climatiques mensuels. T = Températures, P = Précipitations. Les numéros représentent le mois de l'année, le signe (-) indique qu'il s'agit d'un mois de l'année précédente. b. Projection des classes de mélange dans le plan formé par les deux principaux axes de l'ACP. S = Sapin, H = Hêtre. 0-25 = de 0 à 25% de Sapin dans le mélange, 25-37,5 = de 25 à 37,5% de Sapin dans le mélange, etc...

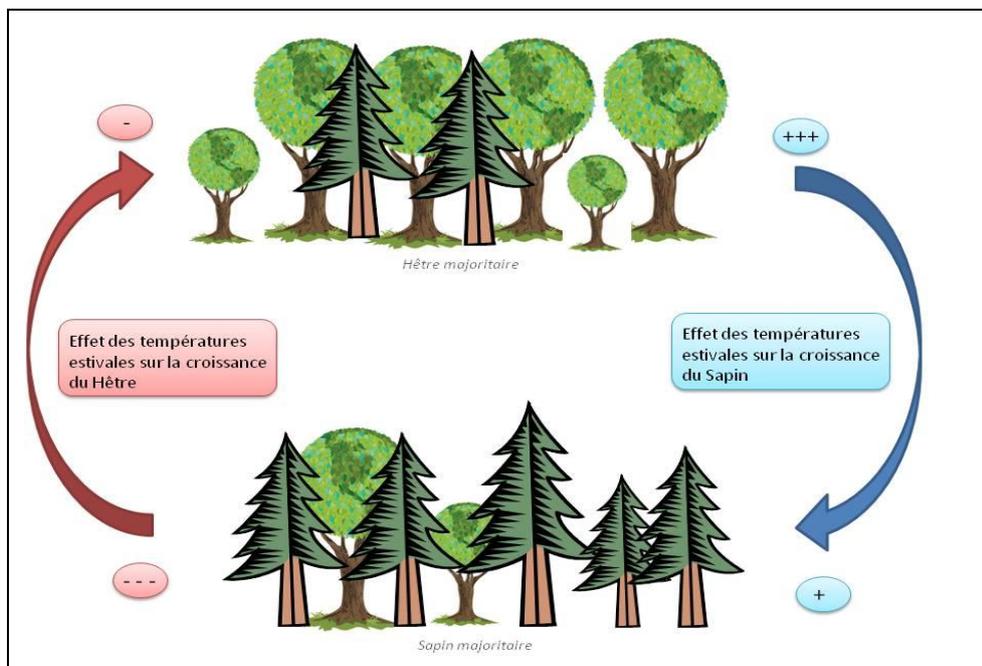


Figure 6 : Effet du taux de mélange sur la réponse aux températures estivales du Hêtre et du Sapin (d'après les résultats de l'ACP et la figure 4 en annexe 4).

IV. Discussion

Les différences de réponse observées entre les deux espèces correspondent aux résultats des études précédentes menées dans différents contextes pédo-climatiques à travers l'Europe (Becker 1987; Becker, Landmann et al. 1989; Lebourgeois, Rathgeber et al. 2010 ; Lebourgeois, Breda et al. 2005; Cailleret et Davi 2011; Petras et Mecko 2011 ; Dittmar, Zech et al. 2003). Ainsi, la réponse très forte et positive du Sapin aux températures pendant la saison de végétation confirme bien son caractère plus thermophile que le Hêtre. En revanche, contrairement aux autres études, la sensibilité du Sapin à la sécheresse estivale ne ressort pas dans notre étude très certainement en relation avec le contexte très « humide » de la zone étudiée (pluies annuelles moyenne proches de 2000 mm). Pour le Hêtre, les résultats sont cohérents avec une sensibilité forte au bilan hydrique estival et surtout à celui du mois de juin (Lebourgeois, Breda et al. 2005; Michelot 2012).

La présence de strates dans la canopée induit des inégalités d'accès aux ressources et des micro-conditions variées en fonction de la situation du houppier de l'arbre (Aussenac 2000). Ainsi, il existe un « effet tampon » qui, à travers la couverture constituée par les plus grands et gros arbres, diminue la température (surtout en été) et limite la fréquence et l'ampleur des variations climatiques dans cette canopée. Cependant, il a été démontré également que malgré l'inertie des variations climatiques dans le bas de la canopée, les arbres dominés sont dans des conditions d'accès aux ressources (lumière et eau du sol) plus drastiques (Wang, Chiang et al. 1978; Lopez, Sabate et al. 1998; Aussenac 2000; Bigler et Bugmann 2004; Niinemets 2010). Ce constat pourrait expliquer pourquoi les arbres dominés des deux espèces présentent moins d'années caractéristiques que les arbres des strates supérieures mais que celles-ci soient principalement négatives (i.e, croissance réduite).

Le Sapin étant dépendant des températures élevées pour sa croissance, la plus grande sensibilité des arbres dominés (les plus petits et/ou les plus jeunes) vis-à-vis de ce paramètre concorde avec l'existence d'un effet tampon. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par De Luis (De Luis, Novak et al. 2009) sur *Pinus halepensis* et *Pinus pinea* dans le sud de l'Espagne. L'hypothèse explicative d'un effet tampon est compatible avec les résultats observés pour le Hêtre. En effet, le Hêtre supportant mal les fortes températures estivales (Becker 1987; Lebourgeois, Breda et al. 2005; Lebourgeois, Rathgeber et al. 2010), les arbres dominés en sont « préservés » par la protection offerte par le houppier des plus gros et grands arbres. Ces résultats étayent ceux issus de l'étude menée en Italie par (Piutti et Cescatti 1997) qui indique que la réponse du Hêtre varie en fonction du niveau de compétition ; les hêtres soumis à la compétition la plus forte répondant moins au climat. Cette moindre sensibilité des Hêtres dominés pourrait s'expliquer également par une stratégie d'utilisation de l'eau plus conservative, comme observée chez une autre espèce feuillue (*Tilia cordata*), en Europe centrale (Aasamaa, Sober et al. 2004). Ceci est

principalement dû à une conductance stomatique plus faible ainsi que des caractéristiques foliaires (contenu en eau des feuilles / surface, potentiel hydrique...) plus avantageuses constatées pour ces individus. La combinaison de ces différentes caractéristiques permet une utilisation de l'eau plus efficace et donc une moindre sensibilité au climat.

Concernant l'effet de l'âge, la sensibilité importante des arbres les plus vieux au bilan hydrique estival résulte probablement d'une évapotranspiration plus élevée des ces individus due à la grande surface foliaire caractéristique des individus âgés. Ce phénomène a été observé chez d'autres espèces comme *Larix decidua* et *Pinus cembra* (Carrer et Urbinati 2004). Dans leur étude, ces auteurs constatent que les mêmes variables climatiques influencent la croissance des arbres quelque soit l'âge mais que le rôle de ces variables augmente quand l'arbre vieillit (limitation de plus en plus forte). Les modifications architecturales liées à l'âge engendreraient un allongement et une complexification du chemin emprunté par l'eau via les tissus conducteurs. Ce facteur combiné à d'autres (gravité, embolie, écrasement des vaisseaux) engendrerait une plus grande résistance au transfert de l'eau dans les différents organes. Ce changement de réponse au climat pourrait également être imputable à des différences d'allocations du carbone en fonction de l'âge. Ces changements d'allocation ont été mis en évidence sur le Hêtre et le Chêne sessile (*Quercus petraea*) (Genet, Breda et al. 2010). Ils pourraient expliquer les différences de croissance observées et l'influence changeante des différents paramètres. Il semble d'après cette étude que les individus plus âgés investiraient plus de carbone dans la mise en place d'organes reproducteurs que les jeunes, et moins dans la croissance des parties aériennes et des racines. Ces constats ont déjà fait l'objet d'interrogations quant à la pertinence de laisser vieillir les individus des peuplements dans un contexte de plus en plus drastique. Cependant, différentes études ont montré l'intérêt majeur des arbres âgés en termes de biodiversité et leur rôle primordial dans l'accomplissement et la régulation d'un grand nombre de cycles biologiques (Marchetti et Blasi 2010; Larrieu, Cabanettes et al. 2012), via la structuration de l'habitat et l'augmentation de présence de gîtes (cavités, fentes, décollements d'écorce, etc...).

Il ressort de l'étude que le Sapin, s'il est fortement majoritaire, est moins favorisé par les températures chaudes de plus en plus courantes actuellement. Ces résultats concordent avec ceux de deux études sur l'effet du mélange Sapin/Epicéa (*Picea abies*), qui concluent que le mélange augmente la croissance en hauteur (Pinto, Gegout et al. 2008) et en diamètre (Vallet et Perot 2011) du Sapin, et que cet effet stimulant diminue avec l'augmentation de la proportion de Sapin dans le mélange. Parmi les explications possibles, la complémentarité des systèmes racinaires et des besoins en nutriments semblent cohérente. En effet, le Hêtre a un système racinaire superficiel de forme étalée (dit « oblique ») tandis que le Sapin a un système racinaire profond moins étalé (dit « pivotant »)(Gasson et Cutler 1990). La compétition souterraine n'est donc pas aussi directe

que la compétition aérienne, ce qui leur permet d'exploiter les ressources de manière complémentaire. Il semblerait finalement intéressant de favoriser le Sapin dans la strate dominante, et de garder cependant un mélange équilibré des strates plus basses, afin d'optimiser la répartition des contraintes climatiques grandissantes sur les peuplements mélangés réguliers du massif des Vosges. La productivité et la résilience potentielle pourraient s'en trouver améliorées.

Replacés dans le contexte de peuplements mélangés réguliers des Vosges, les résultats permettent d'avoir une vision plus précise des interrelations entre arbres de la même espèce, et entre espèces, ainsi que des facteurs les plus déterminants pour le maintien des peuplements en place dans le cadre des changements annoncés par les prédictions climatiques. La gestion orientée par strate permet de diversifier les interactions entre les arbres, et permet une répartition des ressources plus efficace ainsi qu'un partage complexe des contraintes et stress climatiques. Cette diversité de réactions assure une diminution du risque de dépérissement global du peuplement, qui serait à craindre en cas de gestion homogène. Cette stabilité est due à la protection des arbres de tailles différentes entre eux, et les peuplements sont également moins sensibles aux attaques de parasites (insectes et champignons)(Jactel 2008; CRPF Limousin 2011). La production de bois d'œuvre grâce aux gros bois semble également favorisée par ce type de gestion.

Dans ce travail, nous avons développé une approche de type dendrochronologique pour extraire et étudier le signal climatique des séries de cernes (Cook, Krusic et al. 2003). Les méthodes employées permettent d'extraire le signal climatique en atténuant les autres signaux jugés indésirables comme l'effet de l'âge, de la compétition. Nos résultats permettent de réaliser que malgré la standardisation, les effets de l'âge et de la compétition sont toujours présents. Ainsi, même si cette approche reste une des méthodes les plus performantes pour analyser rétrospectivement sur de longues périodes le déterminisme climatique de la croissance des arbres, d'autres analyses pourraient être envisagées de façon à mieux appréhender les interactions croissance-climat. Nous avons également travaillé dans des contextes pédo-climatiques optimaux pour le Hêtre et le Sapin. Or, l'étude de Pretzsch et al. (Pretzsch et Dieler 2011) a montré que les relations taille-croissance étaient fortement dépendantes des conditions de sites. En contexte favorable et sans stress particulier, les arbres les plus gros profitent disproportionnellement des ressources par rapport à leurs congénères plus petits. Ce déséquilibre est moins marqué lorsque les conditions deviennent plus drastiques. Il apparaît donc que les facteurs à prendre en compte en termes de gestion sont multiples et que les interactions sont parfois difficilement quantifiables rendant complexes les interprétations des observations.

V. Conclusion

Les résultats montrent que le Hêtre et le Sapin réagissent différemment au climat, en fonction de leurs traits fonctionnels propres. La croissance du Hêtre est sensiblement liée aux conditions hydriques de l'été courant, et principalement du mois de juin, malgré l'existence d'arrière-effets des conditions estivales de l'année précédente. Les précipitations hivernales favorisent également la croissance mais dans une moindre mesure. Lorsque l'on stratifie l'échantillon en fonction du statut social, une légère modulation de la sensibilité au climat intervient, indiquant une plus grande sensibilité des Hêtres dominants aux événements extrêmes ainsi qu'au climat en général. Ces constatations sont étayées par les résultats issus de la prise en compte d'autres critères de stratification de l'échantillon (Diamètre, Hauteur, Age, etc...). Pour le Sapin, ce sont principalement les précipitations du mois de septembre de l'année précédente et les températures estivales courantes qui influencent la variabilité interannuelle de sa croissance radiale dans le contexte Vosgien. De plus, sa réponse au climat est nettement plus impactée par le statut social de l'individu considéré que celle du Hêtre. Les arbres les plus dominés sont les plus sensibles au climat, plus précisément positivement sensibles aux températures estivales courantes. Une fois de plus, cette modulation est confirmée par les résultats issus de la prise en compte d'autres critères. Les deux espèces réagissent donc différemment au climat, et le statut social module leur réponse de manière opposée. Il est donc important que les études tiennent compte de l'effet du statut social afin d'éviter des biais d'interprétation liés aux spécificités de réponse de chaque espèce dans chaque strate. Dans un contexte de contraintes thermiques et hydriques grandissantes, les espèces en milieux montagnards sont particulièrement impactées. Les gestionnaires vont être confrontés, dans un futur proche, à des problématiques de maintien des peuplements présents. Une gestion différenciée en plusieurs strates paraît permettre de répartir les contraintes, avec des individus qui, du fait de leurs situations contrastées, présentent une gamme de réponse intéressante à conserver afin d'augmenter la diversité de comportements face aux événements climatiques, et donc finalement d'augmenter la résilience de ces écosystèmes dont la pérennité est incertaine. Des études sur d'autres espèces, d'autres milieux et d'autres modalités de gestion permettraient d'acquérir une vision plus complète de l'importance de prise en compte du statut social dans l'étude de la réaction des arbres au climat.

Références bibliographiques

- Aasamaa, K., A. Sober, et al. (2004). "Drought acclimation of two deciduous tree species of different layers in a temperate forest canopy." Trees-Structure and Function **18**(1): 93-101.
- Aussenac, G. (2000). "Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture." Annals of Forest Science **57**(3): 287-301.
- Bachacou, J. and N. Decourt (1976). "STUDY ON COMPETITION IN REGULAR PLANTATIONS, USING VARIOGRAMS." Annales Des Sciences Forestieres **33**(4): 177-198.
- Badeau, V., J. L. Dupouey, et al. (1995). "Long-term growth trends of *Fagus sylvatica* L in northeastern France. A comparison between high and low density stands." Acta Oecologica-International Journal of Ecology **16**(5): 571-583.
- Becker, M. (1987). "PRESENT AND RETROSPECTIVE HEALTH-STATUS OF WHITE FIR (*ABIES-ALBA* MILL) IN THE VOSGES (N E FRANCE) - ECOLOGICAL AND DENDROCHRONOLOGICAL STUDY." Annales Des Sciences Forestieres **44**(4): 379-401.
- Becker, M., G. Landmann, et al. (1989). "SILVER FIR DECLINE IN THE VOSGES MOUNTAINS (FRANCE) - ROLE OF CLIMATE AND SILVICULTURE." Water Air and Soil Pollution **48**(1-2): 77-86.
- Bert, G. D. (1992). "Influence du climat, des facteurs stationnels et de la pollution sur la croissance et l'état sanitaire du Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) dans le Jura. Etude phytoécologique et dendrochronologique." Université Nancy 1.
- Bert, G. D. (1993). "IMPACT OF ECOLOGICAL FACTORS, CLIMATIC STRESSES, AND POLLUTION ON GROWTH AND HEALTH OF SILVER FIR (*ABIES-ALBA* MILL) IN THE JURA MOUNTAINS - AN ECOLOGICAL AND DENDROCHRONOLOGICAL STUDY." Acta Oecologica-International Journal of Ecology **14**(2): 229-246.
- Bigler, C. and H. Bugmann (2004). "Predicting the time of tree death using dendrochronological data." Ecological Applications **14**(3): 902-914.
- Cailleret, M. and H. Davi (2011). "Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient." Trees-Structure and Function **25**(2): 265-276.
- Carrer, M. and C. Urbinati (2004). "Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra*." Ecology **85**(3): 730-740.
- Cherubini, P., M. Dobbertin, et al. (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**(1-3): 103-118.
- Contreras, M. A., D. Affleck, et al. (2011). "Evaluating tree competition indices as predictors of basal area increment in western Montana forests." Forest Ecology and Management **262**(11): 1939-1949.
- Cook, E. R. (1985). "A time series analysis approach to tree ring standardization." Faculty of the School of Renewable Natural Resources University of Arizona: 171.
- Cook, E. R., P. J. Krusic, et al. (2003). "Dendroclimatic signals in long tree-ring chronologies from the Himalayas of Nepal." International Journal of Climatology **23**(7): 707-732.
- D'Arrigo, R., R. Wilson, et al. (2008). "On the 'Divergence Problem' in Northern Forests: A review of the tree-ring evidence and possible causes." Global and Planetary Change **60**(3-4): 289-305.
- De Luis, M., K. Novak, et al. (2009). "Size mediated climate-growth relationships in *Pinus halepensis* and *Pinus pinea*." Trees-Structure and Function **23**(5): 1065-1073.
- Dhote, J. F. (1991). "MODELING THE GROWTH OF EVEN-AGED BEECH STANDS - DYNAMICS OF HIERARCHICAL SYSTEMS AND YIELD FACTORS." Annales Des Sciences Forestieres **48**(4): 389-416.
- Dittmar, C., W. Zech, et al. (2003). "Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe - a dendroecological study." Forest Ecology and Management **173**(1-3): 63-78.

- Fritts, H. C. (1976). "CHARACTERISTICS OF TREE RINGS AS PREDICTORS OF CLIMATE." Abstracts of Papers of the American Chemical Society **172**(SEP3): 30-30.
- Gasson, P. E. and D. F. Cutler (1990). "ROOT ANATOMY OF 17 GENERA GROWING IN THE BRITISH-ISLES." Iawa Bulletin **11**(1): 3-46.
- Genet, H., N. Breda, et al. (2010). "Age-related variation in carbon allocation at tree and stand scales in beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) using a chronosequence approach." Tree Physiology **30**(2): 177-192.
- Giorgi, F., X. Q. Bi, et al. (2004). "Mean, interannual variability and trends in a regional climate change experiment over Europe. II: climate change scenarios (2071-2100)." Climate Dynamics **23**(7-8): 839-858.
- Guiot, J. (1991). "The bootstrapped response function." Tree-Ring Bulletin **51**: 39-41.
- IFN (2010). "La forêt française-les résultats pour la Lorraine" [en ligne] **Disponible sur :** http://www.ifn.fr/spip/IMG/pdf/IFN_Publi_2010_Lorraine.pdf."
- Jactel, H., Brockhoff, E., Piou D. (2008). "LE RISQUE SANITAIRE DANS LES FORÊTS MÉLANGÉES." Revue Forestiere Francaise **60**(2): 168-180.
- Klopčič, M. and A. Boncina (2010). "Patterns of tree growth in a single tree selection silver fir-European beech forest." Journal of Forest Research **15**(1): 21-30.
- Kraft, G. (1884). "Beitraege zur Lehre von den Durchforstungen. Schlagstellungen und Lichtungstrieben." Klindworth, Hannover, Germany: 147.
- Larrieu, L., A. Cabanettes, et al. (2012). "Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees." European Journal of Forest Research **131**(3): 773-786.
- Lebourgeois, F., N. Breda, et al. (2005). "Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR)." Trees-Structure and Function **19**(4): 385-401.
- Lebourgeois, F. and P. Merian (2011). "Has sensitivity of forest species to climate changed in the 20th century?" Revue Forestiere Francaise **63**(1): 17-32.
- Lebourgeois, F., Mérian, P., Coudrier, F., Ladier J., Dreyfus P. (2012). "Instability of climate in tree-ring width in Mediterranean mountains: a multi-species analysis. ." Trees **26**(3): 715-729.
- Lebourgeois, F. and C. Piedallu (2005). "Assessing drought severity for the purposes of ecological studies and forest management using bioclimatic indices." Revue Forestiere Francaise **57**(4): 331-356.
- Lebourgeois, F., C. B. K. Rathgeber, et al. (2010). "Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*)." Journal of Vegetation Science **21**(2): 364-376.
- CRPF Limousin (2011). "La futaie irrégulière-généralités." [en ligne] **Disponible sur :** http://www.crfp-limousin.com/sources/files/FOGEFOR/sylsscr_futirreg_generalites.pdf."
- Linares, J. C., J. Julio Camarero, et al. (2009). "Plastic responses of *Abies pinsapo* xylogenesis to drought and competition." Tree Physiology **29**(12): 1525-1536.
- Linares, J. C., J. Julio Camarero, et al. (2010). "Competition modulates the adaptation capacity of forests to climatic stress: insights from recent growth decline and death in relict stands of the Mediterranean fir *Abies pinsapo*." Journal of Ecology **98**(3): 592-603.
- Lopez, B., S. Sabate, et al. (1998). "Fine roots dynamics in a Mediterranean forest: effects of drought and stem density." Tree Physiology **18**(8-9): 601-606.
- Makinen, H. and P. Vanninen (1999). "Effect of sample selection on the environmental signal derived from tree-ring series." Forest Ecology and Management **113**(1): 83-89.
- Marchetti, M. and C. Blasi (2010). "Old-growth forests in Italy: towards a first network." Italia Forestale e Montana **65**(6): 679-698.
- Martin-Benito, D., P. Cherubini, et al. (2008). "Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes." Trees-Structure and Function **22**(3): 363-373.

- Merian, P. (2012). "Variations spatio-temporelles de la réponse au climat des essences forestières tempérées : quantification du phénomène par approche dendroécologique et influence de la stratégie d'échantillonnage."
- Merian, P., J. D. Bontemps, et al. (2011). "Spatial variation and temporal instability in climate-growth relationships of sessile oak (*Quercus petraea* Matt. Liebl.) under temperate conditions." Plant Ecology **212**(11): 1855-1871.
- Merian, P. and F. Lebourgeois (2011). "Consequences of decreasing the number of cored trees per plot on chronology statistics and climate-growth relationships: a multispecies analysis in a temperate climate." Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere **41**(12): 2413-2422.
- Merian, P. and F. Lebourgeois (2011). "Size-mediated climate-growth relationships in temperate forests: A multi-species analysis." Forest Ecology and Management **261**(8): 1382-1391.
- Mérian, P., Pierrat, JC, Lebourgeois, F. (2012). "Effect of sampling effort on the regional chronology statistics and climate-growth relationships estimation." Dendrochronologia **In press**.
- Meyer, F. D. and O. U. Braker (2001). "Climate response in dominant and suppressed spruce trees, *Picea abies* (L.) Karst., on a subalpine and lower montane site in Switzerland." Ecoscience **8**(1): 105-114.
- Michelot, A., Bréda, N., Damesin, C., Dufrêne, E. (2012). "Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest." Forest Ecology and Management **265**: 161-171.
- Niinemets, U. (2010). "A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance." Ecological Research **25**(4): 693-714.
- Novak, J., M. Slodick, et al. (2010). "The effect of different stand density on diameter growth response in Scots pine stands in relation to climate situations." Journal of Forest Science **56**(10): 461-473.
- Ottorini, J. M. (1978). "DENSITY MEASURES FOR TREES GROWTH STUDIES IN FOREST STANDS." Annales Des Sciences Forestieres **35**(4): 299-320.
- Perez-de-Lis, G., I. Garcia-Gonzalez, et al. (2011). "Effects of thinning intensity on radial growth patterns and temperature sensitivity in *Pinus canariensis* afforestations on Tenerife Island, Spain." Annals of Forest Science **68**(6): 1093-1104.
- Petras, R. and J. Mecko (2011). "Effect of climatic factors on the dynamics of radial increments of Norway spruce, European beech and sessile oak." Journal of Forest Science **57**(7): 293-302.
- Picard, J. F. (1995). "CHANGES IN RADIAL GROWTH OF BEECH (*FAGUS-SYLVATICA* L) IN THE VOSGES - PRELIMINARY-RESULTS FROM THE LORRAINE CATCHMENT-AREA." Annales Des Sciences Forestieres **52**(1): 11-21.
- Pinto, P. E., J. C. Gegout, et al. (2008). "Respective importance of ecological conditions and stand composition on *Abies alba* Mill. dominant height growth." Forest Ecology and Management **255**(3-4): 619-629.
- Piutti, E. and A. Cescatti (1997). "A quantitative analysis of the interactions between climatic response and intraspecific competition in European beech." Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere **27**(3): 277-284.
- Pretzsch, H. and J. Dieler (2011). "The dependency of the size-growth relationship of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in forest stands on long-term site conditions, drought events, and ozone stress." Trees-Structure and Function **25**(3): 355-369.
- Rathgeber, C. B. K., S. Rossi, et al. (2011). "Cambial activity related to tree size in a mature silver-fir plantation." Annals of Botany **108**(3): 429-438.

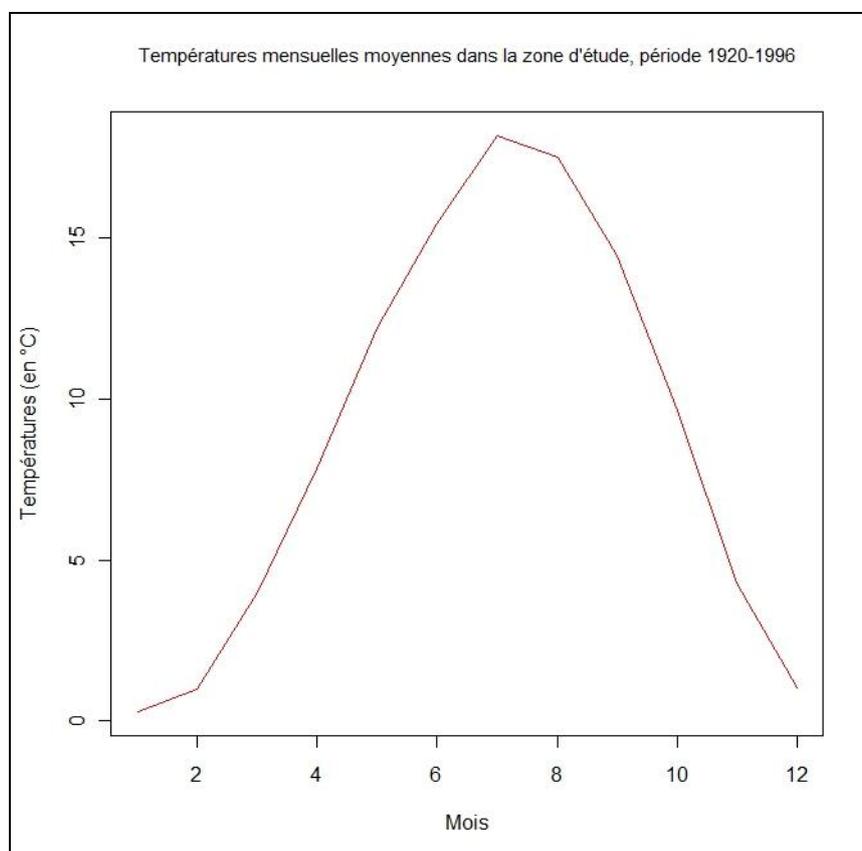
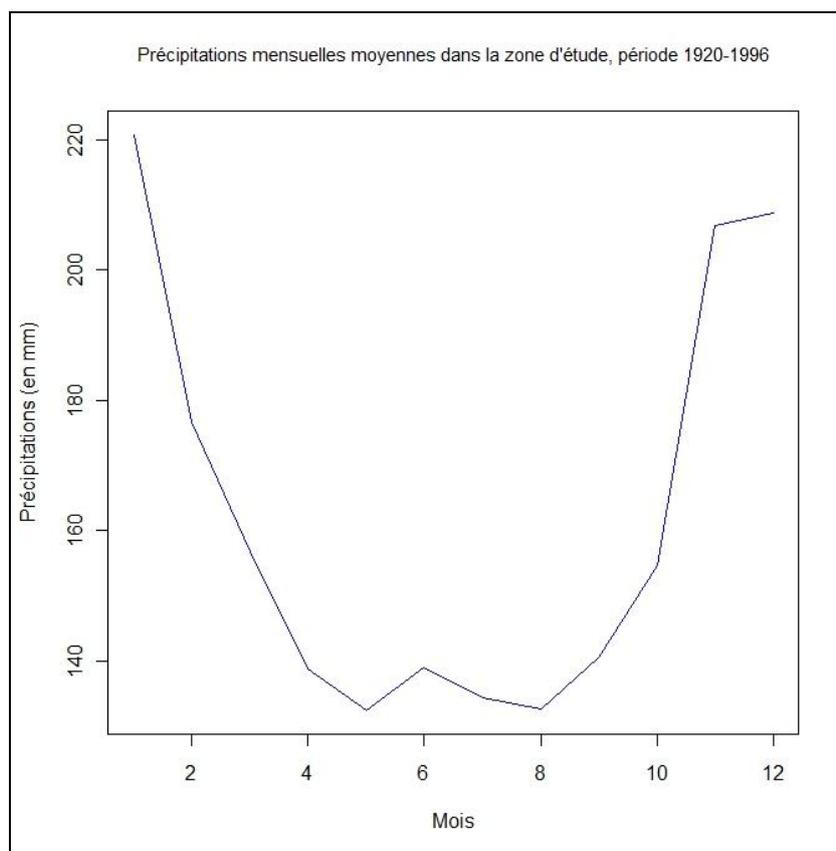
- Renaud, J. P., C. Rupe, et al. (1994). "Les forêts résineuses à fonction de protection dans les Alpes du Nord françaises. Typologie générale des structures et méthode descriptive." Rapport d'étude Cemagref - ONF - DERF: 157.
- Schutz, J. P. (1997). Silviculture 2. Management of irregular and mixed stands.
- Seynave, I. (1999). "Analyse de la structure de deux peuplements forestiers mélangés équiennes : la Sapinière-Hetraie et la Chenaie-Hetraie dans le Nord-Est de la France. Analyse de la dynamique de la structure de la Sapinière-Hetraie."
- Siegert, C. M. and D. F. Levia (2011). "Stomatal conductance and transpiration of co-occurring seedlings with varying shade tolerance." Trees-Structure and Function **25**(6): 1091-1102.
- Vallet, P. and T. Perot (2011). "Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach." Journal of Vegetation Science **22**(5): 932-942.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, et al. (1997). "Human domination of Earth's ecosystems." Science **277**(5325): 494-499.
- Wang, T. T., C. H. Chiang, et al. (1978). "Study on the root system of trees with different crown class in a *Cryptomeria* stand." [Technical] Bulletin, Experimental Forest, National Taiwan University(121): 11-39.
- Weart, S. R. (2010). "The idea of anthropogenic global climate change in the 20th century." Wiley Interdisciplinary Reviews-Climate Change **1**(1): 67-81.
- Zang, C., H. Pretzsch, et al. (2011). "Size-dependent responses to summer drought in Scots pine, Norway spruce and common oak." Trees-Structure and Function.

Annexe 1 : Tableau récapitulatif des caractéristiques des différentes classes.

		Hêtre							Sapin						
		N	Moy.H/D (sd)	Moy.D (sd)	Moy.H (sd)	Moy.Age (sd)	Nb cerne	Moy.RW (sd)	N	Moy.H/D (sd)	Moy.D (sd)	Moy.H (sd)	Moy.Age (sd)	Nb cerne	Moy.RW (sd)
Classe D															
0-15		53.00		12.19 (1.91)	16.03 (2.63)	54.92 (8.25)	2873	1.04 (0.70)	23.00		13.33 (1.24)	13.85 (2.44)	51.61 (6.24)	1162	1.18 (0.93)
15-20		77.00		17.37 (1.40)	19.52 (3.17)	62.73 (13.33)	4760	1.28 (0.75)	56.00		17.62 (1.36)	16.67 (2.12)	55.86 (6.84)	3058	1.49 (1.14)
20-30		127		25.03 (2.82)	23 (3.14)	72.8 (23.31)	9123	1.58 (0.86)	127.00		24.78 (2.79)	20.39 (2.38)	59.57 (11.49)	7459	1.93 (1.27)
30-40		79.00		34.58 (3.17)	26.96 (3.58)	86.75 (25.96)	6775	1.84 (0.96)	141.00		34.86 (2.95)	24.01 (2.91)	70.68 (19.61)	9815	2.21 (1.37)
Classe Age															
40-70		246		21.88 (8.04)	20.43 (3.99)	58.94 (6.46)	14282	1.71 (0.95)	357		29.53 (10.92)	20.90 (3.89)	57.15 (5.86)	20053	2.29 (1.45)
70-100		42		29.40 (11.39)	25.31 (4.85)	83.07 (9.94)	3443	1.67 (1.09)	112		43.80 (11.53)	26.92 (3.65)	86.46 (9.56)	9531	2.18 (1.35)
100+		81		35.64 (10.01)	28.14 (5.24)	117.58 (47.52)	9442	1.39 (0.88)	104		54.02 (11.89)	30.95 (3.88)	116.63 (15.84)	11954	1.97 (1.33)
Classe D Classe H															
0-30	10-20	111.00		16.29 (4.86)	16.7 (2.18)	59.41 (16.55)	6509.00	1.28 (0.84)	129		19.21 (3.92)	16.71 (2.32)	55.97 (9.26)	7073	1.58 (1.17)
	20-30	138.00		23.02 (4.36)	23.47 (2.15)	71.31 (20.14)	9706.00	1.48 (0.82)	76		25.69 (3.15)	22.01 (1.48)	60.8 (11.05)	45.67	2.00 (1.28)
30-60	20-30	79.00		37.14 (6.51)	25.83 (2.61)	89.91 (33.69)	7023	1.91 (1.04)	268		41.22 (7.28)	25.17 (2.56)	75.06 (23.06)	198.42	2.36 (1.43)
	30-45	29.00		41.41 (8.19)	32.21 (1.89)	104.14 (12.30)	2991	1.8 (0.98)	42		50.27 (6.43)	32.62 (1.95)	105.81 (14.92)	4383	2.06 (1.21)
Classe H/D															
<70		63	0.52 (0.23)	39.43 (11.93)	25.19 (5.64)	87.87 (35.81)	5466	2.06 (1.18)	311	0.57 (0.09)	46.70 (12.05)	26.48 (4.87)	82.16 (27.46)	25140	2.42 (1.44)
70-100		164	0.86 (0.08)	28.11 (6.55)	23.89 (4.86)	77.93 (25.42)	1227	1.67 (0.88)	229	0.82 (0.008)	26.23 (7.10)	21.28 (4.78)	64.86 (17.43)	14625	1.86 (1.26)
>100		142	1.23 (0.18)	16.97 (4.69)	20.35 (4.48)	64.76 (18.26)	9074	1.21 (0.73)	33	1.10 (0.11)	16.11 (2.90)	17.66 (2.92)	54.88 (5.46)	1773	1.32 (0.95)

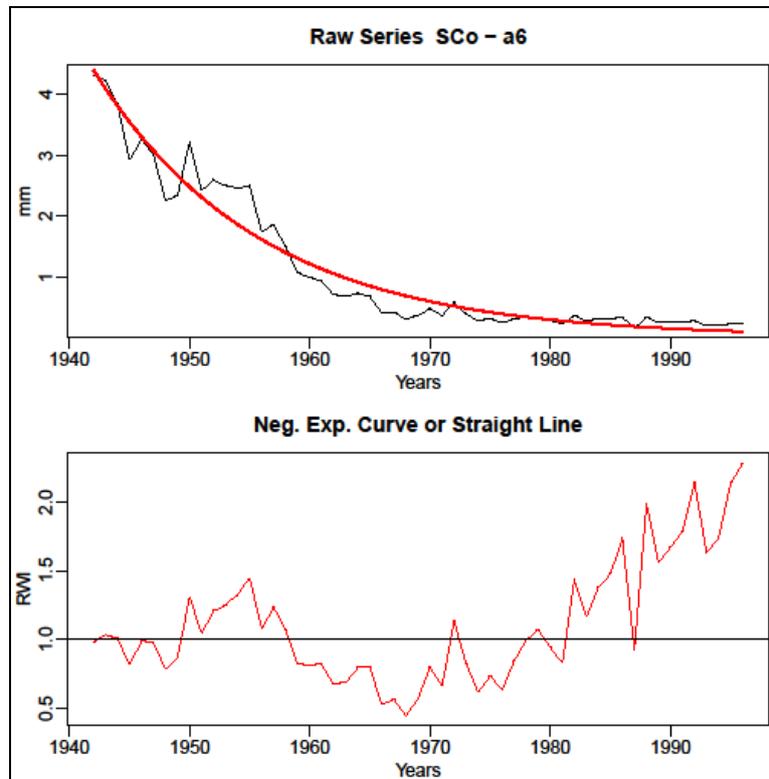
D : Diamètre en cm ; H : Hauteur en m ; sd : écart type ; Moy. : moyenne ; RW : Largeur de cerne ; Nb : nombre.

Annexe 2 : Données climatiques

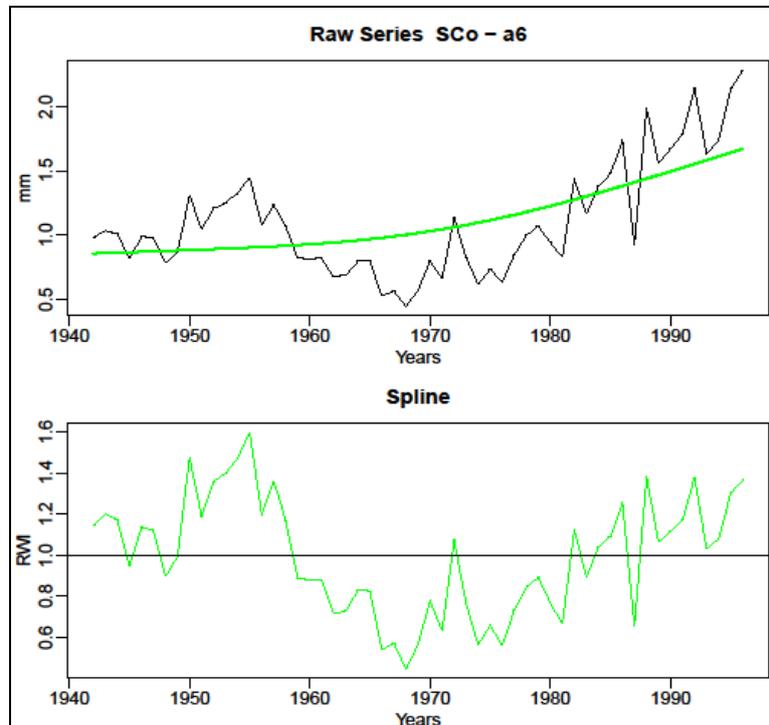


Annexe 3 : Double standardisation

1^{ère} standardisation : ajustement d'une exponentielle négative → atténuation de l'effet de l'âge



2^{ème} standardisation : ajustement d'un spline (plusieurs polynômes) → atténuation des effets de la compétition, de la sylviculture



Annexe 4 : Fonctions de corrélation

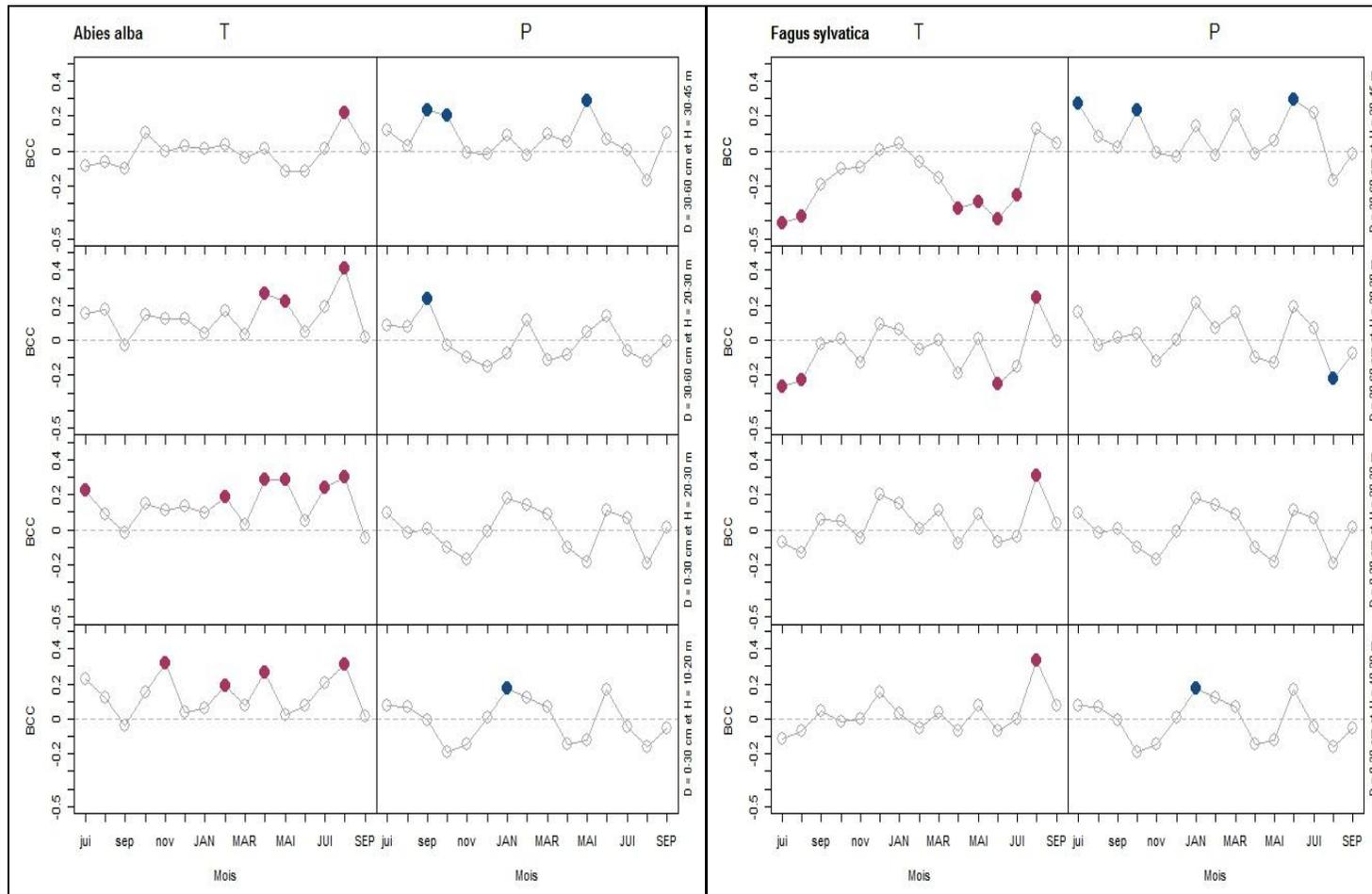


Figure 1 : Corrélations entre la variation de croissance interannuelle et les variables climatiques mensuelles, en fonction de la hauteur. T = Températures moyennes, P = Précipitations moyennes, BCC = Coefficients de corrélation issus du bootstrap. En abscisse, les mois de l'année de juillet de l'année précédente à septembre de l'année de mise en place du cerne. Les points colorés représentent les coefficients significatifs.

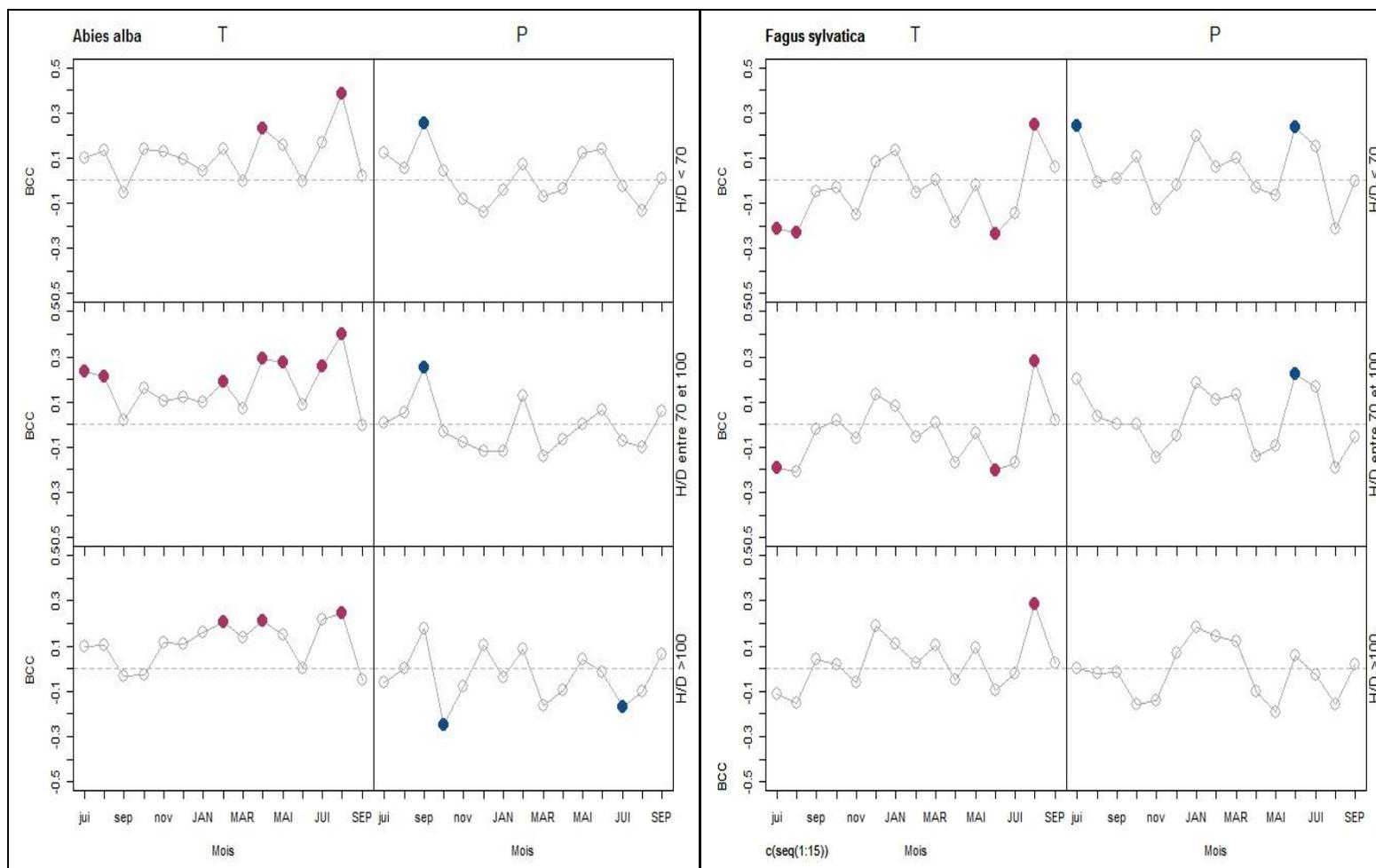


Figure 2 : Corrélations entre la variation de croissance interannuelle et les variables climatiques mensuelles, en fonction du ratio H/D. T = Températures moyennes, P = Précipitations moyennes, BCC = Coefficients de corrélation issus du bootstrap. En abscisse, les mois de l'année de juillet de l'année précédente à septembre de l'année de mise en place du cerne. Les points colorés représentent les coefficients significatifs.

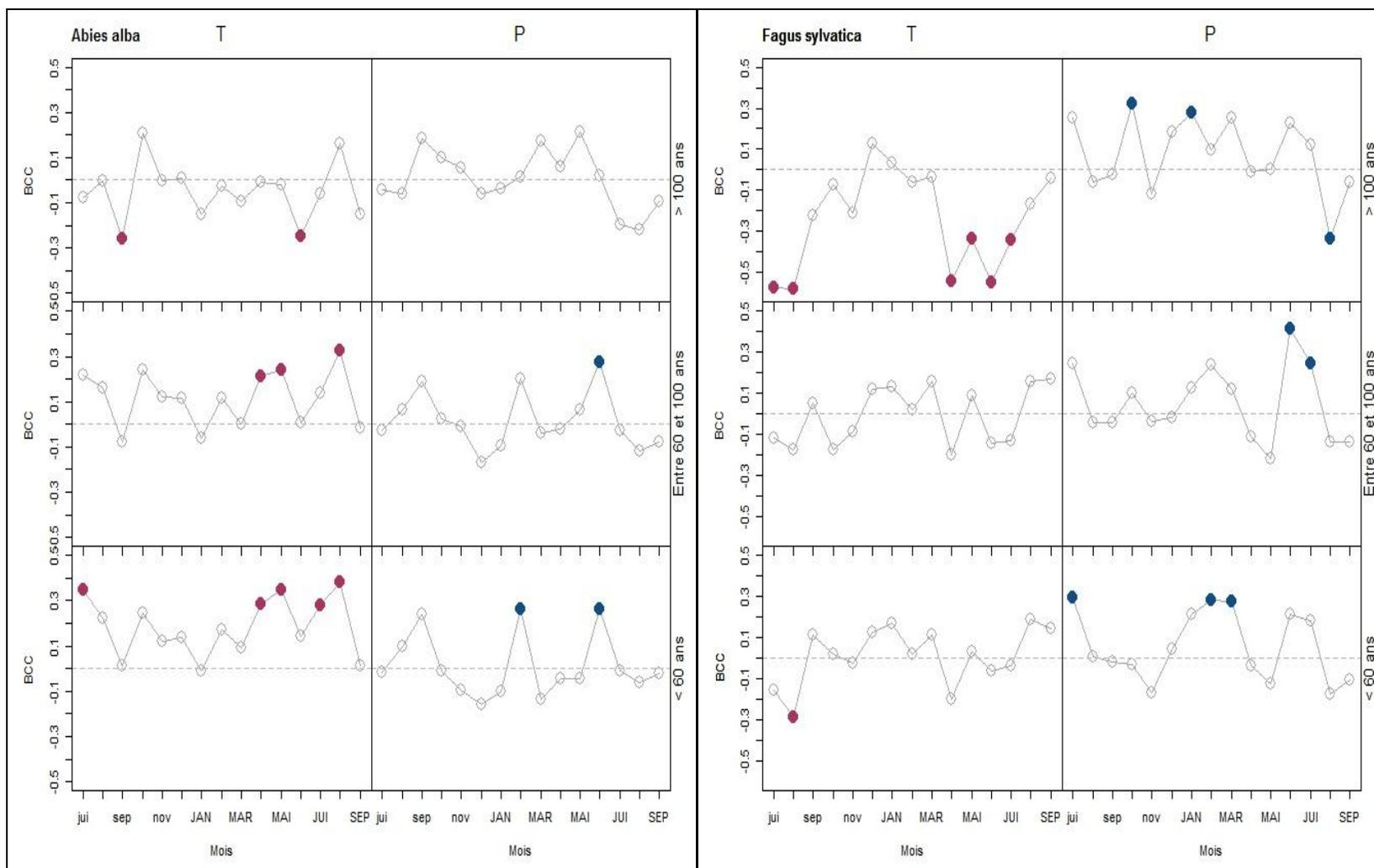


Figure 3 : Corrélations entre la variation de croissance interannuelle et les variables climatiques mensuelles, en fonction de l'âge des dominants. T = Températures moyennes, P = Précipitations moyennes, BCC = Coefficients de corrélation issus du bootstrap. En abscisse, les mois de l'année de juillet de l'année précédente à septembre de l'année de mise en place du cerne. Les points colorés représentent les coefficients significatifs.

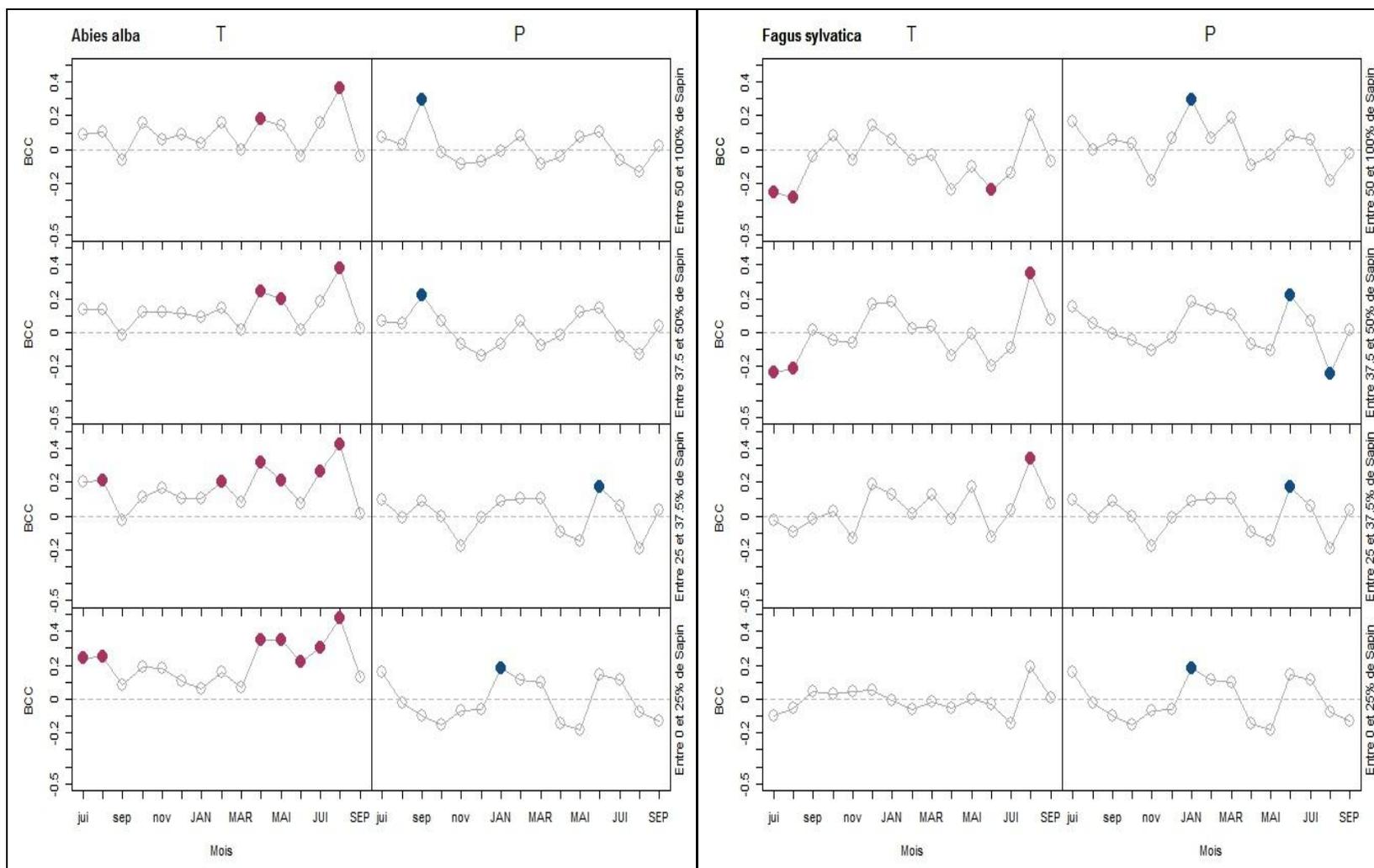


Figure 4 : Corrélations entre la variation de croissance interannuelle et les variables climatiques mensuelles, en fonction du taux de mélange (en % de Sapin dans le peuplement). T = Températures moyennes, P = Précipitations moyennes, BCC = Coefficients de corrélation issus du bootstrap. En abscisse, les mois de l'année de juillet de l'année précédente à septembre de l'année de mise en place du cerne. Les points colorés représentent les coefficients significatifs.

Résumé : *Effet du statut social des arbres sur la réponse du Hêtre et du Sapin au climat et à ses aléas, en peuplements mélangés dans le contexte du massif Vosgien*

Mots clef : **Dendroécologie, Hêtre, Sapin, Fagus sylvatica, Abies alba, statut social, climat, Vosges.**

La grande majorité des études dendroécologiques se focalise sur les arbres dominants, en partant du postulat qu'ils intègrent mieux le signal climatique que les arbres qui subissent plus de compétition (codominants et dominés). Ainsi, une grande part de variabilité de réponse au climat moyen et aux événements extrêmes pourrait être négligée. Cette étude propose d'évaluer l'effet du statut social, et d'autres indicateurs de compétition ou de stade de développement, sur la sensibilité du Hêtre et du Sapin au climat et à ses aléas, en peuplements mélangés dans le contexte pédo-climatique Vosgien. Les résultats obtenus permettront d'estimer si la variabilité de réponse en fonction de cet indicateur de compétition est négligeable ou s'il est nécessaire de l'intégrer afin d'éviter d'obtenir des résultats biaisés. La comparaison de ces résultats avec ceux issus de la prise en compte d'autres indicateurs permettra de comprendre quels sont les paramètres les plus importants dans l'intégration du signal climatique ainsi que les modalités de répartition des contraintes au sein du peuplement. Le contexte de peuplements mélangés permettra une comparaison avec les résultats déjà obtenus en peuplements purs.

Abstract : Social status effect on common beech and silver fir response to climate, in Vosges mountains mixed stands

Key words : **Dendroecology, Beech, Fir, Fagus sylvatica, Abies alba, social status, climate, Vosges mountains.**

In most dendroecological studies, authors sample only dominant trees, supposed to be more sensitive to climate than trees in harder competition situations (codominant and suppressed trees). Thus, a large variability part of climate response might be disregarded. The aim of this study is to evaluate the effect of social status and other stage of growth or competition indicators on climate sensibility in Vosges Mountains. The results will provide new informations and allow estimating if we should take into account this indicator to get unbiased results in the future. The comparison between social status and others indicators will make us understand which parameters are important in the climatic signal integration and the division terms of climatic stresses in the stands. Mixed stands context allow comparison with precedent results in pure stands.

