



HAL
open science

État sanitaire et croissance radiale des arbres : Analyse spatiale et temporelle des données du réseau systématique de suivi des dommages forestiers

Clara Tallieu

► To cite this version:

Clara Tallieu. État sanitaire et croissance radiale des arbres : Analyse spatiale et temporelle des données du réseau systématique de suivi des dommages forestiers. Ecologie, Environnement. Université de Lorraine, 2020. Français. NNT : 2020LORR0185 . tel-03176522

HAL Id: tel-03176522

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-03176522v1>

Submitted on 22 Mar 2021

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-theses-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>

Ecole Doctorale SIRENA (Sciences et Ingénierie des Ressources Naturelles)

Thèse

Présentée et soutenue publiquement pour l'obtention du titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LORRAINE

Spécialité « Biologie et écologie des forêts et des agrosystèmes » par

Clara TALLIEU

Etat sanitaire et croissance radiale des arbres: Analyse spatiale et temporelle des données du réseau systématique de suivi des dommages forestiers

15/12/2020

Membres du jury :

Mme. Caroline Vincke

Rapporteur

M. Georges Kunstler

Rapporteur

M. Mathieu Jonard

Examineur

M. Benoît Marçais

Examineur

Mme Nathalie Bréda

Directrice de thèse

M. Vincent Badeau

Co-directeur de thèse

M. François-Xavier Saintonge

Invité

Centre INRAE Grand-Est - UMR SILVA

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Caroline Vincke, Geroges Kunstler, Mathieu Jonard, Benoît Marçais et François-Xavier Saintonge, membres du jury, d'avoir accepté d'évaluer ce travail.

Je remercie mes encadrants, Nathalie Bréda et Vincent Badeau. Merci à tous les deux pour votre accompagnement pendant ces quatre années. Tout le long de la thèse vous avez pris le temps de me former, de répondre à mes questions, de relire encore et encore les textes que je vous envoyais. Vous m'avez soutenue quand je ne savais plus trop où j'allais dans ce travail. Et nous avons fait face ensemble aux hauts et aux bas de la thèse, notamment lorsque nous nous sommes lancés dans le monde des forêts aléatoires. Vraiment merci.

Je remercie également Louis-Michel Nageleisen dont l'investissement dans le réseau, ses connaissances et son rattachement à l'équipe ont permis la réalisation de ce travail.

Merci aux membres de mon comité, Jean-Luc Dupouey, Yves Caraglio et Denis Allard pour les conseils que vous m'avez donnés. Je remercie spécialement Denis qui après nous avoir vanté les mérites de Random Forest, a également accepté de m'accompagner pour mettre en place cette méthode. Merci également à l'unité BioSP de l'INRAE d'Avignon de m'avoir accueillie dans leurs locaux pendant une semaine.

Il faut savoir, en amont de ma thèse, qu'un travail monumental de terrain a été effectué pour échantillonner les fameuses carottes aux quatre coins de la France. Pour cela je remercie spécifiquement Quentin et Alexandra. Un grand merci pour votre travail.

J'ai une reconnaissance particulière envers l'équipe ECOSILVA (« la phyto »). Vous avez grandement contribué à ce travail, que ce soit par votre bonne humeur, votre convivialité, nos échanges et pour certains d'entre vous, votre investissement. Car en effet, une fois les carottes échantillonnées, il a fallu les mesurer. Et pour ça, je remercie François pour ses conseils dès le début de la thèse, Cyrielle et Thierry qui sont venus en renfort pour scanner et mesurer et bien sûr Patrick alias BBR' qui depuis qu'il a mesuré sa première carotte du réseau, n'a jamais arrêté. Merci à Raju et Léa, en stage dans l'équipe, d'avoir mesuré une partie des carottes méditerranéennes (pas les simples en plus !). Un grand merci à Joseph pour son aide et le temps investi pour cette thèse. Pour ceux que je n'ai pas encore cités, Cyril, Fabrice, Pierre, Stéphane et Cathy, merci pour tous les petits échanges du quotidien à la pause-café qui m'ont permis de m'aérer l'esprit quand j'en avais besoin.

Une thèse c'est aussi des rencontres. C'est pourquoi je souhaite remercier Erwin pour sa présence, son soutien, son énergie et sa motivation quand j'en manquais, les midis slack-line, la course et j'en passe. Un grand merci à toi.

Forcément pour finir une thèse il faut des moments de décompression. Merci aux membres de la Beer Team pour tous les bons moments passés dans le bus, au bar ou ailleurs : Amélie, Anna, Antoine, Baptiste, Jean-Charles, Joël, Lucile, Lucie, Rémi, Rodolphe, Victor, Sandrine, Sarah-Louise et Soline. Merci également à mes amis hors INRA qui m'ont aidé, peut-être sans le savoir, à finir ce travail.

Enfin je remercie mes proches, ma famille d'avoir été là et d'avoir essayé de me soutenir sans toujours bien comprendre ce qui se passait. Et bien sûr un grand merci à toi Damien, d'avoir supporté toutes mes sautes d'humeur, de m'avoir soutenue et accompagnée pendant cette longue aventure.

Avant-propos

Cette thèse a été effectuée au centre INRAE Grand Est de Champenoux (54, France) dans l'UMR SILVA au sein de l'équipe de recherche ECOSILVA. L'unité SILVA est membre du Laboratoire d'Excellence ARBRE (n° ANR-11-LABX-0002-01).

L'allocation de bourse pour réaliser cette thèse a été cofinancée par le département Écologie des forêts, prairies et milieux aquatiques de l'INRA et le Département de la Santé des Forêts rattachée au Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation.

Le carottage des arbres du réseau systématique et la préparation du sujet de thèse ont été réalisés grâce à une subvention du Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt (Direction générale de l'alimentation, Département de la Santé des Forêts, Programme 206, convention n°2013-301) et le fonctionnement de la thèse a été financé par une convention avec le Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation (Direction générale de la performance économique et environnementale des entreprises, Programme 149, Action 26, sous-action 10) (convention n°E01/2016).

TABLE DES MATIERES

Chapitre 1 : Contexte et objectifs de la thèse	1
1. Contexte	2
1.1. Origine du réseau systématique de surveillance de la santé des forêts	2
1.2. Le réseau systématique, un outil de suivi de l'état de santé des arbres	2
1.3. La croissance radiale, en tant que mesure rétrospective de l'état sanitaire de l'arbre.....	5
2. Objectifs de la thèse	7
Chapitre 2 : Placettes et matériels d'étude.....	9
1. Réseau et placettes sélectionnées	10
1.1. Le réseau	10
1.2. Déficit foliaire	10
1.3. Essences et choix des arbres	11
2. Variables à l'échelle des placettes.....	14
2.1. Données pédologiques	14
2.2. Climat.....	16
3. Variables à l'échelle de l'arbre	20
3.1. Description des séries de déficit foliaire	20
3.2. Croissance radiale.....	22
3.3. Calcul des années caractéristiques de croissance radiale et de déficit foliaire	25
3.4. Standardisation des séries de croissance radiale et de déficit foliaire	26
Chapitre 3 : Initiation aux forêts aléatoires.....	29
1. Introduction.....	30
2. Des arbres à la forêt	32
3. Random forest.....	35
3.1. Comment fonctionne random forest?	35
4. Quels types de résultats avec Random Forest ?	38
4.1. Classement des prédicteurs par ordre d'importance.....	38
4.2. Visualisation des relations entre la réponse et les prédicteurs	40
5. La sélection de variables avec Random Forest : procédure VSURF (Genuer et al. 2016)	41
6. Optimiser et évaluer les performances des modèles.....	42
6.1. Evaluer in fine les performances d'un modèle.....	42
6.2. Optimiser les paramètres du modèle.....	43
7. Prospection et comparaison de différentes méthodes d'analyse : forêts aléatoires, forêts aléatoires conditionnelles et VSURF	44

7.1.	Introduction.....	44
7.2.	Matériels et méthodes	44
7.3.	Résultats	46
7.4.	Discussion	49
8.	Résumé des forces et faiblesses de random forest.....	51
Chapitre 4 : Quelles sont les contraintes stationnelles expliquant le mieux l'état sanitaire des houppiers ?.....		
		53
1.	Introduction.....	54
1.1.	Etat de l'art historique.....	54
1.2.	Contraintes	54
1.3.	Quelles essences ?.....	55
2.	Matériels et méthodes	57
2.1.	Variable réponse : état du houppier médian	57
2.2.	Prédicteurs	70
2.3.	Analyses.....	75
3.	Résultats	76
3.1.	Variabilité spatiale du déficit foliaire/aiguilles.....	76
3.2.	Expliquer le déficit foliaire médian (PFmed)	76
3.3.	Mise en évidence d'un effet de l'âge des arbres sur le déficit foliaire médian	85
4.	Discussion	88
4.1.	Quelle contrainte explique le mieux la transparence des houppiers des différentes espèces en France ?	88
4.2.	La/les contraintes sur l'état des houppiers est-elle la même pour toutes les essences ?	95
4.3.	Discussion de l'importance de l'âge dans l'interprétation du déficit foliaire	96
Chapitre 5 : Les variations interannuelles de déficit foliaire expliquent-elles celles de la croissance radiale ?.....		
		99
1.	Contexte	100
2.	Les variations interannuelles de déficit foliaire expliquent-elles celles de la croissance radiale du sapin ?	104
2.1.	Etat de l'art croissance primaire et secondaire.....	104
2.2.	Etat de l'art sur la réponse au climat de la croissance primaire et secondaire	105
2.3.	Matériels et méthodes	108
2.4.	Prédicteurs	116
2.5.	Récapitulatif des analyses à mener	123
2.6.	Résultats	124

2.7. Discussion	137
3. Les variations de déficit foliaire peuvent-elles expliquer celles de la croissance radiale du hêtre? Article	143
3.1. Etat de l'art croissance primaire et secondaire.....	143
3.2. Etat de l'art sur la réponse au climat de la croissance primaire et secondaire	143
4. Discussion	160
4.1. Le déficit foliaire/aiguilles : un effet ténu sur la croissance hors situation de dépérissement 160	
4.2. D'où vient la variabilité interannuelle du déficit foliaire ?.....	162
Synthèse	166
1. Etat des lieux , variations spatiales et interannuelles de l'état de santé des arbres	168
1.1. Un point méthodologique	168
1.2. Variabilité spatiale de l'état de santé des essences	169
1.3. Variabilité interannuelle de l'état de santé du hêtre et du sapin	170
2. Croissance radiale.....	173
3. Croissance radiale et déficit foliaire	175
4. L'âge comme premier facteur explicatif des déficits foliaires.....	177
5. Perspectives.....	178
Références.....	180
Annexe 1.....	204

CHAPITRE 1 : CONTEXTE ET OBJECTIFS DE LA THESE

1. Contexte

1.1. Origine du réseau systématique de surveillance de la santé des forêts

Voyageons dans le temps. Au début des années 1980, des mortalités anormales commencent à être constatées dans les forêts de l'Europe de l'Est notamment en Allemagne. C'est à partir de 1983 que les dégâts importants constatés sur les sapins et les épicéas des Vosges sont considérés comme alarmants : couvert forestier clairsemé, arbres morts, acidification des sols, dommages causés aux racines fines (Landmann and Bonneau 1994). L'avenir de la forêt est décrit comme incertain et la presse parle de mort lente des forêts. Le terme "Waldsterben" (déclin des forêts) s'est répandu dans les médias et a également été inventé dans d'autres langues. Suite à l'angoisse suscitée par l'éventualité d'un dépérissement forestier massif en Europe attribué à la pollution atmosphérique ("pluies acides"), il était nécessaire de quantifier l'état de santé des peuplements. Pour cela l'étendue des dégâts a été chiffrée en France grâce à la création d'un réseau systématique de placettes dans les Vosges, selon une grille de 1 km x 16 km, appelé « réseau bleu » en 1983 (Barthod 1994). Dans chacune des placettes, des arbres numérotés étaient observés annuellement pour noter l'importance du manque d'aiguilles par rapport à un état « normal ». La mise en place de réseaux, tels que le réseau bleu, et la création du programme pluridisciplinaire DEFORPA (dépérissement des forêts et pollution atmosphérique) en France et dans d'autres pays a permis de relativiser rapidement l'influence de la pollution atmosphérique en tant que cause principale des dépérissements observés (Bouvarel 1984; Becker 1985; Levy et al. 1987; Bonneau 1989; Becker et al. 1989). Il apparaissait nécessaire d'aborder cette problématique de « manière objective et aussi complète que possible, en évitant d'avoir des a priori » (Becker 1985). Cette crise globale a poussé les scientifiques à se réunir pour mettre au point des méthodes de surveillance communes, qui a mené à la création du Programme International Concerté sur l'évaluation et la surveillance des effets de la pollution atmosphérique sur les forêts (ICP-Forest). De ce programme a émergé la création d'un réseau international aux méthodes comparables entre pays : le réseau européen de suivi des dommages forestiers. Le réseau européen, repose sur la collaboration entre le programme ICP-Forest et de la Commission Economique pour l'Europe des nations Unies (CEE/NU). Cette collaboration a commencé en 1985 dans le cadre de la Convention sur la pollution atmosphérique transfrontalière à longue distance et de la Commission européenne sur la réglementation de la protection des forêts contre la pollution atmosphérique (règlement CEE n°3528/86).

1.2. Le réseau systématique, un outil de suivi de l'état de santé des arbres

Le Réseau européen de suivi des dommages forestiers est constitué de deux dispositifs complémentaires de placettes dites de niveau 1, réseau extensif et de niveau 2, réseau intensif. L'objectif de ce réseau de niveau 1, était initialement de décrire et suivre dans le temps les effets de la pollution atmosphérique sur les écosystèmes forestiers à partir d'observations légères mais sur un grand nombre de placettes à travers l'Europe. Le réseau de niveau 2, plus riche en termes de mesures et analyses réalisées, devait aider à l'interprétation des évolutions et à la compréhension des dysfonctionnements. Aujourd'hui, le réseau de niveau 1 permet l'évaluation annuelle de l'état de santé des forêts dans le temps et l'espace (Michel et al. 2019).

Toutefois, parler de santé des forêts pose des questions de définition, d'échelle et de métrique. Les concepts de santé d'un arbre, d'une forêt ou d'un écosystème forestier ne peuvent pas être rassemblés

sous une même définition (Innes 1988). Le concept de santé appliqué aux forêts est un concept théorique. Il s'agit d'une terminologie empruntée au monde de la santé humaine et qui est soumise à l'interprétation humaine (Landmann 1988a).

Les termes de santé, vigueur et vitalité sont utilisés comme des synonymes pour discuter de l'état d'un arbre (tree condition), voir Dobbertin (2005). Shigo (Shigo 1990 dans Dobbertin 2005) définit la vigueur d'un arbre comme la capacité génétique (statique) d'un arbre à résister à une contrainte, tandis que la vitalité correspond à la capacité d'un arbre à pousser dans son environnement et à faire face aux stress (dynamique). Par contre, si l'on adopte un point de vue pathologique, on peut parler de santé de l'arbre. Cette terminologie a été définie dans le cadre des études de dépérissement. Si l'on se base sur la définition de Manion (Manion 1981 dans Landmann 1994), on peut alors définir la santé d'un arbre par la présence ou l'absence de dommages biotiques ou abiotiques sur l'arbre. La présence de ces facteurs peut alors entraîner une détérioration de l'état général de l'arbre (état du houppier, croissance).

Le concept de forêt saine est plus compliqué à définir. La définition de la « santé d'une forêt » nécessite la capacité de définir ce qu'est un état « normal » de la forêt dite en « bonne santé ». L'utilisation de critères à l'échelle de l'arbre ne suffit pas à décrire l'état de santé d'une forêt. Cela implique d'avoir une vision globale du fonctionnement d'une forêt en prenant en compte d'autres indicateurs comme par exemple la productivité ou la surface foliaire (Trumbore et al. 2015; Lausch et al. 2016). On ne peut pas définir l'état de santé d'une forêt par la présence ou l'absence de dommages. Si une seule essence dans une forêt est victime d'une pathologie, peut-on dire que la forêt entière est en mauvaise santé ? La santé d'un écosystème est encore plus difficile à évaluer. Il faut pour cela définir de mesures encore plus globales, mais souvent moins facilement quantifiables comme l'assemblage des espèces, la qualité de l'habitat et le cycle des nutriments (Trumbore et al. 2015).

Dans la thèse, nous travaillerons sur l'état de santé à l'échelle de l'arbre afin de pouvoir quantifier la réponse de l'arbre à des stress abiotiques et biotiques.

Enfin, la dernière difficulté réside dans le choix d'un indicateur approprié pour estimer la santé de l'arbre. On peut par exemple travailler sur des paramètres quantifiables de la vitalité d'un arbre tels que la longueur des aiguilles, la fluorescence, le potentiel électrique, la résistance électrique du cambium (Gehrig 2004). Toutefois ces mesures sont coûteuses et difficilement applicables sur le terrain. Généralement, le diagnostic de la santé des forêts est principalement basé sur des critères descriptifs à l'échelle de l'arbre, liés à la croissance primaire et résumés sous le terme "état du houppier" ou "état des cimes". Ces descripteurs de symptomatologie comprennent la morphologie de la couronne, la décoloration anormale des feuilles et l'estimation du déficit foliaire par rapport à un arbre dit de référence (Roloff 1985; Nageleisen 2005b). Dans le réseau européen de niveau 1, l'appréciation de l'état de santé des forêts est réalisée sur chaque arbre depuis le sol et quantifiée par deux critères : le déficit foliaire par rapport à un arbre de référence et la coloration anormale (Eichhorn et al. 2016b). Une quantification du feuillage des arbres (mesure d'indice foliaire, par collecte de litières ou mesures indirectes avec des analyseurs de couvert) sur le réseau de niveau 1 n'a pas été retenue lors de son installation en raison du trop grand nombre de placettes ; de ce fait l'évaluation visuelle du houppier des arbres depuis le sol est devenue une procédure standard dans de nombreuses régions d'Europe. De plus, estimer la transparence du houppier coûte peu cher et est relativement rapide sur le terrain ce qui facilite un suivi à long terme et rétrospectif des arbres avec peu de moyens engagés sur le terrain.

Depuis la mise en place du réseau européen, de nombreuses études ont été conduites afin d'évaluer et comprendre l'évolution de l'état des forêts en Europe. Les analyses sur les réseaux de surveillance ont été principalement axées selon quatre axes : la recherche de l'impact des polluants atmosphériques sur le déficit foliaire, l'explication du déficit foliaire en fonction de facteurs décrivant les sites, la description des tendances d'évolution à long terme de l'état des houppiers et l'étude des variations temporelles de l'état des houppiers avec les facteurs de stress.

En Europe, les dépôts polluants et l'acidification des sols qui en découle, ont été considérées comme des causes majeures de la dégradation de l'état de santé des arbres. C'est pourquoi des études se sont d'abord focalisées sur une interprétation basée uniquement sur l'impact potentiel des polluants atmosphériques sur l'état des houppiers (Landmann and Bonneau 1994; Solberg and Tørseth 1997; Klap et al. 2000; Van Leeuwen et al. 2000; de Vries et al. 2014; Juknys et al. 2014). Cependant, plusieurs études sur l'impact des polluants et du climat sur le houppier ont montré que, malgré un effet significatif des dépôts atmosphériques sur l'état des cimes, cette relation reste d'un faible niveau explicatif et laisse apparaître un plus grand impact du climat (Levy et al. 1987; Johnson and Jacob 2010; De Marco et al. 2014; de Vries et al. 2014). Par exemple, parmi les polluants atmosphériques, l'ozone contribue au déficit foliaire observé en Suisse, avec un effet modéré selon le déficit hydrique du sol (Zierl 2002). Dans bien des cas, la détérioration du houppier est le résultat d'une multitude de facteurs de stress comme des conditions climatiques défavorables, des attaques d'insectes ou des maladies (Augustaitis et al. 2007).

L'état sanitaire des arbres, étudié à travers des corrélations entre les facteurs stationnels et l'état du houppier, dépend des caractéristiques écologiques du site de croissance (altitude, climat, caractéristiques du sol...), des caractéristiques du peuplement comme la diversité des espèces dans la placette ou l'âge de l'arbre (Aamlid et al. 2000; Seidling 2001, 2004; Seidling and Mues 2005; Eichhorn et al. 2005; Sousa-Silva et al. 2018).

Le déficit foliaire d'un site peut varier d'année en année en raison d'événements abiotiques ou d'attaques de parasites. Les expériences menées en Europe ont montré que la sécheresse est le facteur environnemental le plus important affectant les changements dans l'état de défoliation des arbres (Breda and Landmann 1995; Badeau et al. 1997a; Badeau 1999; Solberg 2004; Seidling 2007; de Vries et al. 2014; Ferretti et al. 2014; Popa et al. 2017). A partir de données de pertes foliaires sur 5 ans, Badeau (1999) a montré l'existence d'un décalage entre le déficit hydrique et la réponse des arbres en terme de variations de l'état des cimes, de 1 an chez le hêtre, de 1 à 2 ans chez le chêne sessile et pédonculé ainsi qu'un décalage de 1 an plus marqué chez le chêne vert et pubescent. Les événements de gels tardifs, endommageant les bourgeons et les jeunes feuilles, font partie des aléas climatiques identifiés faisant varier annuellement le déficit foliaire (Menzel et al. 2015). Parmi les facteurs expliquant les variations interannuelles de l'état des cimes, il faut également intégrer l'impact des agents biotiques tels que les défoliateurs ou les pathogènes (Nevalainen et al. 2010).

1.2.1. Quelles critiques et limites du déficit foliaire ont-elles déjà été discutées ?

Les informations disponibles grâce au réseau européen ne se résument plus à la surveillance des forêts, elles deviennent également une source d'information pour la politique forestière. L'état des houppiers est un indicateur de l'état des forêts largement utilisé dans le cadre du critère 2, "Santé et vitalité des forêts", un des six critères adoptés par [Forest Europe](#) pour fournir des indicateurs pour la gestion durable (IGD) des forêts en Europe (Michel et al. 2018). En outre, les rapports techniques de l'ICP

Forests expriment le pourcentage d'arbres endommagés comme le nombre d'arbres ayant un déficit foliaire supérieur à 25%. Toutefois, ce seuil n'a jamais été démontré comme représentatif d'un point de basculement des arbres vers un état de santé dégradé.

L'efficacité du déficit foliaire pour définir l'état de santé de l'arbre est critiquée depuis la création du réseau (Innes 1998) car son évaluation visuelle est subjective et aucune référence absolue n'est formalisée. L'utilisation du déficit foliaire comme indicateur de santé de l'arbre est donc régulièrement remise en cause pour des raisons méthodologiques, mais aussi du fait du manque de connaissances sur le déterminisme du déficit foliaire. La transparence du houppier est une observation symptomatologique qui n'est pas spécifique à une cause. La signification réelle du déficit foliaire du houppier de l'arbre n'est pas claire.

1.3. La croissance radiale, en tant que mesure rétrospective de l'état sanitaire de l'arbre

La croissance radiale est un autre indicateur largement utilisé pour évaluer l'état physiologique d'un arbre (Dobbertin, 2005). Elle est le résultat de processus fonctionnels en lien avec climat et permet une analyse rétrospective de la réponse de l'arbre aux aléas qu'il subit (Schweingruber 1987; Fritts and Swetnam 1989). De plus, la croissance radiale est une grandeur annuelle mesurable, fiable et objective.

Selon Waring (1987), on peut hiérarchiser les processus de développement d'un arbre en commençant par le développement du houppier, les racines, les bourgeons, le développement des tissus de stockage, la croissance radiale, la défense (production de métabolites secondaires) et enfin la reproduction. Si l'on considère que le déficit foliaire résulte d'un développement anormal de la croissance primaire (allongement court, altération du développement de la couronne, nombre ou qualité de bourgeons), alors on peut considérer le déficit foliaire comme un proxy de la régulation de la masse foliaire (Bréda, 2008). Cette perte de feuilles peut altérer les flux de carbone et d'eau et, par conséquent, restreindre la croissance radiale.

Différentes études ont été lancées dès les années 90 afin de définir le lien entre l'état du houppier et la croissance.

Une première approche considère le déficit foliaire comme un indicateur de vitalité pour définir son impact sur la croissance *a priori*. Pour cela, différentes classes de défoliation, censées représenter des « états de santé » des arbres (classes établies avant ou après échantillonnage), sont utilisées pour stratifier l'échantillon d'arbres pour analyser des mesures de croissance radiale à partir de mesures de cernes (Becker 1987; Innes and Neumann 1991; Gandolfo and Tessier 1994), d'accroissements annuels en volume (Kramer 1986) ou de circonférences (Zarnoch et al. 1994; Juknys et al. 2003; Drobyshev et al. 2007b). Les seuils définis *a priori* peuvent être utilisés mais ne renseignent rien sur la physiologie des espèces.

Une deuxième approche consiste à étudier la croissance radiale et à essayer d'en extraire des seuils de déficit foliaire affectant la croissance *a posteriori*. Une grande partie de la littérature repose sur la recherche d'un seuil d'état du houppier pouvant discriminer les trajectoires de croissance. Cependant aucun schéma générique n'est ressorti de ces études. En effet, de nombreux seuils de déficit foliaire à partir desquels la croissance serait diminuée significativement ont été proposés, mais ces seuils sont

essentiellement dépendants de l'espèce et du site. En Europe, les seuils de déficit foliaire impactant la croissance varient entre 5% et 35% chez les résineux (Becker et al. 1990b; Solberg 1999; Fischer et al. 2004; Lorenz et al. 2004; Sánchez-Salguero et al. 2010) et de 10% à 25% chez les décidus (Standovar and Somogyi 1998; Fischer et al. 2004; Lorenz et al. 2004; Drobyshev et al. 2007b) ; il n'y a pas de consensus sur leurs valeurs.

La dernière approche s'intéresse au lien entre l'état des houppiers et la croissance radiale. Pour introduire cette approche, on peut citer le travail de Solberg et Tveite (2000), qui ont cherché à expliquer l'accroissement en diamètre d'épicéas à partir de la densité du houppier. La relation trouvée a été caractérisée comme faiblement explicative des variations de croissance. Toutefois, il s'agit d'une relation basée sur des observations ponctuelles et ne s'applique pas nécessairement aux variations temporelles. Très peu de travaux s'intéressent au lien entre les variations interannuelles de l'état des houppiers et la croissance radiale (i.e. signal à haute fréquence). Badeau (1999) a montré qu'il existe un décalage plus ou moins important entre l'augmentation des déficits foliaires et le déficit hydrique du sol chez différentes espèces de feuillus. Ce décalage peut s'expliquer par la mise en place sur deux ans de la couronne, avec une préformation des feuilles l'année n et leur déploiement l'année $n+1$ (Eschrich et al. 1989; Gruber 1995a). Le déficit hydrique joue sur la préformation des bourgeons en diminuant le nombre de feuilles formées dans le bourgeon et donc en réduisant la quantité de feuilles développées l'année suivante (Bréda et al. 2006) disponibles pour la photosynthèse. Dobbertin (2005) a mis en relation deux études sur l'impact de la sécheresse de 2003 sur la croissance radiale et sur le déficit foliaire et a montré que la croissance radiale réduite en 2003 alors que l'augmentation de perte foliaire n'est observée qu'à partir de 2004. L'arbre modifie l'allocation du carbone en cas de stress hydrique en réduisant la croissance mais en maintenant le taux de feuilles. La sécheresse affecterait donc directement la croissance et indirectement l'état des cimes. Des facteurs biotiques, tels que les défoliateurs, peuvent également jouer sur ce lien cime-croissance. En effet, la défoliation par des insectes peut se retrouver dans des séries dendrochronologiques, grâce auxquelles on peut reconstruire le cycle des attaques à partir des mesures de largeurs de cernes (Rolland et al. 2001). Si le déficit foliaire et la croissance radiale sont corrélés aux mêmes prédicteurs abiotiques ou biotiques, alors on devrait pouvoir mettre en évidence une relation entre les deux indicateurs. A notre connaissance, seuls Seidling et al. (2012) ont examiné, pour trois essences (épicéa, pin sylvestre, hêtre), les liens entre la croissance radiale, le climat et le déficit foliaire et n'ont trouvé qu'une faible corrélation entre le déficit foliaire et la croissance radiale. Ces relations ont été obtenues de manière non systématique et sur un nombre limité d'espèces. Ces résultats doivent être confirmés sur un plus grand nombre d'arbres et dans des conditions climatiques et écologiques plus variées.

2. Objectifs de la thèse

La partie française du réseau européen de suivi des dommages forestiers nous offre la possibilité de répondre aux deux questions suivantes :

- 1) Quelles sont les contraintes expliquant le mieux l'état sanitaire des houppiers, de neuf essences majeures en France, entre les placettes du réseau ?
- 2) Les variations interannuelles de déficit foliaire peuvent-elles expliquer celles de la croissance radiale?

Afin de répondre à ces questions, nous avons travaillé sur la partie française du réseau européen de suivi des dommages forestiers. Les correspondants observateurs du réseau assurent le suivi de l'état sanitaire des houppiers depuis 1989. Chaque arbre est suivi de manière individuelle dans le temps, en répertoriant les dommages potentiels. Le caractère systématique du réseau et du choix des arbres conduit à une base de données représentative de la composition, de la structure et de l'état de la forêt. En France, pour chaque placette du réseau systématique, on dispose également d'un ensemble de descripteurs fixes issus de deux campagnes de description des sols (caractérisations pédologiques, analyses physicochimiques). Grâce au carottage à cœur des arbres du réseau, nous avons acquis des séries de largeurs de cernes de presque 5 000 arbres dont l'histoire sanitaire individuelle est connue.

La première question a été abordée via une approche par contraintes des variations spatiales du déficit foliaire des placettes, basée sur nos connaissances du fonctionnement des essences forestières. Afin d'évaluer la généralité de certaines hypothèses liées aux contraintes, nous avons rassemblé dans une même étude les analyses des variations de déficit foliaire moyen par placette de neuf essences réparties sur le territoire français. Les analyses ont été menées à l'échelle nationale de façon à maximiser les contextes écologiques dans lesquels les espèces seraient présentes.

La deuxième question étudie le déterminisme abiotique des variations interannuelles du déficit foliaire et de la croissance radiale et teste le pouvoir explicatif des variations interannuelles de déficit pour expliquer les variations hautes fréquences de la croissance radiale. La question a été traitée pour deux essences, le hêtre et le sapin, car elle a nécessité la mesure de largeurs de cernes. Avec l'analyse conjointe des variations interannuelles de la croissance et du déficit foliaire nous sommes intéressés au lien fonctionnel pouvant exister entre ces deux indicateurs de la santé d'un arbre.

CHAPITRE 2 : PLACETTES ET MATERIELS D'ETUDE

1. Réseau et placettes sélectionnées

1.1. Le réseau

Le Réseau européen de suivi des dommages forestiers repose sur la collaboration entre le programme International Concerté sur l'évaluation et la surveillance des effets de la pollution atmosphérique sur les forêts (ICP-Forest) et de la Commission Economique pour l'Europe des nations Unies (CEE/NU). Cette collaboration a commencé en 1985 dans le cadre de la Convention sur la pollution atmosphérique transfrontalière à longue distance (Genève, 1979) et de la Commission européenne sur la réglementation de la protection des forêts contre la pollution atmosphérique (règlement CEE n°3528/86). À l'heure actuelle, sur les 42 pays, 27 collaborent au programme de notation de l'état des cimes.

Ce réseau est constitué de deux dispositifs de placettes dites de niveau 1 (réseau extensif) et de niveau 2 (réseau intensif). Le niveau 1 est composé de placettes permanentes installées aux nœuds d'une maille régulière de 16km x 16km. La partie française de ce réseau couvre l'ensemble des régions forestières du territoire national grâce à plus de 560 placettes mises en place en 1989 et suivies par le Département de la santé des forêts.

L'objectif de ce réseau était initialement de suivre les effets de la pollution atmosphérique sur les écosystèmes forestiers, celle-ci étant fréquemment évoquée dans les années 1980 comme à l'origine des dépérissements dans toute l'Europe. Depuis sa création, les observateurs du réseau évaluent chaque année, l'état sanitaire des forêts dans le temps et dans l'espace. Cet état est évalué par une appréciation visuelle de l'état de la couronne de chaque arbre réalisé depuis le sol, quantifiée par deux critères : le déficit foliaire et la coloration anormale.

1.2. Déficit foliaire

1.2.1. Protocole de notation du déficit foliaire

A partir du centre de la placette, les 20 arbres échantillons sont sélectionnés les uns à la suite des autres en suivant une spirale. L'arbre échantillon correspond à l'arbre sur lequel sont faites les observations. Chaque arbre échantillon est identifié par un numéro unique et selon une série continue. Si un arbre échantillon disparaît (gestion sylvicole, changement de statut, mort...), ce dernier est remplacé par un nouvel arbre identifié avec un nouveau numéro. Afin de limiter les effets liés à la compétition ou au manque de lumière, seuls des arbres échantillons au statut dominant ou co-dominant sont sélectionnés. Si le statut d'un arbre vient à changer au cours du temps, celui-ci doit être signalé et remplacé par un autre arbre.

Chaque été, les 20 arbres de chaque placette font l'objet de plusieurs observations : la coloration anormale du houppier, la présence de dommages et le déficit foliaire. Dans la thèse nous travaillerons exclusivement sur les notations annuelles de déficit foliaire et de dommages. La littérature n'exploite en effet que très rarement les colorations anormales de feuilles, avec des conclusions peu convaincantes (Bussotti et al. 2003). De plus, l'évaluation visuelle de la coloration des feuilles peut s'avérer problématique, avec par exemple des problèmes de corrélation entre l'évaluation aux jumelles et l'observation directe des échantillons (Ferretti 1998). L'analyse des colorations anormales ne nous est donc pas apparue comme une priorité.

Les observations sont effectuées par des binômes de correspondants-observateurs, par observation aux jumelles depuis le sol. Les notations ont lieu chaque été entre le 1^{er} juillet et le 31 août. Avant de débiter les notations, les correspondants-observateurs doivent définir un arbre de référence. L'arbre de référence, selon le manuel de l'ICP Forests niveau 1, peut être un arbre de référence absolu ou local (Eichhorn et al. 2016a). L'arbre de référence absolu est le meilleur arbre possible d'une espèce, indépendamment des conditions du site, de l'âge de l'arbre, etc. L'arbre de référence local est un arbre conceptuel (imaginaire), défini ici comme le meilleur arbre à feuillage complet qui pourrait pousser sur un site particulier, en tenant compte de facteurs tels que l'altitude, la latitude, l'âge de l'arbre, les conditions du site et le statut social. Son déficit foliaire est par définition égal à 0%. L'arbre de référence prend en compte les particularités de l'essence, notamment le nombre d'années d'aiguilles ou le polycyclisme.

Une fois l'arbre de référence défini, les correspondants-observateurs peuvent commencer la notation des arbres échantillons. L'observation est réalisée sur le houppier notable de l'arbre, ce qui correspond au tiers supérieur du houppier ; les parties en compétition étant exclues. La note de déficit foliaire finale correspond à la surface foliaire absente par rapport à l'arbre de référence. Celui-ci est noté en classes de 5%, un déficit foliaire de 0% correspondant à un arbre ayant un houppier comparable à l'arbre de référence.

Afin de limiter les biais de notation du déficit foliaire induits par les observateurs, les correspondants-observateurs participent régulièrement, par région, à des exercices d'intercalibration. Lors de ces exercices les correspondants-observateurs se regroupent et notent indépendamment un certain nombre d'arbres, comparent les notations, puis en discutent avec les formateurs afin de rectifier (si nécessaire) les notations.

1.2.2. Notations de symptômes et de leurs causes

En plus du déficit foliaire, grâce à leur expertise phytosanitaire, les correspondants-observateurs rapportent chaque année (toujours à l'aide de jumelles) les dommages, dégâts ou indices de dommages pouvant avoir un impact sur les différents organes de l'arbre, qu'ils soient d'origine biotique ou abiotique. Cette observation concerne tous les organes de l'arbre (feuilles du houppier notable, tronc, racine, branches, fruit, fleurs, bourgeons) et précise à chaque fois le symptôme observé, l'organe touché ainsi que sa localisation sur l'organe et enfin l'intensité du dommage (Nageleisen and Goudet 2011). L'identification de la cause d'un symptôme n'est pas systématique. Dans les cas où l'identification de la cause n'est pas possible, cette dernière est classée comme « inconnue » ou n'est tout simplement pas renseignée.

1.3. Essences et choix des arbres

Notre équipe a déjà mené deux études visant à identifier les agents responsables des fluctuations interannuelles de l'état des cimes sur les placettes dites de niveau 1 (réseau 16 x 16) (Badeau et al. 1997a; Badeau 1999). Cependant, en raison de l'évolution des protocoles de notation depuis l'installation du réseau, seulement 5 années avaient pu être étudiées (période 1994-1998). Aujourd'hui, après 25 ans de mesure, des séries temporelles plus longues offrent des perspectives plus riches.

Sur l'ensemble des placettes du réseau, 328 placettes ont été sélectionnées en amont du démarrage de la thèse selon différents critères : un effectif minimum d'arbres par placette, les essences ainsi que la longueur des chronologies de notation des houppiers.

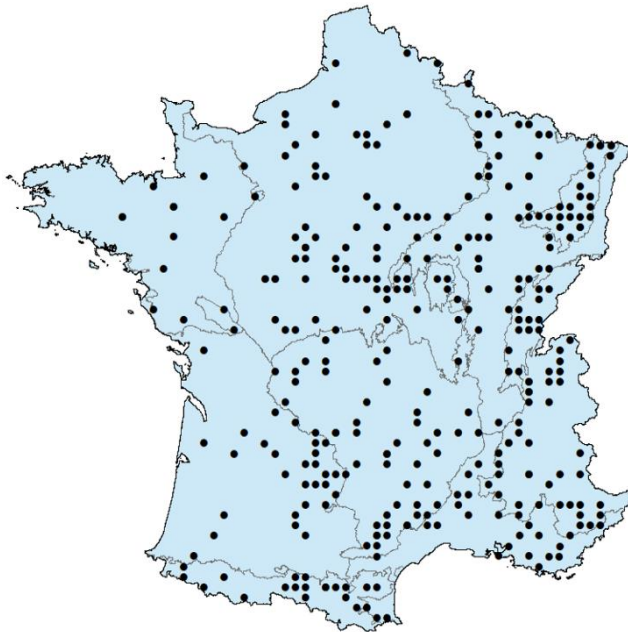


Figure 2. 1 : Localisation des 328 placettes sélectionnées de la thèse.

Le choix des essences s'est fait par analyse des effectifs d'arbres observés par placette de chaque essence du réseau et en fonction de leur intérêt écologique et de leur importance comme essence de production. Pour répondre aux objectifs de la thèse, il fallait un échantillonnage représentatif du peuplement. Il a été décidé de sélectionner les placettes ayant au minimum 5 arbres par essence d'intérêt ce qui permet de couvrir une grande partie de l'aire de répartition des espèces sur le territoire national (Figure 2. 1).

Les travaux de Badeau et al. (1999 ; 1997) ont montré les limites de l'utilisation des séries courtes de déficit foliaire. Les mesures de déficit foliaire ont débuté dès la mise en place du réseau en 1989. Cependant, le protocole de notation du déficit foliaire a subi un changement entre 1994 et 1996 et s'est stabilisé en 1997 (Landmann et al. 1998). Ce changement a été réalisé suite au constat du mauvais choix « d'arbre de référence » pour noter les pertes foliaires, chez les feuillus. Pour les feuillus, les données jugées pertinentes par les animateurs du réseau débutent donc seulement à 1997. Pour les résineux, les données sont valides depuis 1989, date d'installation du réseau. Les placettes installées entre 1989 et 1999 ont fait l'objet d'une caractérisation écologique, par conséquent toutes les placettes installées après 1999, ces caractérisations n'ont pas été réalisées, et ces placettes « récentes » n'entrent pas dans la sélection. Les placettes impactées par les perturbations majeures des tempêtes de 1999 ont également été retirées de la sélection. La sélection des arbres dans le réseau a été faite dans le but de maximiser le nombre d'arbres avec des observations homogènes dans le temps, *a minima* depuis 2001.

L'analyse croisée de ces différents critères a fait ressortir une liste de 9 essences : *Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus robur* L., *Quercus pubescens* Willd. et *Quercus ilex* L. ainsi que *Abies alba* Mill., *Picea abies* (L.) H. Karst., *Pinus sylvestris* L. et *Pinus halepensis* Mill. (Tableau 2. 1).

Dans cette sélection, on retrouve quatre espèces de feuillus caduques. Les plus communes et les plus répandues sont le hêtre, les chênes sessiles et pédonculés. Le chêne pubescent est une essence que l'on retrouve essentiellement dans le sud du pays mais que l'on retrouve aussi un peu présente dans le Nord sur du calcaire et sous un climat chaud et sec. Les résineux de production sont représentés par trois espèces, l'épicéa, le sapin et le pin sylvestre. En France on retrouve principalement ces trois espèces en montagne (pur ou en mélange). A cette sélection sont ajoutés un feuillu et un résineux méditerranéens, le chêne vert et le pin d'Alep.

Tableau 2. 1 : Nombre de placettes et d'arbres échantillonnés pour les 9 essences sélectionnées.

Espèce	Code espèce	Placettes	Arbres
Sapin	ABAL	38	311
Epicéa	PIAB	35	286
Pin sylvestre	PISY	50	424
Pin d'Alep	PIAL	12	154
Chêne pubescent	QUPU	58	650
Chêne vert	QUIL	18	233
Chêne sessile	QUPE	114	944
Chêne pédonculé	QURO	110	893
Hêtre	FASY	102	737

2. Variables à l'échelle des placettes

2.1. Données pédologiques

Le réseau de surveillance de l'état des forêts a fait l'objet de deux campagnes de description et d'analyse des sols : la campagne ICP effectuée à l'installation des placettes en 1994 et la campagne BioSoil effectuée en 2006.

2.1.1. Première campagne ICP

Rappelons que le réseau a été mis en place sur l'hypothèse que la perte en vitalité des arbres pouvait s'expliquer par des dépôts de pollution atmosphérique. Il était donc nécessaire d'avoir des descriptions initiales de la composition chimique des sols et de leurs propriétés. A partir de 1994, une première évaluation de la qualité des sols a été entreprise en Europe. Les résultats du premier inventaire se trouvent dans la base de données européenne et dans le rapport « Forest Soil Condition in Europe » (Vanmechelen et al. 1997).

L'étude du sol comprenait deux étapes complémentaires pratiquées dans une fosse pédologique ouverte le plus près possible du centre de la placette.

Pour chaque placette, une description des profils (humus, profondeur d'enracinement, nom de l'horizon) et des horizons (profondeur, couleur, texture, structure, compacité, abondance en éléments grossiers, abondance de racines) a été faite.

Ces descriptions ont été complétées par des prélèvements de sol effectués selon un protocole systématique. Pour les analyses physico-chimiques, quatre couches étaient définies dans la partie du profil comprises entre 0 et 60 cm de profondeur (0-10 cm, 10-20 cm, 20-40 cm, 40-60 cm). Malheureusement, certains relevés de la première campagne n'ont pas toujours tenu compte de ces limites fixes de prélèvement et ont été réalisés par horizon pédologique, ce qui a conduit à une hétérogénéité des échantillons par placette et donc de la qualité des données. Les éléments chimiques disponibles sont le carbone organique (g.kg^{-1}), l'azote total (g.kg^{-1}), les éléments échangeables (Al_ech, K_ech, Mg_ech, Ca_ech, Mn_ech, cmol^+/kg), le rapport entre le carbone et l'azote totaux (C/N). En plus des éléments chimiques, nous disposons de mesures de pH (en solution aqueuse), du taux de saturation (TxSat) indiquant la richesse du sol et la densité apparente (DA). Un premier bilan de cette campagne a été effectué par Badeau (Badeau 1998).

En France, cette campagne a été complétée par un relevé écologique complet, dont un relevé de flore. Plutôt que d'utiliser des indices bioindiqués nous utiliserons les analyses physico-chimiques des sols

2.1.2. Deuxième campagne BioSoil

La deuxième campagne de terrain réalisée entre 2006 et 2007 avait pour objectif de décrire le statut chimique et physique des placettes du réseau. Les résultats de cette campagne sont disponibles dans un rapport écrit par De Vos et Cools (2011). Lors de ce deuxième passage, le prélèvement des échantillons de sol a été fait selon un protocole différent de la première campagne. Pour chaque placette, les opérateurs ont prélevé dans les couches de sol minéral de 0-10 cm, 10-20 cm, 20-40 cm et 40-80 cm (et non 40-60 cm comme lors de la première campagne) de profondeur et les résultats des analyses sont présentés par couche à profondeur fixe.

L'utilisation des données issues de la première campagne a été préférée à celle de la deuxième pour deux raisons. Premièrement, avec la première campagne nous avons des descriptions de profils et notamment l'enracinement, des discontinuités et des contraintes, ce que nous n'avons pas pour la deuxième campagne. Deuxièmement, il existe un doute sur la localisation exacte des placettes lors du deuxième inventaire. En effet, la comparaison des deux inventaires a mis en évidence des discordances mettant en doute la position des fosses de la seconde campagne (comm. pers. Badeau et Levillain). La deuxième campagne effectuée en 2006 a été ponctuellement mobilisée pour compléter des données manquantes dans la première campagne.

2.1.3. Travail d'homogénéisation des données

Le projet de caractérisation des placettes présentait beaucoup de paramètres à relever avec une grande précision, ce qui a mené à des problèmes d'interprétation du protocole ainsi qu'à des données manquantes. Il a donc été nécessaire de compléter les tableaux pour les données manquantes. De plus, comme nous l'avons vu précédemment, si les profondeurs de prélèvement de sol de la deuxième campagne ont été correctement respectées, ceci n'est pas forcément le cas pour les échantillons de la première campagne. C'est pourquoi un travail d'homogénéisation a également été effectué par un ingénieur en pédologie.

Afin d'homogénéiser les profondeurs de prélèvements, la fonction « mass preserving spline » : `mpspline` (package « GSIF », R, Heuvelink and Malone, 2020) a été appliquée sur les analyses physicochimiques de la campagne de sol 1994-1999. Pour chaque profil, 20 valeurs de paramètre de lissage (λ) ont été testées. L'erreur quadratique moyenne (RMSE) entre les estimations et les valeurs réelles a également été calculée pour chaque profil. La valeur finale du paramètre λ a été sélectionnée en minimisant le RMSE par profil pour chaque élément chimique. Cette procédure nous a permis d'obtenir les valeurs des éléments chimiques par cm et donc à des profondeurs fixes.

2.1.4. Calcul de la réserve utile en eau

La réserve utile correspond à la part de la réserve en eau dans le sol extractible par les racines des arbres. La RU d'un échantillon de sol, est la différence de contenu en eau entre l'humidité à la capacité au champ et l'humidité au point de flétrissement et s'exprime en mm.

Dans notre cas, la réserve utile (RU) du sol a été estimée à partir d'une fonction de pédotransfert (FPT). Les fonctions de pédotransfert permettent d'estimer l'humidité massique du sol en décrivant les relations liant des caractéristiques du sol facilement accessible aux propriétés du sol telles que les teneurs en eau à des états caractéristiques, nécessaires au calcul de RU. La fonction de pédotransfert du "package euptf" (PTF21, dans les articles de Tóth et al., 2015; Weynants and Tóth, 2014) a été choisie en fonction des informations disponibles dans la base de données de sol. Cette fonction prend en compte la granulométrie (argile, limon, sable), la teneur en carbone (Corg en %) et la densité apparente (DA).

De la première campagne, seules les classes de texture ont été renseignées. Les données de granulométrie, teneurs en argile-limon-sable, des placettes ont donc été déterminées lors de la deuxième campagne (BioSoil). Ces trois teneurs (en %) ont subi le même traitement d'homogénéisation des données que les autres variables physicochimiques (cf. 2.1.3). En l'absence de

données granulométriques (placettes non analysées en 2006, ex : placette n°1174 et n°1397), nous avons utilisé les données de texture « au toucher » qui ont été transformées en données granulométriques en prenant les valeurs des centroïdes des classes du triangle de texture de l'Aisne encore appelé « Jamagne ».

Dans les cas où les densités apparentes étaient manquantes (8/328 placettes), ces dernières ont été calculées à partir du carbone organique, selon la formule suivante :

$$DA_{estVB} = \exp(0.43155 + (-0.0236 * \text{Log_Corg}) + (-0.031318 * \text{Log_Corg}^2) + (-0.0056133 * \text{Log_Corg}^3) + (0.0025536 * \text{Log_Corg}^4) + (-0.00038683 * \text{Log_Corg}^5))$$

Comme précisé en amont, les données manquantes (placette n°1984) de carbone organique ont été remplacées par les données de la seconde campagne.

2.2. Climat

2.2.1. Pluie, températures et indices thermiques

Les coordonnées de chaque placette ont été projetées sur une maille systématique de 8 x 8 km correspondant au maillage SAFRAN pour la période 1959-2014.

Les données climatiques journalières de température ont fait l'objet de synthèses saisonnières basées sur la phénologie et nos connaissances sur le fonctionnement des essences étudiées.

Plusieurs variables élaborées de températures ont été créées pour l'étude des variations interannuelles du déficit foliaire et de la croissance radiale détaillées dans le Chapitre 5 :

- Températures moyennes durant la saison de végétation ;
- Indice de gel tardif, correspondant à l'accumulation des températures négatives autour de la date de débourrement et pouvant endommager les bourgeons ou les jeunes feuilles;
- Indice de gel hivernal, correspondant à l'accumulation des températures négatives pendant l'hiver pouvant endommager les bourgeons en dormance ou le cambium;
- Nombre de jours d'hiver à température permettant une photosynthèse hivernale, pouvant avoir un effet positif sur la croissance des arbres à aiguilles persistantes ;
- Cumul d'ETP Penman pendant les jours de photosynthèse hivernale
- Cumul rayonnement pendant les jours de photosynthèse hivernale

2.2.2. Identification et quantification des sécheresses

Une des originalités de la thèse est notre capacité à quantifier pour chacune des placettes l'intensité et la durée des sécheresses édaphiques à partir du modèle de bilan hydrique Biljou© (Granier et al. 1999). Ce modèle calcule rétrospectivement, au pas de temps journalier, les flux d'eau qui entrent et qui sortent du peuplement. Les flux entrants sont les précipitations. Les flux sortants sont la transpiration des arbres, l'interception des précipitations, l'évapotranspiration du sol et du sous-étage et le drainage de l'excès d'eau vers les couches profondes. Les différences entre ces flux entrants et sortants permettent de calculer jour par jour la variation de la réserve en eau du sol.

Ici, le déficit hydrique est caractérisé par la réserve en eau relative du sol (REW – relative extractable water).

Les calculs des différents indicateurs de sécheresse sont basés sur les connaissances du fonctionnement écophysiological des arbres soumis à un déficit d'eau dans le sol. Si les flux sortants sont supérieurs aux flux entrants, la réserve en eau relative du sol (REW) diminue. Un passage en-dessous d'une valeur de 0.4, provoque la fermeture des stomates. La fermeture des stomates se traduit par la diminution de la transpiration et donc de la consommation en eau. Il a été montré que la croissance du tronc des chênes ou du hêtre était stoppée dès lors que REW chutait en dessous de 0.4 (Granier et al. 1995, 2007) .

Les indicateurs de déficit hydrique du sol modélisés caractérisent :

- la date de début de stress, correspondant au premier jour de l'année à partir duquel le manque d'eau dans le sol induit une régulation de la transpiration ($REW < 0.4$) ;
- le nombre de jours de stress, correspondant au nombre de journées pendant lesquelles le peuplement est en déficit hydrique ($REW < 0.4$). Pour les décidus, le nombre de jours est calculé sur la période de végétation (comprise entre la date de débournement et la date de chute des feuilles). Pour les résineux, le nombre de jours est calculé sur l'année entière ;
- l'indice de stress hydrique, est la variable la plus intégrative en prenant en compte à la fois la durée et l'intensité du déficit en eau dans le sol.

Ces indicateurs ont été calculés rétrospectivement, au pas de temps annuel sur la saison de végétation pour les décidus et sur l'année pour les sempervirents, à l'échelle de placette et ce pour chaque essence. Pour ce faire, le modèle nécessite diverses caractéristiques locales de sol, du peuplement ainsi que des données climatiques journalières.

2.2.2.1. Paramètres climatiques d'entrée du modèle

Les [variables climatiques](#) nécessaires au calcul du bilan hydrique sont les précipitations (mm), le rayonnement global ($J.cm^{-2}$), les températures moyennes ($^{\circ}C$), la vitesse du vent à 2 m ($m.s^{-1}$), l'humidité relative de l'air (%) ou le déficit de saturation de l'air (hPa).

Les précipitations servent à estimer les flux entrants après soustraction de l'interception des précipitations. L'évapotranspiration potentielle (ETP), calculée selon la formule de Penman, permet de calculer l'évapotranspiration réelle (ETR) du peuplement. Le calcul de l'ETP intègre le rayonnement global, la vitesse du vent, les températures minimale, maximale et moyenne, l'humidité de l'air et un albédo des couverts de 0.15.

2.2.2.2. Les paramètres du sol et du peuplement

Le sol

La description et l'analyse du sol de chaque placette présentées plus haut nous ont permis de définir les paramètres édaphiques nécessaires à la modélisation de l'interface sol-racines.

Le sol étant considéré dans le modèle Biljou© comme une série verticale de réservoirs à propriétés hydrodynamiques homogènes, il a fallu délimiter le nombre et les limites de couches de sol. Ces limites de couches sont définies sur la base de différents critères pouvant affecter la distribution verticale des

racines (la texture, le pourcentage d'éléments grossiers, la compacité caractérisée par la densité apparente). Les limites de profondeurs des couches ont été définies jusqu'à la profondeur totale du sol. Le nombre de couches varie entre 2 et 3.

Pour chaque couche de sol il est nécessaire de renseigner :

- La profondeur de la couche (cm) ;
- La réserve utile (mm) calculée sur la profondeur de sol ;
- Le pourcentage des racines fines, déterminé à partir des descriptions des horizons lors de la première campagne de caractérisation des sols ;
- L'humidité au point de flétrissement (pF 4.2) ;
- La densité apparente, issue de la première caractérisation des sols du réseau;
- La densité réelle ;
- Les paramètres permettant de calculer la macroporosité en fonction de l'humidité du sol selon les paramètres de Villette (1994).

Les flux d'eau entrants et sortants dépendent également des paramètres permettant de modéliser l'interface entre les houppiers et l'atmosphère. Le couvert forestier intercepte les précipitations, et le rayonnement et détermine la transpiration du peuplement (Bréda 1999).

La phénologie

Pour les décidus, la date de débourrement et de chute des feuilles doit être renseignée car les flux d'eau varient avec la phénologie foliaire (Granier et al. 1995; Bréda and Granier 1996). Sur la base de fonctions de température, les dates de débourrement et de chute des feuilles ont été modélisées pour chaque parcelle (Dufrêne et al. 2005).

L'indice foliaire (LAI)

L'indice foliaire (LAI pour Leaf Area Index) influence à la fois la transpiration des arbres, l'évapotranspiration du sol et de la végétation herbacée, et l'interception pluies. Aucune mesure de LAI n'étant disponible pour les placettes du réseau de niveau 1, nous avons utilisé des valeurs moyennes par essence issues de la littérature (Tableau 2. 2) dans le cas du hêtre, à la valeur moyenne a été modulée en fonction de l'âge du peuplement (Bréda, com. pers.).

Tableau 2. 2 : Valeurs des indices foliaires (LAI) estimés pour les neuf essences de la thèse.

Essence	LAI	source
Hêtre	7	com pers Bréda
Chênes sessile et pédonculé	6	com pers Bréda
Sapin	7	com pers Bréda
Epicéa	6	com pers Bréda
Pin sylvestre	3	com pers Bréda
Pin d'Alep	3.5	Davi et al., 2008
Chêne vert	3.9	com pers Bréda
Chêne pubescent	3	Damesin et al., 1998

Le coefficient d'extinction du rayonnement global (k)

L'évaporation au niveau du sol et du sous-étage herbacé dépend du rayonnement transmis sous couvert, calculé à partir du rayonnement global incident et d'un coefficient d'extinction à travers la surface foliaire (LAI). Les valeurs du coefficient d'extinction du rayonnement global (k) pour chaque espèce sont issues de Bréda (2003).

3. Variables à l'échelle de l'arbre

3.1. Description des séries de déficit foliaire

Globalement on observe une hausse du déficit foliaire depuis les années 2000 (Figure 2. 2). Cependant cette hausse n'est pas continue et est plus ou moins contrastée entre les essences. Pour les essences feuillues, la période de 1994 à 1997 est marquée par un pic de déficit foliaire. Les placettes ayant subi des dégâts de tempêtes de 1999 n'ayant pas été gardées dans l'échantillon, nous pouvons attribuer ce pic au changement de protocole de notation lié à l'arbre de référence (Landmann et al. 1998). Au cours des années, le déficit foliaire du sapin et de l'épicéa est relativement faible et stable. A l'inverse, les essences méditerranéennes (pin d'Alep, chêne vert, chêne pubescent) présentent un déficit foliaire beaucoup plus important. On notera également l'élargissement des « boîtes à moustaches » avec le temps, ce qui signifie qu'au sein d'une même essence, l'état sanitaire des arbres diffère.

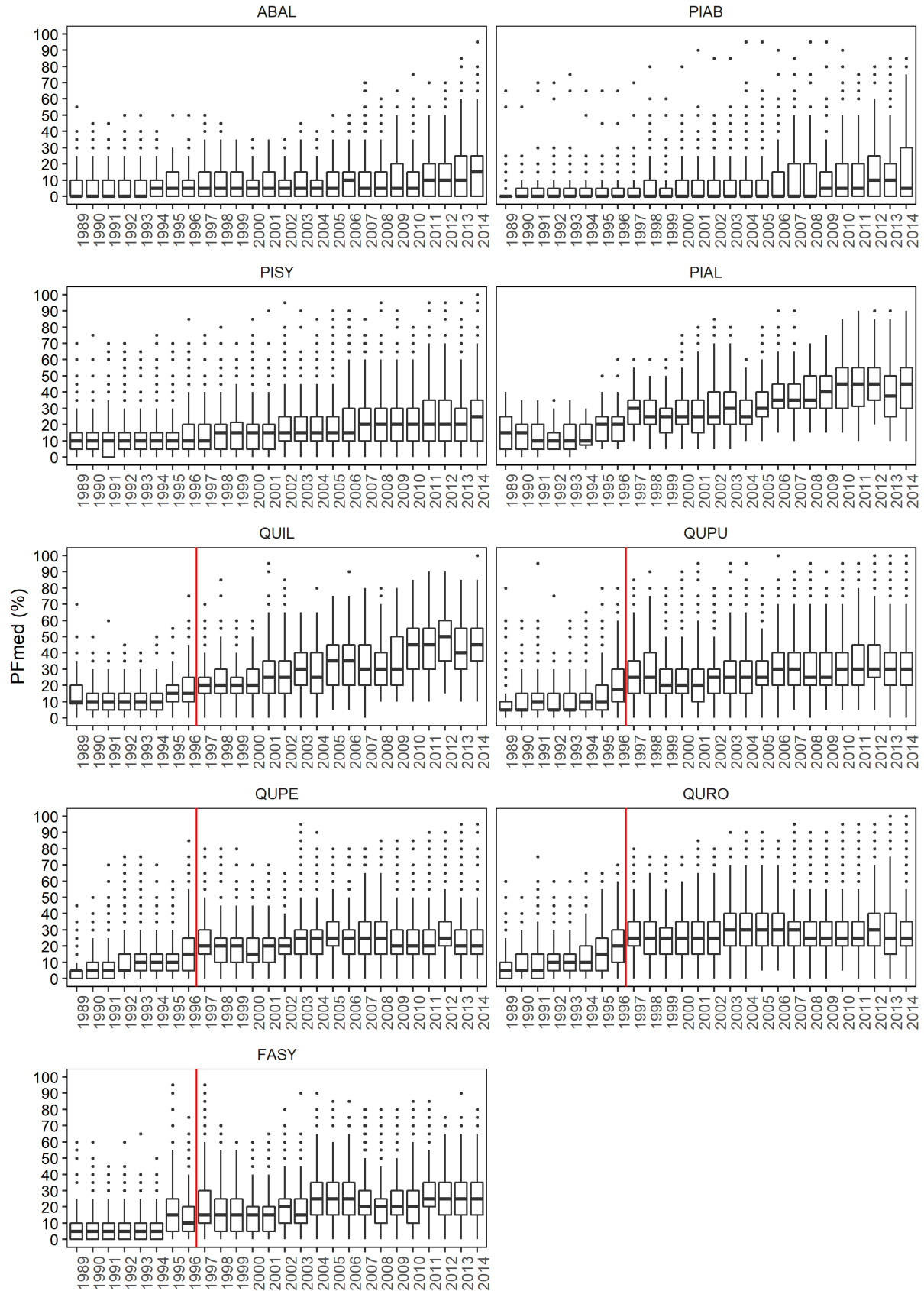


Figure 2. 2 : Déficit foliaire (PF, %) des 9 essences sélectionnées, sur la partie française du réseau systématique de suivi des dommages forestiers de 1989 à 2014. ABAL : sapin ; PIAB : épicéa ; PISY : pin sylvestre ; PIAL : pin d'Alep ; QUIL : chêne vert ; QUPU : chêne pubescent ; QUPE : chêne sessile ; QURO : chêne pédonculé ; FASY : hêtre. Les observations après la barre rouge correspondent aux notations faites après stabilisation du protocole, suite aux changements effectués en 1994.

3.2. Croissance radiale

Les séries dendrochronologiques permettent d'extraire des indicateurs objectifs et mesurables, de réponse des arbres aux contraintes subies, car ils répondent à une multitude de signaux (Fritts 1971). Les données de croissance radiale sont obtenues par un carottage à cœur des 4632 arbres sélectionnés. Une carotte de 5mm de diamètre a été prélevée à cœur à 1.30m du sol à l'aide d'une tarière de Pressler adaptée sur une carotteuse à moteur thermique (Geremia and Nassau 2006) ou électrique. Chaque carotte est identifiée par un code correspondant au numéro de la placette et de l'arbre du réseau. Dans les cas où la première carotte n'atteint le cœur de l'arbre, une deuxième a été prélevée.

Avant la mesure des carottes, les échantillons ont été préparés pour faciliter la lecture et la mesure des largeurs de cernes via un planage des carottes à l'aide d'un cutter (Figure 2. 3). Le planage consiste à trancher manuellement la surface du cylindre que forme la carotte. Cette étape est l'une des plus importantes pour l'acquisition des largeurs de cernes, car une bonne préparation de la surface de mesure est indispensable à la détection de cernes très fins. Il faut à la fois veiller à bien orienter la carotte et à obtenir une surface planée la plus plate possible.



Figure 2. 3 : Photographies du planage lors de la préparation des carottes.

3.2.1. Mesure des largeurs de cernes

L'acquisition des largeurs de cernes se divise en trois étapes : la mesure, l'interdatation et la standardisation.

Pointage

Une fois les carottes préparées, on procède à l'étape du pointage des carottes. Le pointage consiste à repérer à l'aide d'un crayon le cerne correspondant à chaque période de 10 ans à partir du cerne formé. Le dernier cerne formé correspondant à l'année de carottage, se trouve du côté de l'écorce. Ce pré-examen de la carotte, en amont de la mesure, permet d'identifier les années exceptionnelles à très forte ou très faible croissance et facilite l'étape d'interdatation présentée par la suite.

Le pointage effectué, la mesure des largeurs de cernes, en différenciant le bois initial et le bois final, a été faite selon deux méthodes en fonction de l'espèce.

Chaîne de mesure

Le hêtre, du fait d'un faible contraste entre le bois initial et le bois final a été mesuré sur une chaîne de mesures dendrométriques (Figure 2. 4). La chaîne de mesure est un système créé par Becker en 1990. L'opérateur observe les limites de cernes de la carotte à la loupe binoculaire et pointe les limites à l'aide d'un viseur relié à une table à digitaliser. L'image d'un pointeur se superpose à l'image de la carotte observée. L'impulsion ainsi produite, à chaque pointage de limite de cerne ou entre le bois initial et le bois final, permet à l'ordinateur gérant la table à digitaliser de calculer le déplacement effectué par le pointeur. Cette distance, dépendante de l'échelle de grossissement, est directement convertie en largeur de cerne réelle et encodée. Les largeurs ainsi mesurées ont une précision de 1/100mm.

CooRecorder

Les autres essences ont été ou sont mesurées à l'aide du logiciel Coorecorder (Larsson 2013) à partir des images des carottes planées scannées à haute résolution (2400 dpi). L'image visualisée à l'écran est ensuite grossie et l'opérateur pointe manuellement les limites de bois de l'écorce jusqu'au cœur (Figure 2. 4). Le logiciel enregistre les coordonnées de chaque point et calcule les distances entre les limites repérées.

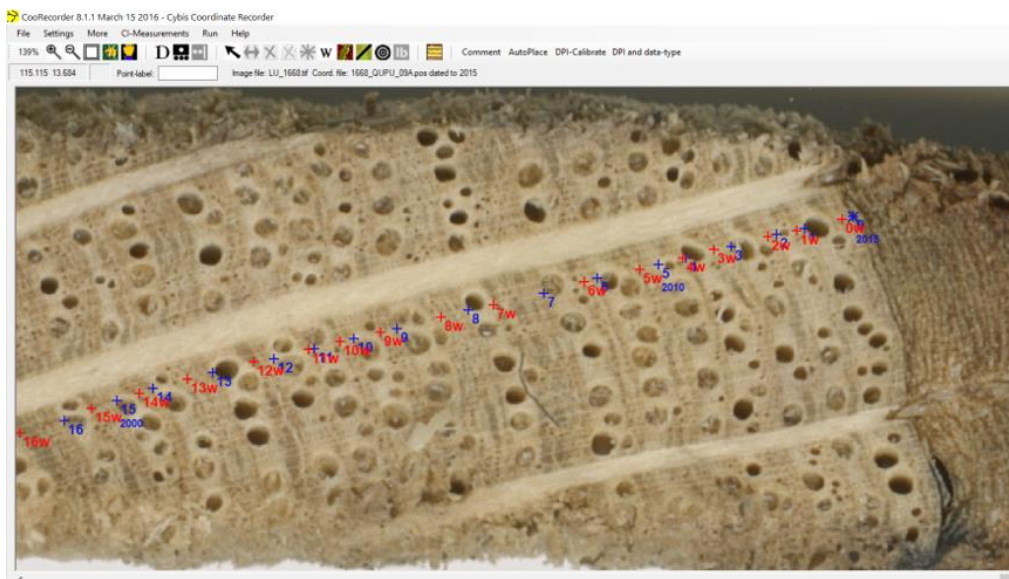


Figure 2. 4 : Photographies de la chaîne de mesure (en haut) et de la saisie des limites de cernes avec le logiciel Coorecorder (en bas).

3.2.2. Interdatation

Une fois les séries de largeurs de cernes mesurées, arrive l'étape d'interdatation qui permet de détecter des erreurs de mesures (oubli de cerne) ou des anomalies (faux-cerne, cerne manquant). Le but est d'assigner à chaque cerne l'année correspondant à sa formation. Pour ce faire, la série mesurée est comparée à une courbe de référence qu'on suppose bien datée.

L'interdatation repose sur le concept d'années caractéristiques (Schweingruber et al. 1990). Une année est considérée comme caractéristique lorsque l'écart entre la largeur du cerne de l'année et de celle du cerne formé l'année $n-1$ est d'au moins 10 %, et qu'au moins 75 % des arbres présentent le même comportement pour cette année (Becker et al. 1994). Deux étapes sont nécessaires pour interdater les séries individuelles de croissance. Dans un premier temps, une chronologie de référence est construite avec l'ensemble des séries de croissance d'une placette et les années caractéristiques sont calculées et identifiées. Dans un deuxième temps, on évalue la synchronisation de chacune des séries avec la chronologie de référence à l'aide d'un coefficient de corrélation ainsi que la vérification de la correspondance des années caractéristiques entre chaque série et la référence.

Les mesures effectuées avec la chaîne de mesure, l'interdatation a été effectuée à l'aide du logiciel INTERDAT (développée par Becker et Dupouey, non publié) utilisé couramment dans l'équipe depuis

les années 80. Pour les essences mesurées sur images avec CooRecorder, l'interdatation a été effectuée à l'aide du programme associé à CooRecorder, CDendro. Pour cette étape, le logiciel CooRecorder a l'avantage de permettre la création et la visualisation de la courbe de référence en même temps que la saisie, ce qui permet de modifier la position des limites de cernes directement à la fin de la mesure. La qualité de l'interdatation est finalement évaluée en utilisant les années caractéristiques et les coefficients de corrélation entre la série de croissance étudiée et la chronologie de référence.

Quelle que soit la méthode utilisée, si un décalage est observé et se traduit par un faible coefficient de corrélation avec la référence, la carotte correspondante est réexaminée sous une loupe binoculaire afin de déceler les causes du décalage. A chaque correction d'une série individuelle, les années caractéristiques et la courbe de référence provisoire sont recalculées.

Dans le temps imparti par la thèse, les largeurs de cernes de neuf essences échantillonnées n'ont pas toutes pu être acquises. Quatre essences ont été mesurées et interdatées (hêtre, sapin, épicéa, pin d'Alep) et seules deux de ces essences feront l'objet d'analyse des variations interannuelles de croissance : le hêtre et le sapin, essences sur lesquelles le laboratoire a développé une expertise de longue date.

Dans la suite du manuscrit, les analyses conjointes des variations interannuelles de croissance et de déficit foliaire porteront sur deux essences, le sapin (*Abies alba*) et le hêtre (*Fagus sylvatica*).

3.2.3. Détermination de l'âge des arbres

Dans les cas où les carottes n'ont pas atteint le cœur de l'arbre, l'âge de l'arbre a dû être estimé. Dans ces cas-là, une mire transparente graduée est superposée à la carotte. En faisant coïncider les cercles de la mire avec les limites de cernes, on obtient une distance au cœur. Le nombre de cernes manquants jusqu'au cœur peut ensuite être estimé en utilisant la largeur moyenne des cinq derniers cernes mesurés. In fine, un âge mesuré ou estimé est obtenu pour chaque arbre.

3.3. Calcul des années caractéristiques de croissance radiale et de déficit foliaire

Comme présenté lors de l'étape d'interdatation, le calcul des années caractéristiques de croissance est indispensable en dendrochronologie. L'utilisation des années caractéristiques de croissance ne s'arrête à l'interdatation, elles servent également à étudier l'influence d'événements abiotiques ou biotiques extrêmes sur la croissance des arbres (Schweingruber et al. 1990; Desplanque et al. 1999; Rolland et al. 2000). On peut ainsi quantifier la réponse des arbres à des aléas.

Selon l'hypothèse posée selon laquelle la croissance radiale serait significativement liée au déficit foliaire, les séries de déficit foliaire peuvent, comme la croissance radiale, être considérées comme une source d'informations rétrospective de la réponse des arbres à leur environnement (à un houppier dégradé correspond un cerne plus fin). Par conséquent, nous avons calculé les années caractéristiques sur les séries brutes de largeurs de cernes mais aussi sur les séries brutes de déficit foliaire ou d'aiguilles.

3.4. Standardisation des séries de croissance radiale et de déficit foliaire

3.4.1. Croissance radiale

Cook et Kairiukstis (1990) définissent les séries de croissance radiale comme un modèle additif de signaux :

$$R_t = A_t + C_t + D_t + E_t$$

Où R_t correspond à la série de largeurs de cernes, A_t est la tendance liée à l'âge, C_t est le signal climatique, D_t est le signal de perturbation des arbres divisé en perturbations locales et à l'échelle du peuplement et E_t est la variabilité interannuelle non expliquée. Par conséquent, l'étude de l'influence des facteurs environnementaux sur les largeurs de cernes ne peut se faire sans prendre en compte les effets des autres signaux. Chaque composante de l'équation peut affecter la croissance à des pas de temps différents. Les signaux de basse fréquence, correspondent aux facteurs qui affectent la croissance sur des décennies, comme le vieillissement de l'arbre ou les changements globaux. Les signaux de moyenne fréquence intègrent les tendances liées à des phénomènes climatiques (accumulation de sécheresses), sylvicoles ou de dépérissement. Enfin, les signaux de haute fréquence intègrent les variations annuelles de croissance liées aux variations du climat ou à des perturbations biotiques.

Qu'est-ce que la standardisation ?

La standardisation est fondée sur le principe de la séparation du signal que l'on cherche à étudier des bruits de fond indésirables qui lui sont associés. La standardisation consiste dans un premier temps à ajuster les données brutes de largeurs de cernes par une fonction afin d'obtenir des valeurs prédites, puis de calculer des indices dégagés des signaux indésirables.

De nombreuses méthodes existent afin d'extraire ces signaux, mais le choix de la méthode dépend de l'objectif de l'étude mais aussi de l'échantillonnage (Cook and Kairiukstis 1990). Pour étudier les variations annuelles des largeurs de cernes (i.e. haute fréquence), nous devons supprimer les signaux non climatiques. Deux standardisations différentes ont été envisagées. La standardisation selon l'âge cambial, qui permet d'éliminer sélectivement le signal basse fréquence lié à l'âge tout en conservant les effets liés à la date. Et une standardisation moins souple, ne conservant que le signal haute fréquence.

La standardisation des largeurs de cernes en fonction de l'âge cambial permet l'élimination de l'effet dépressif de l'âge sur la croissance à partir d'une courbe liant les largeurs de cernes à l'âge cambial (« courbe âge », Becker 1989; Esper et al. 2003). La courbe âge, est la moyenne des largeurs de cernes élaborés par différents individus au même âge cambial. Cette méthode a l'avantage d'être assez conservatrice des effets liés à la date mais aussi aux autres effets à long terme. La limite de cette méthode est qu'elle nécessite d'avoir un plan d'échantillonnage approprié. Il est nécessaire d'avoir un échantillonnage le plus équilibré possible avec de classes d'âges variées. Ici, comme nous le montre le Tableau 2. 3, la structure de l'échantillon issus de placettes systématiques n'est pas équilibré en classes d'âge, ce qui ne nous permet de mettre en place cette méthode de standardisation.

CHAPITRE 3 : INITIATION AUX FORETS ALEATOIRES

1. Introduction

Au cours des dernières décennies, les modèles d'apprentissage se sont fortement développés pour faire de la prédiction (Breiman et al. 1984; Breiman 2001). La toute première mention du terme « modèle d'apprentissage » dans la littérature remonte à 1930 et son utilisation n'a cessé de croître depuis 1980 (Thessen 2016). Bien qu'introduits au début des années 2000 dans le domaine de l'écologie, l'adoption des modèles d'apprentissage par la communauté a été lente (Oppel et al. 2009). Une force des modèles d'apprentissage, par rapport aux techniques statistiques traditionnelles en écologie, est la capacité de faire des modèles de prédiction à grandes dimensions, à travailler dans des cas déséquilibrés où le nombre de prédicteurs est supérieur au nombre d'observations et à prendre en charge des relations non linéaires.

Le nombre de variables influençant un phénomène écologique peut en effet être très important. Déterminer quelles variables ont le plus grand effet sur une variable réponse peut être un challenge dans de nombreuses questions écologiques. Les modèles de régression linéaire traditionnels, qui sont utilisés pour comprendre la relation entre plusieurs prédicteurs et une variable réponse, peuvent atteindre leurs limites lorsque le nombre de prédicteurs est important.

Face aux limites des régressions linéaires et avec l'émergence des techniques d'apprentissage, des approches non paramétriques plus flexibles gagnent en popularité parmi la communauté écologiste. Une méthode en particulier est présentée comme alternative : la modélisation par des forêts aléatoires (Random Forest) (Breiman 2001). Ce qui a participé à la popularité des forêts aléatoires en écologie est le fait que la méthode puisse être appliquée à de nombreux problèmes et qu'il y a peu de paramètres à régler. En plus de cela, différentes études ont démontré les bonnes performances de prédiction des forêts aléatoires par rapport à des modélisations plus classiques. Dans le but de prédire la répartition de différentes espèces d'arbres, Prasad et al. (2006) mettaient en avant l'utilisation des modèles d'apprentissages, comme les forêts aléatoires, pour la prédiction spatiale. Un deuxième travail, de Cutler et al. (2007) a permis de démocratiser l'utilisation des forêts aléatoires en écologie. Ils concluent sur l'efficacité de l'utilisation des forêts aléatoires comme alternative aux méthodes statistiques traditionnelles de classification sur différents jeux de données en écologie. La modélisation des distributions d'espèce, la télédétection sont des disciplines en écologie fortes utilisatrices de modèles d'apprentissages avec notamment Random Forest, en raison de la taille des jeux de données manipulées (Candau and Fleming 2005; Oliveira et al. 2012).

Dans ce travail de thèse pour expliquer les niveaux médians de déficit foliaire/aiguilles ou leurs variations interannuelles, nous avons à disposition une multitude de données de nature différentes (quantitatives discrètes ou continues, qualitatives nominales) à l'échelle de la placette ou de l'arbre : description de sol, analyses chimique du sol, données climatiques, variables issues de modélisation de bilan hydrique, relevés de dommages biotiques, largeurs de cernes, notations de l'état des cimes. Il nous fallait donc une méthode capable de gérer des jeux de données à grande dimension. L'utilisation des forêts aléatoires par Vitale et al. (2014) pour tester l'importance des variables de la pollution atmosphérique comme prédicteurs du déficit foliaire avait prouvé l'efficacité de la méthode pour identifier les meilleurs prédicteurs du déficit foliaire. Peu d'études ont été à ce jour réalisées sur la relation entre les variations interannuelles de la croissance radiale et du climat grâce aux forêts aléatoires, leurs résultats nous montrent le caractère novateur de l'approche pour nos données (Bhuyan et al. 2017; Teets et al. 2018; Jevšenak et al. 2018a).

Nous avons choisi de développer un chapitre sur la méthode de modélisation afin d'expliquer comment fonctionnent les forêts aléatoires et accompagner le lecteur dans l'interprétation des résultats. Bien que ce type de modélisation commence à se populariser en écologie, son fonctionnement reste encore mal connu. De plus, étant donné que les résultats des chapitres 4 et 5 sont obtenus à partir de cette méthode, il est nécessaire de bien comprendre comment fonctionnent les modèles de type forêt aléatoire et comment nous les mobiliserons.

2. Des arbres à la forêt

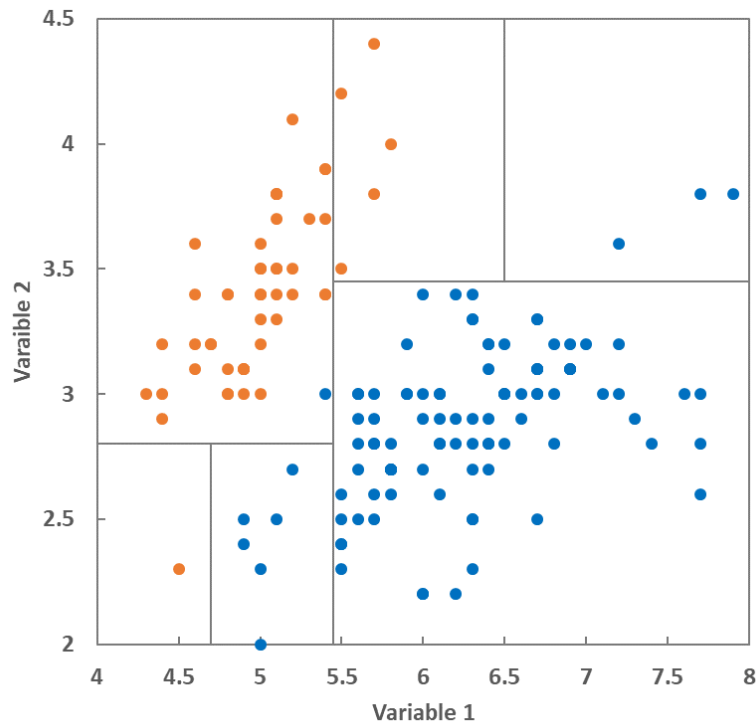


Figure 3. 1 : : Représentation dans l'espace de la construction d'un arbre de classification. Chaque point représente une observation. En abscisse et en ordonnée, les variables permettant de découper l'espace dans le but d'obtenir des groupes d'observations homogènes.

Pour comprendre les « forêts aléatoires », il est nécessaire de se remémorer les arbres de classification (ou de décision) introduits dès les années 60 dans le « machine learning » par des précurseurs comme Hunt (Hunt et al. 1966).

Qu'est-ce qu'un arbre de décision ? Un arbre de décision est un arbre où chaque nœud représente une caractéristique (variable descriptive), chaque lien (branche) représente une décision (règle) et chaque feuille représente un résultat (valeur catégorielle ou continue).

Si l'on dispose d'observations (ou individus, ou variables à expliquer, cf. les points bleus et orange de la Figure 3. 1) caractérisées par des variables descriptives (ou variables explicatives, cf. les variables 1 et 2 de la Figure 3. 1) il est possible de découper l'espace des variables descriptives de façon récursive pour obtenir des classes d'individus les plus homogènes possible. Dit autrement, chaque découpage (chaque nœud) est choisi de façon à faire diminuer l'entropie E :

$$E = \sum_{i=1}^k \frac{c_i}{n} \log_2 \left(\frac{c_i}{n} \right)$$

Avec :

- k , le nombre de classes réalisées (par exemple 6 dans l'exemple de la Figure 3. 1)
- c_i , le nombre d'individus dans la classe i
- n , le nombre total d'individus

Le découpage commence avec toutes les données (la racine) qui vont être séparées par un premier nœud, choisi de façon à maximiser l'homogénéité au sein des deux premiers sous-groupes constitués de part et d'autre du nœud. Sur la Figure 3. 1, le premier nœud se situe à la valeur 5.45 de la variable 1. Chacun des deux groupes peut encore être coupé en deux (valeurs 2.8 et 3.45 de la variable 2) ; etc. Réaliser un arbre peut sembler simple *a priori* et ces méthodes sont très utilisées en fouille de données (data mining) ; cependant, plusieurs problèmes ont été relevés : comment définir proprement les règles d'arrêt (en dehors des cas simples de nœuds parfaitement homogènes) ? Comment éviter de tomber sur un optimum local ? Comment ne pas sur-paramétrer un arbre (problème d'élagage des arbres) ? Comment prendre en compte, à la fois, des variables catégorielles et des variables continues ? ; etc. Pour pallier ces problèmes, plusieurs algorithmes ont été proposés : ID3 (Iterative Dichotomiser 3) proposé par Quinlan (1986) et suivi des améliorations C4.5 (Quinlan 1993) puis C5.0 ; CART proposé par Breiman *et al.* (1984).

CART (Classification and Regression Trees) est une alternative aux arbres de décision (au sens de Quinlan). L'algorithme CART, comparé aux autres arbres de décision, peut gérer à la fois des classifications mais aussi des régressions.

- Si la variable dépendante est continue, on parle d'arbre de régression ;
- Si la variable dépendante est catégorielle, on parle d'arbre de classification ;
- L'algorithme CART permet de s'adapter aux deux types de données.

Le principe de CART est que l'ensemble des données est regroupé à la racine de l'arbre (Figure 3. 2). Chaque division sépare les données en deux nœuds fils plus homogènes que le nœud père selon un critère. Ce critère dans le cas de CART n'est plus l'entropie mais un critère défini lui-même selon la variable réponse (qualitative ou quantitative). Lors de la construction d'un arbre, CART recherche parmi les prédicteurs le meilleur regroupement binaire qui en régression minimisera la variance intra-groupe et en classification l'impureté des nœuds, souvent évaluée par l'indice de Gini. Dans ce cas on cherche à augmenter l'homogénéité des nœuds obtenus. Les nœuds situés proches de la racine apportent, pour les deux sous-groupes, un gain en homogénéité plus grand, que des nœuds situés plus proches des feuilles. Le processus est répété à gauche et à droite, de manière récursive, jusqu'à ce que certaines règles d'arrêt soient respectées. La règle d'arrêt de base est de ne pas découper un nœud pur. Cela mène à un arbre pleinement développé, l'arbre maximal. Une fois l'arbre construit, on peut procéder à l'étape d'élagage (pruning). L'objectif ici est d'éviter le sur-ajustement et d'obtenir un arbre avec la meilleure généralisation. Dans le cas d'autres algorithmes de construction d'arbres de décisions, l'étape d'élagage peut avoir lieu en amont de la construction de l'arbre. L'idéal est de trouver un arbre intermédiaire entre l'arbre maximal qui possède une grande variance mais un biais faible et l'arbre constitué uniquement de la racine qui a une très faible variance mais un biais élevé.

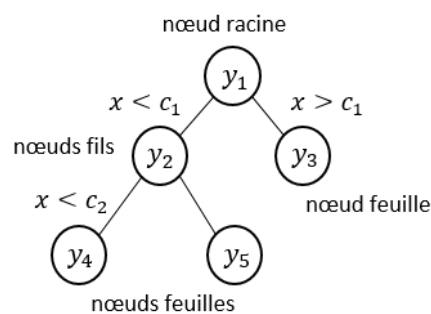


Figure 3. 2 : Exemple d'arbre de régression. Le découpage des données se fait de sorte à minimiser la variance intra-groupes.

La sélection de l'arbre idéal se fait en comparant des arbres élagués par rapport à l'arbre maximal. Les arbres CART sont très appréciés pour leur interprétation facile. CART nous fournit une liste de questions auxquelles il faut répondre pour obtenir la prédiction. Pourquoi passer de l'arbre à une forêt d'arbres de décision? Une faiblesse la plus reconnue des arbres (y compris les arbres CART) est leur instabilité. On entend par là que de légères modifications du lot de données initiales conduit à des arbres différents. L'étape suivante est donc d'utiliser la variabilité individuelle d'un grand nombre d'arbres pour en faire une forêt plus « stable », donc plus robuste.

3. Random forest

3.1. Comment fonctionne random forest?

La forêt aléatoire que nous utilisons s'appelle en réalité « Random Forest- Random Inputs » (RF-RI). Par un abus de langage, le nom a été raccourci par l'usage en random forest (RF). Dans la suite du manuscrit nous utiliserons indépendamment les termes Random Forest (RF) ou forêt aléatoire.

3.1.1. La forêt aléatoire, un cas particulier du « bagging »

Les arbres de décision individuels peuvent être très sensibles à de petites modifications du jeu de données, avec, comme conséquence, un changement complet de la structure de l'arbre de décision. Les arbres individuels ont une forte variance. L'instabilité des arbres de décision a conduit aux approches d'agrégations de modèles, comme le *bagging* (**B**ootstrap **a**ggregating) dans le but de réduire la variance (Breiman 1996).

Dans le bagging, on forme chaque arbre de décision sur un sous-échantillon différent de données. Ici, l'échantillonnage des observations se fait aléatoirement avec remise (bootstrapping). En échantillonnant avec remise, certaines observations peuvent être répétées dans chaque nouvel ensemble de données d'entraînement (Figure 3. 3). Chaque arbre est ajusté sur chaque échantillon bootstrap et l'ensemble des arbres est ensuite combiné, soit en faisant la moyenne des résultats dans le cas de la régression ; soit en choisissant la catégorie la plus représentée dans le cas de la classification.

Le bagging permet de réduire le compromis biais / variance. Le biais est la différence entre les prédictions du modèle et les valeurs observées. La variance mesure l'écart entre les différentes prédictions. Dans un processus de modélisation, on cherche un compromis entre le biais et la variance. En agrégeant de multiples arbres on diminue la variance.

Le bagging apporte *in fine* de la robustesse aux prédictions mais tous les arbres de décision sont construits avec les mêmes prédicteurs. Tous les arbres sont donc fortement corrélés entre eux. Pour pallier ce problème, l'algorithme Random Forest ajoute un autre élément : une part d'aléatoire dans la sélection des variables sur lesquelles sont effectuées la segmentation. Autrement dit, le choix du meilleur nœud ne se fait plus parmi l'ensemble des variables disponibles mais dans un sous-ensemble tiré aléatoirement.

3.1.2. Variables d'entrée aléatoires

Dans les arbres de décision individuels CART, lors de la sélection d'un nœud de coupure, l'algorithme d'apprentissage est autorisé à examiner tous les prédicteurs et toutes les valeurs de prédicteurs afin de sélectionner le nœud de coupure le plus optimal. Random forest modifie cette procédure de sorte que, à chaque nœud d'un arbre, on sélectionne aléatoirement et sans remise un sous-ensemble de prédicteurs (noté $mtry$). La meilleure découpe se fera uniquement parmi les coupures de ces prédicteurs. Le nombre de prédicteurs pouvant être recherchés à chaque point de séparation doit être spécifié comme paramètre de l'algorithme. Cette procédure de sélection aléatoire permet de s'assurer que le modèle ne s'appuie pas « trop » sur un prédicteur spécifique qui pourrait être un optimum local. Tous les prédicteurs sont donc utilisés équitablement.

La perturbation générée par le bootstrap et par le tirage aléatoire des prédicteurs à chaque nœud crée une forêt encore plus diversifiée augmentant les performances du modèle par rapport à un arbre simple ou un arbre construit par bagging

Après la construction de la multitude d'arbres de décision on obtient, dans le cadre d'une régression, une prédiction moyenne des arbres individuels (Figure 3. 3).

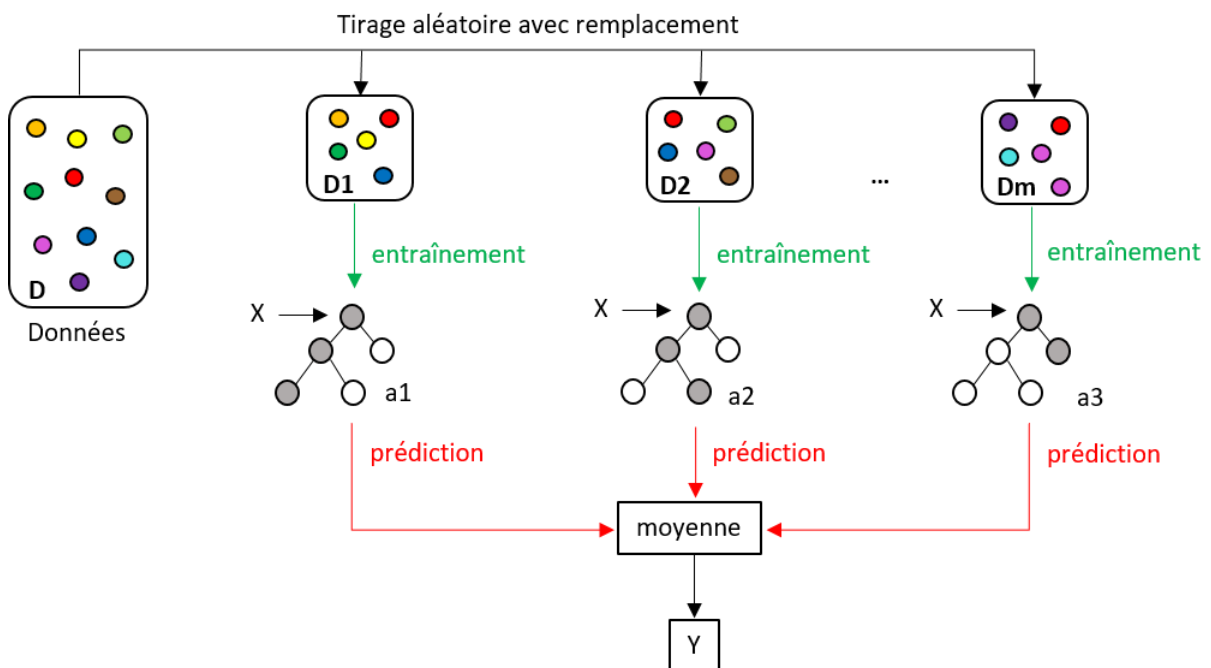


Figure 3. 3 : Processus entier de forêt aléatoire. Chaque modèle est ajusté à l'aide d'échantillons bootstrap (D1 à Dm) et combiné en faisant la moyenne des résultats, il s'agit du processus de bagging. La construction de chaque arbre se fait sur une sélection aléatoire des prédicteurs disponibles.

3.1.3. Principe d'out-of-bag

Chaque arbre est construit en utilisant un échantillon bootstrap tiré aléatoirement dans l'ensemble des données d'origine. Classiquement, ce tirage d'apprentissage contient 60% à 70% des observations ; il est dénommé « *in bag* ». Les données restantes (40% à 30% de l'échantillon initial) constituent « l'out-of-bag » ou OOB. A partir de cet « out-of-bag » l'algorithme Random Forest recalcule les prédictions selon tous les arbres construits à partir du « in-bag ». La comparaison des prédictions sur

l'OOB avec les observations de l'OOB donne l'erreur out-of-bag (OOBerror) qui est une mesure de l'erreur de généralisation de l'arbre. La procédure est évidemment répétée pour tous les arbres.

L'erreur OOB est calculée de la manière suivante. Pour une observation (X_i, Y_i) de l'échantillon total E , on prend tous les arbres créés sur les échantillons bootstrap sans (X_i, Y_i) . L'observation (X_i, Y_i) est donc « out-of-bag ». On passe l'observation à travers tous ces arbres et on récupère pour chaque arbre une prédiction. Ces prédictions sont ensuite agrégées pour obtenir une prédiction \hat{Y}_i de Y_i . Nous faisons ensuite la même chose pour tous les autres échantillons « out-of-bag » de tous les arbres.

Finalement, nous pouvons mesurer l'erreur de prédiction de notre forêt aléatoire avec :

$$OOBerror = \frac{1}{ntree} \sum_{i=1}^{ntree} (Y_i - \hat{Y}_i)^2$$

3.1.4. Mean Squared Error (MSE)

Un MSE plus élevé signifie que les données sont largement dispersées autour de la moyenne, et un MSE plus petit signifie le contraire. Le MSE est une mesure de la précision des prédictions qui dépend de l'échelle. Si les échelles des variables diffèrent d'un cas à l'autre, les RMSE des différents cas ne sont pas comparables.

3.1.5. Les paramètres des forêts aléatoires

Plusieurs paramètres de l'algorithme peuvent être ajustés mais deux sont essentiels pour l'optimiser, le nombre d'arbres que le modèle va calculer (*ntree*) et le nombre de prédicteurs testés à chaque nœud (*mtry*) dont la valeur par défaut est égale à la racine carrée du nombre de prédicteurs. Le nombre d'arbres (*ntree*) est un paramètre à ajuster pour diminuer l'erreur OOB. Globalement, plus le nombre d'arbres est grand mieux c'est car cela participe à la bonne généralisation du modèle. Il n'est cependant pas nécessaire de faire tourner l'algorithme avec un trop grand nombre d'arbres : à partir d'une certaine valeur, l'erreur OOB n'est que peu améliorée, par contre le temps de calcul augmente très sensiblement.

Le paramètre essentiel de RF est le nombre de prédicteurs testés à chaque nœud, *mtry*. Rappelons que le bagging (le fait d'agréger les prédictions de tous les arbres) réduit la variance globale et permet d'améliorer la performance prédictive. Cependant, le simple fait de faire du bagging entraîne une corrélation des arbres qui limite l'effet de la réduction de la variance. Le fait d'injecter un processus aléatoire dans la sélection des prédicteurs à chaque nœud permet d'avoir un ensemble d'arbres plus diversifiés ce qui tend à réduire la corrélation entre les arbres. Donc considérer beaucoup de prédicteurs à chaque nœud augmente les chances de trouver le « bon » prédicteur.

Différentes valeurs du paramètre *mtry* peut mener à des résultats très différents. Pour étudier de manière approfondie l'impact des valeurs de *mtry* sur RF on peut se référer à la publication de Genuer et al. (2008). Le nombre de prédicteurs testés à chaque nœud (*mtry*) dépend principalement du nombre de prédicteurs proposés dans le modèle. En classification, la valeur par défaut est fixée à \sqrt{p} et à $p/3$ en régression. Comme pour la taille des arbres, il est possible d'augmenter les performances du modèle par un réglage de ce paramètre.

4. Quels types de résultats avec Random Forest ?

4.1. Classement des prédicteurs par ordre d'importance

L'algorithme Random Forest n'est pas seulement utilisé pour faire des prédictions, mais aussi pour définir l'importance des prédicteurs. Lorsque l'on travaille un modèle d'apprentissage, tous les prédicteurs proposés ne sont pas nécessaires à la prédiction de la variable. Certains prédicteurs sont très efficaces pour séparer les données en deux nœuds fils plus homogènes ; inversement, d'autres prédicteurs ne conduisent qu'à des fonctions de seuil peu explicatives et leur présence peut même dégrader les performances générales du modèle. Certains prédicteurs sont donc plus « importants » que d'autres.

4.1.1. Calcul de l'importance des prédicteurs

Dans le cadre des forêts aléatoires, le score d'importance le plus largement utilisé en régression pour une variable donnée est l'augmentation de l'erreur quadratique moyenne (MSE) d'un arbre dans la forêt, lorsque les valeurs observées de cette variable sont permutées de manière aléatoire dans les échantillons OOB (Díaz-Uriarte and Alvarez de Andrés 2006; Genuer et al. 2008; Strobl et al. 2008). Pour simplifier, une variable qui a beaucoup d'importance est une variable qui, si elle n'est pas utilisée pour prédire Y , engendrerait une augmentation de l'erreur de prédiction proportionnelle à son importance.

Pratiquement, pour l'algorithme, l'importance d'un prédicteur x_j ($j \in \{1, \dots, p\}$) est calculée de la manière suivante (Genuer and Poggi 2017). Dans un échantillon E , à chaque arbre t est associé un échantillon out-of-bag (OOB_t). Cet échantillon OOB_t ne contient pas les observations utilisées pour créer l'arbre t . Et à chaque arbre t , correspond une erreur ($OOBerror_t$).

Pour chaque échantillon OOB_t , on permute aléatoirement les valeurs du prédicteur testé (x_j). On obtient un échantillon perturbé \widetilde{OOB}_t^j . L'erreur $OOBerror_t^j$ est calculée et « stockée ». Ces étapes sont répétées pour tous les échantillons bootstrap, c'est-à-dire autant de fois qu'il y a d'arbres.

La mesure d'importance du prédicteur x_j correspond à la différence entre l'erreur moyenne d'un arbre sur l'échantillon OOB perturbé et celle sur l'échantillon OOB non perturbé:

$$Varimp(x_j) = \frac{1}{ntree} \sum_{t=1} OOBerror_t^j - OOBerror_t$$

L'importance du prédicteur correspond à l'augmentation moyenne de l'erreur d'un arbre après permutation. Plus l'augmentation de l'erreur est forte, plus le prédicteur est considéré comme important.

4.1.2. Ce qui peut influencer l'importance des variables

Utiliser la mesure de l'importance des prédicteurs implique d'en connaître les limites. L'importance des variables peut être influencée par le choix des paramètres *mtry* (le nombre de prédicteurs testé à chaque nœud) et *ntree* (le nombre d'arbres créés). Genuer et Poggi (2010) ont testé l'influence de ces deux paramètres sur l'importance des prédicteurs. Ils ont d'abord montré que travailler avec un grand nombre d'arbres (*ntree*) permet de réduire l'erreur OOB, mais suggèrent aussi que des valeurs élevées de *mtry* (le nombre de prédicteurs testés à chaque nœud), augmenteraient l'importance des prédicteurs.

Pour Random Forest, à l'image de la régression classique, la question des corrélations entre prédicteurs se pose. L'influence de la présence de corrélations entre les prédicteurs sur les estimations d'importance a été étudiée ces dernières années, mais il n'y a pas de consensus sur la question. Selon Strobl et al. (2008), la mesure de l'importance des variables par permutation est biaisée et surestime l'importance des variables corrélées. Cependant ce résultat n'a pas été retrouvé par Genuer et al. (2010). Ils ont montré à partir de données simulées, que l'ajout de prédicteurs corrélés à 90% à un prédicteur de haute importance, faisait diminuer la valeur absolue de l'importance mais que l'importance relative était préservée. Nicodemus et Malley (2009) ont quant à eux comparé plusieurs mesures d'importance dans le cas de prédicteurs corrélés et ont observé que celles calculées par permutation étaient les moins variables. L'effet des corrélations entre prédicteurs sur les mesures d'importance reste donc un sujet en discussion. Auret et Aldrich (2011) conseillent de tenir compte des connaissances que l'on a sur le processus considéré lors du prétraitement des données ou de l'interprétation des résultats.

4.2. Visualisation des relations entre la réponse et les prédicteurs

Bien que la détermination de l'importance des prédicteurs soit un des résultats clé des modèles d'apprentissage Random Forest, le classement des prédicteurs n'est que la première partie de l'analyse. Une fois les prédicteurs importants identifiés, il est souvent nécessaire d'évaluer leur relation avec la variable réponse. Dans les cas du « machine learning », on y parvient en construisant des diagrammes de dépendance partielle (partial dependence plot noté PDP). Cette méthode a été introduite par Friedman (2001). Les PDP aident à visualiser la relation entre les prédicteurs choisis et la réponse tout en tenant compte de l'effet moyen des autres prédicteurs du modèle. Si l'on observe la relation entre la variable réponse et un prédicteur p_i , alors pour une observation donnée on fait varier la valeur du prédicteur p_i pour qu'il prenne toutes les valeurs possibles. On en récupère les prédictions associées. Ce processus est répété pour toutes les observations. Finalement, les prédictions sont moyennées pour toutes les valeurs prises par le prédicteur (Figure 3. 4).

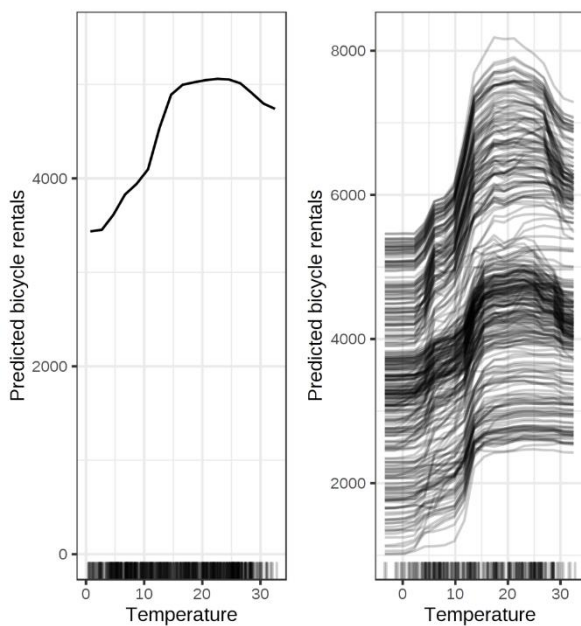


Figure 3. 4 : Diagramme de dépendance partielle. À titre d'illustration, un exemple sur des données issues de la publication de (Fanaee-T and Gama 2014). Afin d'aider à la compréhension, à gauche, les prédictions individuelles de location de vélo en fonction de la température. Chaque ligne représente une prédiction de location de vélos en fonction de la température. A droite, le diagramme de dépendance partielle, représentant les prédictions moyennées en fonction de la température.

5. La sélection de variables avec Random Forest : procédure VSURF (Genuer et al. 2016)

En utilisant Random Forest, nous obtenons un classement de nos prédicteurs. Cependant nous ne disposons pas d'un seuil statistique (au sens de la régression classique ou de l'analyse de variance) qui nous permettrait de sélectionner les prédicteurs ayant le plus de poids dans la prédiction.

Pour pallier cette difficulté, une méthode de sélection de variables basée sur l'algorithme Random Forest a été proposée par (Genuer et al. 2010, 2015): la procédure VSURF, « variable selection using Random Forest ». Cette procédure qui se base sur le modèle d'apprentissage Random Forest, nous permet de récupérer un sous-ensemble de prédicteurs (sous ensemble parcimonieux) expliquant au mieux les variations de notre variable réponse. Cette procédure est automatique, l'opérateur n'a pas à préciser le nombre de prédicteurs qu'il souhaite garder. La sélection se passe en trois étapes.

Dans un premier temps, la procédure permet de dégrossir l'ensemble de prédicteurs en se basant sur un seuil calculé sur l'importance des prédicteurs dans le but d'éliminer les prédicteurs inutiles. Le seuil se base sur les écarts-types de l'importance des prédicteurs (Varimp). Les variables de bruits sont ainsi éliminées des prédicteurs explicatifs. Les prédicteurs restants sont utilisés pour les étapes suivantes.

Dans un second temps, l'algorithme exécute une procédure de sélection ascendante dont le but est d'identifier les prédicteurs interagissant avec la variable réponse. Il s'agit de la sélection de prédicteurs pour l'interprétation (appellation selon Genuer et al. 2010). A cette étape, l'algorithme construit une collection de modèles emboîtés. Ces modèles emboîtés sont des forêts aléatoires construites sur les prédicteurs de la sélection de l'étape 1 (du prédicteur le plus important au moins important). On sélectionne les prédicteurs du modèle, et donc de la forêt aléatoire, donnant la plus faible erreur OOB (*OOBerror*).

Enfin, la troisième étape consiste à récupérer une sélection de prédicteurs pour la prédiction. Cette étape mène donc à un groupe de prédicteurs plus restreint, qui respecte le principe de parcimonie nécessaire pour faire de la prédiction. L'algorithme crée une suite de modèles en introduisant séquentiellement les prédicteurs issus de l'étape 2 et ce par ordre d'importance. L'introduction de chaque prédicteur est testée. Le prédicteur est ajouté dans le modèle si son introduction permet de faire baisser l'erreur OOB plus que si on ajoutait des prédicteurs non informatifs.

Avec la sélection de prédicteurs pour l'interprétation (étape 2), on obtient un sous-ensemble de prédicteurs pouvant être corrélés entre eux. Au contraire, le sous-ensemble récupéré à l'étape 3 pour faire de la prédiction est formé de très peu de prédicteurs corrélés eux.

6. Optimiser et évaluer les performances des modèles

L'objectif d'un modèle d'apprentissage est double. Il peut s'agir d'obtenir un modèle performant pour des prédictions de qualité sur un jeu de données indépendant et/ou de récupérer une sélection de variables permettant de mieux comprendre les phénomènes sous-jacents. Quoiqu'il en soit, il est nécessaire d'avoir un bon modèle final.

Pour pouvoir configurer et optimiser les paramètres du modèle il faut pouvoir évaluer les performances du modèle. On évalue également la performance d'un modèle pour s'assurer que le modèle ne souffre pas de sur-apprentissage. Pour cela, on peut mettre en place différentes méthodes. Ici nous présenterons deux méthodes de ré-échantillonnage : la séparation du jeu de données en sous-ensemble d'entraînement et de test (train set /test set) ainsi que la validation croisée k-fold. Ces deux méthodes permettent d'évaluer les performances d'un modèle sur des données qui n'ont pas été utilisées pour entraîner le modèle.

6.1. Evaluer in fine les performances d'un modèle

6.1.1. Ensemble d'entraînement et de test

Une fois le modèle construit et comme dans tout exercice de modélisation, les performances du modèle méritent d'être quantifiées. La création de jeux de données d'entraînement et de test (train et test sets) est une méthode permettant d'évaluer rapidement les performances du modèle. L'ensemble d'entraînement est utilisé pour construire un modèle, pour l'entraîner. L'ensemble de test est constitué du reste des données dont les valeurs n'ont pas été prises en compte par Random Forest pour la création des arbres. La comparaison des prédictions et des observations de l'ensemble de test permet de calculer une mesure de performance pour le modèle sur l'ensemble de données de test.

Il faut savoir que l'utilisation de la méthode de « train-test » pour estimer la performance du modèle sur des données non vues, présente souvent une variance élevée (à moins d'avoir beaucoup de données à diviser entre les deux lots). Cela signifie que lorsque la procédure est répétée, elle peut donner des résultats différents. Il y a donc une incertitude sur la performance réelle de la procédure sur des données non vues.

6.1.2. La validation croisée k-fold

La validation croisée est une autre méthode permettant d'estimer la performance d'un modèle sur des données non vues (Hastie et al. 2008). On peut voir la validation croisée comme une évaluation des performances avec la méthode « train-test », mais en fractionné. La validation croisée crée et évalue systématiquement plusieurs modèles sur plusieurs sous-ensembles de l'ensemble total de données. Le jeu de données est divisé en un nombre souhaité de sous-groupes k . Un modèle est systématiquement formé k fois en utilisant $(k - 1)$ des sous-groupes. Le dernier sous-groupe est utilisé pour tester le modèle et obtenir une mesure de performance de prédiction. Ceci nous fournit une population de mesures de performance (Figure 3. 5). Nous pouvons alors calculer la moyenne de ces mesures pour avoir une idée de la performance moyenne de la procédure en ayant utilisé l'ensemble des observations du jeu de données.

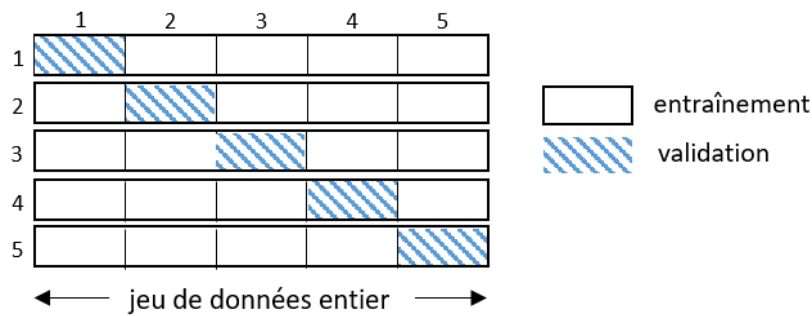


Figure 3. 5 : Représentation du processus de validation croisée, k=5. Le jeu de données est séparé en 5 sous-ensembles. Le modèle est entraîné sur k-1 sous-ensembles (blanc) et testé sur le dernier sous-ensemble (rayures bleues).

Dans le chapitre 5 de la thèse, où nous étudions les variations interannuelles du déficit foliaire et de la croissance radiale, nous avons utilisé les deux méthodes pour évaluer les performances de nos modèles. Dans le cas du hêtre, où un grand nombre d'observations était disponible, nous avons séparé notre jeu de données en un ensemble d'entraînement et de validation. Dans l'étude du sapin, l'effectif étant plus réduit, nous avons préféré ne pas diviser le jeu de données en deux et évaluer les modèles par validation croisée.

Pour chaque modèle, les mesures de performance sont l'erreur quadratique moyenne (MSE) et le pseudo- R^2 tel que calculé dans le package "randomForest" (Liaw and Wiener 2002).

6.2. Optimiser les paramètres du modèle

L'utilisation de la validation croisée pour la sélection des paramètres optimaux devient de plus en plus courante (Hastie et al. 2008). Pour optimiser le modèle, plusieurs combinaisons sont testées lors de la procédure de validation croisée. Les paramètres que nous avons cherchés à optimiser sont : *ntree* (le nombre d'arbres créés) et *mtry* (le nombre de prédicteurs testés à chaque nœud). La combinaison avec la plus petite erreur (MSE) est sélectionnée ainsi que les valeurs de performance associée. Le modèle d'apprentissage est ensuite lancé avec les paramètres retenus sur l'ensemble du jeu de données. Enfin, on récupère le classement des prédicteurs par ordre décroissant d'importance.

7. Prospection et comparaison de différentes méthodes d'analyse : forêts aléatoires, forêts aléatoires conditionnelles et VSURF

7.1. Introduction

Dans cette partie du chapitre, nous présentons les tests de trois méthodes d'apprentissage, toutes basées sur Random Forest, qui nous ont permis de choisir la méthode la plus adaptée pour nos interprétations.

Premièrement nous avons testé l'algorithme de forêt aléatoire (Random Forest) « simple » développé par Breiman (2001). Deuxièmement, nous avons testé la méthode des forêts aléatoires conditionnelles (cforest) proposée par Strobl et al. (2008). Dans cette étude, les auteurs proposent une méthode de permutation conditionnelle afin de réduire l'effet de la présence de corrélations entre les prédicteurs sur le calcul de l'importance des variables. Enfin, puisque les méthodes citées précédemment ne nous fournissent qu'une liste de prédicteurs, nous avons testé un modèle de sélection de variables basé sur Random Forest (VSURF) développé par Genuer et al. (2010).

Afin de tester ces trois approches, nous avons choisi de travailler sur les variations interannuelles des séries d'indices de croissance radiale des hêtres situés dans la région écologique de l'est de la France. La littérature disponible sur les relations cerne-climat du hêtre dans la région Grand Est, va nous aider dans l'interprétation des résultats (Badeau 1995; Asse 2013). Les séries d'indice de croissance radiale proviennent cependant d'arbres échantillonnés et traités dans le cadre de la thèse.

7.2. Matériels et méthodes

7.2.1. Indices de croissance

Nous avons sélectionné 18 placettes de hêtre, soit 105 arbres, situés dans la région écologique (GRECO) du Grand-Est du réseau systématique de suivi des dommages forestiers. Cette région a été choisie du fait de nos connaissances sur la réponse de la croissance radiale du hêtre au climat dans cette région (Badeau 1995). Nous disposons pour chaque arbre des mesures de largeurs de cernes.

Pour étudier le déterminisme climatique des variations interannuelles de la croissance radiale sur la période 1959-2013, nous avons procédé à une standardisation des largeurs de cernes. Après avoir appliqué une fonction spline cubique dans laquelle 50% de la variance du signal est éliminée pour une fenêtre mobile de 30 ans (Cook and Peters 1981), nous avons obtenu pour chaque arbre une série d'indices de croissance radiale.

7.2.2. Climat

Les données climatiques ont été obtenues à partir de l'analyse SAFRAN de Météo France (Quintana-Seguí et al. 2008). Les coordonnées de nos placettes ont été projetées sur les mailles climatiques de SAFRAN (maille 8km) pour récupérer les variables climatiques journalières (période 1959-2014). Ces variables ont ensuite été agrégées en variables saisonnières déterminantes de la croissance radiale (Tableau 3. 1). Les variables issues de SAFRAN ont également été utilisées pour exécuter le modèle de Bilan hydrique journalier Biljou©. Le modèle a été paramétré pour chacune des placettes. De ce modèle journalier nous avons récupéré différents indicateurs de sécheresse : la durée du déficit hydrique (NB.DI, le nombre de jours où la réserve en eau est inférieure à 40% de la réserve utile) et un

indice de stress hydrique sur toute la saison de végétation (DI) qui intègre à la fois l'intensité et la durée du stress hydrique. Cet indice de stress hydrique cumulé sur les mois de juin et juillet a également été calculé (Tableau 3. 1). Les variables climatiques décalées d'un an (lag1) ont également été calculées comme prédictes potentiels.

Tableau 3. 1 : Prédictes climatiques obtenus de la réanalyse SAFRAN et du modèle de bilan hydrique Biljou© pour la période 1959-2014 dans les régions écologiques du Grand-Est pour le hêtre.

Code	Description	Type	Min	Moyenne	Médiane	Max
<i>Variables thermiques</i>						
TM.AA	Températures moyennes d'avril-août	numérique	12	14.5	14.5	19
Gel.tard	Nombre jours où les températures maximales < 0°C de mars à mai	numérique	0	0	1	8
NB_gel	Nombre jours où les températures maximales < 0°C d'octobre à février	numérique	0	18	15	57
BBD	Jour de débourrement estimé selon Dufrêne et al.(2005)	numérique	100	114	113	127
<i>Bilan hydrique</i>						
DI	Indice de déficit hydrique durant la saison de végétation	numérique	0	35	31	108
DI.JJ	Indice de déficit hydrique cumulé de juin-juillet	numérique	0	13	9	54
NB.DI	Nombre de jours de déficit hydrique	numérique	0	73	81	159

7.2.3. Modèles testés

L'ensemble initial de données annuelles de croissance radiale a été divisé de manière aléatoire en échantillons de calibration (70 %) et de validation (les 30 % restants). Par la suite, trois méthodes d'analyse différentes ont été appliquées. Random Forest (RF, Breiman 2001), Random Forest conditionnel (cforest, Strobl et al. 2008) et une méthode de sélection de variables utilisant Random Forest (VSURF, Genuer et al. 2010) à l'aide du logiciel statistique R (R Core Team 2019).

Premièrement, nous avons utilisé « Random Forest » (RF, Breiman 2001), qui correspond à l'algorithme original et est le plus utilisé aujourd'hui. L'importance des prédictes est calculée par permutation (section 4.1.1). La permutation aléatoire des valeurs du prédictes imite l'absence du prédictes dans le modèle. La différence de performance (mean squared error, MSE) avant et après permutation permet d'évaluer l'importance de ce prédictes. Certains auteurs reprochent à cette méthode d'être influencée par la présence de corrélations entre prédictes. Strobl et al. (2008) expliquent ainsi qu'un prédictes x_i est permuté pour détruire l'association entre x_i et la réponse y . Cependant, cette permutation peut également détruire une association existant entre x_i et un autre prédictes x_j . Cela signifie qu'une baisse de performance du modèle avant et après permutation peut signifier l'existence d'une dépendance entre le prédictes x_i et la réponse y (tout va bien), mais cela peut aussi indiquer une dépendance entre le prédictes x_i et un autre prédictes x_j . C'est pourquoi Strobl et al. (2008) proposent le calcul d'une importance par permutation conditionnelle pour mieux

refléter l'importance des prédicteurs. Il s'agit de mesurer l'importance entre x_i et y en prenant en compte la structure de corrélation entre x_i et les autres prédicteurs.

Le deuxième modèle utilisé est « cforest » qui nous permet de calculer les importances de prédicteurs en prenant en compte ou non les corrélations (Strobl et al. 2009). Finalement, la dernière méthode testée, « VSURF » (Genuer et al. 2015), est une fonction basée sur l'algorithme de Random Forest qui permet de retenir une sélection de prédicteurs pertinents pour de faire de l'interprétation ou de la prédiction (voir section 5).

Après avoir ajusté ces trois algorithmes sur l'ensemble d'entraînement, nous avons évalué la qualité des modèles à l'aide de deux paramètres statistiques, l'erreur quadratique moyenne (MSE, plus la valeur est faible meilleur est le modèle) et le pseudo- R^2 (R^2) calculés comme suit :

$$MSE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2 \text{ et } R^2 = 1 - \frac{MSE}{var(y_i)}$$

où, y_i , \hat{y}_i , et \bar{y}_i sont respectivement les réponses observées et prédites de la i ème observation et la moyenne de toutes les réponses.

Nous avons ensuite comparé les classements des prédicteurs entre les différentes méthodes.

7.3. Résultats

7.3.1. Importance des prédicteurs

Premièrement, nous ne constatons de pas différences de performances entre les trois méthodes (Tableau 3. 2). La performance des forêts aléatoires basées sur des arbres d'inférence conditionnelle (cforest) ne surpasse pas celle de forêts aléatoires classiques (Random Forest et VSURF).

La comparaison des classements des prédicteurs montre une très grande similarité entre les méthodes. Cependant, dans le cas des forêts aléatoires basées sur des arbres d'inférence conditionnelle nous pouvions obtenir deux classements, l'un prenant en compte la structure des corrélations entre prédicteurs lors du calcul de l'importance des variables (Figure 3. 6, en bas à droite) et l'autre non (Figure 3. 6, en haut à droite). Deux résultats se démarquent lorsque l'on prend en compte les corrélations pour le calcul de l'importance des variables. Premièrement, le classement des prédicteurs est totalement différent de ceux obtenus avec les trois autres méthodes. Seul le cerne de l'année n-1 (rwi.lag1) reste commun à tous les classements. Deuxièmement, si l'on compare les mesures d'importance des variables (augmentation de MSE), on remarque que l'amplitude de variation de l'importance des prédicteurs est beaucoup plus faible lors de la prise en compte des corrélations. Par exemple, pour la seule variable en commun entre les classements, on passe d'une importance de 0.03 pour « Random Forest » et « VSURF », à une importance de 0.01 pour « cforest ». Dans ce cas-là, l'importance des autres prédicteurs est quasiment égale à 0.

Tableau 3. 2 : Paramètres et performances des modélisation des indices de croissance radiale (rwi) des hêtres de la région écologique de l'Est de la France entre 1959 et 2014. MSE : erreur quadratique moyenne, plus il est petit meilleur est le modèle. Rsq : R carré. Les modèles ont été ajustés sur 70% du jeu de données et testés sur les 30% restants.

Modèle	MSE	pseudo-R ²
Random Forest	0.06	0.38
cforest	0.06	0.41
VSURF	0.06	0.44

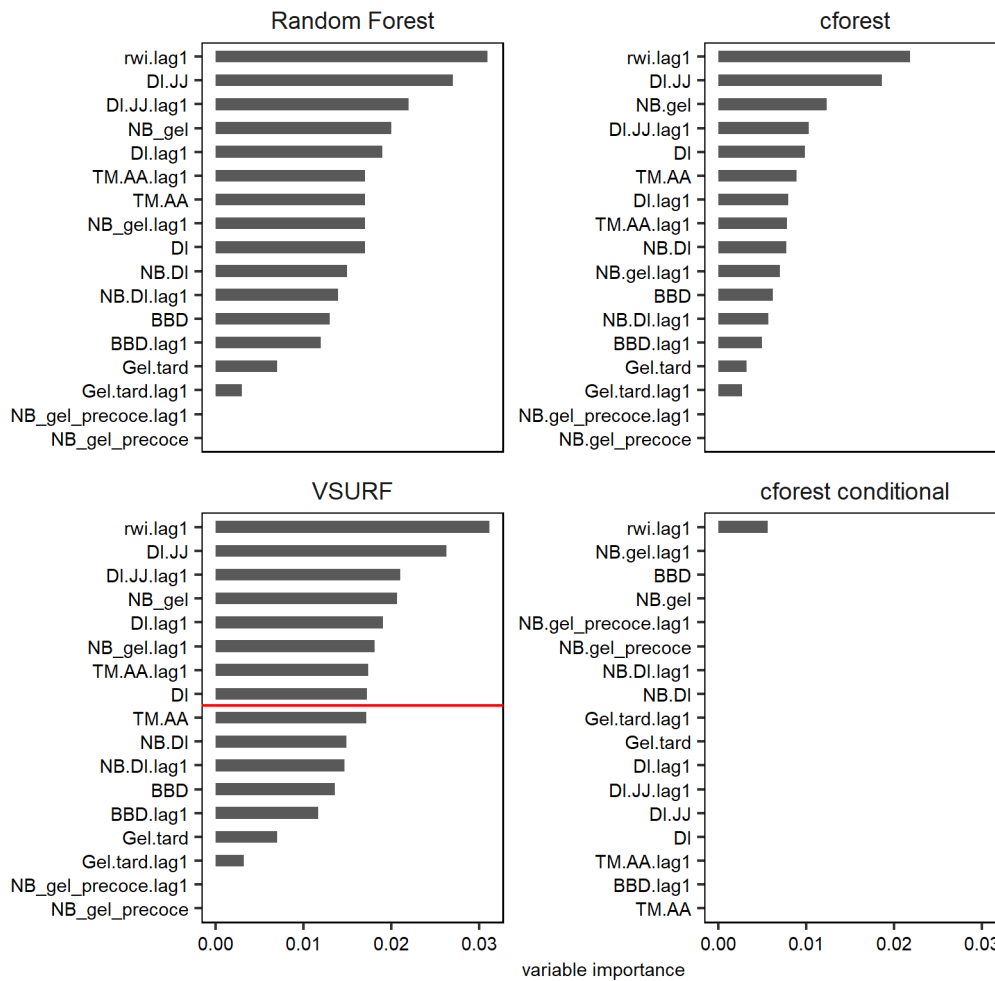


Figure 3. 6 : Comparaison des classements par ordre décroissant d'importance des prédicteurs des indices de croissance (rwi) du hêtre dans la région écologique du Grand-Est entre 1959 et 2014. L'importance des prédicteurs est évaluée par l'augmentation du carré moyen des erreurs (MSE) après permutation du prédicteur. En haut à gauche, le classement obtenu lors de la procédure Random Forest ($n_{tree}=500$, $m_{try}=5$). En bas à gauche, le classement obtenu avec la procédure VSURF. Au-dessus de la ligne rouge se trouvent les prédicteurs sélectionnés par la procédure. A droite, les classements obtenus avec la fonction cforest sans la permutation conditionnelle (en haut) et avec la permutation conditionnelle (en bas). Les modèles ont été ajustés sur 70% du jeu de données et testés sur les 30% restants.

7.3.2. Diagrammes de dépendance partielle (partial dependence plots, PDP)

Une fois la sélection des prédicteurs connue, on peut s'intéresser au sens de l'effet de chaque prédicteur sur les indices de croissance à partir des diagrammes de dépendance partielle (PDP) présentés dans la Figure 3. 7. Un PDP permet de visualiser la relation entre un prédicteur et la variable réponse (*rwi*), en gardant les autres prédicteurs constants. Ici, les PDP mettent en évidence l'existence d'une relation monotone croissante entre l'indice de croissance de l'année et celui de l'année précédente. Pour les autres prédicteurs, les relations sont non linéaires, parfois avec seuil.

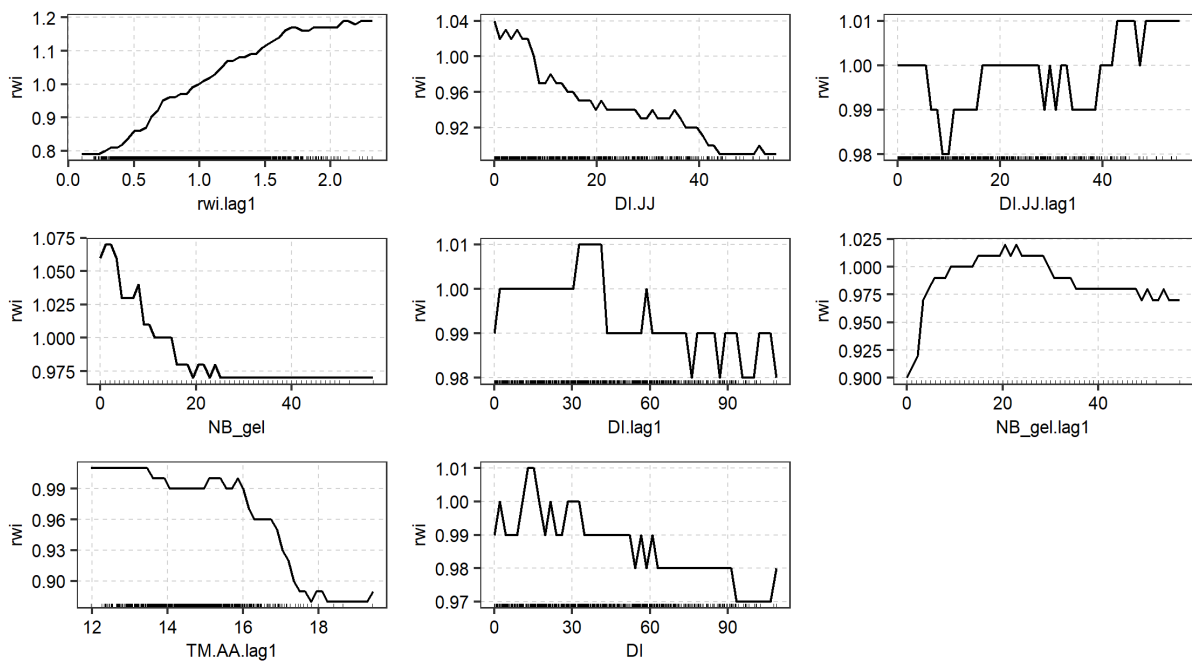


Figure 3. 7 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur l'indice de croissance radiale du hêtre (*rwi*, 1959-2014) . En bas de chaque graphique, contre l'axe des abscisses, est représentée la distribution du prédicteur.

7.3.3. Indices de croissance observés et prédits

Enfin, si l'on compare les prédictions des indices de croissance entre les trois méthodes, on constate une bonne capacité des trois modèles à reproduire les séries d'indices de croissance. Cependant, les prédictions à partir du modèle « cforest » sont de moins bonne qualité que celles des deux autres méthodes (Figure 3. 8).

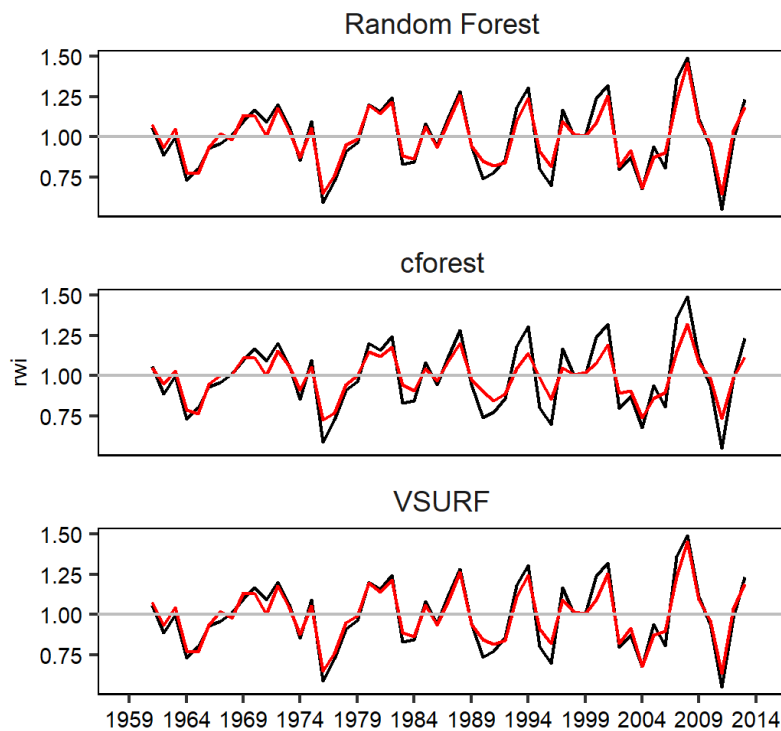


Figure 3. 8 : Représentation des indices de croissance observés (noir) et prédits (rouge) par les différentes méthodes d'apprentissage sur la période 1959-2014. Les modèles ont été ajustés sur 70% du jeu de données et testés sur les 30% restants.

7.4. Discussion

Le classement des prédicteurs pour les méthodes sans prise en compte des corrélations sont quasi similaires. Par contre, si l'on décide de calculer l'importance des prédicteurs en prenant en compte l'existence de corrélations entre les prédicteurs, on obtient un classement très différent. Dans ce dernier cas, il semble que seule la croissance de l'année précédente permette d'expliquer la croissance de l'année en cours. La conclusion serait qu'il faut utiliser la fonction cforest avec l'option pour les corrélations entre prédicteurs afin d'obtenir un classement non biaisé.

Cependant, plusieurs points nous font remettre en question ce résultat. Certes l'effet de la croissance de l'année précédente sur la largeur de cerne de l'année contemporaine est bien connue en dendrochronologie sous le nom d'autocorrélation de croissance de rang 1 (notamment Dyer and Fritts 1978), mais la quasi nulle importance de tout autre prédicteur climatique est suspecte. De plus, si l'on regarde le classement des prédicteurs pour la fonction cforest, on ne retrouve pas les prédicteurs connus dans la littérature. A l'inverse, pour les autres méthodes, les classements obtenus se

rapprochent des effets attendus sur la croissance du hêtre dans l'Est de la France (Badeau 1995; Lebourgeois et al. 2005; Asse 2013). La baisse brutale de la valeur d'importance des prédicteurs entre la fonction cforest (l'importance des prédicteurs quasi nulle) et les autres méthodes peut s'expliquer par des différences de calcul. Les valeurs des importances peuvent varier en fonction du type de permutation (conditionnel ou non conditionnel). Il n'est donc pas toujours possible de comparer exactement les valeurs numériques entre les différentes fonctions.

Quoiqu'il en soit, les observations faites par Strobl sur l'impact de la présence de prédicteurs corrélés sur leur importance ne font pas l'unanimité dans la communauté scientifique. Nicodemus et al. (2010) concluent sur l'intérêt du calcul de l'importance conditionnelle dans des études avec peu de prédicteurs corrélés afin de déceler les corrélations fortuites. Mais dans le cas d'une prospection, la présence de plusieurs prédicteurs corrélés dans le jeu de données peut être un atout. On rappelle que Genuer et al. (2019) ont montré que la présence de prédicteurs corrélés influait sur l'amplitude de la mesure d'importance plus que sur l'ordre du classement.

Les autres méthodes testées ont fourni des classements très similaires et qui se révèlent cohérents avec les résultats attendus. Les fluctuations de la croissance radiale du hêtre dans la région Est de la France sont principalement expliquées par le déficit hydrique estival (juin-juillet) de l'année en cours et de l'année précédente. Ce résultat est retrouvé dans des études menées sur 15 placettes RENECOFOR (Lebourgeois et al. 2005) ou sur les plateaux calcaires lorrains et bourguignons (Badeau 1995; Asse 2013).

La procédure de sélection VSURF, comparé aux autres méthodes, offre l'avantage de pouvoir travailler et interpréter les effets d'un sous-ensemble de prédicteurs basé sur des critères statistiques et sans *a priori*.

De plus, bien que ce ne soit pas l'objectif premier de cette étude, il faut noter que le temps d'analyse est considérablement plus long dans le cas des forêts aléatoires conditionnelles (cforest) que dans les autres méthodes. Le temps de calcul est évidemment dépendant des paramètres d'entrée du modèle mais aussi de la taille du jeu de données et de la puissance de l'ordinateur. Mais pour un même jeu de données et les mêmes paramètres, le plus contraignant reste le temps de calcul de l'importance des prédicteurs avec cforest lorsque l'on décide de prendre en compte les corrélations entre prédicteurs et de mettre en place la permutation conditionnelle. Dans notre exemple, où nous travaillons sur 105 arbres soit 5565 cernes (observations), le temps de calcul était d'une quarantaine de minutes avec Random Forest ou VSURF contre plus de trois heures avec cforest !

Dans la thèse, notre objectif étant d'identifier une sélection de prédicteurs pour l'interprétation fonctionnelle, nous avons choisi de travailler avec le package VSRUF qui nous permet d'obtenir une sélection de prédicteurs sur des bases statistiques. Pour limiter les problèmes éventuels liés à la présence de prédicteurs corrélés, nous avons choisi de travailler et sélectionner les prédicteurs à mettre dans le modèle sur la base de nos connaissances du fonctionnement des arbres et des contraintes étudiées. Nous avons tout de même veillé en amont à limiter l'introduction d'un trop grand nombre de prédicteurs corrélés ou redondants.

8. Résumé des forces et faiblesses de random forest

Travailler avec Random Forest présente à la fois des forces et des faiblesses. Il est nécessaire de garder en tête qu'il n'y a pas de méthode idéale. Il est nécessaire d'en tester plusieurs avant de choisir la plus efficace en fonction des objectifs visés.

Forces de l'algorithme Random Forest

1. Pour les tâches de classification et de régression, le même algorithme de forêt aléatoire peut être utilisé
2. Gère des données binaires, catégorielles et numériques
3. Gère efficacement les paramètres non linéaires
4. Non paramétrique
5. Permet d'identifier les variables les plus importantes de l'ensemble de données
6. Chaque arbre de décision présente une variance élevée, mais un faible biais. Mais comme nous faisons la moyenne de tous les arbres d'une forêt aléatoire, nous faisons également la moyenne de la variance, de sorte que nous avons un modèle à faible biais et à variance modérée.
7. La bibliographie tend à démontrer que les approches de type RF sont plus performantes que des approches classiques de régression ou de classification

Faiblesses de l'algorithme Random Forest

1. La sélection de variables peut être difficile à interpréter. En raison du calcul de la moyenne des résultats de nombreux arbres, il devient difficile pour nous de comprendre pourquoi une forêt aléatoire fait des prévisions comme elle le fait.
2. La création de Random Forest prend plus de temps. Elle est plus coûteuse en termes de calcul que l'arbre de décision.
3. La formation d'un grand nombre d'arbres profonds peut avoir des coûts de calcul élevés (mais le calcul peut être parallélisé) et utiliser beaucoup de mémoire
4. Le modèle peut avoir tendance à sur-ajuster, il faut donc faire attention au réglage des hyper-paramètres.
5. Le sens des effets des prédicteurs sur la variable réponse à partir des diagrammes de dépendance partielle (PDP), peut être compliqué à interpréter. Il faut également faire attention à la distribution des données pour éviter de sur-interpréter des zones de la relation qui n'ont presque pas de données.

CHAPITRE 4 : QUELLES SONT LES CONTRAINTES STATIONNELLES EXPLIQUANT LE MIEUX L'ETAT SANITAIRE DES HOUPPIERS ?

1. Introduction

1.1. Etat de l'art historique

L'état sanitaire des forêts est une préoccupation en Europe depuis les années 80 suite aux dépérissements des forêts de résineux en Europe centrale. Cette état des forêts a conduit à la création de multiples réseaux de surveillance, d'abord nationaux, qui ont abouti à la création du réseau européen de suivi des dommages forestiers. Dans le but de contribuer à une meilleure description et interprétation de l'état sanitaire de forêts, il a été décidé d'évaluer annuellement et visuellement l'état des houppiers à partir de deux critères, le déficit foliaire/aiguilles par rapport à un arbre de référence et la coloration anormales des feuilles ou aiguilles, à partir d'un protocole harmonisé. En plus de collecter ces données descriptives, l'ambition portait aussi sur la compréhension des causes. Initialement, dans les années 80, la dégradation de l'état des forêts était attribuée à un facteur : la pollution atmosphérique. Les études se sont donc concentrées sur l'impact des dépôts acides sur l'état du houppier en évaluant l'effet direct des polluants comme le dioxyde de soufre (SO₂) et l'ozone (O₃) sur les feuilles, ou bien les effets indirects représentés par l'acidification des sols ou leur eutrophisation liée aux dépôts d'azote (N) (Bonneau 1989; Innes and Boswell 1989; Ulrich 1995; de Vries et al. 2014). Il a cependant été vite montré que le problème de dépérissement était bien plus complexe et que l'état des arbres et des forêts était contraint par de multiples facteurs, et ce à l'échelle temporelle et spatiale (Becker 1987; Levy et al. 1987; Bert et al. 1990; Innes and Whittaker 1993; Kandler and Innes 1995). La partie française du réseau recouvre une large surface forestière et des zones bioclimatiques contrastées, on s'attend donc, à l'échelle spatiale, à ce que l'impact des facteurs pouvant affecter le houppier diffère entre les sites du fait de caractéristiques spécifiques à la placette (Seidling 2004). En plus des notations du houppier des arbres on dispose pour chaque placette de descriptions et d'analyses de sol ainsi que de données climatiques modélisées.

1.2. Contraintes

Grâce au protocole de description de l'état des cimes décrit dans [le manuel de l'ICP Forest](#), les variations du déficit foliaire/aiguilles entre les sites dues à conditions climatiques régionales devraient déjà être prises en compte lors de la notation grâce à la notation par rapport à un arbre de référence local. Par contre, l'état des forêts peut être affecté par des facteurs naturels tels que les conditions climatiques extrêmes et des aléas biotiques (Fischer et al. 2004; Bréda and Badeau 2008).

Certaines placettes peuvent être installées sur des zones avec une topographie et des propriétés physiques et hydrodynamique du sol favorisant l'accumulation de l'eau. On parle alors de sol hydromorphe. Il existe des contextes à hydromorphie permanente ou bien à hydromorphie temporaire, alternant périodes d'excès de l'eau puis de sécheresses. En hiver et au printemps, le sol engorgé limite le développement du réseau racinaire par asphyxie, et en été lorsque le niveau d'eau baisse les racines reprennent leur croissance tardivement et ne peuvent pas forcément atteindre de grandes profondeurs pour aller capter l'eau.

Les hypothèses liées à une augmentation du déficit foliaire/aiguille par rapport à des paramètres pédologiques peuvent aussi être liées à des contraintes physiques à l'enracinement en profondeur (éléments grossiers, horizon compact, dalle) et ou à des difficultés de nutrition. Le calcium, le

magnésium et le potassium sont les éléments nutritifs les plus importants pour le développement de l'arbre. On peut observer une baisse de ces cations échangeables dans le sol, liée à l'acidité des sols, pouvant mener à un déséquilibre entre nutriments voire une carence en éléments échangeables comme le magnésium et le calcium (Landmann 1988b; Bonneau et al. 1992; Bonneau 1993; Lefevre et al. 1998). Un pH bas peut également augmenter la concentration en aluminium dans le sol, qui peut être toxique et empêcher l'absorption des nutriments dans le sol (Göttlein et al. 1999; Rout et al. 2001).

Au-delà des contraintes liées à l'alimentation hydrique et minérale, d'autres caractéristiques dendrométriques et sylvicoles peuvent être très différents entre placettes comme la surface terrière et la structure du peuplement ainsi que l'âge des arbres. Une attention particulière est portée sur le lien entre l'âge et l'état du houppier. L'âge a en effet été identifié comme le premier facteur impactant les pertes foliaires, que ce soit à l'échelle de l'Europe ou d'un pays. La plupart du temps, l'effet de l'âge est évalué à partir de classes d'âge estimées des placettes (Thomsen and Nellemann 1994; Klap et al. 2000; Seidling 2001; Seidling and Mues 2005; Drobyshev et al. 2007a). Selon la littérature, on peut s'attendre à un déficit foliaire plus important chez les arbres plus âgés.

1.3. Quelles essences ?

Afin d'évaluer la généricité/la robustesse de certaines hypothèses proposées ci-dessus, nous avons rassemblé dans une même étude les analyses des variations du déficit foliaire/aiguilles de neuf essences réparties sur le territoire français. Les essences considérées dans ce chapitre sont bien représentées dans la forêt française et présentent des autécologies différentes : *Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus robur* L., *Quercus pubescens* Willd. et *Quercus ilex* L. ainsi que *Abies alba* Mill., *Picea abies* (L.) H. Karst., le *Pinus sylvestris* L. et *Pinus halepensis* Mill..

Les questions suivantes sont abordées dans ce chapitre : (1) quelle(s) contrainte(s) explique(nt) le mieux la transparence des houppiers des différentes espèces en France entre les placettes du réseau ? (2) Les contraintes agissant sur l'état des houppiers sont-elles les mêmes pour toutes les essences ? (3) Dans quelle mesure l'âge détermine l'état du houppier ?

Tableau 4. 1 : Liste des contraintes retenues pour expliquer les variations spatiales de l'état sanitaire des arbres.

Contraintes	Prédicteurs	Effets possibles
Température	Gels tardifs	Brûle les bourgeons ou les jeunes feuilles. La destruction de bourgeons latéraux pénalise la croissance des organes végétatifs (feuilles, branches).
	Températures hiver	Impact des grands froids sur les méristèmes, siège de la croissance et du développement (cambium et bourgeons).
	Températures été	Impacte via un stress hydrique (ETP élevé) ou brûle le feuillage si concomitant à un déficit hydrique.
	Altitude	Facteur limitant complexe, impacte via les température(s), un gradient de pluie ou de sol.
Alimentation en eau	Stress hydrique	Dommages sur l'année n si le stress est précoce et long. Si le début de stress est tardif, son impact sera observé l'année d'après.
	Hydromorphie	Risque d'anoxie racinaire.
	Réserve utile	Une faible réserve utile accentue les déficits hydriques.
Racines	Profondeur racines	Un enracinement profond permet d'accéder à des ressources en eau plus profondes mais aussi à des nutriments ;
Nutrition	C/N	La richesse en azote de l'humus se caractérise par le rapport C/N, qui renseigne sur la qualité de la minéralisation, d'autant plus rapide que si la valeur du C/N est basse.
	Mn échangeable	Les carences sur sols calcaires peuvent provoquer une coloration anormale du feuillage ou des nécroses (Le Tacon and Millier 1970).
	K échangeable	Les carences sont beaucoup moins fréquentes mais peuvent provoquer un manque de vigueur des tissus (Gaucher 1968).
	Ca échangeable	Améliore l'activité biologique du sol, supprime toxicité de l'aluminium. Peut provoquer des carences en Mg ou K en se fixant préférentiellement sur le complexe absorbant dont il mobilise toutes les charges négatives. Les autres éléments se perdent par lixiviation.
	Mg échangeable	L'absorption du magnésium peut être difficile en sols trop acides ou à forte concentration en calcium (Masson 2005).
	Taux de saturation	Taux de saturation du sol en éléments échangeables.
	pH	A pH faibles on observe des carences en nutriments ou des effets toxiques. A pH forts on peut avoir une saturation en calcium ou des carences par blocage des oligoéléments.
	Al ³⁺	Phytotoxicité sur sols acides, provoque un ralentissement de la croissance des racines et un dessèchement feuilles.
Sylviculture	Surface terrière	Des peuplements plus denses entraînent normalement une concurrence végétale plus forte pour les ressources en raison de la réduction correspondante de la disponibilité en eau du sol par arbre, ce qui peut exacerber la vulnérabilité des forêts au stress hydrique.
	structure	Fut/TSF (mélange d'âge et de statut)/taillis ; pur/mélangé -> compétition inter arbre module l'accès aux ressources (eau, nutriments, lumière).

2. Matériels et méthodes

2.1. Variable réponse : état du houppier médian

2.1.1. Critères de sélection des placettes

L'état du houppier est observé chaque année depuis 1989. Les correspondants-observateurs relèvent chaque été le pourcentage de déficit foliaire ou d'aiguilles par rapport à un arbre de référence. Cet arbre de référence correspond à un arbre réel ou hypothétique, de même essence, au même stade de développement et placé dans les mêmes conditions de milieu et de concurrence que l'arbre qui doit être observé et qui n'enregistre aucun dégât ou dommage (déficit foliaire nul).

Cette mesure est effectuée chaque été sur chaque arbre de la placette. Une placette est composée de 20 arbres, mais n'appartiennent pas forcément à la même espèce. Du fait d'un changement de protocole européen de l'estimation du déficit foliaire chez les feuillus en 1994, nous choisissons de ne pas utiliser les notations disponibles avant 1997, période à partir de laquelle le protocole est considéré comme stable. Seuls les arbres des placettes ayant fait l'objet d'une évaluation annuelle entre 1997 et 2014 ont été retenus.

2.1.2. Autécologie des essences

L'écologie de chacune des neuf essences sera décrite avec un focus particulier sur les contraintes que nous testons, c'est-à-dire la température, les exigences édaphiques (l'alimentation en eau, l'enracinement, la nutrition) et la sylviculture.

2.1.2.1. Sapin

- Températures
 - Peu sensible aux froids de l'hiver (Savill et al. 2016)
 - Bourgeons et jeunes aiguilles sensibles aux gelées tardives (Aussenac 1968)
 - Déficit foliaire diminue avec les températures moyennes annuelles (Potocic et al. 2008)
- Alimentation en eau
 - Déficit foliaire augmente avec la sécheresse (Zierl 2004)
 - Effet négatif d'une faible réserve utile sur l'état du houppier (Webster et al., 1996)
 - N'apprécie pas l'engorgement
- Profondeur de sol prospectée par les racines: système racinaire profond (racine pivot) (Lucot 1994)
- Nutrition
 - Absent des sols hyper-acides
 - Effet négatif de l'acidité du sol sur la nutrition en calcium (Potočić et al. 2005)
 - Indifférent à la présence de calcaire
 - Effet toxique de l'aluminium (Pinto et al. 2008)
- Sylviculture : conduit en futaie régulière, âge d'exploitabilité entre 80 et 120 ans.
- Altitude : une essence montagnarde typique. On la retrouve entre 100 et 1900m d'altitude mais son optimum se situe entre 400 et 1300m.

2.1.2.2. Epicéa

- Températures
 - Essence de climat montagnard supérieur et subalpin. Il est présent ponctuellement à plus basse altitude où il se montre sensible à la sécheresse et à la chaleur estivales.
 - Moyennement sensible aux gels tardifs du fait d'un débourrement tardif qui varie beaucoup entre provenances et résiste bien aux basses températures
 - Supporte mal les fortes températures estivales
- Alimentation en eau
 - La sécheresse estivale est l'un des facteurs clés de l'état du houppier des épicéas (Solberg 2004; Seidling 2007)
 - Le cumul des sécheresses sur une période augmente le déficit d'aiguilles (Zierl 2004)
 - Effet négatif d'une faible réserve utile sur l'état du houppier (Webster et al., 1996)
 - Déconseillé en engorgement temporaire et à éviter en permanent
 - L'anoxie limite la profondeur d'enracinement (Lévy 1978; Puhe 2003)
- Profondeur de sol prospectée par les racines: Son enracinement traçant lui permet d'occuper des stations à sol superficiel si les précipitations estivales sont suffisantes et bien réparties. En revanche, cette conformation explique en partie sa sensibilité à la sécheresse (Schmid and Kazda 2001; Ladier et al. 2011).
- Nutrition
 - L'Épicéa est plus fréquent sur roche siliceuse, mais accepte des substrats variés en altitude, y compris sur roche calcaire, dans la mesure où les horizons supérieurs des sols sont décarbonatés, voire acides (Ladier et al. 2011)
 - Déficit d'aiguilles plus important sur sols calcaires et peu profonds (Ewald 2005; Seynave et al. 2005)
 - Craint milieux riches (pH>5) car supporte mal l'excès de calcaire (réputé calcifuge)
 - L'excès de calcium peut provoquer pourriture du cœur et chlorose
 - Effet toxique de l'aluminium (Van Schöll et al. 2004; Musio et al. 2007)
 - Jaunissement des aiguilles à cause d'un déficit de magnésium (Bonneau 1989)
 - CN>25, induit un déficit en azote pour l'épicéa (Duchaufour and Bonneau 1960)
- Sylviculture
 - Conduit en futaie irrégulière
 - Age d'exploitation entre 50 et 120 ans
 - Les éclaircies sont plutôt favorables à la récupération post sécheresse et pour éviter les attaques de scolytes (Kohler et al. 2010)
- Altitude : ses limites altitudinales se situent entre 500m et 2000m avec un optimum entre 700m et 1700m (Masson 2005).

2.1.2.3. Pin sylvestre

- Températures
 - Tolérant aux gels tardifs
 - Résistant aux températures froides de l'hiver
- Alimentation en eau : grande tolérance pour des conditions pédoclimatiques très variables puisqu'il supporte aussi bien la sécheresse édaphique que l'humidité.
 - Assez tolérant à la sécheresse (Zierl 2004)
 - Supporte bien engorgement temporaire (Lefèvre et al. 2006)
- Profondeur de sol prospectée par les racines
 - Système racinaire dense et profond (Lévy 1968)
- Nutrition
 - Exclut de l'installer en sol calcaire ou pH basique où il dépérit (Masson 2005) ; sensible à la présence dans le sol de calcaire actif (CaCO₃) qui a un effet dépressif sur sa croissance (Ladier et al. 2011)
 - Support bien les sols acides à très acides (Roman-Amat 1986)
 - Toxicité de l'aluminium (Göransson and Eldhuset 1991; Van Schöll et al. 2004)
 - C/N dépasse 25, malgré de faibles quantités d'azote libérées le pin sylvestre arrive à subvenir à ses besoins grâce aux mycorhizes (Duchaufour and Bonneau 1960)
- Sylviculture
 - Espèce pionnière qui résiste mal à la concurrence (Guinier 1959)
 - Conduit en futaie irrégulière
 - Age d'exploitation entre 50 et 120 ans (Ladier et al. 2011) Altitude : déficit d'aiguilles plus important en haute altitude (Seidling et al. 2003)
- Altitude : on le retrouve jusqu'à 2000 m d'altitude, avec un optimum qui se trouve en plaine dans le Nord (à partir de 100m), à moyenne altitude dans le Massif central et en montagne dans le Sud de la France.

2.1.2.4. Pin d'Alep

- Températures
 - Limité par les froids hivernaux (Brochiero et al. 1999; Ripert et al. 2001)
 - Résistant aux gels mais s'ils sont courts
 - Croissance favorisée par les températures chaudes de l'hiver (Vila et al. 2008)
 - Tolère les fortes chaleurs estivales
- Alimentation en eau
 - Un bilan hydrique positif est synonyme de bonne fertilité et croissance (Brochiero et al. 1999; Ripert et al. 2001; Rathgeber et al. 2005)
 - Sensible à la profondeur de sol car chaque cm correspond à une augmentation de la réserve utile (Vennetier et al. 2018)
 - Croissance secondaire réduite en situation de stress hydrique (Borghetti et al. 1998)
 - Pas d'altération sévère du statut carboné (croissance /stockage) après une sécheresse prolongée. On observe une réduction conjointe de la croissance tronc, de la longueur des aiguilles et de la mise en réserve (Klein et al. 2014)
 - N'apprécie pas l'engorgement (Vennetier et al. 2010)
- Profondeur de sol prospectée par les racines
 - Enracinement qui peut être très profond, ce qui lui permet une optimisation de l'utilisation des réserves en eau du sol (Vennetier and Huc 2013)
- Nutrition
 - Présent sur les sols carbonatés mais présente une meilleure croissance sur des sols partiellement décarbonatés (Vennetier et al. 2010)
 - Tolère moins les sols acides (Vennetier et al. 2018)
- Sylviculture : structure irrégulière des classes d'âges (Ciancio)
- Altitude : se retrouve jusqu'à 800m d'altitude (Vennetier et al. 2018)

2.1.2.5. Chêne vert

- Températures
 - Exposé à l'embolie du xylème suite aux gels d'hiver (Lo Gullo and Salleo 1993)
 - Températures estivales élevées peuvent également augmenter les déficit foliaire (Camarero et al. 2015)
- Alimentation en eau
 - Exposé à l'embolie du xylème suite aux sécheresses estivales (Lo Gullo and Salleo 1993; Barbeta and Peñuelas 2016)
 - Une forte réserve utile en eau est corrélée à un fort LAI (Bussotti et al. 1995; Hoff and Rambal 2003; Galiano et al. 2012)
 - Ni de variation interannuelle, ni de variation spatiale de LAI n'est observée en fonction de la sécheresse (Sala et al. 1994)
 - Dégradation des racines suite à l'engorgement des sols (Corcobado et al. 2013)
- Profondeur de sol prospectée par les racines: système racinaire pivotant, bien développé dès la première année (Chevalier 1996)
- Nutrition
 - indifférent au substrat calcaire à acide, mais préférentiellement sur sol calcaire (Rameau et al. 1989)
- Sylviculture : souvent conduit en taillis en futaie sur souche
- Altitude : il n'est pas conseillé de le planter au-delà de 800m. On peut cependant le retrouver au-delà de cette limite sur des stations sèches.

2.1.2.6. Chêne pubescent

- Températures
 - Dans le sud, évite les stations les plus chaudes qui sont plus adaptées au chêne vert (Chevalier 1996)
 - Croissance diminue avec l'augmentation des températures estivales (Charru et al. 2017)
 - Un débourrement est particulièrement sensible aux températures printanières (Morin et al. 2010)
- Alimentation en eau
 - L'abondance de l'espèce dépend principalement de la disponibilité en eau avant la disponibilité en nutriments (Walthert and Meier 2017)
 - Il est essentiel de disposer d'une quantité d'eau suffisante au printemps et au début de l'été pour assurer le développement régulier des feuilles (Čermák et al. 2008)
 - Déficit foliaire important suite à des sécheresses extrêmes (Pollastrini et al. 2019)
 - Croissance diminue avec les sécheresses estivales (Charru et al., 2017)
 - Engorgement : absent des sols hydromorphes (Rameau et al. 1989)
- Profondeur de sol prospectée par les racines : en cas de sécheresse il est capable d'aller puiser l'eau en profondeur
- Nutrition
 - Dans le nord, s'installe sur des zones sèches, peu fertiles mais préfère les sols calcaires chauds
 - Les sols acides sont moins favorables (Bertrand et al. 2012)
- Sylviculture
 - est impropre au traitement en futaie (Sigaud 1986)
 - Conduit en taillis (Ladier et al. 2011)
- Altitude : se rencontrer du niveau de la mer jusqu'à 1400 m d'altitude, mais plus fréquemment autour de 800m.

2.1.2.7. Chêne sessile

- Températures
 - Sensible aux gelées tardives car débourrement précoce (Vitasse et al. 2019)
 - Peut souffrir de gélivures sur sols pauvres (Cinotti 1990)
 - Gros vaisseaux du bois initial sont embolisés dès les premiers gels (Cochard et al. 1992)
 - Résiste a des chaleurs élevées en été (Kunz et al. 2018)
- Alimentation en eau
 - Résiste beaucoup mieux à la sécheresse que le chêne pédonculé ou le hêtre, tant sur les sols très filtrants que sur les sols à nappe d'eau temporaire (Kunz et al. 2018)
 - Une sécheresse de printemps ou d'été peut tout de même affecter le houppier (Rybníček et al. 2015)
 - Une meilleure croissance et un houppier en meilleur état quand la réserve utile est suffisante pour compenser les déficits pluviométriques (Seidling 2001; Bergès et al. 2005)
 - Tolère les sols à engorgement temporaire (Rameau et al. 1989; Schmull and Thomas 2000)
- Profondeur de sol prospectée par les racines
 - la distribution verticale des racines est plus influencée par la disponibilité en nutriments qu'en eau (Thomas 2000)
- Nutrition
 - S'accommode de sols plus pauvres (acides ou calcaires) (Rameau et al. 1989)
 - Risque de gélive plus important sur sol acide (pH<4) (Cinotti 1990)
 - Toxicité de l'aluminium (Bakker et al. 1999)
 - Déficit foliaire augmente avec le rapport C/N, c'est-à-dire une baisse d'azote (Drobyshev et al. 2007a)
 - Un état du houppier moins dégradé sur les sols les plus riches en bases (Seidling 2001)
- Sylviculture : supportant mieux la concurrence que le chêne pédonculé (Becker and Lévy 1990)
- Altitude : Très présent dans la moitié Nord de la France à l'étage collinéen (< 600 m).

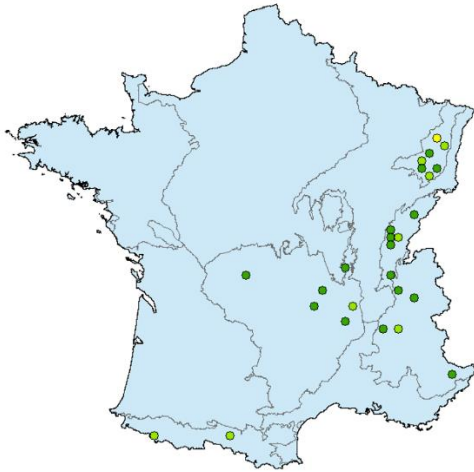
2.1.2.8. Chêne pédonculé

- Températures
 - Peu sensible gelée tardive mais sensible au gelées précoces (Bary-Lenger and Nebout 1993)
 - Peut souffrir de gélivures sur sols pauvres (Cinotti 1990)
 - Gros vaisseaux du bois initial sont embolisés dès les premiers gels (Cochard et al. 1992)
- Alimentation en eau
 - Résiste mal à la sécheresse, surtout lorsque celle-ci fait suite à un engorgement du sol par l'eau (Thomas and Hartmann 1998; Lefèvre et al. 2006)
 - Exige une bonne réserve utile en eau (Sigaud 1986)
 - Engorgement : supporte bien les excès d'eau dans le sol (Schmull and Thomas 2000)
- Profondeur de sol prospectée par les racines :
 - Système racinaire profond mais pas forcément corrélé à une capacité d'absorption plus forte (Göransson et al. 2008)
 - Les sols acides favorisent la présence de pathogènes des racines du chêne (*Phytophthora* spp.) (Thomas et al. 2002)
- Nutrition
 - N'aime pas les sols acides car a besoin d'une forte richesse minérale (Becker and Lévy 1990)
 - N'aime pas sol calcaire car souvent lié à RU faible
 - Des conditions de sol moins favorables (pH<4, C/N élevé) peuvent accentuer les dommages du houppier (Drobyshev et al. 2007a)
- Sylviculture :
 - a besoin de lumière et supporte mal la concurrence, il nécessite une sylviculture dynamique
- Altitude : Espèce de plaine et des vallées alluviales. Sa présence sur les collines et plateaux dépend d'une alimentation en eau suffisante.

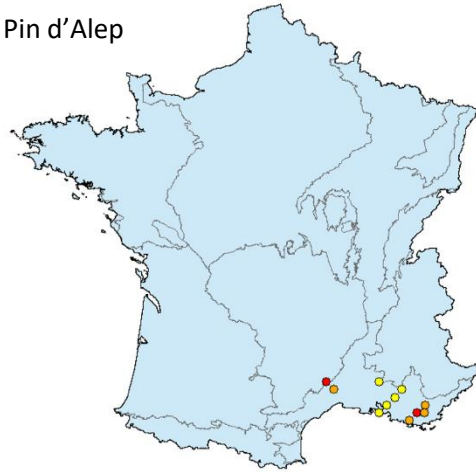
2.1.2.9. Hêtre

- Températures
 - Sensible aux gelées tardives car débourrement rapide
 - Les pousses sont également touchées par les gels durant l'hiver (Thomas and Sporns 2009)
- Alimentation en eau
 - Effet négatif des sécheresses sur le houppier (Innes 1992; Klap et al. 2000; Seidling 2007)
 - Effet négatif d'une faible RU sur l'état du houppier (Webster et al. 1996; Walthert et al. 2020)
 - Engorgement: n'aime pas engorgement qui réduit la profondeur d'enracinement (Schmull and Thomas 2000; Braun et al. 2005)
- Profondeur de sol prospectée par les racines : enracinement en cœur lui permet de s'adapter à des sols superficiels ou aux éboulis
 - les sécheresses estivales entraînent une augmentation de la mortalité des racines fines (Meier and Leuschner 2008a)
 - Le remplacement des racines fines en cas de sécheresse a un coût plus élevé que les bénéfiques tirés (Mainiero and Kazda 2006)
 - Profondeur d'enracinement plus faible dans un sol à faible taux de saturation (Braun et al. 2005; Richter et al. 2007)
 - Système racinaire compétitif en peuplement mélangé (Schmid and Kazda 2001; Curt and Prévosto 2003)
- Nutrition
 - N'aime pas les sols trop acides et pauvres (Seidling 2007; Richter et al. 2013)
 - Bien adapté aux sols crayeux et calcaires
 - Bonne croissance sur un sol plus ou moins riche en bases (Ca, Mg, K) (Power and Ashmore 1996; Misson et al. 2001)
 - Toxicité d'un excès d'aluminium échangeable (Power and Ashmore 1996)
- Sylviculture
 - largeur moyenne de cernes de 4 mm minimum, critère de classement des bois en qualité A (norme AFNOR, 1997), ne peut être obtenue qu'avec des surfaces terrières inférieures à 20 m²/ha après éclaircie (Bastien et al. 2005)
 - En phase de régénération avec une surface terrière inférieure à 10m²/ha
 - Age d'exploitabilité à 120 ans (Office national des forêts 2007)
- Altitude : optimum de développement en climat montagnard inférieur et moyen et ne dépasse que rarement 1600 m d'altitude.

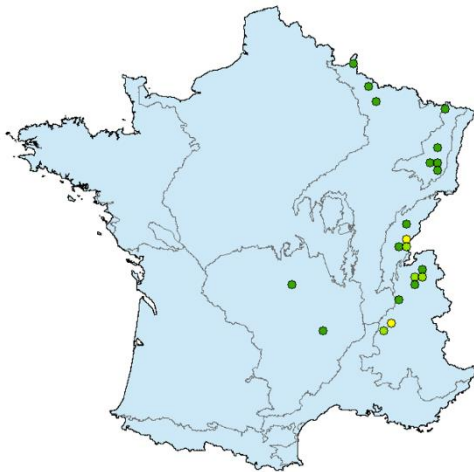
Sapin



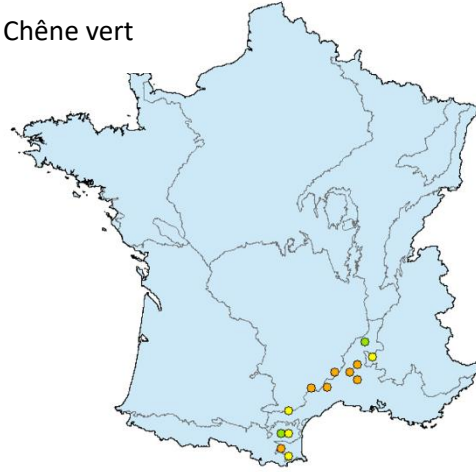
Pin d'Alep



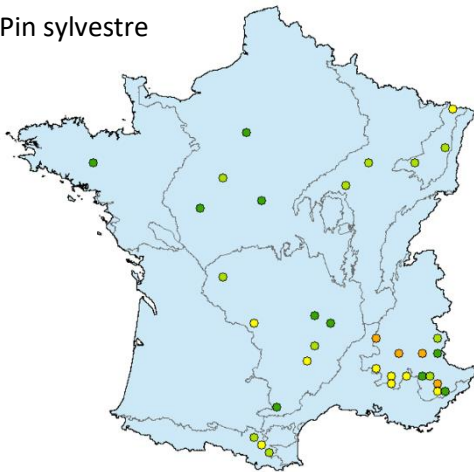
Epicéa



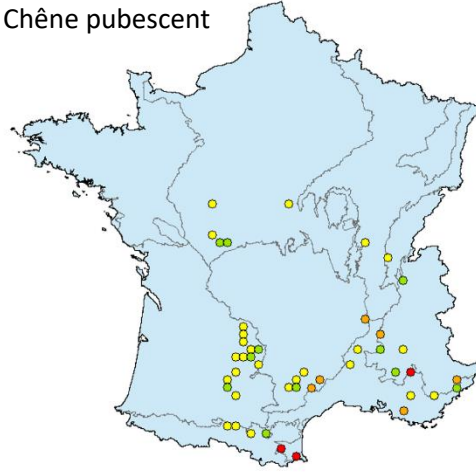
Chêne vert



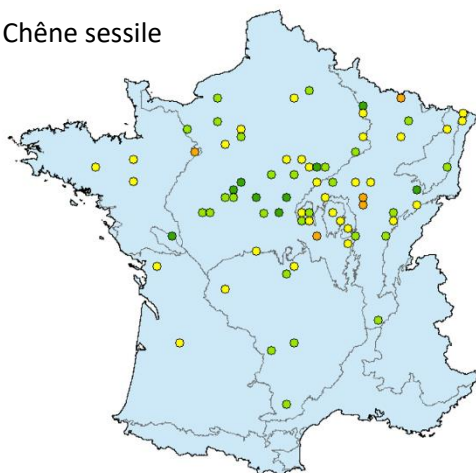
Pin sylvestre



Chêne pubescent



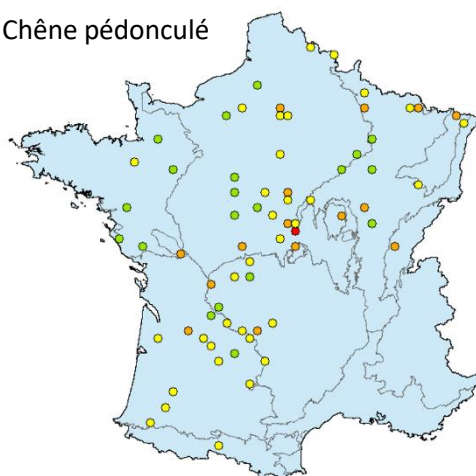
Chêne sessile



PFmed

- 0 - 10
- 11 - 20
- 21 - 30
- 31 - 40
- 41 - 50

Chêne pédonculé



Hêtre

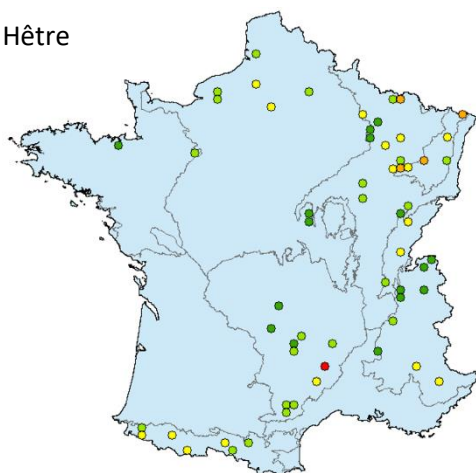


Figure 4. 1 : Cartes de répartition des placettes et du déficit foliaire ou d'aiguilles médian (PFmed, %) des neuf essences.

Tableau 4. 2 : Résumé du nombre de placettes et d'arbres sélectionnés pour calculer le déficit foliaire médian par placette et par espèce. Les statistiques présentées dans ce tableau ont été calculées sur l'ensemble des arbres sélectionnés.

Espèces	Codes	Nombre placettes	Nombre arbres	Min	Médiane	Moyenne	Max
<i>Abies alba</i>	ABAL	26	314	0	5	10	95
<i>Fagus sylvatica</i>	FASY	59	641	0	20	21	95
<i>Picea abies</i>	PIAB	21	258	0	0	8	95
<i>Pinus halepensis</i>	PIAL	10	148	5	35	36	90
<i>Pinus sylvestris</i>	PISY	31	394	0	15	20	95
<i>Quercus ilex</i>	QUIL	13	188	0	30	33	95
<i>Quercus petraea</i>	QUPE	72	800	0	20	23	95
<i>Quercus pubescens</i>	QUPU	45	563	0	25	29	95
<i>Quercus robur</i>	QURO	65	749	0	25	28	95

Les prédicteurs étant tous disponibles à l'échelle de la placette, nous avons agrégé les notations déficits foliaires/aiguilles au grain de la placette et ce pour chaque espèce (Figure 4. 1). Nous n'avons pas appliqué de pondération par le nombre d'individus présent dans la placette. Par contre l'agrégation n'a été faite que pour les placettes où il y a minima 5 arbres de la même essence (Tableau 4. 2). Fixer l'effectif minimum à plus de 5 arbres aurait réduit drastiquement le nombre de placettes à étudier ainsi que leur répartition dans l'espace. La distribution des valeurs de déficit foliaire/aiguille étant asymétrique (beaucoup d'arbres notés à 0%), la médiane apparaît comme un descripteur statistique plus approprié que la moyenne. La variable réponse est donc un déficit foliaire/aiguilles médian par placette, PFmed (Figure 4. 2). La distribution des valeurs de PFmed varie beaucoup entre les essences. Si les chênes sessiles, pédonculés et pubescents ainsi que le hêtre et le pin sylvestre présentent des observations sur une grande gamme de déficit foliaire/aiguilles, il n'en est pas de même pour les autres espèces. Les placettes de sapin et d'épicéa sont à la fois limitées aux Vosges et au Jura et ont des houppiers peu dégradés. Les essences méditerranéennes quant à elles ont un taux minimum de déficit foliaire bien supérieur aux autres espèces (min= 15%).

L'utilisation de moyennes à moyen terme des deux paramètres de l'état des couronnes pour la période de 1997 à 2014 devrait permettre non seulement de lisser les fluctuations dues aux extrêmes météorologiques annuels, mais aussi les attaques d'insectes ponctuelles, la forte fructification ou d'autres aléas à court terme. Les variables cibles intégrées à moyen terme reflètent les causes à moyen et à long terme du mauvais état des couronnes, telles que les processus édaphiques néfastes.

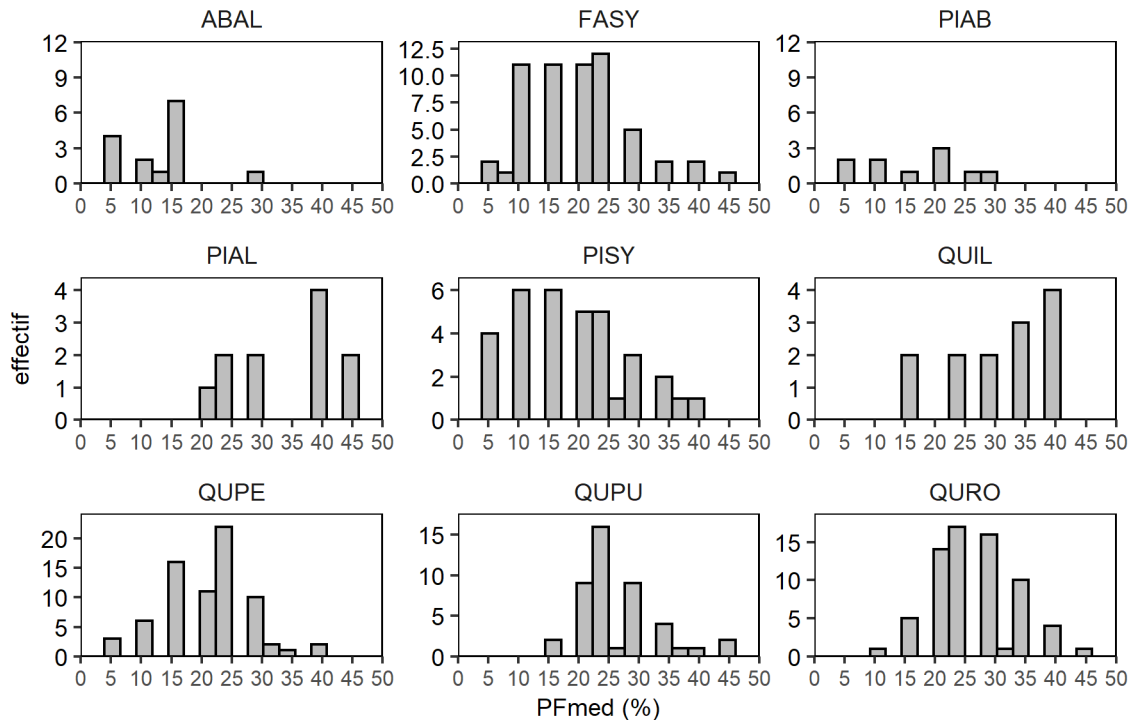


Figure 4. 2 : Distribution des déficit foliaires/aiguilles médians (PFmed, en %), calculés sur la période 1997-2014 à l'échelle de placette pour chaque essence. ABAL : *Abies alba*, FASY : *Fagus sylvatica*, PIAB : *Picea abies*, PIAL : *Pinus halepensis*, PISY : *Pinus sylvestris*, QUIL : *Quercus ilex*, QUPE : *Quercus petraea*, QUPU : *Quercus pubescens*, QURO : *Quercus robur*.

2.2. Prédicteurs

2.2.1. Variables édaphiques

Les prédicteurs physico-chimiques des sols ont été extraits de la première campagne de description des sols du réseau systématique de suivi des dommages forestiers réalisée en 1994. Lors de cette campagne, les prélèvements ont été effectués dans une fosse pédologique ouverte au centre des placettes. Les éléments chimiques utilisés sont les éléments échangeables (Al_{ech}, K_{ech}, Mg_{ech}, Ca_{ech}, Mn_{ech}), le rapport entre le carbone et l'azote total (C/N). En plus des éléments chimiques nous avons à disposition les mesures de pH (en solution aqueuse) et le taux de saturation (Tableau 4. 3). Dans la suite de l'étude, nous ne retiendrons que les données disponibles sur la profondeur 0-10 cm car seule cette tranche de sol est disponible pour tous les sites (seuls les sols épais ayant été échantillonnés sur plusieurs profondeurs

On dispose également d'une profondeur estimée d'enracinement maximale qui représente la profondeur utile de sol. La réserve utile (RU) de chaque placette a été calculée avec une fonction de pédotransfert (Weynants and Tóth 2014; Tóth et al. 2015) à partir des analyses de sol (texture, taux de carbone) sur la profondeur de sol. La RU correspond à la part de la réserve en eau dans le sol extractible par les racines des arbres. Pour plus de détails sur son calcul, se référer au Chapitre 2.

Enfin, à partir de la base de données décrivant les horizons, nous avons évalué la présence /absence de traces d'hydromorphie des placettes. Pour cela, nous avons sélectionné les horizons avec des taches d'oxydation et de réduction ayant un pourcentage de recouvrement supérieur ou égal à 5%. Selon les

critères de l'ICP, les taches d'oxydation correspondent à l'oxydation ou à la ré-oxydation des composés de fer et/ou de manganèse. Les taches de réduction correspondent à la réduction des composés de ferriques. Elles sont colorées en gris, gris verdâtre ou gris bleuâtre. L'abondance de chaque tache de l'horizon est décrite par un pourcentage de recouvrement. Seules les taches ayant un recouvrement supérieur à 5% ont été retenues. Ce qui a permis d'affecter à chaque sol la présence ou l'absence d'hydromorphie, respectivement codés 1 et 0 (Tableau 4. 3).

Tableau 4. 3 : Statistiques des prédicteurs pédologiques des placettes.

Variable	Définition	unité	Min.	25th	Méd.	Moy.	75th	Max.
AL3	Aluminium échangeable	cmol+/kg	0.00	0.00	0.50	1.41	2.33	11.16
Ca_ech	Calcium échangeable	cmol+/kg	0.08	1.10	4.81	14.00	26.10	75.79
Mg_ech	Magnésium échangeable	cmol+/kg	0.04	0.31	0.75	1.18	1.24	19.40
K_ech	Potassium échangeable	cmol+/kg	0.02	0.14	0.21	0.26	0.32	1.50
Mn_ech	Manganèse échangeable	cmol+/kg	0.00	0.01	0.05	0.09	0.14	0.78
CN	Rapport du carbone sur l'azote total	-	0.82	13.46	15.6	16.25	18.39	36.71
pHeau	Dosage du pH dans l'eau.	-	3.86	4.67	5.34	5.83	7.17	8.49
TxSat	Taux de saturation	-	0.00	0.34	0.88	0.69	1.00	1.00
RU	Réserve utile		11	60	109	135	188	546
Prof_max_rac	Profondeur maximale observée des racines	cm	0.00	50.00	70.00	72.47	90.00	250
HYDRO	Hydromorphie							
0	Absence	-	265					
1	Présence	-	63					

2.2.2. Variables dendrométriques

Les arbres notés sont des arbres dominants à co-dominants, ce qui en principe réduit l'effet de la compétition entre les arbres.

La surface des placettes du réseau est variable, la contrainte principale pour le DSF étant de disposer de 20 arbres échantillon quel que soit la nature du peuplement. Tout au long de la vie du réseau, ces surfaces ont pu changer à cause du recrutement de nouveaux arbres échantillons suite à la disparition de leurs prédécesseurs (mortalité, éclaircie, etc.). On ne dispose donc pas de valeurs « réelles » de surfaces terrières ni de leurs évolutions.

Ce paramètre a toutefois été calculé à partir des relevés effectués lors de la campagne BioSoil (2005) sur des placettes circulaires de surface fixe. La surface terrière G, correspond à la surface terrière par hectare des arbres ayant un diamètre supérieur ou égal à 7,5 cm. Cette dernière a été intégrée parmi les prédicteurs afin de représenter un effet moyen de la densité de peuplement sur l'état des houppiers.

La typologie du peuplement n'est pas décrite dans les inventaires du DSF. Cette information a été récupérée dans les inventaires BIOSOIL. Les peuplements étaient subdivisés en quatre classes présentées dans le Tableau 4. 4. Afin d'équilibrer les effectifs par classes, la structure des peuplements a été regroupée en deux modalités : peuplement régulier ou irrégulier.

Tableau 4. 4 : Effectifs par structure de peuplements selon les classes de l'inventaire BIOSOIL ou selon les nouvelles classes.

Structure	Effectif
<i>Classes BIOSOIL</i>	
FUTAIE IRREGULIERE	26
FUTAIE REGULIERE	176
MELANGE DE FUTAIE ET TAILLIS	81
TAILLIS	30
<i>Nouvelles classes</i>	
IRREGULIERE	139
REGULIERE	178

L'effet de l'âge sur l'état du houppier a été étudié à plusieurs reprises mais les âges n'avaient jusqu'à présent jamais été mesurés de façon formelle. Ils étaient donnés soit en classes, soit à partir de carottes prélevées sur d'autres arbres que ceux du réseau (Thomsen and Nellemann 1994; Klap et al. 2000; Seidling 2001). Dans le cadre de la thèse, nous avons exceptionnellement pu carotter les arbres qui sont notés annuellement et par la lecture des cernes déterminer l'âge (à 1.30m) de chaque arbre. Cette étape de mesure des cernes étant chronophage, nous ne disposons pas de l'âge des arbres pour toutes les espèces. Par conséquent, l'âge ne pourra être utilisé en tant que prédicteur pour le hêtre, le sapin, l'épicéa ainsi que le pin d'Alep (Figure 4. 3).

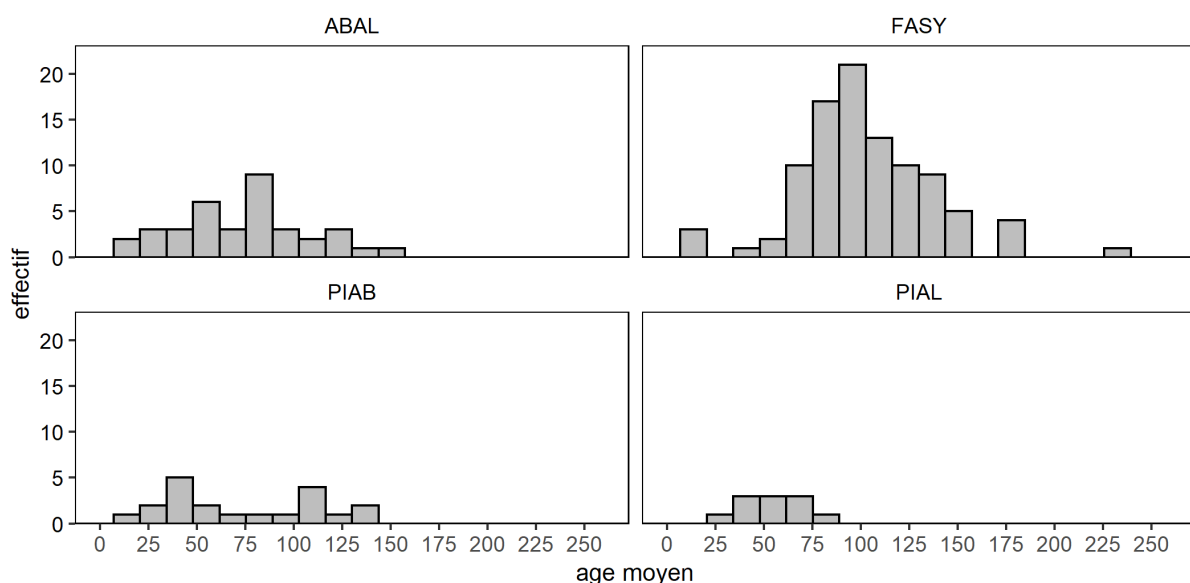


Figure 4. 3 : Distribution de l'âge moyen des arbres calculé à l'échelle de la placette pour trois essences : ABAL : Abies alba, FASY : Fagus sylvatica, PIAL : Pinus halepensis.

2.2.3. Variables climatiques et caractéristiques des sécheresses

Les données climatiques journalières (période 1959-2014) sont celles de la base de données Météo-France SAFRAN. Ces données correspondent à une réanalyse méso-échelle de toutes les données mesurées sur « station météo » (Quintana-Seguí et al. 2008). Elles sont disponibles sur une maille régulière de 8 x 8 km sur laquelle nos placettes ont été projetées.

Afin de représenter les contraintes thermiques pouvant impacter l'état de l'arbre, nous avons calculé les températures moyennes et le nombre de jours de gel agrégés par saison. Les températures moyennes saisonnières correspondent à la moyenne des températures journalières sur la période 1997-2014. La moyenne du nombre de jours de gel par placette a été calculée en deux temps. Tout d'abord nous avons calculé par placette, le nombre de jours par an où les températures minimales (TN) étaient inférieures à 0°C. Nous avons ensuite calculé la moyenne par placette du nombre de jours de gels sur la période 1997-2014 (Tableau 4. 5).

Tableau 4. 5 : Statistiques des prédicteurs climatiques de l'ensemble des placettes. TM : température moyenne calculée sur la période 1997-2014 ; gels : nombre de jours à températures minimales inférieures à 0°C.

Variable	unité	Min.	25th	Med.	Moy.	75th	Max.
TM_printemps	°C	1.23	9.13	10.27	10.00	11.01	14.15
TM_été	°C	10.48	17.40	18.36	18.34	19.21	23.58
TM_automne	°C	4.40	9.84	11.14	11.01	12.21	15.70
TM_hiver	°C	-9.13	-2.68	-1.05	-1.21	0.26	5.13
gels_P	Nb de jours	2	5	9	10	12	54
gels_A	Nb de jours	1	5	7	8	9	32
gels_H	Nb de jours	6	28	35	38	45	86
gels_E	Nb de jours	0	0	0	0	0	3

Les données climatiques issues de SAFRAN ont également été utilisées pour réaliser les calculs de bilan hydrique journalier Biljou© qui nous a fourni trois indicateurs de sécheresse : la date en jour dans l'année de début de déficit (Jdebut_stress), la durée du déficit hydrique (njstress, le nombre de jours où la réserve en eau est inférieure à 40%) et un indice de déficit hydrique sur toute la saison de végétation (deficit) qui intègre à la fois l'intensité et la durée du déficit hydrique. Les paramètres de sol (réserve utile en eau, épaisseur des couches, densité apparente, teneur en eau à pF 4.2) ont été calculés pour chacune des placettes et les paramètres phénologiques (indice foliaire) ont été fixés pour chaque essence. La Figure 4. 4 nous permet de comparer la distribution en fréquence des caractéristiques de déficit hydrique moyennes par placette sur la période 1997-2014 entre les essences.

On voit par exemple que le chêne pédonculé (QURO) subi en moyenne un déficit hydrique un peu plus précoce et un peu plus long que le chêne sessile (QUPE). Les deux essences purement méditerranéennes le pin d'Alep (PIAL) et le chêne vert (QUIL) se développent avec des stress hydriques qui sont en moyenne beaucoup plus intenses que pour les autres essences.

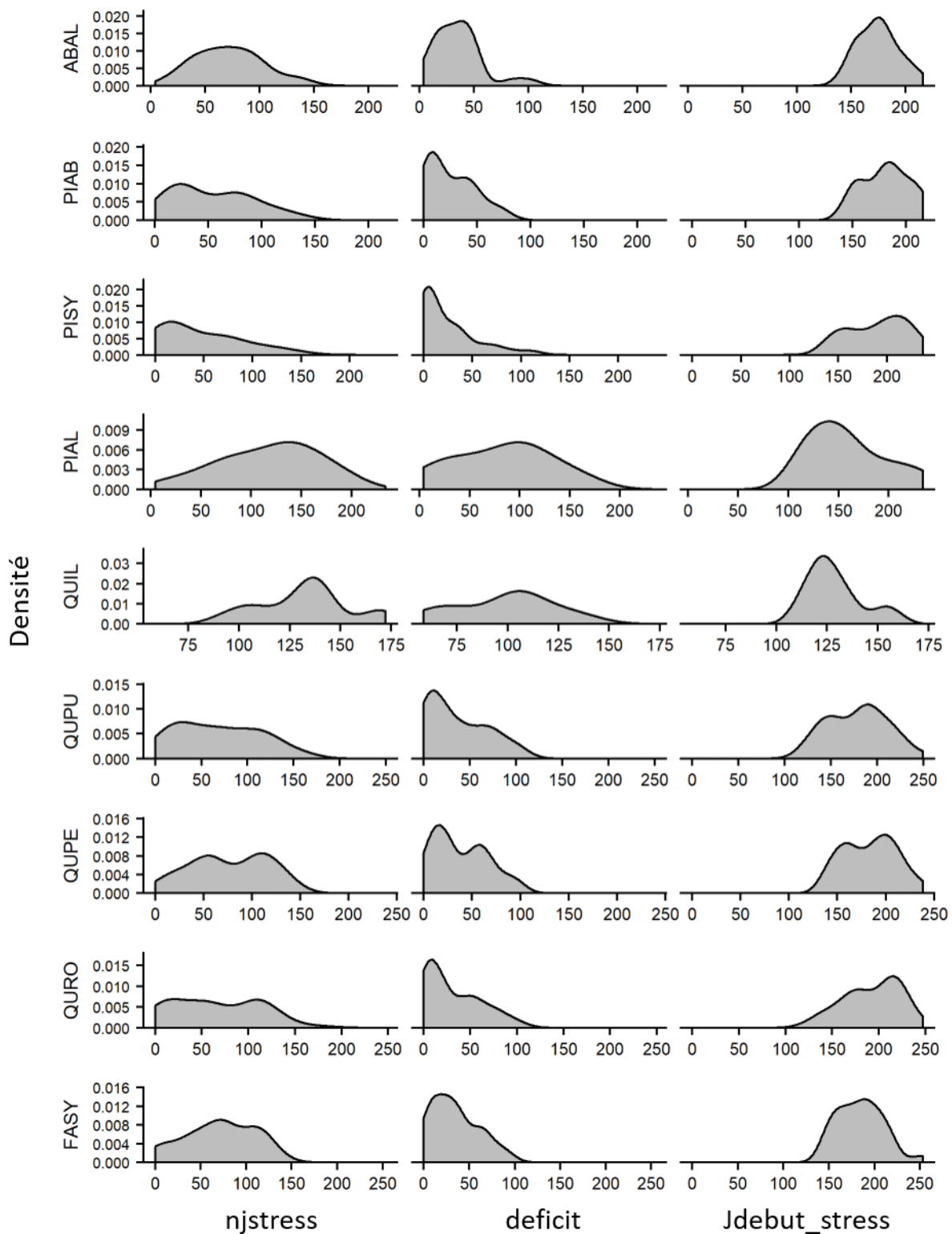


Figure 4. 4 : Comparaison des courbes de densité d des caractéristiques de déficit hydrique moyens sur la période 1997-2014 par placette pour chacune des espèce. Njstress : le nombre de jours de stress hydrique, déficit : intensité du déficit hydrique et Jdebut_stress : date en jour dans l'année de début de déficit hydrique. Le code des essences est disponible dans le Tableau 4. 2.

2.3. Analyses

Pour identifier les meilleurs prédicteurs du déficit foliaire/aiguilles médian sur la période 1997-2014 par placette et pour chaque espèce nous avons choisi de travailler avec un modèle d'apprentissage de forêts aléatoires.

Le package « VSURF » est une procédure de sélection de variables basé sur les forêts aléatoires. Dans le cadre de l'analyse nous avons mis en place une procédure de validation croisée (se référer au chapitre 3) qui nous a permis à la fois de paramétrer de manière optimale les modèles mais aussi de récupérer leurs performances. Pour chaque modèle, les mesures de performance sont l'erreur quadratique moyenne (MSE). L'optimisation du modèle se fait à travers le test de combinaison de deux paramètres : *n*tree (le nombre d'arbres créés) et *m*try (le nombre de prédicteurs testés à chaque nœud). La combinaison avec la plus petite erreur (MSE) est sélectionnée ainsi que les valeurs de performance associée. La fonction VSURF est ensuite lancée avec les paramètres retenus. On sélectionne finalement les prédicteurs pour l'interprétation.

Enfin, pour décrire les relations entre les prédicteurs sélectionnés et la variable d'intérêt (la médiane des pertes foliaires 1997-2014 par placette, PFmed), nous avons utilisé le package "PDP" (Greenwell 2017). Ces résultats sont illustrés avec des graphiques de dépendance partielle (« partial dependence plot » en anglais, PDP). Un diagramme de dépendance partielle (PDP) montre le sens de la relation entre la réponse et le prédicteur ainsi que sa forme, linéaire, monotone ou plus complexe. Pour une valeur prédictive donnée, le PDP indique quel est l'effet marginal moyen sur la prédiction. Nous avons utilisé les diagrammes de dépendance partielle (PDP) pour analyser le sens positif ou négatif de l'effet.

Toute cette procédure est répétée pour expliquer le déficit foliaire/aiguilles médian par placette (PFmed) de chaque espèce. Nous avons utilisé le logiciel R version 3.6.0 (R Core Team 2019) pour toutes nos analyses statistiques.

3. Résultats

3.1. Variabilité spatiale du déficit foliaire/aiguilles

L'état médian de dégradation du houppier diffère entre les 9 espèces (Figure 4. 5) : il se dégrade selon un gradient entre les espèces montagnardes, de plaines et méditerranéennes. Les deux espèces purement méditerranéennes (chêne vert et pin d'Alep) ont les houppiers les plus dégradés, tandis que que l'épicéa et le sapin ont, sur la période 1997-2014, des houppiers très peu dégradés.

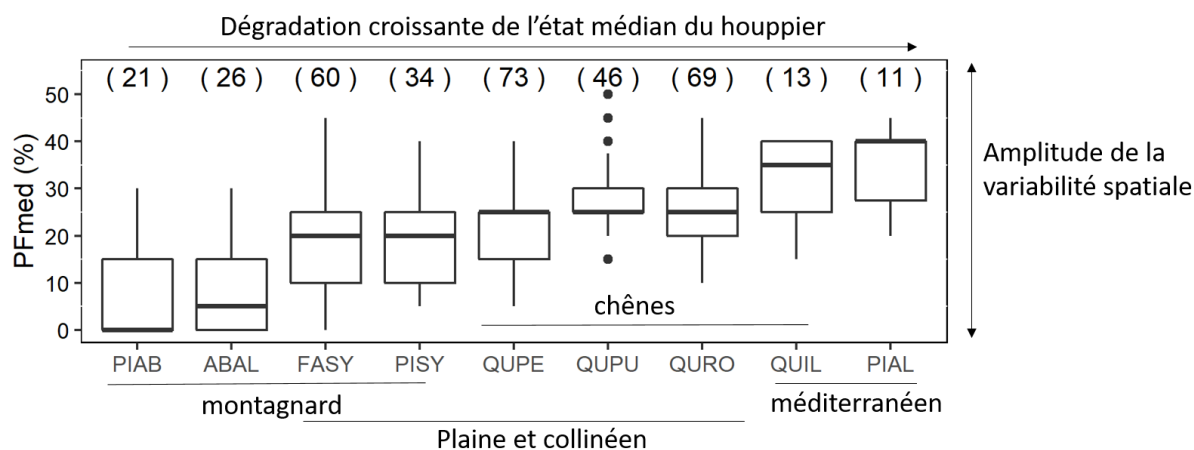


Figure 4. 5 : Boxplots des pourcentages médians de déficit foliaire/aiguilles calculés à l'échelle de la placette, sur la période 1997-2014. Les espèces sont classées par ordre croissant de dégradation du houppier. Entre parenthèses, le nombre de placettes.

En examinant cette figure, on constate également que l'amplitude des boxplots, qui représente l'amplitude de la variabilité spatiale des déficits foliaires (PFmed, %) entre les placettes, est très similaire entre les essences. Seul le chêne pubescent, présente une variabilité spatiale plus faible que les autres espèces.

3.2. Expliquer le déficit foliaire médian (PFmed)

Dans cette partie nous avons cherché à expliquer les variations de la médiane de déficit foliaire/aiguilles des 9 essences étudiées (PFmed) avec les 20 prédicteurs présentés dans les Tableau 4. 3, Tableau 4. 4, Tableau 4. 5 et la Figure 4. 4.

Le processus de validation croisée a permis d'obtenir les meilleures performances possibles pour chaque espèce et sont présentées dans le Tableau 4. 6. De manière générale, on remarque que la qualité des prédictions des modèles est très variable entre les espèces et n'est pas directement reliées au nombre de placettes disponibles pour l'analyse.

Le classement, ainsi que la sélection des prédicteurs expliquant les variations du déficit foliaires/aiguilles médians (PFmed), sont présentées dans la Figure 4. 6. Les noms des prédicteurs dans cette figure se trouvent dans le matériel et méthodes mais est également rappelé dans les passages suivants. La procédure de sélection des prédicteurs (VSURF) a sélectionné entre 1 et 12 prédicteurs parmi les 20 proposés. On rappelle que la sélection que nous avons choisi d'utiliser peut contenir des

prédicteurs corrélés entre eux. L'objectif ici est en effet de comprendre les relations et non faire de la prédiction à partir d'un modèle parcimonieux. La description des relations entre les déficit foliaire/aiguilles médian (PFmed) et les prédicteurs sélectionnés est faite par espèce dans les paragraphes suivants à partir des diagrammes de dépendance partielle.

Tableau 4. 6 : Paramètres et performances des modèles de prédiction des déficits foliaires médian 1997-2014 par placette, obtenus par validation croisée k-fold=5. N : le nombre de placettes, mtry : le nombre de prédicteurs à tester à chaque nœud, ntree : le nombre d'arbres dans la forêt aléatoire. MSE : mean squared error, plus MSE est petit meilleure est la qualité de prédiction.

GRECO	n	mtry	ntree	MSE moyen	MSE.sd
ABAL	25	4	1000	45	22
FASY	59	7	200	87	30
PIAB	21	16	2000	81	38
PIAL	10	16	500	64	31
PISY	34	4	500	85	30
QUIL	13	16	200	39	20
QUPE	72	4	2000	53	17
QUPU	45	4	1000	49	31
QURO	65	4	500	63	16

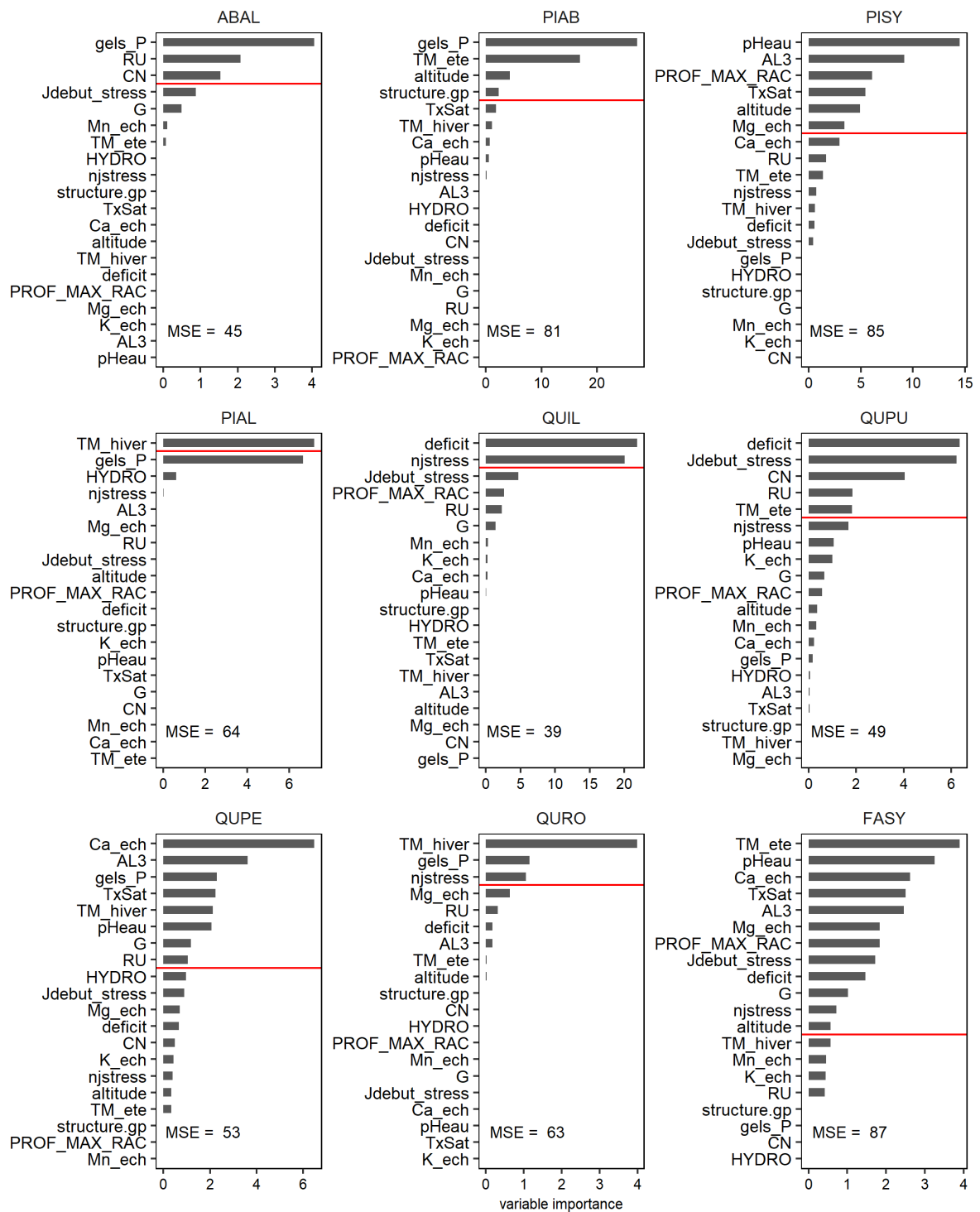


Figure 4. 6 : Importance des prédicteurs sélectionnés par l'algorithme de Random Forest (VSURF) pour les déficits foliaire/aiguilles médians par placette (PFmed, %) pour chaque espèce. Les prédicteurs sont classés en fonction de l'importance de la variable, mesurée par l'augmentation moyenne du carré des résidus OOB lorsque le prédicteur a été permuté (Genuer et al., 2015). Les variables situées au-dessus de la ligne rouge ont été sélectionnées lors de l'étape d'interprétation de la procédure VSURF.

3.2.1. Sapin (ABAL)

Pour le **sapin**, seuls trois prédicteurs ont été sélectionnés (Figure 4. 7). On observe une augmentation du déficit d'aiguilles (PFmed) quand le nombre de jours de gel augmente (avec une valeur critique de 18 jours de gel de printemps(gels_P)). La relation entre le déficit d'aiguilles médian (PFmed) et le deuxième prédicteur sélectionné, la réserve utile (RU), est en forme de U, avec un maximum de déficit foliaire atteint pour des réserves utiles supérieures à 140mm. Enfin, le déficit d'aiguilles du sapin augmente avec des fortes valeurs du rapport C/N. Cela signifie que le houppier se dégrade à partir d'un C/N>15 avant d'atteindre un plateau à partir de 20.

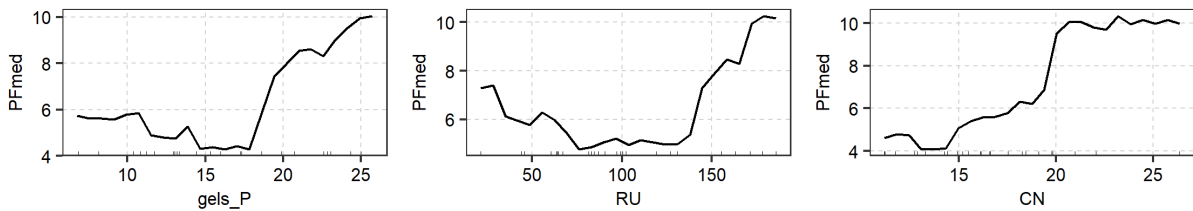


Figure 4. 7 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur le déficit d'aiguilles médian (PFmed, en %) du Sapin (ABAL). Le nombre de jours de gel au printemps (gels_P), la réserve utile en mm (RU) et le rapport C/N (CN). La distribution de chaque prédicteur est représentée contre l'axe des abscisses.

3.2.2. Epicéa(PIAB)

Avec le hêtre, l'erreur de généralisation du modèle pour l'épicéa est très élevée (Tableau 4. 6). Le modèle retient tout de même quatre prédicteurs, principalement liés aux températures, pour expliquer les différences de déficit d'aiguilles (PFmed) observées entre les placettes. Le déficit d'aiguilles augmente à partir du 20^{ème} jour de gel de printemps. De la même manière, des températures trop fraîches en été (TM_ete <14°C) augmentent la perte d'aiguilles. Ceci est cohérent avec l'augmentation du déficit d'aiguilles en haute altitude (Figure 4. 8, > 1000m). Finalement, le déficit foliaire dépend également de la structure du peuplement. En peuplement irrégulier, le houppier de l'épicéa est plus clair qu'en peuplement régulier (Figure 4. 8).

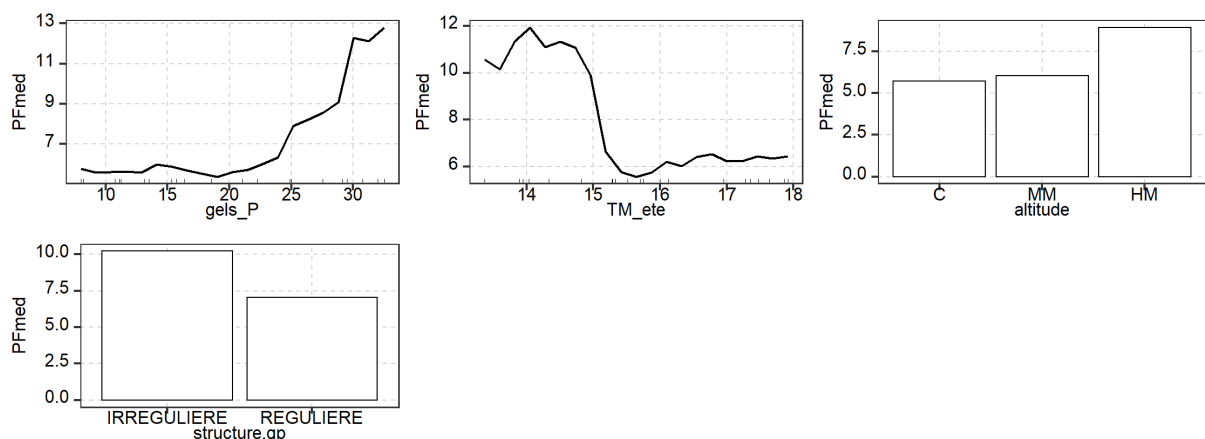


Figure 4. 8 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur le déficit d'aiguilles médian (PFmed, en %) de l'épicéa (PIAB).. Le nombre de jours de gel au printemps (gels_P), températures moyennes de l'été (TM_ete). Les classes d'altitudes (C : collinéen (200-500m), HM : haute montagne (>1000m), MM : moyenne montagne (500-1000m) et P : plaine (0-500m)) et la structure du peuplement (structure.gp). Sur l'axe des abscisses est représentée la distribution de chaque prédicteur.

3.2.3. Pin sylvestre (PISY)

Le déficit d'aiguilles du **pin sylvestre** dépend à la fois aux contraintes liées à la nutrition et l'accès à l'eau (Figure 4. 9). L'augmentation progressive du déficit d'aiguilles avec le pH suivie d'un pic de déficit d'aiguilles pour un pH>8 est cohérente avec la relation observée avec le taux de saturation du sol. A pH élevé, le taux de saturation est élevé et dans les deux cas le déficit d'aiguilles est plus important. On observe également un fort déficit d'aiguilles à faible concentrations en aluminium et magnésium échangeables. Une faible profondeur d'enracinement correspond à des valeurs élevées de déficit d'aiguilles. Enfin, l'effet de l'altitude n'est pas évident à détecter. On voit tout de même une augmentation du déficit d'aiguilles médian dans les classes d'altitudes collinéennes (200-500m) et de moyennes montagnes (500-1000m).

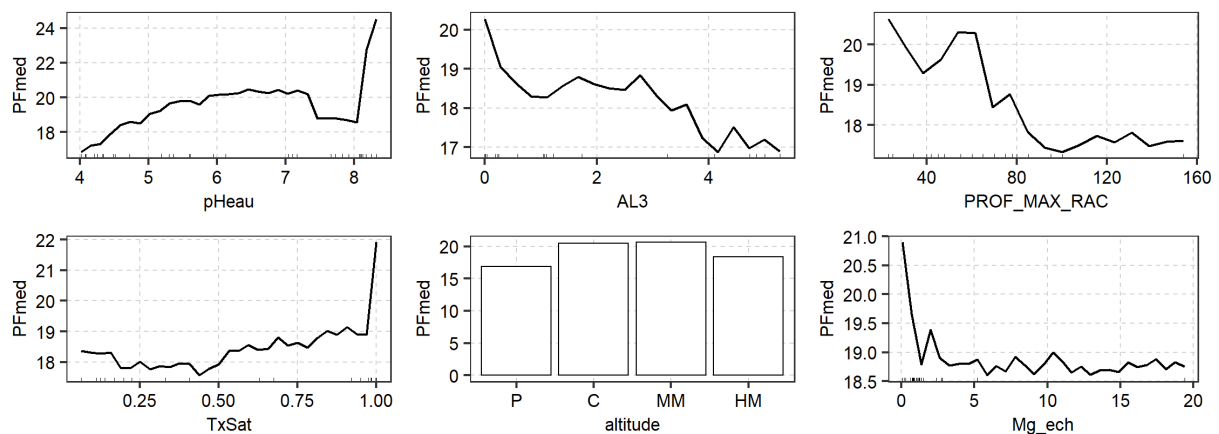


Figure 4. 9 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur le déficit d'aiguilles médian (PFmed, en %) du pin sylvestre (PISY). Le pH (pHeau), l'aluminium échangeable (AL3, cmol+/kg), la profondeur maximale d'enracinement (PROF_MAX_RAC), le taux de saturation (TxSat), les classes d'altitude (C : collinéen (200-500m), HM : haute montagne (>1000m), MM : moyenne montagne (500-1000m) et P : plaine (0-500m)) et la concentration en magnésium échangeable (Mg_ech, cmol+/kg). Sur l'axe des abscisses est représentée la distribution de chaque prédicteur.

3.2.4. Pin d'Alep(PIAL)

L'analyse du déficit d'aiguilles du **pin d'Alep** est un cas particulier. On travaille ici sur un échantillon composé de seulement 11 placettes avec des déficits d'aiguilles médians variant de 25% à 45%. Seules les températures d'hiver permettent d'expliquer les différences de déficit d'aiguilles entre les placettes. Cette relation est générée par deux placettes (n°1974 et 2014) sur lesquelles des dégâts de neige sont fréquemment signalés et qui présentent les plus forts déficits d'aiguilles. Le faible nombre de placettes de l'échantillon ne permet pas de renouveler l'analyse sans ces deux placettes atypiques. On observe une augmentation du déficit d'aiguilles si les températures moyennes hivernales dépassent les 2°C (Figure 4. 10).

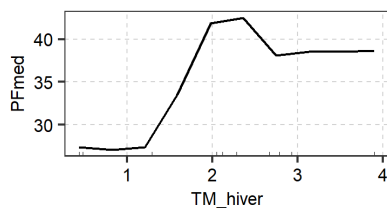


Figure 4. 10 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal du prédicteur sélectionné sur le déficit foliaire médian (PFmed, en %) du pin d'Alep (PIAL). Températures moyennes de l'hiver (TM_hiver). Sur l'axe des abscisses est représentée la distribution de chaque prédicteur.

3.2.5. Chêne vert (QUIL)

L'analyse du déficit foliaire du **chêne vert** a également été réalisé sur un faible échantillon de 13 placettes mais le modèle obtenu possède une faible erreur de généralisation (MSE=0.39), ce qui indique une bonne performance. Seules deux prédicteurs ont été sélectionnés lors de la procédure. Il s'agit de deux variables caractérisant le déficit hydrique, son intensité et sa durée. Le déficit foliaire du chêne vert augmente pour un déficit hydrique débutant en moyenne au jour 120 (mai) et d'intensité moyenne supérieure à 80 (Figure 4. 11).

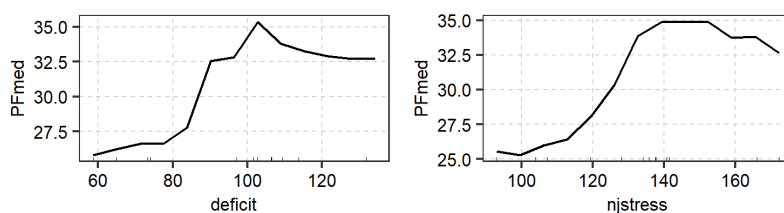


Figure 4. 11 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur le déficit foliaire médian (PFmed, en %) du chêne vert (QUIL). Intensité du déficit hydrique (deficit) et durée du déficit hydrique (njstress). Sur l'axe des abscisses est représentée la distribution de chaque prédicteur.

3.2.6. Chêne pubescent (QUPU)

Le déficit foliaire du **chêne pubescent** sur les placettes analysées est principalement expliqué par des prédicteurs décrivant les contraintes liées à l'accès à l'eau (Figure 4. 12). Ainsi, plus le déficit hydrique est précoce (débutant avant juin) et intense (>75), plus le déficit foliaire augmente. Ce même effet est retrouvé à travers la réserve utile, où à une faible réserve utile (RU<100mm) correspond de forts déficits foliaires. De la même manière, on observe une augmentation quasi continue du déficit foliaire avec les températures moyennes estivales. Le seul prédicteur décrivant les contraintes chimiques du sol est le rapport C/N, pour lequel le déficit foliaire augmente à partir d'un C/N égal à 15.

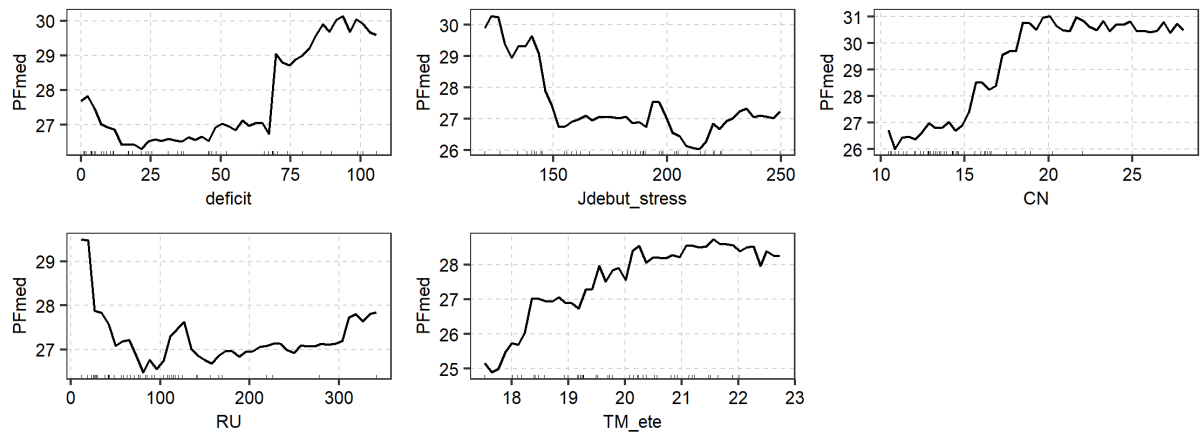


Figure 4. 12 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur le déficit foliaire médian (PFmed, en %) du chêne pubescent, QUPU. Intensité du déficit hydrique (deficit), date du début du déficit hydrique (Jdebut_stress), le rapport C/N (CN), la réserve utile en mm (RU), la température moyenne de l'été (TM_ete). Sur l'axe des abscisses est représentée la distribution de chaque prédicteur.

3.2.7. Chêne sessile (QUPE)

En ce qui concerne le **chêne sessile**, nous retenons 8 prédicteurs sur les 20 proposés (Figure 4. 13). Ils sont liés à la nutrition et aux températures. La réponse en forme de U du déficit foliaire au pH nous informe sur l'effet négatif des sols acides ($\text{pH} < 5$) mais aussi des sols au $\text{pH} > 7$. Cette forme de réponse est retrouvée pour le taux de saturation et l'aluminium échangeable. Dans les trois cas, le déficit foliaire est plus important sur pH basique. La relation entre le déficit foliaire et le calcium échangeable, qui apparaît comme le prédicteur le plus important, est cohérent avec un effet négatif des fortes concentrations en calcium sur l'état du houppier. Deux prédicteurs liés aux températures froides ont été retenus dans la sélection : le nombre de jours de gel au printemps, et les températures moyennes hivernales. Cette fois le déficit foliaire augmente brutalement au-delà de 8 jours de gel de printemps. L'état du houppier se dégrade dès que les températures hivernales sont inférieures à zéro. Enfin, de forts déficit foliaires sont observés pour des surfaces terrières $G < 25$, et le déficit foliaire médian de la placette diminue pour des réserves utiles supérieures à 200mm.

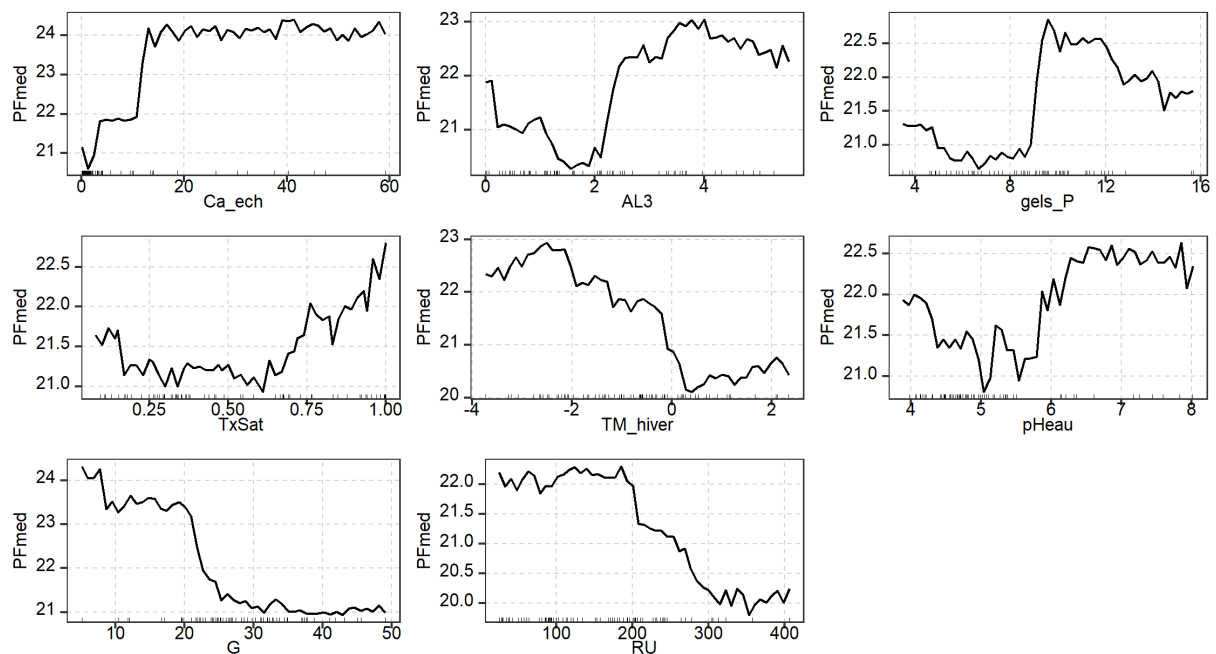


Figure 4. 13 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur le déficit foliaire médian (PFmed, en %) du chêne sessile (QUPE). Le calcium échangeable (Ca_ech, cmol^+/kg), l'aluminium échangeable (Al3, cmol^+/kg), le nombre de jours de gel au printemps (gels_P), le taux de saturation (TxSat), température moyenne de l'hiver (TM_hiver), le pH (pHeau), la surface terrière de la placette (G, m^2/ha), la réserve utile (RU, mm). Sur l'axe des abscisses est représentée la distribution de chaque prédicteur.

3.2.8. Chêne pédonculé (QURO)

Le déficit foliaire du chêne **pédonculé** est expliqué par trois prédicteurs principalement liés aux contraintes thermiques et d'alimentation en eau (Figure 4. 14). Tout comme le chêne sessile, le déficit foliaire médian du chêne pédonculé augmente lorsque les températures moyennes de l'hiver sont inférieures à zéro et que le nombre de jours de gels au printemps est supérieur à 6. Enfin, on observe une augmentation rapide du déficit foliaire avec le nombre de jours de stress hydrique avant d'atteindre un plateau à 40 jours au-delà duquel le déficit foliaire n'évolue plus. C'est après 120 jours de déficit hydrique que le déficit foliaire s'abaisse à nouveau.

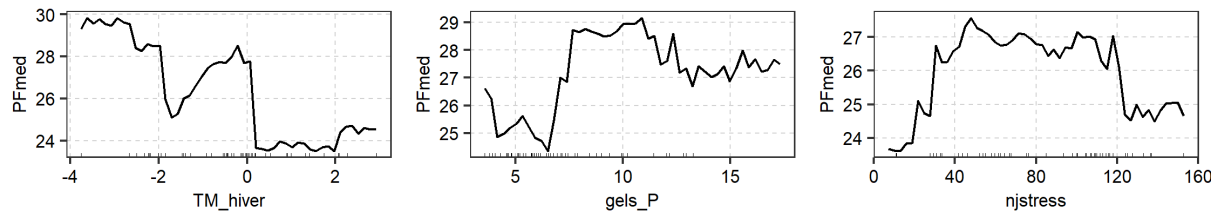


Figure 4. 14 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur le déficit foliaire médian (PFmed, en %) chêne pédonculé (QURO). La température moyenne de l'hiver (TM_hiver), le nombre de jours de gel (gels_P), la durée du déficit hydrique (njstress). Sur l'axe des abscisses est représentée la distribution de chaque prédicteur.

3.2.9. Hêtre (FASY)

Le **hêtre** fait partie des espèces pour lesquelles la performance du modèle retenu est élevée (forte valeur de MSE). Cela signifie que la généralisation du modèle est mauvaise. Il s'agit également de l'essence pour laquelle le modèle a sélectionné le plus de prédicteurs, 12 sur les 20 proposés initialement (Figure 4. 15). En première position dans le classement, l'effet négatif de températures moyennes de l'été se traduit par un déficit foliaire plus élevé pour de faibles températures estivales.

Les prédicteurs liés à la chimie du sol expliquent une partie du déficit foliaire observé. Le pH a un effet négatif, un déficit foliaire important est observé pour un pH inférieur à 5. Directement lié au pH, on remarque aussi une baisse du déficit foliaire avec l'augmentation du taux de saturation du sol. Un déficit en calcium échangeable dans le sol est corrélé à un fort déficit foliaire, à l'inverse un excès d'aluminium augmente le déficit foliaire observé. L'interprétation du sens des relations entre le déficit foliaire médian et la concentration en magnésium échangeable est difficile car perturbé par une placette ayant une concentration magnésium très faible associée à un déficit foliaire de 35%.

Les prédicteurs suivants sont des variables liées à l'alimentation en eau. Plus la profondeur de racines est faible plus le déficit foliaire est élevé. S'en suivent les trois variables caractérisant le déficit hydrique : sa précocité (jour de début de stress), son intensité et sa durée (nombre de jours de déficit). L'indice de déficit hydrique ainsi que le nombre de jours de stress s'interprètent de la même manière, plus le déficit hydrique est long et intense plus le déficit foliaire augmente. Par contre, le déficit foliaire évolue de deux manières différentes avec la précocité du déficit hydrique, avec une augmentation linéaire du déficit foliaire pour les sécheresses précoces (avant jour 180, fin juin) suivi d'un plateau. Cela indique que plus le déficit hydrique est tardif plus il y a de dommages dans le houppier.

Finalement les deux derniers prédicteurs en lien avec le déficit foliaire médian du hêtre sont la surface terrière (G) et l'altitude. On observe clairement une dégradation de l'état du houppier avec

l'augmentation de la surface terrière. Par contre, l'effet de l'altitude sur l'état du houppier est moins net : le déficit foliaire est légèrement plus faible dans la classe d'altitude « moyenne montagne » (500-1000m).

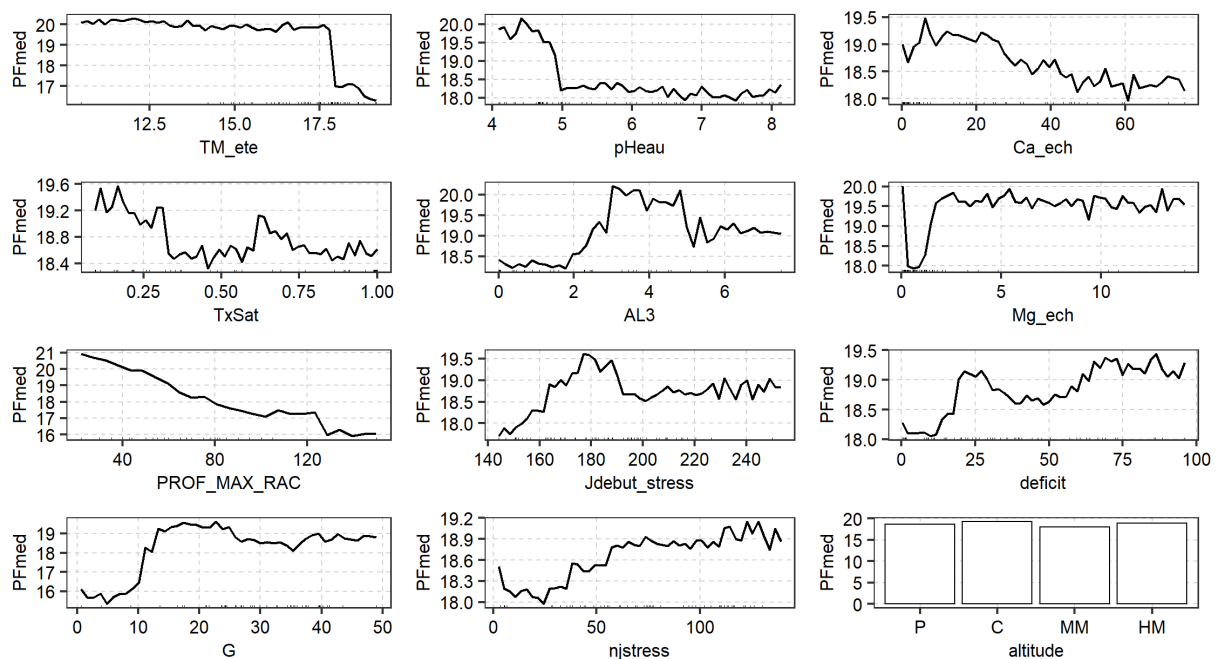


Figure 4. 15 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur le déficit foliaire médian (PFmed, en %) du hêtre (FASY).. La température moyenne de l'été (TM_ete), pH (pHeau), le calcium échangeable (Ca_ech, cmol+/kg), aluminium échangeable (AL3, cmol+/kg), magnésium échangeable (Mg_ech, cmol+/kg), profondeur maximale d'enracinement (cm), date de début du déficit hydrique (Jdebut_stress), intensité du déficit hydrique (deficit), surface terrière de la placette (G, m² /ha), durée du déficit hydrique (njstress), classes d'altitude (C : collinéen (200-500m), HM : haute montagne (>1000m), MM : moyenne montagne (500-1000m) et P : plaine (0-500m)). Sur l'axe des abscisses est représentée la distribution de chaque prédicteur.

3.3. Mise en évidence d'un effet de l'âge des arbres sur le déficit foliaire médian

Pour quatre de nos essences, il a été possible d'injecter l'âge moyen des arbres composant la placette dans la liste des prédicteurs. Les performances de ces nouveaux modèles pour la prédiction du déficit foliaire/aiguille médian sont résumées dans le Tableau 4. 7.

Si l'on compare ces performances à celles des modèles sans le prédicteur âge présentés dans le Tableau 4. 6, on remarque une amélioration significative de la performance des modèles pour le hêtre et l'épicéa. L'erreur de prédiction passe de 87 à 78 pour le hêtre et de 81 à 47 pour l'épicéa. La performance des modèles du sapin et du pin d'Alep n'est pas affectée par l'ajout de l'âge comme prédicteur du déficit foliaire.

Tableau 4. 7 : Paramètres et performances des modèles de déficit foliaire/aiguille médian intégrant l'âge comme prédicteur, obtenus par validation croisée k-fold=5. N : le nombre de placettes, mtry : le nombre de prédicteurs à tester à chaque nœud, ntree : le nombre d'arbres dans la forêt aléatoire. MSE : mean squared error, plus MSE est petit meilleure est la qualité de prédiction.

GRECO	n	mtry	ntree	MSE moyen	MSE.sd
ABAL	25	4	1000	44	44
FASY	59	7	200	78	17
PIAL	10	16	500	64	28
PIAB	20	16	200	56	38

Dans le cas du pin d'Alep, l'âge moyen se révèle être sans importance pour expliquer le déficit d'aiguilles de l'espèce. Par contre, tant chez le sapin que le hêtre ou l'épicéa, l'âge devient le prédicteur le plus important comparé aux autres prédicteurs (Figure 4. 16). Pour ces trois espèces, l'âge est un facteur d'aggravation du déficit foliaire/aiguille médian (Figure 4. 17).

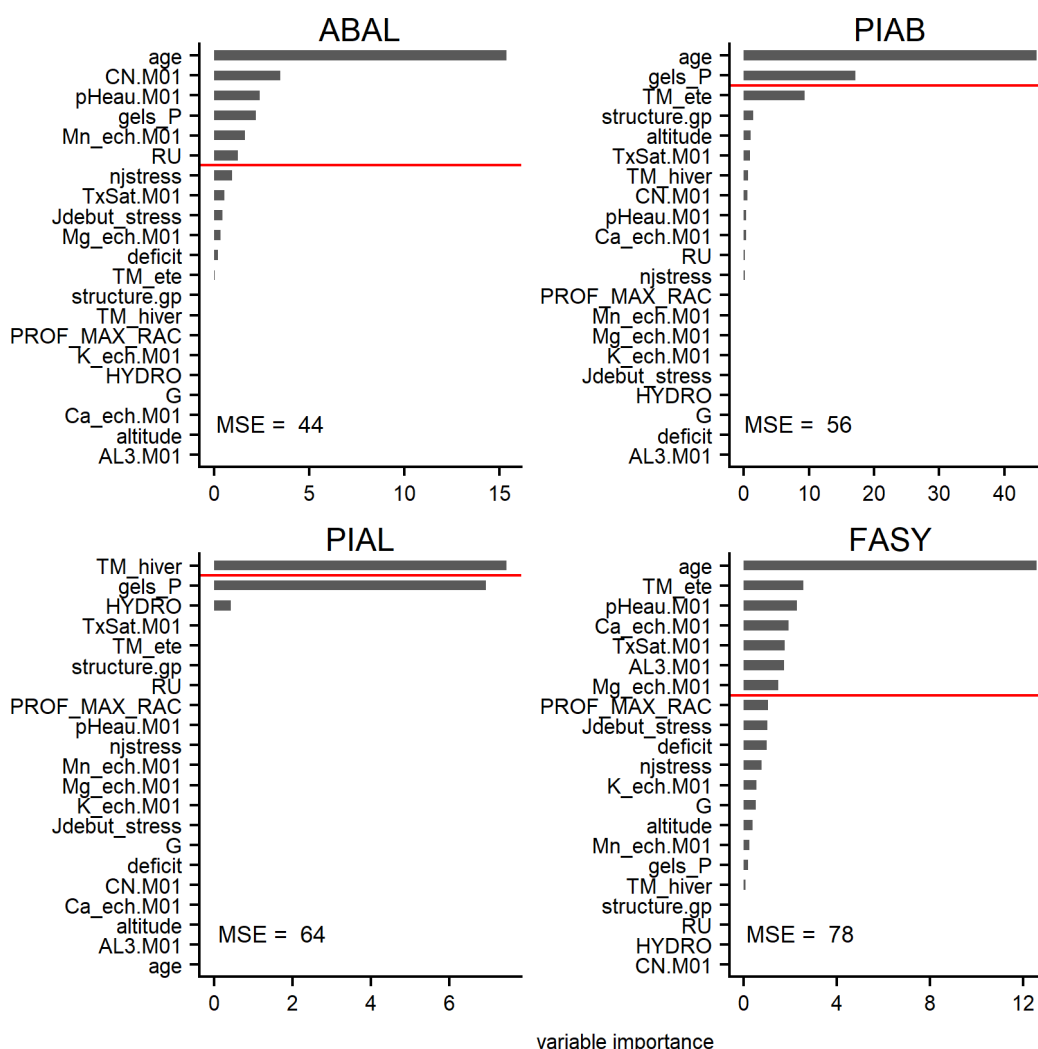


Figure 4. 16 : Mise en évidence de l'importance de l'âge moyen pour prédire le déficit foliaire/aiguilles (PFmed, %) du sapin (ABAL), de l'épicéa (PIAB), du pin d'Alep (PIAL) et du hêtre (FASY). Les prédicteurs sont classés en fonction de l'importance de la variable, mesurée par l'augmentation moyenne du carré des résidus OOB lorsque le prédicteur a été permuté (Genuer et al., 2015). Les variables situées au-dessus de la ligne rouge ont été sélectionnées lors de l'étape d'interprétation de la procédure VSURF.

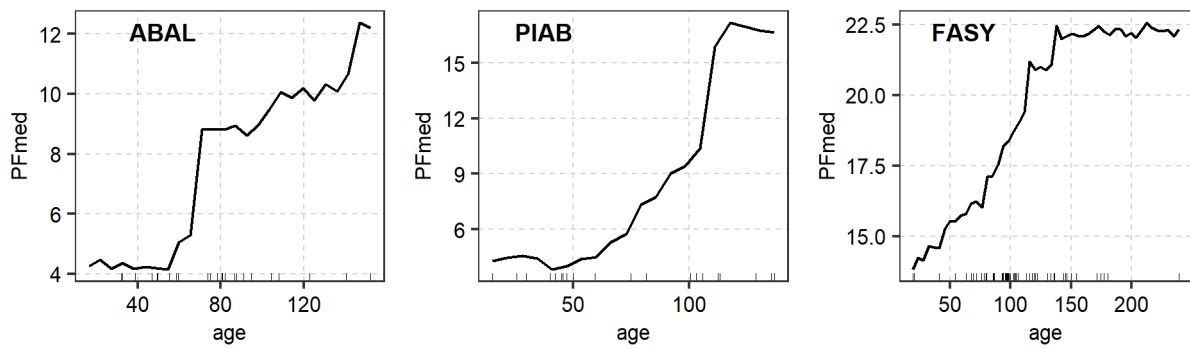


Figure 4. 17 : Diagramme de dépendance partielle du déficit foliaire/aiguille médian par placette en fonction de l'âge moyen des arbres de la placette à partir des modèles de forêts aléatoires. A gauche le sapin, au centre l'épicéa et à droite le hêtre. Ces graphiques montrent le déficit foliaire/aiguille médian prédit pour chaque valeur d'âge. Les prédictions sont faites à partir des valeurs des prédicteurs de chaque point de données en faisant varier l'âge moyen pour chaque point. La courbe tracée est la moyenne de toutes les prédictions pour chaque valeur d'âge. Sur l'axe des abscisses est représentée la distribution de chaque prédicteur.

4. Discussion

En guise de remarque préliminaire, nous pouvons rappeler que le réseau systématique de suivi des dommages forestiers, établi sur une maille de 16 x 16 km, est statistiquement représentatif de la forêt française comme l'ont montré Badeau (1998) ou Arrouays *et al.* (2001). Le réseau couvre donc de façon assez satisfaisante l'aire de distribution des espèces étudiées sur le territoire.

Si l'état des houppiers des arbres en France est, au moins en partie, le résultat d'un croisement entre des facteurs de vulnérabilité et des aléas, nous avons ciblé des facteurs représentant des contraintes liées à la nutrition, l'alimentation en eau, aux températures ainsi qu'à la sylviculture. Dans ce chapitre, nous ne prenons pas en compte les variations interannuelles. Les contraintes climatiques ont donc, elles aussi, été introduites comme des effets à moyen-terme. En utilisant la médiane par placette du déficit foliaire/aiguilles sur la période 1997-2014, on s'abstrait des fluctuations dues aux aléas climatiques ou biotiques et on se concentre sur les facteurs pouvant expliquer les causes à moyen terme du mauvais état des houppiers.

Sur la période 1997 – 2014, les feuillus ont présenté un déficit foliaire médian plus élevé que les conifères (25 % contre 15 %). Parmi les espèces étudiées, plusieurs groupes peuvent être formés selon l'état médian de dégradation du houppier. L'épicéa et le sapin affichent des déficits d'aiguilles les plus faibles (0% et 5% respectivement). Suivis ensuite par le hêtre et le pin sylvestre, deux espèces présentent à la fois en plaine et en montagne, avec un déficit foliaire/aiguilles de 20%. Puis viennent les chênes décidus (sessile, pubescent, pédonculé) avec un déficit foliaire médian de 25%. Les deux essences méditerranéennes, le chêne vert et le pin d'Alep, se détachent clairement des autres espèces avec un état médian du houppier beaucoup plus dégradé (35% et 40%, respectivement). L'amplitude de la variabilité spatiale du niveau médian de déficit foliaire/aiguilles des placettes est similaire entre les essences, à l'exception des chênes et plus particulièrement du chêne pubescent avec une variabilité entre placettes plus faible.

4.1. Quelle contrainte explique le mieux la transparence des houppiers des différentes espèces en France ?

Contrairement à Seidling, qui n'a trouvé aucun paramètre climatique expliquant les moyennes à long terme de déficit foliaire (calculées sur 15 années) sur plusieurs espèces en Allemagne, notre approche nous a permis d'identifier plusieurs contraintes pouvant expliquer les différents niveaux de déficit foliaire/aiguilles sur le réseau.

Nous avons obtenu des modèles de qualité satisfaisante pour la plupart des espèces, mais également des modèles de qualité moins satisfaisante pour le hêtre, l'épicéa, le pin sylvestre. Quelle que soit l'espèce, les effets des prédicteurs sur le déficit foliaire/aiguilles peuvent être assez clairement interprétés. Nous reviendrons sur une des causes possibles des mauvaises performances de ces modèles, en discutant dans la section 4.3 de l'effet de l'âge.

4.1.1. Sapin : gel, sécheresse, besoin d'azote

La réponse du déficit d'aiguilles du sapin à la réserve utile est en forme de « U », c'est-à-dire avec des états sanitaires légèrement plus dégradés sur les faibles et les fortes réserves. Si la réponse est attendue pour les faibles réserves utiles, le résultat est moins intuitif pour les fortes réserves en eau. On peut expliquer cette réponse par le fait que les sapins s'étant développés sur ces placettes à fortes réserves utiles ont des masses foliaires, des largeurs d'aubier, des croissances et des enracinements élevés, en équilibre allométrique (Camarero et al., 2015b) avec une bonne alimentation hydrique. Cependant, les années à fort déficit hydrique et où la réserve utile n'est pas suffisante pour compenser les déficits de précipitations, les forts besoins en eau de ces arbres ne sont pas assurés. Ce qui a pour conséquence d'augmenter le déficit d'aiguilles. Nourtier et al. (2014) concluent la même chose en trouvant plus de sapins morts sur les sols profonds que les sols superficiels après la sécheresse exceptionnelle de 2003 au mont Ventoux.

En tant qu'essence sensible aux gels tardifs, on constate que c'est au bout du 18ème jours de gel de printemps que l'état du houppier médian commence à se dégrader. Selon Aussenac (1973), les dégâts sur les jeunes pousses sont inévitables à partir de -3°C. En tant qu'espèce très sensible au gel tardif, le fait qu'une dégradation de l'état moyen de la couronne du sapin ne soit décelée en moyenne après 18 jours de températures négatives nous indique que les placettes de sapins étudiées sont installées dans des zones où le risque de dommage suite aux gels est rare et doit être prolongé pour marquer durablement la couronne.

L'augmentation du déficit d'aiguilles (dégradation du houppier) avec le rapport C/N ($C/N > 15$) nous informe sur la sensibilité du sapin au manque d'azote induit par une mauvaise minéralisation de la matière organique. Car en effet, les placettes ayant un rapport $C/N > 15$ ont un pH acide ($pH < 5$), ce qui altère la minéralisation. Cette variable n'a en revanche pas été retrouvée dans l'étude de Becker (1987) qui signale l'absence remarquable d'effet des autres facteurs stationnels, en particulier du niveau de nutrition minérale (issus de bio-indication et non d'analyses de sol comme dans notre étude) ; l'auteur attendait cet effet car la nutrition intervient très significativement dans l'explication de la productivité des mêmes peuplements. Une autre étude, menée également dans les Vosges (Landmann et al., 1987) montre une corrélation significative entre vigueur du sapin (critère visuel d'aspect des houppiers), richesse minérale du sol et statut nutritif actuel des arbres, quantifié par analyses foliaires ; certaines difficultés d'alimentation en magnésium sont en particulier soulignées.

4.1.2. Epicéa : répond à la température plus qu'aux contraintes hydriques ou chimiques

Les placettes d'épicéa que nous avons étudiées, principalement réparties entre les Vosges, le Jura et les Alpes, présentent en médiane calculée sur la période 1997-2014 un très faible pourcentage de déficit d'aiguilles allant de 0% à 30%, avec une médiane pour l'espèce de 0% et une moyenne de 7% de déficit d'aiguilles. Cela signifie que malgré quelques individus endommagés, l'état sanitaire moyen de l'épicéa dans les montagnes françaises était bon jusqu'en 2014.

Même avec un signal faible et peu de variabilité spatiale, nos modèles expliquent une partie des variations du déficit d'aiguilles. Bien que les résultats de précédentes études nous indiquent que les sécheresses estivales sont l'un des facteurs clés expliquant l'état des houppiers (Webster et al. 1996;

Solberg, 2004 ; Seidling, 2007; Zierl 2004), il n'en est pas de même dans notre étude. Seuls les prédicteurs représentant des contraintes thermiques ont été sélectionnés dans nos modèles.

Ce que nous obtenons ici est une réponse contrastée entre les placettes de haute altitude et celles de plus basse altitude : l'état du houppier des épicéas est plus dégradé en haute altitude. Ces différences sont expliquées par des prédicteurs liés aux contraintes thermiques.

Avec son débourrement tardif et son caractère montagnard, l'épicéa est considéré comme moyennement sensible aux gels tardifs (Bigler and Bugmann 2018). Cependant, ici on observe une augmentation du déficit d'aiguilles médian à partir du 20^{ème} jour de gel au printemps. L'épicéa peut éviter ou retarder les dégâts liés aux gels tardifs par son besoin d'un nombre de degrés-jours (GDD : growing degree days) élevé pour développer de nouvelles aiguilles (Vitasse et al., 2018a). Mais comme démontré par Neuner et Beikircher (2010) cela n'empêche pas les dégâts au niveau des nouvelles pousses de l'année.

Au niveau du houppier, nous posons l'hypothèse d'un effet négatif de l'augmentation des températures estivales sur l'état du houppier basé sur les études des variations interannuelles du déficit d'aiguilles de l'épicéa (Solberg 2004; Seidling 2007). Des études dendrochronologiques ont aussi montré l'effet négatif des températures estivales sur la croissance de l'épicéa (Mäkinen et al. 2002; Lebourgeois 2006). Cependant, dans notre analyse, nous avons vu que le déficit d'aiguilles de l'épicéa était plus important pour de faibles températures estivales, c'est-à-dire l'inverse de ce qui est attendu. Levanic et al. (2009), qui ont travaillé sur la sensibilité de l'épicéa dans les Alpes, constatent que la sensibilité de la croissance radiale aux températures estivales est très dépendante du site, avec des réponses opposées entre les sites de haute et basse altitude. En haute altitude, Levanic et al. (2009) montrent que la croissance de l'épicéa profite des plus fortes températures. On obtient un résultat similaire avec le déficit d'aiguilles. Notre analyse met en avant un état du houppier plus dégradé pour de faibles températures estivales (<15°C), qui correspondent aux placettes de haute altitude.

4.1.3. Pin sylvestre : sensible aux sols calcaires peu profonds

Nos résultats montrent que les pins sylvestres installés sur des sols calcaires, peu profonds présentent des houppiers en moyenne dégradés. On voit qu'on a un fort déficit d'aiguilles pour de faibles concentrations en magnésium. Or l'absorption du magnésium par les racines peut devenir difficile en sols trop acides mais aussi quand il y a trop de calcium, ce qui arrive sur sol calcaire.

Comme pour d'autres essences on s'attend à voir un effet toxique de l'aluminium sous sa forme Al³⁺ (Van Schöll et al. 2004), qui peut même être visible sur l'état du houppier (Seidling 2001; Rout et al. 2001). Mais dans notre cas nous montrons une relation inverse. Malgré une gamme de concentration en aluminium échangeable assez large, le déficit d'aiguilles est plus important pour les faibles concentrations en aluminium. On émet l'hypothèse que dans notre cas, l'augmentation du déficit d'aiguilles avec l'aluminium ne montre pas son effet toxique mais peut être considéré comme un proxy du pH. Un pH basique correspond une faible concentration en aluminium échangeable.

Comme attendu, le haut niveau de déficit d'aiguilles pour de faibles profondeurs de racines (<80cm) illustre à la fois les limites de cette espèce sur des sols superficiels et ses capacités d'acclimatation. En effet, comme beaucoup d'espèce largement répandues, le pin sylvestre présente une plasticité physiologique (flux de sève, conductance du couvert) et structurelle (équilibre aubier/surface foliaire)

lui permettant de s'acclimater aux conditions contrastées du bilan hydrique (Poyatos et al. 2008). Aucune relation n'a été détectée entre le niveau de déficit foliaire et les prédictors reliés à l'alimentation en eau (réserve utile et indices de sécheresse), mais ces indicateurs sont étroitement dépendants de la profondeur de sol et n'ont pas été sélectionnés par nos modèles. Comme nous, Zierl (2004) n'a trouvé aucune corrélation entre les notations de houppier du pin sylvestre et ses indicateurs de sécheresse, que ce soit à l'échelle spatiale ou temporelle.

4.1.4. Pin d'Alep : que température

Dans notre jeu de données, le pin d'Alep est présent sur 11 placettes situées exclusivement en Provence calcaire. Espèce thermophile, le pin d'Alep tolère les températures estivales élevées mais il craint les longs gels ainsi que la neige (Nahal 1962).

Le seul prédictor sélectionné pour expliquer les variations de déficit d'aiguilles entre les placettes de pin d'Alep est la température moyenne de l'hiver calculée sur la période 1997-2014. Cependant, le sens de la relation va à l'inverse du sens attendu : les placettes ayant une température moyenne en hiver supérieure à 1°C ont un houppier plus dégradé que les placettes ayant une température moyenne hivernale inférieure à 1°C. Après une analyse approfondie du jeu de données, on constate que la relation avec les températures moyennes de l'hiver est tirée par les deux placettes aux températures les plus froides (placettes 1974 et 2014). Il s'agit également de deux placettes où des bris de branches ont été signalés en 2001 par les observateurs à la suite de dégâts dus à la neige. Or il s'agit de deux placettes parmi les 11 avec le moins de déficit d'aiguilles (PFmed= 25%). Dans son étude Vennetier (2010) évoque sa difficulté à trouver des pins d'Alep sans accident de croissance au-dessus de 600m d'altitude à cause des dégâts suite aux chutes de neige de 2001. Il ajoute également que ces dégâts sont toujours suivis par un très net ralentissement de la croissance en diamètre mais aussi du développement du houppier. Ainsi, la dimension du houppier serait réduite par les bris de branches sur les placettes d'altitude, sans que le déficit d'aiguilles ne soit modifié sur les branches non brisées.

4.1.5. Chêne vert : plus sensible aux aléas de type sécheresse

Nos placettes sont distribuées dans des habitats variés et qui couvrent la plupart des situations climatiques méditerranéennes françaises, bien que la répartition de nos placettes soient limitées à la Provence calcaire. Le chêne vert, tout comme le pin d'Alep, fait partie des espèces qui ont un déficit foliaire moyen plus important que les autres essences non méditerranéennes. Cette essence est assez indifférente au substrat sur lequel elle est installée, ce qui est confirmé par les résultats sur les placettes du réseau puisqu'aucune des variables pédologiques ne permet d'expliquer ces fortes valeurs de déficit foliaire. La sélection de l'intensité ainsi que la durée du déficit hydrique confirment l'ajustement/acclimatation de l'indice foliaire et de l'allométrie foliaire de cette essence aux aléas de type sécheresse (Ogaya and Peñuelas 2006; Limousin et al. 2009, Barbeta et Peñuelas, 2016). On aurait pu s'attendre à retrouver un effet de la réserve utile ou profondeur du sol sur l'état du houppier (Galiano et al. 2012). Mais le fait qu'aucun des facteurs « stationnels », que l'on peut assimiler à des facteurs de vulnérabilité, n'ait été sélectionné laisse penser que les chênes verts du réseau sont sur des placettes non contraignantes. On peut supposer que le déficit foliaire des chênes verts est plus sensible aux aléas climatiques, plutôt conditionnés par la pluviométrie et l'ETP. Galiano et al. (2012) soulignent également le rôle de la densité du peuplement dans le processus de dépérissement du chêne vert, prédictors que nous n'avons pas retrouvés ici.

4.1.6. Chêne pubescent : contraint par l'alimentation en eau et la nutrition azotée

Tous les prédictors représentant les contraintes liées à un déficit hydrique permettent d'expliquer clairement le niveau de déficit foliaire médian des placettes, avant des altérations de l'état sanitaire attribués à la nutrition ou la sylviculture. Même si le chêne pubescent est une essence tolérant les sécheresses, grâce par exemple à sa capacité à aller puiser de l'eau en profondeur, il lui est nécessaire d'avoir une bonne disponibilité en eau pour un bon développement du houppier (Cermak et al. 2008). Ce que l'on retrouve dans nos résultats, avec une augmentation du déficit foliaire dès lors que la réserve utile en eau est inférieure à 90 mm.

Après l'alimentation en eau, la nutrition représentée ici par le rapport C/N, nous indique comme pour le sapin une augmentation du déficit foliaire du chêne pubescent à partir d'un seuil de $C/N > 15$. Les placettes un rapport $C/N > 15$, sont des sols ayant un fonctionnement biologique ralenti et où l'incorporation de la matière organique est lente. De Marco et al. (2014) expliquent eux aussi, en premier lieu, le déficit foliaire du chêne pubescent avec des prédictors climatiques puis seulement avec le rapport C/N.

4.1.7. Chêne sessile : contraint par acidité, température d'hiver et gels de printemps, surface terrière

Le chêne sessile est la troisième essence française en surface terrière (derrière le chêne pédonculé et le hêtre) et il est décrit comme rustique, tolérant les sols pauvres, acides ou calcaires (Becker et Lévy, 1990), avec une amplitude écologique plus large que celle du chêne pédonculé. Sans surprise, les placettes de chêne sessile du réseau sont distribuées sur une large gamme de valeurs de pH ou de taux de saturation. Nos résultats montrent cependant une réponse en « U » du déficit foliaire du chêne sessile à de nombreux prédictors liés à la nutrition (pH, taux de saturation, aluminium et calcium).

D'un côté, nous avons des placettes sur terrain hyper-acides à acides, et de l'autre des placettes calcaires. A ces deux extrêmes, le niveau de déficit foliaire est plus fort, avec tout de même un niveau de dégradation du houppier plus important pour les placettes sur sol basique. Kuster et al. (2012) ont montré en mésocosme que les chênes, dont le sessile, ne réagissaient pas mieux au déficit hydrique sur sol acide que sur sol calcaire. Ramond (1990) a par ailleurs observé que la vulnérabilité des chênes aux gélivures augmentait sur sols acides. L'effet négatif du nombre de jours de gel de printemps sur l'état médian des cimes est cohérent avec la sensibilité du chêne sessile aux gels tardifs, liée à son débournement assez précoce dans certaines régions. Il peut en résulter des dommages au niveau des jeunes pousses et des feuilles. En plus de l'effet négatif du gel de printemps, le houppier du chêne se dégrade sur les placettes avec les températures négatives de l'hiver, soit par simple corrélation entre les températures d'hiver et de printemps au sein des placettes, soit par un effet direct du froid ou des phénomènes de verglas et neige.

Le chêne sessile est une espèce assez tolérante aux sécheresses. Ici, seule la réserve utile permet d'expliquer une partie du déficit foliaire. Pour les réserves utiles supérieures à 200mm, le déficit foliaire médian commence à baisser. Les placettes à faibles réserves utiles et à fort déficit foliaire correspondent aux placettes situées sur sols calcaires et superficiels. Cette réponse peut être interprétée comme un problème au niveau de l'alimentation en eau, au niveau de la nutrition de l'arbre. Bergès et al. (2005) évoquent des problèmes de nutrition du chêne sur sol calcaire. Ils

l'expliquent par exemple avec la présence de carbonate de calcium dans le sol affectant négativement la croissance de l'arbre, en réduisant la nutrition azotée. Une autre explication connue est la saturation en calcium du complexe adsorbant, empêchant l'assimilation d'autres éléments nutritifs comme le magnésium. Piedallu et al. (2009), à partir de leur modèle de distribution d'espèce, prédisent une plus forte probabilité de présence du chêne sessile sur des zones à pH acide par rapport aux sols à pH supérieur à 6.

Enfin, le chêne sessile est la deuxième essence, après le hêtre, pour laquelle la surface terrière permet d'expliquer une partie du déficit foliaire observé. En revanche, le sens de la relation entre le déficit foliaire et la surface terrière est à l'inverse du hêtre : le houppier du chêne sessile est plus dégradé pour des surfaces terrières inférieures à 20m²/ha. En tant qu'espèce supportant bien la concurrence et comme une surface terrière faible améliore le bilan hydrique (Becker and Lévy 1990; Bréda et al. 1995), on s'attend à une augmentation du déficit foliaire avec l'augmentation de la surface terrière. Mais la relation que nous avons obtenue est inverse : il y a un fort déficit foliaire pour les faibles surfaces terrières. Au-dessus de 20m²/ha le déficit foliaire diminue. Cette relation inattendue peut s'expliquer par un effet combiné de la sylviculture et de l'âge des peuplements. Selon les normes de l'ONF, une surface terrière inférieure à 20m²/ha correspond à une sylviculture de type taillis-sous-futaie (ce qui n'est pas un traitement favorable au chêne sessile) ou à des coupes de préparation en attente de régénération par des semenciers qui sont donc des chênes matures, alors que les placettes avec une surface terrière supérieure à 20m²/ha correspondent à des futaies.

4.1.8. Chêne pédonculé : sensible aux températures d'hiver, aux gels de printemps et à la durée du déficit hydrique

Le chêne pédonculé est une essence post pionnière à large amplitude mais qui est tout de même plus exigeante en lumière, en eau et en nutriments que le chêne sessile ; pour ces différentes exigences, le traitement en taillis-sous-futaie lui est plutôt favorable. D'après les travaux de Drobyshev et al. (2007), le déficit foliaire des chênes pédonculés poussant sur des sols riches en bases et en azote devraient avoir des houppiers de meilleure qualité que des arbres poussant sur des sols acides et pauvres. Mais pourtant, dans notre échantillon aucun prédicteur lié à la nutrition ne permet d'expliquer les variations spatiales de déficit foliaire entre les placettes. De Marco et al. (2014) ont eux aussi identifié les paramètres climatiques comme étant plus importants pour influencer le déficit foliaire du chêne pédonculé que les paramètres liés au sol. Kuster et al. (2013) ont montré chez les chênes dont le pédonculé qu'il n'y avait pas d'interaction entre la réponse au déficit hydrique et le caractère acide ou calcaire du sol.

Sur les trois prédicteurs sélectionnés, deux démontrent une sensibilité du houppier au froid (hiver, ou gelées tardives) et le troisième concerne la durée du déficit hydrique. En ce qui concerne la réponse au nombre de jours de gel de printemps, on sait que le chêne sessile est plus sensible au gel tardif que le chêne pédonculé (Thomas and Ahlers 1999), ce qui n'empêche pas ce dernier de voir son houppier se dégrader à partir de 6 jours de gel tardif. La durée du déficit hydrique est un prédicteur attendu, les sécheresses longues, récurrentes étant susceptibles d'impacter la croissance primaire (Aussenac et al. 1983) et l'architecture du chêne pédonculé (Rust and Roloff 2004).

4.1.9. Hêtre

Le hêtre est une essence largement distribuée en France dans une vaste gamme de conditions pédologiques. Il s'agit également d'une des essences ayant une grande variabilité spatiale en terme de déficit foliaire médian. Malgré cette variabilité spatiale d'état de houppier et de condition de croissance, il est difficile d'extraire et d'interpréter les facteurs explicatifs de la dégradation de l'état du houppier. Douze prédicteurs sur vingt ont été sélectionnés, il s'agit de la plus grande sélection parmi les 9 essences étudiées.

Les températures moyennes de l'été sont le premier prédicteur pour expliquer le déficit foliaire du hêtre. Là où l'on s'attendrait à une augmentation du déficit foliaire du hêtre avec l'augmentation des températures moyennes estivales (Seidling 2004), nos placettes présentent de manière inattendue un déficit foliaire plus important pour de faibles températures moyennes estivales. Nous expliquons cette relation par la présence d'un groupe de placettes aux températures moyennes plus basses que l'ensemble des placettes, et ceci quelle que soit la saison.

Un résultat inattendu est que, bien que les bourgeons et les jeunes feuilles du hêtre soient sensibles au gel tardif (Menzel et al. 2015), le nombre de jours de gel au printemps n'a pas été sélectionné comme prédicteur pour expliquer le déficit foliaire de la placette. Si l'on considère le gel tardif comme un événement extrême et rare pour le hêtre, son effet négatif sur le houppier du hêtre serait donc moins important pour expliquer les variations spatiales du déficit foliaire en France que les variations interannuelles.

La nutrition de l'arbre correspond à la deuxième contrainte expliquant les différences de déficit foliaire entre placettes. La sélection de prédicteurs tels que le pH, le taux de saturation ainsi que la forme des relations met en évidence ses difficultés à se développer vigoureusement sur des sols hyper-acides ($\text{pH} < 5$) et pauvres ($S/T < 0.5$). Ces résultats peuvent être le reflet d'une altération des racines fines en lien avec une carence en nutriments ou une augmentation de la concentration en aluminium (Richter et al. 2007). L'augmentation du déficit foliaire que nous observons pour le hêtre, avec l'augmentation de la concentration en aluminium peut être interprétée de deux façons. On peut à la fois confirmer la sensibilité du hêtre à l'acidité du sol mais aussi discuter de l'effet toxique de l'aluminium sur le hêtre. Car en effet, en milieu acide, les dommages causés par l'aluminium sont associés à la diminution de l'absorption du calcium et du magnésium dans le sol (Rout et al. 2001) qui peuvent *in fine* affecter l'état du houppier.

Les prédicteurs liés à l'alimentation en eau apparaissent plus tard dans la sélection. Parmi les prédicteurs proposés, les trois indicateurs de déficit hydrique issus du modèle de bilan hydrique ont été sélectionnés pour expliquer le déficit foliaire (précocité, durée et intensité du déficit hydrique). Comme attendu, on observe une augmentation du déficit foliaire avec l'intensité et la durée du déficit hydrique (Zahner 1968; Power 1994; Badeau 1999; Stribley and Ashmore 2002). Là où l'on s'attendrait à un déficit foliaire plus important pour les placettes subissant un stress hydrique précoce (mi-mai), on observe une augmentation continue du déficit foliaire avec la date de début de stress jusqu'à atteindre un plateau vers début juillet. Cela signifie qu'un déficit hydrique trop précoce a moins d'effet négatif sur l'état du houppier qu'un stress estival. Le nombre de feuilles produites par un hêtre est déterminé par le nombre de bourgeons préformés en juillet-août (Eschrich et al. 1989). De plus, un déficit hydrique très précoce n'est pas forcément corrélé à une intensité de déficit hydrique plus forte. En

effet, les placettes présentant un déficit hydrique régulièrement précoce correspondent également à des placettes à faible réserve utile, qui se vide aussi vite qu'elle se remplit.

Finalement, la surface terrière permet d'expliquer une partie des variations du niveau médian de déficit foliaire du hêtre observé entre placettes. Le déficit foliaire de la placette augmente à partir d'une surface terrière supérieure à 10 m²/ha. Dans le cas du hêtre, pour que l'arbre puisse mettre en place une bonne croissance radiale, le houppier doit avoir suffisamment d'espace pour se développer. Il faut donc limiter la concurrence entre les arbres. Ces bonnes conditions de production correspondent à des surfaces terrières inférieures à 20m²/ha. Au-dessus de 20m²/ha, les hêtraies sont considérées comme trop denses. Pour atteindre une surface terrière de 10m²/ha il faut atteindre jusqu'à six années après la coupe d'ensemencement (Pilard-Landeau and Simon 2008). Cela signifie que pendant toute cette période les arbres observés sont en situation de mise en lumière brutale. Pour une espèce sciaphile comme le hêtre, cette mise en lumière peut contribuer à une dégradation de l'état du houppier. Cette mise en lumière peut également constituer un facteur de vulnérabilité pour l'installation ravageurs secondaires comme les agriles (*Agrilus viridis* L., *Buprestidae*, *Coleoptera*). En effet, Brück-Dyckhoff et al. (2019) ont observé une prédisposition des branches supérieures, exposées au soleil, pour l'installation des agriles. Ils conseillent eux-mêmes d'éviter toute pratique de sylviculture pouvant augmenter l'exposition au soleil des houppiers de hêtre.

4.2. La/les contraintes sur l'état des houppiers est-elle la même pour toutes les essences ?

Notre approche par contraintes est inspirée de l'identification des facteurs limitants dans les études d'autécologie. L'autécologie est définie comme la science des réponses biologiques des espèces aux facteurs abiotiques, ce qui permet de préciser les préférences écologiques mais aussi les limites de tolérance face à un facteur du milieu (Masson 2005; Bastien and Gauberville 2011). Les relations sont par exemple établies entre la hauteur dominante et les facteurs abiotiques caractérisant la station (Becker 1972). En s'inspirant de l'ouvrage de Masson sur l'autécologie des essences forestières (Masson 2005), nous avons répertorié les principaux facteurs abiotiques pouvant influencer l'état de santé des arbres et les avons regroupé dans cinq groupes : la richesse chimique, la profondeur d'enracinement, l'alimentation en eau, la température et la sylviculture.

Les trois facteurs abiotiques influençant le plus l'état de santé des arbres sont la richesse du sol, l'alimentation en eau et les températures (Tableau 4. 8). Cependant, nous n'avons pas identifié de variables en particulier affectant l'ensemble des essences. La richesse du sol ou fertilité et l'alimentation en eau sont les deux facteurs couramment utilisés en autécologie en particulier dans les écogrammes. Les écogrammes, comme ceux de Rameau (1989), sont définis selon deux axes, la richesse chimique du sol et la niveau hydrique. Si on regarde le Tableau 4. 8, on voit que ce qui conditionne la présence de l'espèce, la nutrition et l'eau, selon les écogrammes conditionne également l'état sanitaire des arbres. Par contre, nous montrons également que l'effet des températures n'est pas à négliger pour expliquer l'état de santé de l'arbre, notamment l'effet des températures froides telles que les gels tardifs. Les contraintes thermiques, moyennes ou extrêmes, ne sont pas prises en compte par les écogrammes. On peut mettre en avant, les fiches écologiques des essences qui intègrent une vision plus dynamique des conditions de croissance des arbres en s'appuyant, entre autres, sur des indicateurs climatiques pertinents pour la croissance de l'arbre (l'alimentation en eau,

la fréquence de gelées tardives et précoces ou les températures extrêmes) (Claessens and Cordier 2014; Petit et al. 2017).

Tableau 4. 8 : Résumé des contraintes affectant l'état sanitaire médian des 9 essences. La lecture par contraintes de ce tableau montre que les trois facteurs abiotiques influençant le plus l'état de santé des arbres sont la richesse du sol, l'alimentation en eau et les températures.

Code	Espèce	Nutrition	Profondeur racine	Température	Alimentation en eau	Sylviculture
ABAL	Sapin	1		1	1	
PIAB	Épicéa			1		
PISY	Pin sylvestre	1	1			
PIAL	Pin Alep			1		
QUIL	Chêne vert				1	
QUPU	Chêne pubescent	1		1	1	
QUPE	Chêne sessile	1		1	1	1
QURO	Chêne pédonculé			1	1	
FASY	Hêtre	1	1	1	1	1

4.3. Discussion de l'importance de l'âge dans l'interprétation du déficit foliaire

Le dernier objectif de ce chapitre était de savoir dans quelle mesure l'âge pouvait influencer la notation de houppier et quelle était la forme de la relation entre âge et déficit foliaire. En effet, nous avons vu la relative mauvaise qualité des modèles prédictifs des pertes foliaires (en particulier pour hêtre, épicéa et pin sylvestre) à partir des facteurs de vulnérabilité et d'aléas dont nous disposons pour quantifier des contraintes liées à la nutrition, à l'alimentation en eau, aux températures ainsi qu'à la sylviculture. Notre hypothèse est qu'il manque dans ces modèles un facteur majeur très variable entre placette : l'âge des arbres. L'existence d'un effet de l'âge des arbres sur l'état du houppier a déjà été explorée. Généralement ces analyses ont été réalisées à partir de la base de données internationale du réseau à partir d'une estimation grossière de l'âge par intervalles de 20 ans à dire d'experts. Notre étude se différencie de ces approches par l'utilisation de la dendrochronologie pour déterminer l'âge exact des arbres qui composent le réseau. De plus, notre grand échantillonnage national de neuf essences est une première en France et permet d'explorer ces relations dans différents contextes. L'acquisition des données en dendrochronologie étant chronophage, nous n'avons pu explorer dans le cadre de cette thèse les relations entre le déficit foliaire et l'âge que pour quatre espèces : le hêtre, le sapin, l'épicéa et le pin d'Alep.

Afin d'estimer si l'âge contribue à la variation entre placette du déficit foliaire/aiguille médian, nous avons ajouté l'âge comme facteur explicatif en plus des contraintes liées à aux températures, l'alimentation en eau, la nutrition et la sylviculture. Nos résultats corroborent l'influence majeure de

l'âge, constatée dans de nombreuses études portant sur différentes espèces et menées à différentes échelles spatiales (Klap et al. 2000; Seidling 2001, 2007; Seidling et al. 2003; Eichhorn et al. 2005; Vitale et al. 2014). Sur les quatre essences testées et parmi tous les prédicteurs proposés pour expliquer les différences de niveau de notation de houppier entre les placettes, l'âge est de loin le prédicteur qui présente la plus forte importance ; à l'exception du pin d'Alep. Le hêtre, le sapin et l'épicéa montrent une nette dégradation de l'état du houppier avec l'augmentation de l'âge moyen des arbres de la placette alors que l'âge du pin d'Alep n'a présenté aucun effet sur le déficit foliaire médian.

Une particularité des placettes de pin d'Alep étudiées est leur gamme d'âges moyens, qui s'étendent de 28 à 76 ans. Or l'âge d'exploitabilité de cette espèce est fixée à 70 /75 ans dans les plantations de la zone d'étude sur sols moyens à bons (Couhert and Duplat 1993; Vennetier et al. 2010), en outre en raison de son inflammabilité (Pardé 1957), qui conduit à ne pas garder trop longtemps sur pied des peuplements économiquement exploitables. L'âge n'est donc pas un prédicteur important du déficit d'aiguilles entre les placettes dans notre échantillon qui n'inclut pas de peuplements sénescents. Dans l'étude de Guit et al. (2016) a contrario, les pins d'Alep étudiés sont décrits comme très dépérissants, mais âgés en moyenne de 110 ans, âge supérieur à leur âge d'exploitabilité.

Pour le sapin, l'âge d'exploitabilité est variable, entre 80 ans (âge de productivité maximale du sapin) et 120 ans. Nos résultats montrent que le houppier du sapin se dégrade dès l'âge de 60 ans et augmente progressivement avec un palier autour de 80 ans, avec les pertes foliaires les plus élevées au-delà de 140 ans. Musio (2007) montre dans une étude combinée du sapin et de l'épicéa que au-dessus de 120 ans, l'âge contribue de plus en plus à la probabilité de déficit d'aiguilles. Lors de ses travaux sur le dépérissement du sapin dans les Vosges, Becker (1987) souligne que l'âge est défavorable à la transparence du houppier. L'effet de l'âge sur la dégradation de l'état des cimes d'épicéa est davantage décrit dans la littérature. Ewald (2005) associe l'augmentation du déficit d'aiguilles avec l'augmentations de l'âge des épicéas à l'hypothèse de sénescence. Thomsen et Nelleman (Thomsen and Nelledmann 1994), qui ont également trouvé un effet significatif de l'âge sur l'état du houppier mettent en garde sur la nécessité de stratifier l'échantillonnage en fonction de l'âge si l'on veut étudier les tendances à long terme du déficit d'aiguilles.

Pour le hêtre, le déficit foliaire augmente continument de 19 à 140 ans, au-delà de cet âge le déficit foliaire plafonne à 22 %. Les hêtres les plus dégradés sont retrouvés après 140 ans, qui était l'âge jusqu'à récemment d'exploitation du hêtre. Cet âge d'exploitabilité tend aujourd'hui à diminuer à 120, voire 110 ans en sylviculture dynamique, ce qui, en plus de réduire la probabilité d'occurrence d'aléas majeurs (tempête, sécheresse exceptionnelle) permettra de récolter les hêtres avant réduction de presque un quart de leur surface foliaire. Le développement architectural du hêtre évolue au cours de la maturité de l'arbre, avec en outre une évolution de la morphologie des unités de croissance courtes en fonction de l'âge de la plante, en rapport direct avec la croissance en hauteur des arbres, mais aussi et surtout avec le degré de complexité qu'ils atteignent au cours de leur développement (Nicolini and Chanson 1999). La relation entre la longueur d'une unité de croissance et sa symétrie axiale confère aux hêtres des physionomies particulières selon leur âge ou les milieux dans lesquels ils se développent. Les hêtres les plus vigoureux (adultes ou en situations forestières favorables) ont un axe principal orthotrope/vertical, constitué d'unités de croissance relativement longues et de symétrie radiale (Nicolini 2000). La phase de sénescence voire de déclin termine le « mouvement morphogénétique » défini par Nozeran et al. (1983) et Nozeran (1986).

L'âge du peuplement ou de l'arbre peut avoir des effets sur l'état de la couronne en raison de plusieurs mécanismes. Par conséquent, l'interprétation de l'âge comme prédicteur du déficit foliaire n'est pas chose aisée.

Une partie de l'augmentation du déficit foliaire avec l'âge peut être attribuée aux caractéristiques morphologiques du houppier. Le phénomène d'«ageing» traduit la réduction de vigueur d'une plante à mesure que sa taille et sa complexité augmente, comme décrit en particulier chez le hêtre (Nicolini and Chanson 1999; Nicolini 2000). Par exemple chez les chênes vieux d'au moins 80 ans, on observe une transformation de l'architecture du houppier qui est en partie due à l'abscission des pousses (cladoptose) (Rust and Roloff 2002, 2004). Chez les hêtres sains et à croissance relativement rapide, la perte des axes mineurs avec l'âge est un élément normal du développement du houppier (Woodcock et al. 1995). Chez les sempervirents, Jalkanen et al. (1994) ont vu le nombre d'aiguilles de pin sylvestre diminuer avec l'âge.

Le vieillissement est aussi caractérisé par une augmentation de la sensibilité des arbres aux perturbations environnementales (Mueller-Dombois 1992). La dégradation des houppiers avec l'âge peut également être mise en relation avec l'accumulation générale des aléas subits par l'arbre (Dobbertin 2005), qu'ils soient d'ordres climatiques, biotiques ou mécaniques (bris de branches). Les mécanismes physiologiques qui affectent la croissance et la productivité au cours du vieillissement des arbres sont mal connus (Lachaud and Bonnemain 1981; Vollenweider et al. 1994). Deux types de mécanismes physiologiques peuvent être évoqués pour comprendre la baisse de productivité avec l'âge : (1) les mécanismes conduisant à une diminution de l'assimilation du carbone par le couvert (input) et (2) ceux conduisant à une modification du coût biochimique des différentes fonctions métaboliques, appelées puits, et/ou à un changement dans la manière dont le carbone est distribué entre ces puits (allocation) (Acker et al. 2002; Fessenden and Ehleringer 2002; Thomas and Winner 2002; Genet et al. 2009a). Parmi les hypothèses évoquées concernant la limitation des ressources en carbone assimilé (1), les avancées récentes retiennent quatre mécanismes principaux (Genet et al. 2009a) : (1) la diminution de la surface foliaire (Ryan et al. 1997; Bond-Lamberty et al. 2002; Kashian et al. 2005; Leuschner et al. 2006), (2) l'augmentation de la contrainte hydraulique dans les arbres hauts (Ryan and Yoder 1997; Bond 2000; Magnani et al. 2000; Delzon et al. 2004; Zaehle et al. 2006). (3) une diminution de la capacité du couvert à intercepter la lumière (Niinemets et al. 2005) et (4) la diminution l'absorption de la solution du sol par diminution du stock et/ou de l'efficacité des racines fines (Vanninen et al. 1996; Idol et al. 2000; Claus and George 2005) ou suite à l'appauvrissement progressif des sols au cours des révolutions successives (Vitousek et al. 1989; Simard et al. 2007).

Enfin, l'âge du peuplement est également lié aux types d'interventions sylvicoles appliquées. Nous avons discuté pour le hêtre et le chêne sessile la relation entre pertes foliaires et surface terrière. Pour ces essences, les peuplements les plus âgés sont conduits de manière à mettre en lumière le sol et la régénération naturelle, avec peu de semenciers restant sur pied au fil des coupes préparatoires et d'ensemencement. La structure du peuplement est donc fortement perturbée, provoquant d'une part la diminution de la compétition pour l'eau et les nutriments entre les semenciers et d'autre part la mise en lumière parfois brutale des couronnes, avec des dommages aux cimes des arbres d'origine biotique ou abiotique largement répandus en particulier chez le hêtre.

CHAPITRE 5 : LES VARIATIONS INTERANNUELLES DE DEFICIT FOLIAIRE EXPLIQUENT-ELLES CELLES DE LA CROISSANCE RADIALE ?

Deux cas : un résineux (sapin) et un feuillu décidu (hêtre).

1. Contexte

L'objectif du réseau européen de suivi des dommages forestiers était initialement de suivre les effets de la pollution atmosphérique sur les écosystèmes forestiers, en utilisant un protocole d'observation commun à tous les pays participants. Aujourd'hui il permet, entre autres, d'évaluer annuellement l'état sanitaire des forêts dans le temps et dans l'espace. Cet état est évalué par une appréciation visuelle de la couronne de chaque arbre, réalisée depuis le sol et quantifiée par deux critères : le pourcentage de perte foliaire et la coloration anormale. Le critère de coloration anormale étant un critère peu étudié, seul le pourcentage de déficit foliaire sera étudié dans ce chapitre. La littérature n'exploite que très rarement les colorations anormales de feuilles dans l'analyse des variations interannuelles du déficit foliaire (Solberg 1999, 2004). De plus, l'évaluation visuelle de la coloration des feuilles peut s'avérer problématique, avec par exemple des problèmes de corrélation entre l'évaluation aux jumelles et l'observation directe des échantillons (Ferretti 1998). L'analyse des colorations anormales ne nous est donc pas apparue comme une priorité.

La partie française de ce réseau couvre de manière systématique l'ensemble des régions forestières du territoire national grâce à plus de 560 placettes mises en place en 1989 et gérées par le Département de la santé des forêts depuis 1994 à aujourd'hui.

L'estimation du déficit foliaire est critiquée depuis la création du réseau (Innes 1998) car elle est subjective et qu'aucune référence absolue n'est formalisée. L'utilisation du déficit foliaire comme indicateur de vitalité est donc régulièrement remise en cause pour des raisons méthodologiques, mais aussi du fait du manque de connaissances sur le déterminisme du déficit foliaire. La transparence du houppier est une observation symptomatologique qui n'est pas spécifique à une cause.

Depuis le début des notations de houppiers, de nombreuses études ont été conduites afin d'évaluer et comprendre l'évolution de l'état des forêts en Europe. Certaines études se sont focalisées sur une interprétation basée uniquement sur l'impact potentiel des polluants atmosphériques sur l'état des cimes (Landmann and Bonneau 1994; Solberg and Tørseth 1997; Klap et al. 2000; Van Leeuwen et al. 2000; Augustaitis et al. 2007; Juknys et al. 2014). Cependant, des études sur l'impact des polluants et du climat sur le houppier ont montré que, malgré un effet significatif des dépôts atmosphériques sur l'état des cimes, cette relation reste d'un faible niveau explicatif et laisse apparaître un plus grand impact du climat (Johnson and Jacob 2010; De Marco et al. 2014; de Vries et al. 2014). D'autres études, basées sur des déficits foliaires calculés à moyen terme ou en interannuel, se sont ensuite concentrés sur l'influence du climat et ont montré l'impact négatif des aléas climatiques extrêmes sur l'état du houppier des arbres, comme des épisodes de sécheresse ou de gels tardifs (Breda and Landmann 1995; Badeau et al. 1997a; Badeau 1999; Solberg 2004; Seidling 2007; de Vries et al. 2014; Ferretti et al. 2014; Popa et al. 2017).

Le déficit foliaire est utilisé à travers l'Europe comme un indicateur de la vitalité des peuplements. Les rapports de l'ICP Forests expriment le pourcentage d'arbres endommagés comme le nombre d'arbres ayant un déficit foliaire supérieur à 25%. Toutefois, ce seuil n'a jamais été démontré comme représentatif d'un point de basculement des arbres vers un état de santé dégradé. L'évaluation de la validité de ce seuil était l'un des objectifs de cette étude.

La croissance radiale étant un autre indicateur largement utilisé pour évaluer l'état physiologique d'un arbre (Dobbertin, 2005), différentes études ont été lancées dès les années 90 afin de définir le lien entre l'état du houppier et la croissance. Une grande partie de la littérature repose sur la recherche d'un seuil d'état du houppier pouvant discriminer les trajectoires de croissance. Cependant aucun schéma clair n'est ressorti de ces études. De nombreux seuils de déficit foliaire à partir duquel la croissance serait diminuée significativement ont été proposés, mais ces seuils sont essentiellement dépendants de l'espèce et du site ; il n'y a pas de consensus sur leurs valeurs (Tableau 5. 1).

Tableau 5. 1 : Seuils par espèces de déficit foliaire à partir duquel la croissance est réduite. Complété à partir de l'analyse bibliographique de Marie Grosdidier (2014).

Localisations	Espèces	Seuil	Références
Vosges	Abies alba	35%	Becker 1987
Jura	Abies alba	10%	Bert 1992
Italie	Abies alba	25%	Gandolfo and Tessier 1994
Frontière Allemagne, France, Suisse	Picea abies	30%	Becker et al. 1990
Europe	Picea abies	15%	Lorenz et al. 2004
Europe	Picea abies	25%	Fischer et al. 2004
Norvège	Picea abies	5%	Solberg 1999
Europe	Fagus sylvatica	25%	Fischer et al. 2004
Europe	Fagus sylvatica	15%	Lorenz et al. 2004
Hongrie	Quercus petraea	10%	Standovar and Somogyi 1998
Suède	Quercus robur	25%	Drobyshev et al. 2007
Lithuanie	Pinus sylvestris	30%	Juknys et al. 2003
Europe	Pinus sylvestris	15%	Lorenz et al. 2004
Europe	Pinus sylvestris	25%	Fischer et al. 2004
Espagne	Pinus halepensis	25%	Sánchez-Salguero et al. 2010

Outre ces études tendanciennes entre croissance et état des houppiers, très peu de travaux s'intéressent au lien entre les variations interannuelles de l'état des houppiers et la croissance radiale (i.e. signal à haute fréquence) (Solberg 1999; Dittmar and Elling 2007; Seidling et al. 2012).

La recherche d'un lien entre la croissance et le déficit foliaire repose sur deux hypothèses. Premièrement, si le déficit foliaire et la croissance radiale sont corrélés aux mêmes prédicteurs abiotiques ou biotiques, alors on devrait mettre en évidence une relation entre les deux indicateurs. Deuxièmement, si l'on considère que le déficit foliaire résulte d'un développement anormal de la croissance primaire (allongement court, altération du développement de la couronne, nombre ou qualité de bourgeons), alors on peut considérer le déficit foliaire comme un proxy de la régulation de la masse foliaire. Or, une diminution de la masse foliaire peut provoquer une limitation de l'assimilation du carbone, limitant l'allocation du carbone vers les croissances (primaire et secondaire) et ainsi réguler la croissance radiale. Selon Waring (1987), on peut hiérarchiser les processus de développement d'un arbre en commençant par le développement du houppier, les racines, les bourgeons, le développement des tissus de stockage, la croissance radiale, la défense (production de métabolites secondaires) et enfin la reproduction. Une diminution de la masse foliaire peut également induire un ajustement des flux d'eau par une réduction de la transpiration, ce qui atténue l'intensité des déficits hydriques. Ainsi, en situation d'alimentation en eau limitante, une diminution du déficit

hydrique du sol, induite par une réduction de masse foliaire, serait favorable à la croissance radiale. Enfin, la diminution de la masse foliaire peut mener à un ajustement vers un nouvel équilibre allométrique entre la surface conductrice du bois et la masse foliaire. Cela signifie que l'assimilation et la transpiration sont réduites proportionnellement à la baisse de masse foliaire.

Nos connaissances en écophysiologies et sur la phénologie foliaire et cambiale nous ont permis de formuler plusieurs hypothèses. Les sécheresses de l'année $n-1$ contrôlent la préformation des bourgeons et l'anatomie et le nombre de feuilles chez le hêtre (Eschrich et al. 1989) ou aiguilles de l'année (Gruber 1995b) précédant l'allongement des pousses. Par contre, le déploiement et la taille des feuilles ou l'allongement des aiguilles dépend principalement des conditions climatiques printanières de l'année de l'allongement des pousses (Vennetier et al. 2013). Il ne sera pas possible dans notre cas d'observer un effet direct des sécheresses estivales sur l'état du houppier, car les notations ont lieu entre juillet et août, c'est-à-dire avant ou pendant les sécheresses estivales susceptibles de provoquer des chutes précoces de feuilles. Nous faisons l'hypothèse d'une variation conjointe de la croissance radiale et du déficit d'aiguilles ou de feuilles. Un décalage d'un an peut être observé entre la croissance et le déficit foliaire. Le climat de l'année n au moment de la mise en place du bourgeon conditionne la préformation de ébauches foliaires et l'accumulation de réserves nécessaires à la survie des bourgeons (Hennessey et al. 1992) et donc du déficit foliaire $n+1$, et ce même climat influe sur la croissance secondaire en cours et sur la durée de vie des aiguilles. Une sécheresse affecte de manière directe la croissance par un arrêt de croissance (Granier et al. 2007; Gričar and Čufar 2008) mais aussi de manière indirecte l'année suivante, via son effet négatif différé d'un an sur le houppier (Power 1994; Webster et al. 1996; Seidling 2007; Wilson et al. 2008; Taugourdeau 2011; Seidling et al. 2012). La sécheresse n'est pas le seul aléa climatique pouvant perturber la masse foliaire. Les gels tardifs de l'année n , détruisent des bourgeons au moment du débourrement ou juste après en brûlant les nouvelles feuilles ce qui pourra augmenter le déficit foliaire/aiguilles mais aussi provoquer une baisse de croissance annuelle (Aussenac 1968; Mathieu 1996; Dittmar et al. 2006; Menzel et al. 2015; Vanoni et al. 2016; Príncipe et al. 2017).

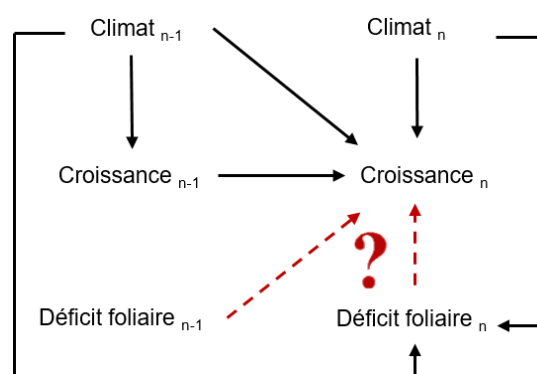


Figure 5. 1 : Résumé des relations attendues et testées entre le déficit foliaire, la croissance radiale et les variables climatiques. En lignes discontinues, les relations testées entre la croissance radiale et le déficit foliaire.

Les questions auxquelles nous tenterons de répondre dans ce chapitre sont donc :

1. Les variations interannuelles de déficit foliaire peuvent-elles être expliquées par des effets directs ou différés de contraintes abiotiques (thermiques ou hydriques) et biotiques?
2. Les contraintes abiotiques agissant sur la croissance radiale sont-elles les mêmes que celles agissant sur les déficits foliaires ?
3. Les variations de l'état des cimes peuvent-elles expliquer une part de la variabilité interannuelle de la croissance radiale ?

Pour répondre à ces questions, nous travaillerons sur les séries annuelles de notations de houppiers de la partie française du réseau de suivi des dommages forestiers, couplées aux mesures rétrospectives de largeur de cernes de deux essences, le hêtre (*Fagus sylvatica L.*) et le sapin pectiné (*Abies alba Mill.*). Les variations interannuelles des séries de déficit foliaire/aiguilles seront analysées en lien avec les aléas climatiques et biotiques.

Le hêtre est une des espèces forestières la plus abondante en France. Il est présent partout sauf dans les plaines du sud-ouest. Le sapin, qui avec l'épicéa est l'espèce résineuse la plus abondante en France, se retrouve en peuplement pur ou bien mélangé avec le hêtre. Les distributions du hêtre et du sapin se superposent en montagne (Cailleret and Davi 2011). Ces espèces peuvent donc être influencées par des conditions environnementales similaires. Il faut tout de même mettre en avant les différences entre ces deux espèces. De par ses faibles exigences écologiques, le hêtre est présent sur une large répartition en France. On connaît de cette espèce, sa sensibilité aux événements extrêmes comme les gelées tardives mais aussi les sécheresses estivales. Par rapport au hêtre, le sapin est une essence plus thermophile avec une forte sensibilité aux températures hivernales, notamment aux gelées tardives. Concernant la phénologie, d'après Lebourgeois (Lebourgeois et al. 2008), la date de débourrement moyenne du hêtre précède celle du sapin. De plus, *Abies alba* est une espèce sempervirente, qui possède des aiguilles persistantes pendant 7 à 9 ans à l'inverse du hêtre dont les feuilles sont caduques. Ces différences de station, de fonctionnement et de phénologie peuvent induire des réponses de la croissance et du déficit foliaire différentes face aux variations interannuelles du climat.

2. Les variations interannuelles de déficit foliaire expliquent-elles celles de la croissance radiale du sapin ?

2.1. Etat de l'art croissance primaire et secondaire

La croissance primaire dans le houppier se met en place au cours de la saison de végétation précédente. La préparation des nouvelles aiguilles est divisée en trois stades. Un premier stade de formation de bourgeons a lieu d'avril à la mi-juillet. Le deuxième stade, qui s'étend d'août à octobre, correspond à la création des primordia à aiguilles qui resteront en l'état jusqu'à l'année suivante avant de se transformer en aiguilles. Enfin, le bourgeon d'hiver est terminé et entre dans une phase de dormance d'octobre à mars (Gruber 1995b; Cuny et al. 2012).

Chez le sapin, il existe deux types de pousses : les pousses annuelles simples et les pousses mixtes. Les pousses annuelles simples sont généralement entièrement préformées dans les bourgeons d'hiver. Les aiguilles préformées sont celles qui étaient déjà des primordia dans le bourgeon d'hiver et ne se différencient qu'après la période hivernale. Les aiguilles "néoformées", en revanche, sont celles qui sont formées dans l'année en cours et sont déjà différenciées en tant qu'organes foliaires (Gruber 1995b). Les pousses annuelles mixtes sont donc composées d'une partie de pousse préformée et d'une partie de pousse néoformée. La durée de vie des aiguilles est de 6 à 9 années (Jacamon 1987).

La croissance secondaire se manifeste par la mise en place des cernes de croissance. Ces cernes sont le résultat de la phénologie du cambium, étroitement liée aux conditions climatiques (Gričar & Čufar 2008). Chez le sapin, l'activité cambiale dans le tronc commence entre fin avril et début mai et se termine vers septembre (Golinowski 1971; Cuny et al. 2012).

En identifiant ces périodes clefs de la phénologie foliaire et cambiale du sapin (Figure 5. 2), nous avons agrégé nos prédicteurs climatiques de manière à pouvoir par la suite interpréter leurs effets sur la croissance primaire du houppier et la croissance secondaire du tronc.

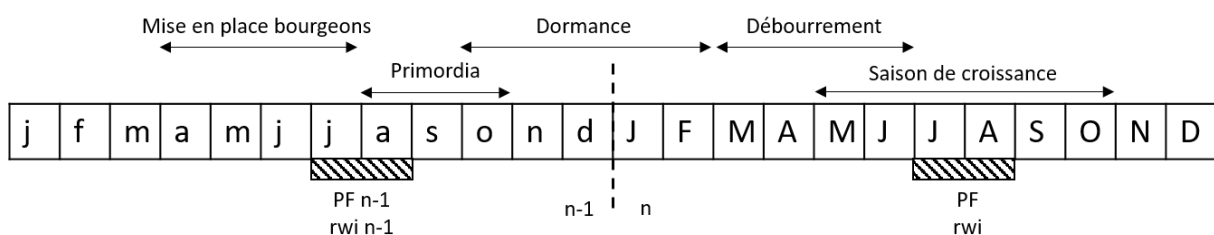


Figure 5. 2 : Schéma synthétique de la phénologie foliaire et cambiale du sapin pectiné. PF, représente la période de notation du déficit d'aiguilles. RWI, représente la période de croissance radiale. A gauche du schéma, on retrouve les processus ayant lieu l'année n-1 et à droite l'année n.

2.2. Etat de l'art sur la réponse au climat de la croissance primaire et secondaire

2.2.1. Croissance primaire

A travers des travaux sur l'état des houppiers en relation avec l'environnement sur un ensemble de 160 placettes en Suisse, nous apprenons que l'état du houppier du sapin est négativement corrélé à la teneur en eau du sol (Webster et al. 1996). En revanche, dans l'étude de Zierl (2004) qui étudie les corrélations la sécheresse et le déficit foliaire de plusieurs essences en Suisse, quasiment aucune relation significative n'a été trouvée pour le sapin.

En général, la sécheresse de l'année précédente ou le cumul des sécheresses précédentes affectent le déficit foliaire. Ce résultat est retrouvé dans les travaux de thèse de Taugourdeau (2011). Une diminution de la taille de la pousse annuelle était observée un après la sécheresse estivale extrême de 2003. Un effet négatif des températures froides de l'hiver sur la croissance primaire du sapin révèle une sensibilité du sapin aux gels tardifs (Aussenac 1968; Taugourdeau 2011). En 2003, Maugard (2004) rapporte dans le centre et Nord de la France des dégâts de gels tardifs sur les jeunes pousses de sapin.

2.2.2. Croissance secondaire

De précédentes analyses dendroécologiques ont fourni des informations sur l'influence des facteurs climatiques sur la croissance radiale du sapin (Tableau 5. 2).

Les analyses réalisées sur l'ensemble du territoire français, où le sapin est présent en moyenne montagne, montrent en moyenne une réponse négative du sapin au déficit hydrique de l'été de l'année en cours mais aussi de l'année précédente. La formation du bois initial est principalement contrôlée par les conditions climatiques de l'année antérieure et la formation du bois final par les conditions hydriques de la saison en cours (Lebourgeois 2006; Lebourgeois et al. 2013). On retrouve ces observations dans les Vosges et le Jura ainsi que dans les Alpes. On rapporte une limitation de la croissance radiale par le déficit hydrique et les températures de l'été en cours ainsi qu'un effet négatif en fin de saison de végétation de l'année précédente (Becker et al., 1989; Bert et al., 1990; Bert, 1992; Rolland, 1993; Desplanque et al., 1998; Carrer et al., 2010). Les températures hivernales interviennent également dans le déterminisme de la croissance dans plusieurs études montrant soit un effet positif des températures de janvier-février soit un effet négatif des températures basses (Becker et al. 1989; Bert 1992; Rolland 1993; Bouriaud and Popa 2009; Lebourgeois et al. 2013). Enfin, malgré sa résistance aux froids hivernaux, la croissance radiale du sapin est réduite par les gels tardifs selon plusieurs études, à la fois dans le Jura et les Vosges et dans les hautes montagnes (Bert et al. 1990; Rolland 1993; Kern and Popa 2007; Bouriaud and Popa 2009).

Tableau 5. 2 : Etat de l'art sur la réponse au climat de la croissance primaire et secondaire.

Variable	Année	Période	Sens de l'effet	Région	Référence
<i>Croissance radiale</i>					
déficit hydrique					
	n	juin-juillet-août	négatif	Vosges; France	Lebourgeois et al. 2010b, 2013
	n	mai-juin-juillet	négatif	Jura et Vosges (France)	Becker et al. 1989; Bert et al. 1990; Bert 1992; Cailleret and Davi 2011
	n-1	septembre	négatif	Vosges; France	Lebourgeois et al. 2010b, 2013
	n-1	août-septembre	négatif	Jura et Vosges (France)	Becker et al. 1989; Bert 1992
précipitations estivales					
	n	été	positif	Alpes et Apennins (Italie)	Carrer et al. 2010
	n	mai-juin	positif	Hautes-Alpes (France)	Rolland 1993
	n	mai	positif	Vallée Alpine (France)	Desplanque et al. 1998
	n-1	été	positif	Alpes et Apennins (Italie)	Carrer et al. 2010
	n-1	août	positif	Vallée Alpine ; Hautes-Alpes ; Vosges (France)	Becker et al. 1989; Rolland 1993; Desplanque et al. 1998
	n-1	juillet-octobre	positif	Hautes-Alpes (France)	Rolland 1993
températures					

n	juin	négatif	Hautes-Alpes (France)	Rolland 1993
n	avril	positif	Vallée Alpine (France)	Desplanque et al. 1998
n	août	positif	Vosges; France	Lebourgeois et al. 2010b, 2013
n-1	août-septembre	négatif	Hautes-Alpes (France)	Rolland 1993; Cailleret and Davi 2011
températures hivernales				
n	janvier-février	positif	Vosges; France	Lebourgeois et al. 2010b, 2013
n	décembre	positif	Montagnes Carpates (Roumanie)	Bouriaud and Popa 2009
n	janvier-avril	positif	Hautes-Alpes (France)	Rolland 1993
n	janvier-février	négatif	Jura ; Vosges (France)	Becker et al. 1989; Bert 1992
gels				
n		négatif	Montagnes Apuseni (Roumanie)	Bert et al. 1990; Rolland 1993; Kern and Popa 2007; Bouriaud and Popa 2009
rayonnement				
n	mai-juin	négatif	Hautes-Alpes (France)	Rolland 1993

2.3. Matériels et méthodes

2.3.1. Placettes

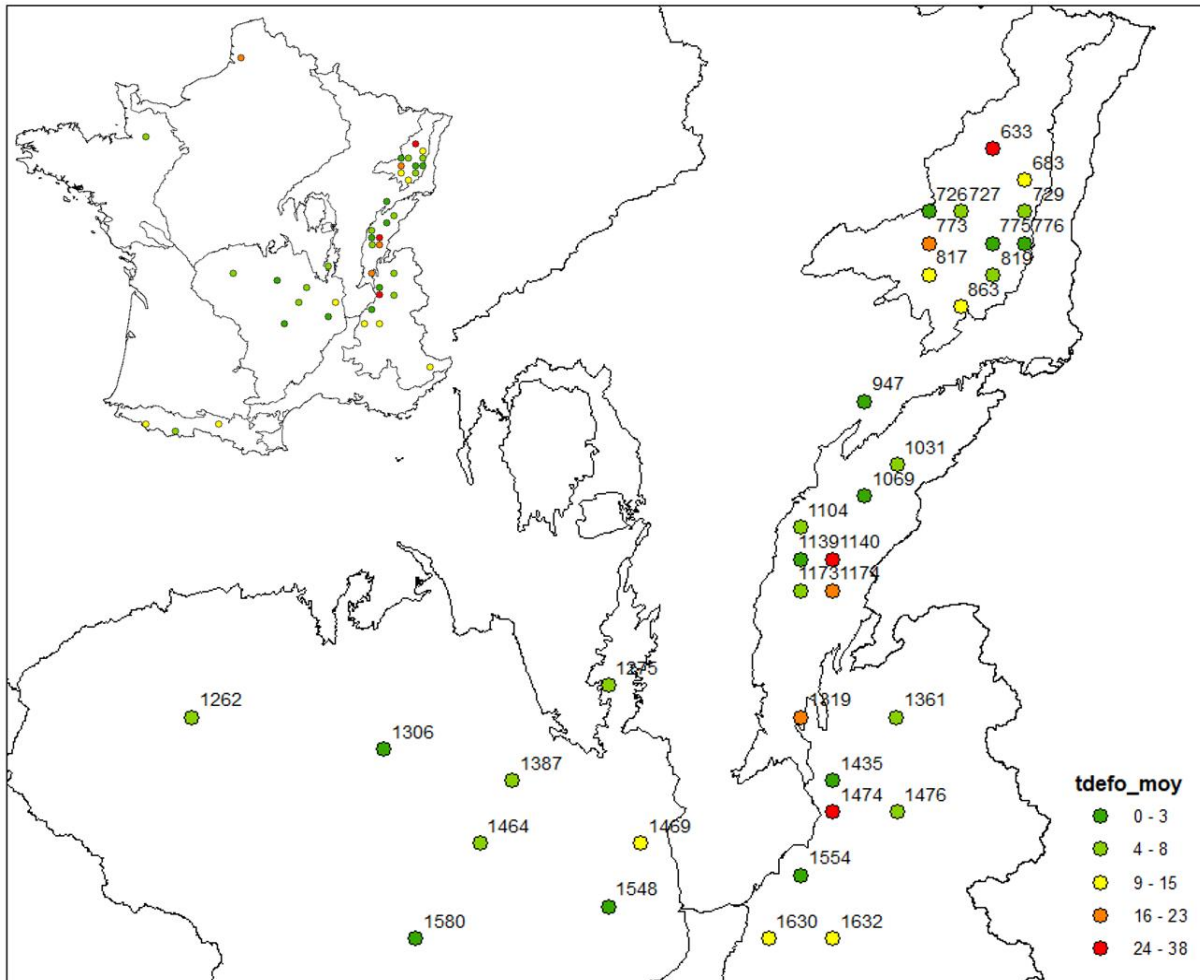


Figure 5. 3 : Carte des placettes de sapin étudiées avec un focus sur les Grandes Régions Ecologiques (GRECO) prises en compte dans les analyses. Le code couleur représente le niveau moyen de déficit d'aiguilles par placette de 1989 à 2014.

Le sapin pectiné est présent dans 43 placettes du réseau systématique de suivi des dommages forestiers mais nous travaillons sur un sous-échantillon de ces placettes. La sélection s'est faite sur les critères suivants : 1/ la placette devait contenir au moins cinq sapins ; 2/ les observations sur l'état des houppiers devaient être disponibles de 1989 à 2014 ; 3/ les placettes devaient être réparties le plus largement possible dans l'aire de répartition du sapin en France (Cartes [Euforgen / www.euforgen.org/species/](http://www.euforgen.org/species/)). Les placettes sélectionnées sont réparties dans sept grandes régions écologiques (GRECO - Figure 5. 3). Les deux placettes isolées en Bretagne et dans le Nord ont été retirées de l'analyse. Les placettes étudiées sont localisées dans les Vosges, le Jura, le Massif central et les Alpes. La placette 1890 située dans le sud des Alpes a été retirée de l'analyse car isolée dans une zone trop différente climatiquement à l'extrême sud des Alpes. De la même manière, l'unique placette située dans les Pyrénées (n° 2052) a été retirée de l'analyse.

Les placettes retenues sont réparties entre 400 m et plus de 1450 m d'altitude. C'est dans le Massif central que l'on retrouve une forte différence d'altitude entre placettes : la plupart comprises entre 500 et 900m, deux placettes (n°1469 et 1548) sont à plus de 1100 m (Figure 5. 4a). Les placettes ayant

été choisies sur le réseau systématique, notre échantillon est constitué d'arbres d'âges différents. L'âge de nos arbres s'étend de 29 à 229 ans avec un âge médian de 79 ans. Seuls 29 arbres ont un âge supérieur à 100 ans et 8 supérieurs à 150 ans (Figure 5. 4b).

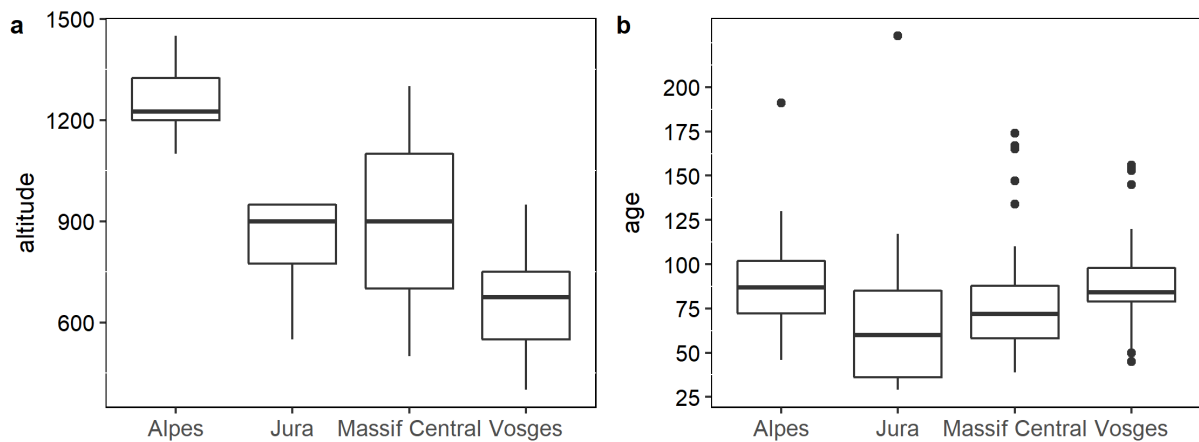


Figure 5. 4 : Diagramme des quartiles des classes d'altitude (a) des placettes analysées et de l'âge des arbres (b) pour chaque région écologiques (GRECO).

2.3.2. Standardisation des variables réponse

2.3.2.1. Indice de croissance (rwi)

Les placettes ayant été implantées selon la grille systématique du réseau ICP, nous avons des arbres d'âges, de statuts sociaux et de sylviculture différents. Pour étudier les variations annuelles des largeurs de cernes, nous avons supprimé les signaux non climatiques c'est-à-dire les tendances liées à l'âge, à la concurrence, à la gestion des peuplements et les tendances à long terme dues aux changements globaux. Chaque série de largeurs de cernes a été transformée en un indice de croissance ne conservant que le signal haute fréquence, c'est-à-dire les variations annuelles dues au climat et aux dommages causés par les parasites et les maladies. Pour effectuer la standardisation nous avons appliqué à chaque série une fonction spline cubique dans laquelle 50% de la variance du signal sont éliminés pour une fenêtre mobile de 30 ans (Cook and Peters 1981). Les calculs ont été réalisés avec le logiciel statistique R (R Core Team 2019) et le package "dpIR" (Bunn 2008). L'indice de croissance de chaque cerne (rwi) a été obtenu en divisant la largeur de cerne par la valeur prédite par la fonction ajustée. On obtient pour chaque année un indice de croissance sans unité « rwi » (Figure 5. 5, Tableau 5. 3). L'autocorrélation présente dans les séries de largeurs de cernes n'a pas été retirée. Tant les largeurs de cernes et le déficit d'aiguilles peuvent présenter des arrière-effets des années précédentes.

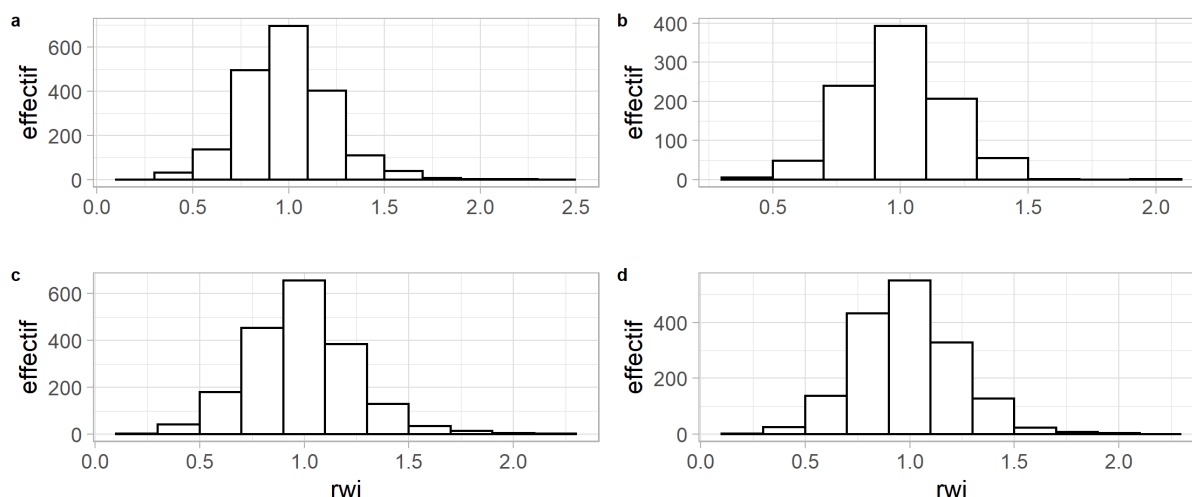


Figure 5. 5 : Distribution des indices de croissance (rwi) pour les GRECO a) Massif central, b) Alpes, c) Jura, d) Vosges.

Tableau 5. 3 : Description des variables de réponse.

Variables réponse	Code	Description	Type	Min	Moyenne	Médiane	Max
Croissance radiale	rwl	Largeur de cerne brute (1/100 mm)	numérique	15	249	212	1106
	rwi	Indice de croissance (sans dimension)	numérique	0.05	0.99	0.98	3.5
Déficit aiguilles	PF	Déficit d'aiguilles brut (5% steps)	numérique	0	10	11	80
	PFreg1	Indice de déficit d'aiguilles (sans dimension)	numérique	0	0.62	0.55	4.12
	PFreg2	Indice de déficit d'aiguilles centré sur la moyenne (%)	numérique	0	10.41	5.70	90

2.3.2.2. Indice de déficit d'aiguilles (PFreg)

L'âge des arbres a été identifié comme le facteur le plus corrélé à l'état de la couronne (Seidling and Mues 2005). Comme nous voulions identifier les signaux en relation avec le climat, nous devons éliminer toute tendance causée par d'autres facteurs. En outre, un de nos objectifs est d'expliquer les variations interannuelles de déficit foliaire et ne conserver que les signaux interannuels de haute fréquence. Nous avons donc standardisé arbre par arbre les séries de déficit d'aiguilles et créé deux indices de déficit d'aiguilles en fonction de nos objectifs.

Le premier objectif était d'étudier les relations entre les variations interannuelles de déficit d'aiguilles et le climat. Nous devons donc garder que les signaux hautes fréquences. Pour le premier indice de la série de perte de feuilles (PFreg1), nous avons ajusté la tendance à long terme avec une régression linéaire du temps pour un arbre donné. Ensuite, pour chaque année, nous avons utilisé la méthode des ratios pour calculer un signal sans tendance (Douglass 1936; Dyer and Fritts 1978; Cook and Kairiukstis 1990). L'indice de déficit d'aiguilles PFreg1 est par construction sans unité (Figure 5. 6, Tableau 5. 3).

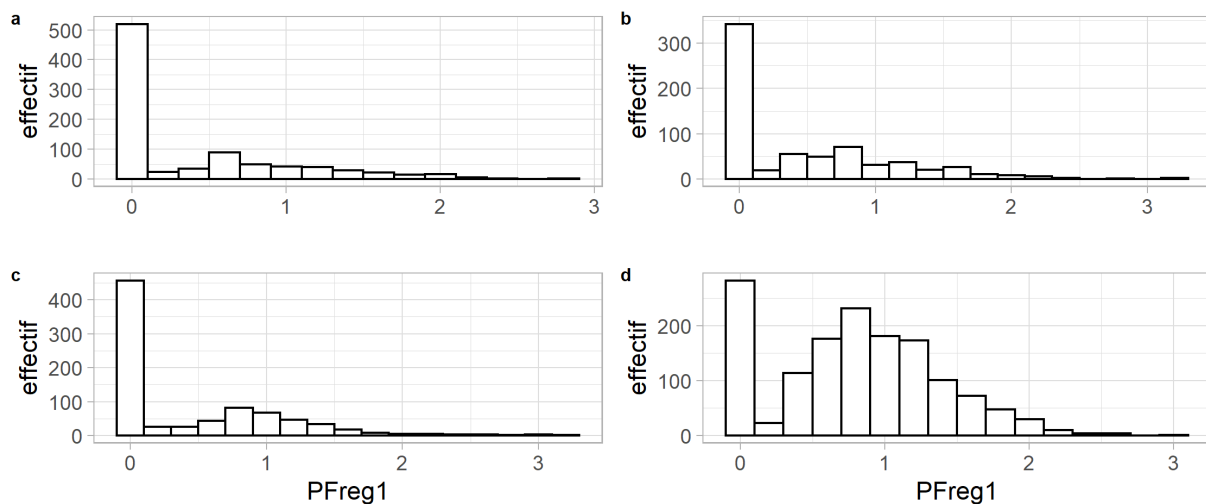


Figure 5. 6 : Distribution des indices détendancés de déficit d'aiguilles (PFreg1) pour les GRECO a) Massif central, b) Alpes, c) Jura, d) Vosges.

Le déficit d'aiguilles et donc les indices de déficit d'aiguilles (PFreg1) présentent des distributions très asymétriques, biaisées vers la gauche avec de nombreux zéros (Figure 5. 6). Le Tableau 5. 3 comprend les statistiques utiles à la description des données. On note que, malgré des maximums de pertes foliaires de 80% atteints par la placette 1474 (Alpes), les sapins étudiés présentent des déficits d'aiguilles moyens de 10%.

Notre deuxième objectif était d'analyser l'influence du déficit d'aiguilles sur la croissance radiale. La variable de réponse était l'indice de croissance rwi. Comme nous pensons que le niveau moyen de déficit foliaire influencerait les variations interannuelles de la croissance radiale, nous avons calculé un deuxième indice, PFreg2. Ce deuxième indice est exprimé en pourcentage.

Pour un arbre donné, i l'année y , le nouvel indice $PFreg2_{iy}$ est calculé de la manière suivante:

$$PFreg2_{iy} = PFreg1_{iy} \times \overline{PF}_i$$

Où \overline{PF}_i est la perte moyenne de feuilles de l'arbre i pour la période 2001-2014.

L'indice PFreg2 est centré sur le déficit d'aiguilles moyen de l'arbre et est exprimé en pourcentage (Tableau 5. 3).

2.3.3. Dommages biotiques sur les arbres du réseau

Chaque année, depuis 2000, les correspondants-observateurs rapportent de manière systématique (à l'aide de jumelles) les dommages, dégâts ou indices de dommages pouvant avoir un impact sur les différents organes de l'arbre (branche, tronc, feuilles). Cette observation se fait sur tous les organes de l'arbre (tronc, racine, feuilles/aiguilles, branches, fruit, fleurs, bourgeons) et précisant à chaque fois le symptôme observé, l'organe touché ainsi que sa localisation sur l'organe et enfin l'intensité du dommage (Nageleisen and Goudet 2011). L'identification de la cause d'un symptôme n'est pas systématique. Dans les cas où l'identification de la cause n'est pas possible, cette dernière est classée comme « inconnue » ou n'est tout simplement pas renseignée.

Dans la Figure 5. 6, on retrouve les pourcentages de symptômes et de causes des dommages observés sur l'ensemble de l'arbre de 1989 à 2014. L'augmentation des observations de dommages biotiques à partir des années 2000 est en partie due au fait qu'avant cette année-là ce critère n'était pas obligatoire lors des campagnes de notation.

La sévérité des dommages et leurs causes observées sur les sapins du réseau sont variables selon les grandes régions écologiques (GRECO). C'est essentiellement dans la GRECO des Vosges et un peu du Jura que l'on observe le plus de dommages biotiques (Figure 5. 7, lignes 1 et 2). Dans les **Vosges** (Figure 5. 7, ligne 1), les dommages observés sont essentiellement des déformations et des colorations (jaunissement, rougeoiement). Les déformations sont associées à la présence de dorge du sapin depuis 1999 ou bien de gui, observé de manière continue depuis les années 2000. La dorge du sapin (*Mellampsorella caryophyllacearum*) est une rouille responsable de malformations appelées « balais de sorcières » (Guinier 1922) ou de renflements au niveau du tronc. Le gui (*Viscum album*) est un hémiparasite provoquant une dégradation de la couronne (Barbu 2012) et un affaiblissement de l'arbre (Noetzli et al., 2003, Durand-Gillmann et al. 2014). Dans le **Jura** (Figure 5. 7, ligne 2), les symptômes observés sur les sapins sont des traces d'insectes en 1997 et 1998 du au chermès du tronc du sapin (*Adelges piceae*), ainsi que des malformations signalées depuis 2005 à cause de la présence de gui. Dans le Massif central et les Alpes, les symptômes et leurs causes sont principalement décrits sur la période récente 2011-2014. On observe dans le **Massif central** (Figure 5. 7, ligne 3) des problèmes de malformations associées à la présence de dorge du sapin. Dans les **Alpes** (Figure 5. 7, ligne 4), très peu de symptômes sont observés et leur cause ne sont pas toujours identifiées. Un rougissement et un jaunissement de cause inconnue sont observés sur les aiguilles du sapin depuis 2011.

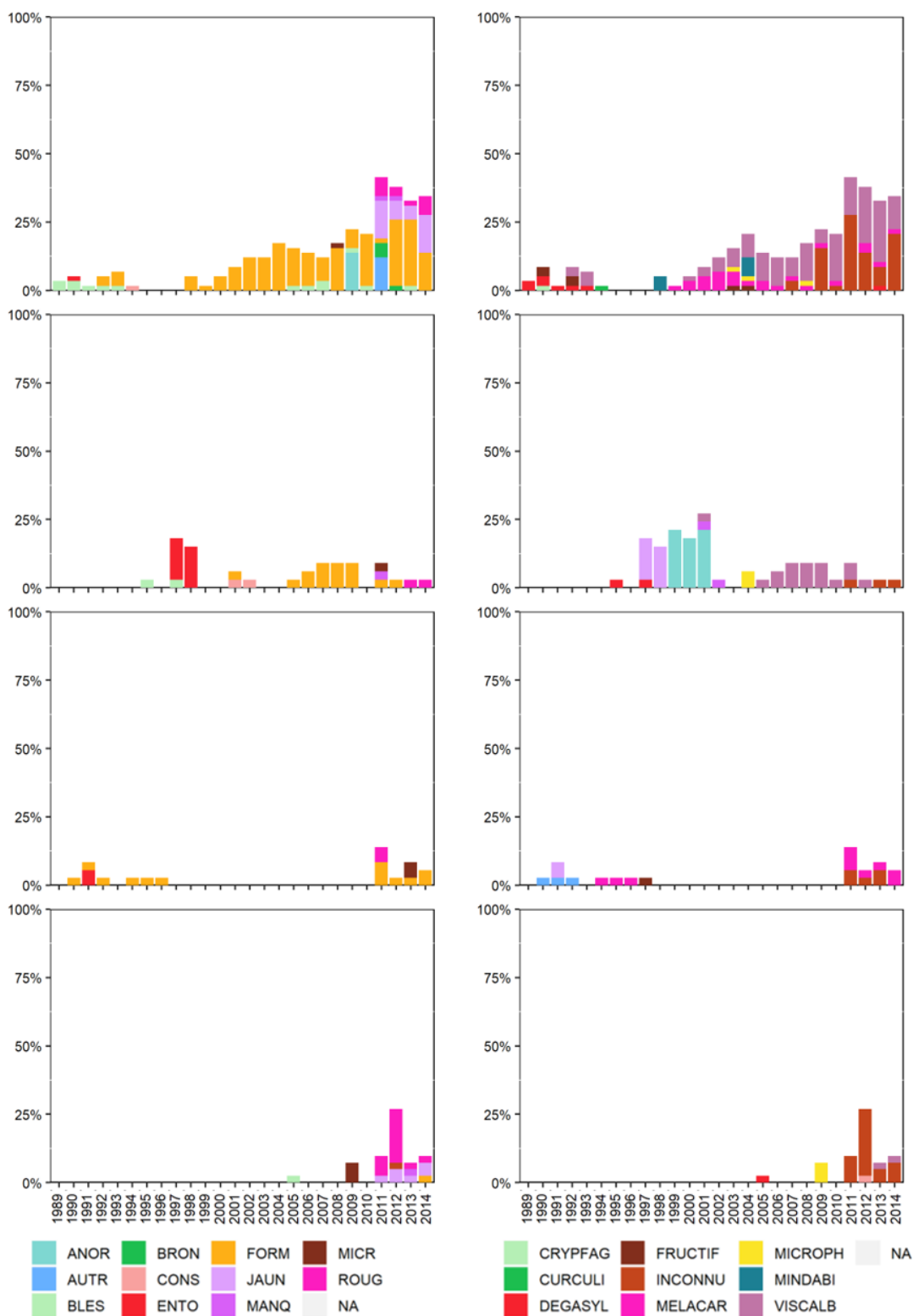


Figure 5. 7 : Pourcentages des symptômes (colonne gauche) et des causes (droite) des dommages observés annuellement sur tous les organes du sapin de 1989 à 2014. De haut en bas : Vosges, Jura, Massif central et Alpes.

Codes symptômes : ANOR : forme anormale, AUTR : autre symptôme, BLES: blessure, BRON: coloration bronze, CONS: consommation, ENTO: présence d'insectes, FORM: déformation, JAUN: jaunissement, MANQ: manquant sans consommation, MICR: microphyllie, ROUG: rougissement.

Codes causes: CRYPFAG : cochenille, CURCULI : curculionide, DEGASYL : dégâts sylvicoles, FRUCTIF : fructification, INCONNU : cause inconnue, MELACAR : dorge du sapin, MICROPH : microphyllie, MINDABI : chermès du tronc du sapin, VISCALB : gui.

2.3.4. Analyses

2.3.4.1. Calcul d'années caractéristiques

Nous avons calculé les années caractéristiques sur les séries brutes de largeurs de cernes mais aussi sur les séries brutes de déficit d'aiguilles (PF). Le calcul des années caractéristiques est typiques des études dendrochronologiques et mêmes nécessaires à l'interdatation, c'est-à-dire à la synchronisation des séries de largeur de cernes (Schweingruber et al. 1990; Becker et al. 1994). Utiliser cette technique sur les séries de notation de l'état du houppier est une nouveauté. En dendrochronologie, les années caractéristiques représentent une réaction de croissance à des changements brusques, souvent des conditions climatiques ou bien des éclaircies (à l'échelle de la placette), et sont généralement exprimées en pourcentage de changement relatif de la croissance par rapport à l'année précédente. Habituellement, les années caractéristiques pour la croissance correspondent à une année civile où, au moins, 75% des arbres présentent le même signe de changement avec des cernes au moins 10% plus étroits ou plus larges que l'année précédente (Becker et al., 1994). En testant différents seuils, il est possible de distinguer les années très caractéristiques des années moins caractéristiques. Nous avons transposé cette technique à nos séries de déficit d'aiguilles. Cependant, aucune année caractéristique pour l'état des cimes n'a été détectée au seuil de 75%. Nous avons donc défini les années caractéristiques pour la croissance radiale et la perte d'aiguilles comme des années où au moins 60% des sapins partageaient une variation d'au moins 10% avec l'année précédente.

2.3.4.2. Calcul des coefficients de Gini, *Gleichläufigkeit* et de l'autocorrélation des séries d'indices de croissance et de déficit d'aiguilles

Coefficients de Gini et Gleichläufigkeit

Le coefficient de Gini (GINI) a été calculé pour les séries d'indices de déficit d'aiguilles (PFreg1) et de croissance radiale (rwi). Le coefficient de Gini varie entre 0 (égalité parfaite entre les années) et 1 (une année de croissance et toutes les autres avec une croissance nulle). Plus la valeur est élevée, plus l'inégalité est grande (Biondi & Qeadan 2008). Le coefficient de Gini a été calculé pour chaque arbre et moyenné par GRECO. Un deuxième indice a été calculé pour les deux variables de réponse. L'indice de *Gleichläufigkeit* (GLK) qui permet de vérifier la similarité du signal entre les séries, en d'autres termes, leur synchronisation. Pour ce faire, une matrice d'indice de *Gleichläufigkeit* a été calculée en faisant une comparaison par paire. L'indice de coïncidence global a été obtenu en faisant la moyenne par région écologique. Les deux indices ont été calculés grâce au package dplr (Bunn 2008).

Autocorrélation

L'autocorrélation d'une série fait référence au fait que dans une série temporelle, la mesure d'un phénomène à un instant t peut être corrélée aux mesures précédentes (aux temps $t-1$, $t-2$, $t-3$, etc.). Une série autocorrélée est ainsi corrélée à elle-même, avec un décalage (lag) plus ou moins long. En dendrochronologie, l'autocorrélation de croissance entre les cernes est un phénomène connu : elle signifie la dépendance du niveau de croissance de l'année en cours avec celle de l'année ou des années antérieures. Les travaux de Becker (1989) sur le sapin ont notamment montré que le cerne de l'année n était en partie le résultat d'arrière-effets de certaines variables climatiques remontant jusqu'à l'année $n-6$.

En plus d'analyser l'autocorrélation dans les séries d'indices de croissance, nous avons choisi de l'analyser dans les séries d'indices de déficit d'aiguilles. Le sapin qui est un conifère à aiguilles persistantes, peut retenir ses aiguilles de 6 à 9 ans (Jacamon 1987) . On peut donc également s'attendre à ce que l'état des houppiers des années précédentes influe sur celui de l'année en cours.

Pour les indices de croissance et de déficit d'aiguilles nous avons testé la significativité des autocorrélations de croissance du sapin (ACF) et autocorrélations partielles (PACF) jusqu'à l'année $n-10$. L'ACF est une fonction nous donne les valeurs d'autocorrélation de toute série avec leurs valeurs décalées. La PACF est une fonction d'autocorrélation partielle. Au lieu de trouver des corrélations entre les cernes de l'année n et les valeurs décalées (comme l'ACF), l'autocorrélation partielle (PACF) permet de mesurer l'autocorrélation d'un signal pour un décalage donné indépendamment des autocorrélations pour les décalages inférieurs. Il s'agit de la corrélation entre les résidus restant après élimination des effets déjà expliqués par le ou les décalages précédents et la valeur décalée suivante.

2.3.4.3. VSURF avec cross-validation

Afin de détecter les meilleurs prédicteurs des variations interannuelles d'indices de croissance (rwi) et d'indice de déficit d'aiguilles ($PFreg1$), nous avons appliqué l'approche random forest (RF) introduite par Breiman (2001). Pour mémoire (cf. Chapitre 3), la mesure de l'importance des variables fournit un classement des prédicteurs en fonction de leur pouvoir explicatif ; cependant elle ne fournit pas de seuil pour sélectionner les plus pertinents. Le package « VSURF » (Genuer et al. 2015) a été utilisé pour sélectionner les prédicteurs dits d'interprétation.

Une procédure de validation croisée a été mise en place pour paramétrer de manière optimale les modèles ($mtry$ et $ntree$) mais aussi pour récupérer les performances. Pour chaque modèle, les mesures de performance sont l'erreur quadratique moyenne (MSE) et le pseudo- R^2 tel que calculé dans le package "randomForest" (Liaw and Wiener 2002).

Enfin, nous avons utilisé le package "PDP" (Greenwell 2017) pour décrire les relations entre les prédicteurs sélectionnés et les variables d'intérêt (se référer au chapitre 3). Ces résultats sont illustrés avec des graphiques de dépendance partielle (« partial dependence plot » en anglais, PDP). Un diagramme de dépendance partielle (PDP) montre le sens de la relation entre la variable réponse et le prédicteur ainsi que sa forme (linéaire, monotone ou plus complexe). Pour une valeur prédictive donnée, le PDP indique quel est l'effet marginal moyen sur la prédiction. Pour des raisons de présentation (manque d'espace), les PDP ont été regroupés dans l'annexe 1.

Toute cette procédure est répétée pour chaque région écologique (GRECO) et chaque objectif. Nous avons utilisé le logiciel R version 3.6.0 (R Core Team 2019) pour toutes nos analyses statistiques.

2.4. Prédicteurs

Afin de caractériser les variations interannuelles des indices de croissance (rwi) et de déficit d'aiguilles (PFreg1), les variables réponse ont été mises en relation avec des prédicteurs disponibles à l'échelle de la placette. Il s'agit principalement de prédicteurs climatiques. Pour chaque placette, les variables climatiques journalières ont été extraites de la réanalyse à méso-échelle SAFRAN, qui couvre la France avec une grille de 8 x 8 km (Quintana-Seguí et al. 2008). Ces variables climatiques ont ensuite été agrégées en variables saisonnières déterminantes de la phénologie de la croissance primaire ou secondaire (cf. partie 2.2).

Bien que la littérature sur les relations entre les indices de croissance et le climat soit bien renseignée, il n'en est pas de même pour la croissance primaire ou le déficit d'aiguilles chez le sapin. La phase de création des prédicteurs climatiques s'est donc faite en deux temps.

2.4.1. Prospection des prédicteurs climatiques

Dans un premier temps, nous avons procédé à une étape de prospection parmi les prédicteurs mensuels intégrés sur 2 à 4 mois afin d'obtenir une sélection avec le moins d'*a priori* possible. Dans cette première étape nous avons introduit à la fois des facteurs climatiques élémentaires (températures moyennes, précipitations moyennes) et les facteurs élaborés (ETP, indices de déficit hydrique calculés par le modèle Biljou©) (Tableau 5. 4). L'avantage de travailler avec les variables élémentaires en plus des indices de déficit hydrique est la prospection sans *a priori* parmi la liste des prédicteurs. L'inconvénient est le risque de confusions entre facteurs, par exemple entre pluie et bilan hydrique.

La puissance de Random Forest nous permet d'identifier les prédicteurs des indices de croissance et de déficit d'aiguilles et fenêtres temporelles (groupes de mois) les plus discriminantes en lien avec les régions étudiées.

Tableau 5. 4 : Prédicteurs climatiques élémentaires et élaborés. Le seuil de températures minimales nécessaires pour permettre la photosynthèse du sapin pectiné est issu du travail de Guehl et al. (1985). La date de débournement nécessaire au calcul de gel tardif a été calculée selon Aussenac (1973).

Code variables	Variables
PM.AM	précipitations moyennes avril mai
PM.AMJ	précipitations moyennes avril mai juin
PM.JJ	précipitations moyennes juin juillet
PM.AMJJ	précipitations moyennes avril mai juin juillet
PM.MJJ	précipitations moyennes mai juin juillet
PM.MJJA	précipitations moyennes mai juin juillet août
PM.JJA	précipitations moyennes juin juillet août
PM.JA	précipitations moyennes juillet août
PM.ASO	précipitations moyennes aout septembre octobre
TM.AM	températures moyennes avril mai
TM.AMJ	températures moyennes avril mai juin
TM.JJ	températures moyennes juin juillet
TM.AMJJ	températures moyennes avril mai juin juillet
TM.MJJ	températures moyennes mai juin juillet
TM.MJJA	températures moyennes mai juin juillet août
TM.JJA	températures moyennes juin juillet août
TM.JA	températures moyennes juillet août
TM.ASO	températures moyennes aout septembre octobre
déficit	déficit hydrique annuel
déficit.AM	déficit hydrique avril mai
déficit.AMJ	déficit hydrique avril mai juin
déficit.AMJJ	déficit hydrique avril mai juin juillet
déficit.MJJ	déficit hydrique mai juin juillet
déficit.JJ	déficit hydrique juin juillet
déficit.MJJA	déficit moyennes mai juin juillet
déficit.JJA	déficit moyennes juin juillet août
déficit.JA	déficit moyennes juillet août

déficit.AS	déficit hydrique août septembre
ETP.AM	ETP avril mai
ETP.AMJ	ETP avril mai juin
ETP.AMJJ	ETP avril mai juin juillet
ETP.MJJ	ETP mai juin juillet
ETP.JJ	ETP juin juillet
ETP.MJJA	ETP moyennes mai juin juillet août
ETP.JJA	ETP moyennes juin juillet août
ETP.JA	ETP moyennes juillet août
ETP.ASO	ETP août septembre octobre
chill.tard	accumulation des températures quand $T_M < 0^\circ\text{C}$ à partir de la date de débourrement calculée (selon Aussenac) jusqu'à août
chill.JF	nombre de jours où $T_X < 0^\circ\text{C}$ de janvier et février
chill.OND	nombre de jours où $T_X < 0^\circ\text{C}$ d'octobre novembre décembre
chill.ONDJF	nombre de jours où $T_X < 0^\circ\text{C}$ d'octobre novembre décembre janvier février
photos.OND	nombre de jours de photosynthèse de janvier et février (Guehl et al. 1985)
photos.JF	nombre de jours de photosynthèse d'octobre novembre décembre
photos.ONDJF	nombre de jours de photosynthèse d'octobre novembre décembre janvier Février
ETP.photos.JF	cumul d'ETP quand il peut y avoir photosynthèse
ETP.photos.OND	cumul d'ETP quand il peut y avoir photosynthèse
ETP.photos.ONDJF	cumul d'ETP quand il peut y avoir photosynthèse
rgl.photos.JF	cumul rayonnement quand il peut y avoir photosynthèse
rgl.photos.OND	cumul rayonnement quand il peut y avoir photosynthèse
rgl.photos.ONDJF	cumul rayonnement quand il peut y avoir photosynthèse

Un autre inconvénient de cette approche est l'augmentation importante du nombre de prédicteurs dans le modèle et la présence de nombreuses variables très corrélées entre elles. Rappelons que l'algorithme VSURF sélectionne des variables pour l'interprétation sous forme d'une liste de prédicteurs pouvant être redondants. La présence du grand nombre de prédicteurs corrélés entre eux par construction dans la sélection rend l'interprétation de la sélection difficile. Le modèle pouvant sélectionner à la fois les indices de déficit hydrique et des variables élémentaires utilisées pour modéliser le bilan hydrique, il devient donc difficile de distinguer le véritable effet de chaque prédicteur.

Pour illustrer le problème, nous présentons dans le Tableau 5. 5 le classement des prédicteurs climatiques sélectionnés pour expliquer les variations interannuelles d'indice de croissance (rwi). On voit par exemple dans le Massif central que les variables de température et de déficit hydrique ont été sélectionnées pour les mêmes périodes. Il n'est pas possible de distinguer un effet température d'un effet de sécheresse du sol.

Tableau 5. 5 : Classements par ordre d'importance des prédicteurs climatiques des indices de croissance radiale (rwi) du sapin de 1989 à 2014. Ici, les classements obtenus en travaillant avec tous les prédicteurs de l'étude présentés dans le Tableau 5. 4.

Vosges		Jura	
Importance	Variables	Importance	Variables
0.0266	rwi.lag1	0.0305	rwi.lag1
0.0114	TM.JJA.lag1	0.0155	ETP.AMJJ
0.0088	TM.JA.lag1	0.0092	ETP.MJJA
0.0048	rwi.lag2	0.0076	ETP.JJA
0.0044	deficit.AMJJ		
0.0042	deficit.JJ		
0.0038	ETP.AM.lag1		

Alpes		Massif central	
Importance	Variables	Importance	Variables
0.0155	rwi.lag1	0.0276	rwi.lag1
0.0037	deficit.lag1	0.0056	TM.JJA.lag1
0.0029	deficit.ASO.lag1	0.0047	TM.JJA
0.0027	ETP.JA	0.0035	deficit.JJ
0.0026	ETP.JJA	0.0030	deficit.AMJJ
0.0022	deficit.JA	0.0029	TM.MJJA
0.0021	TM.JJA	0.0026	TM.MJJA.lag1
		0.0026	TM.JA
		0.0024	PM.ASO.lag1

2.4.2. Choix final des prédicteurs climatiques

Suite à ce constat nous avons donc décidé de revenir à une approche centrée sur le fonctionnement du sapin, en se focalisant sur les variables pouvant impacter la croissance primaire et secondaire. Cette approche facilitera l'interprétation des prédicteurs sélectionnés. La liste des nouveaux prédicteurs est présentée dans le Tableau 5. 6 et la Figure 5. 8.

Tableau 5. 6 : Tableau des prédicteurs climatiques retenus pour l'analyse des variations interannuelles de croissance et de déficit d'aiguilles. TX, températures maximales. TN, températures minimales. Nous précisons dans ce tableau si les prédicteurs ont été intégrés ou non dans l'analyse des variations interannuelles des indices de déficit d'aiguilles (PFreg1) ou de croissance radiale (rwi).

Code variables	Année	Variables	PFreg1	rwi
TM.ASO	n-1	températures moyennes d'août à octobre	X	X
TM.AMJJ	n-1	températures moyennes d'avril à juillet	X	X
TM.MAM	n	températures moyennes de mars à mai	X	X
deficit.AMJJ	n-1	déficit hydrique d'avril à juillet	X	X
deficit.ASO	n	déficit hydrique d'août à octobre		X
deficit.ASO	n-1	déficit hydrique d'août à octobre	X	X
deficit.JJA	n	déficit moyennes de juin à août	X	X
chill.tard	n	accumulation des $TM < 0^{\circ}C$ de la date de débourrement calculée (Aussenac, 1973) jusqu'à août	X	X
chill.ONDJF	n	accumulation des $TX < 0^{\circ}C$ d'octobre à février	X	X
photos.ONDJF	n	nombre de jours de photosynthèse d'octobre à février	X	X
ETP.photos.ONDJF	n	cumul d'ETP quand il peut y avoir photosynthèse	X	X
rgl.photos.ONDJF	n	cumul rayonnement quand il peut y avoir photosynthèse	X	X

Selon Aussenac (1973), le débourrement des bourgeons a lieu lorsque la somme des degré-jours (températures moyennes quotidiennes supérieures à $2^{\circ}C$ depuis le 1er janvier) atteint le seuil critique de 490. Les dates de débourrement estimées par cette fonction pour nos placettes s'étendent du 1^{er} mars au 29 juin. Nous avons défini les jours de photosynthèse hivernale active sur la base des résultats de Guehl et al. (1985) : ils observent une photosynthèse nette hivernale au-dessus du seuil de température de $-5^{\circ}C$.

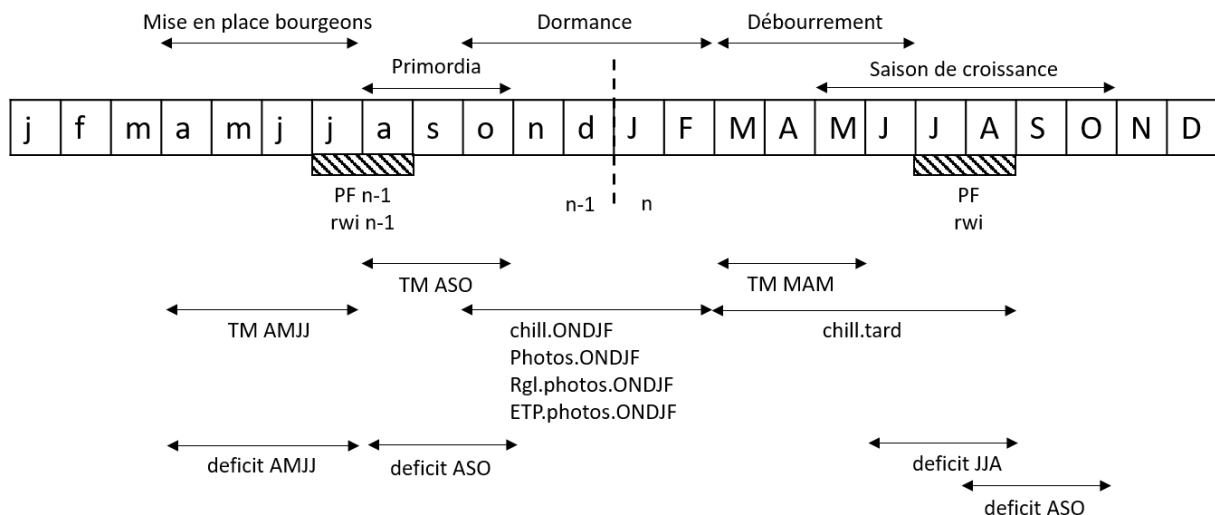


Figure 5. 8 : : Illustration des prédicteurs climatiques agrégés pour expliquer les variations interannuelles des indices de croissance radiale (rwi) et de déficit d'aiguilles (PF) du sapin pectiné. A gauche du schéma, on retrouve les processus ayant lieu l'année n-1 et à droite l'année n.

Les prédicteurs ont été choisis et agrégés sur des périodes spécifiques sur la base de plusieurs hypothèses. La préformation du houppier de sapin peut être affectée par le climat de l'année n-1. Le déficit hydrique et les températures moyennes d'avril à juillet (AMJJ) n-1 impacteraient la mise en place du bourgeon via un déficit en eau ou en carbone. Les températures moyennes et le déficit hydrique d'août à octobre (ASO) n-1 peuvent impacter négativement le développement des primordia ou le remplissage en réserves carbonées mobilisées pour mettre en place le cerne n+1. De fortes ou faibles températures moyennes de mars à mai (MAM) peuvent retarder ou anticiper le débourrement mais aussi la réactivation cambiale. L'effet négatif du gel tardif sur les bourgeons est représenté par une accumulation des températures minimales négatives à partir de la date de débourrement jusqu'à août. Un déficit hydrique de juin à août peut provoquer un arrêt de croissance. De plus, sachant que la croissance du sapin peut s'étendre jusque tard dans l'été, un déficit hydrique d'août à septembre peut également conditionner la fin de saison de croissance. Enfin, le sapin étant une espèce à feuillage persistant, on peut s'attendre à une activité biologique pendant l'hiver. Pour cela nous avons retenu quatre prédicteurs hivernaux. Sur la base de la publication de Guehl et al. (1985), nous avons créé un proxy du nombre de jours possibles pour une photosynthèse hivernale d'octobre à février (photos.ONDJF). Deux prédicteurs ont été créés représentant l'ETP et le cumul de rayonnement les jours de photosynthèse d'octobre à février (ETP.photos.ONDJF et rgl.photos.ONDJF). Un hiver doux et ensoleillé pourrait réactiver la croissance et être bénéfique au sapin. Enfin, l'effet délétère du froid en hiver est représenté par le cumul des températures minimales quotidiennes inférieures à 0°C. Le déficit hydrique du printemps lors du débourrement n'est pas retenu comme prédicteur. En réalité, une sécheresse précoce (caractérisée par le jour de début de déficit hydrique calculé par placette par Biljou), concomitante au débourrement ne se produit presque jamais sous les climats auxquels sont exposées les placettes étudiées.

2.4.3. Prédicteurs biotiques

En plus de l'évaluation du déficit d'aiguilles pour chaque arbre on dispose d'une description annuelle des agents biotiques précisant les symptômes et si possible la cause (voir 2.3.3). Seuls les symptômes observés sur le houppier, les fleurs, les bourgeons, les branches, le tronc et les racines ont été introduits dans notre analyse. La variable de symptôme est déclinée en différentes catégories identifiant le symptôme par un code de quatre lettres. En l'absence de signalement de dommages les symptômes sont codés comme absents. Sur le même principe la variable identifiant les causes des dommages est déclinée en plusieurs catégories (Tableau 5. 7).

Tableau 5. 7 : Liste des symptômes observés sur les sapins étudiés depuis 1989.

Variable	Codes	Identification des dommages selon	Type
<i>Symptômes</i>			Catégorique
	ANOR	Taille, dimension anormale	
	AUTR	Autre symptôme	
	BLES	Blessure	
	FORM	Déformation	
	CONS	Consommation	
	MANQ	Manquant sans trace de consommation	
	ENTO	Insecte	
	MICR	Microphyllie	
	MORT	Mort	
	RESI	Ecoulement de résine	
	ROUG	Coloration rouge	
	BRON	Coloration bronze	
	JAUN	Coloration jaune	

2.5. Récapitulatif des analyses à mener

Les séries de déficit d'aiguilles peuvent être analysées sur l'entière période d'observation de 1989 à 2014. Cependant, dans le but d'avoir des séries continues de notation du houppier sur une période commune pour résineux et feuillus, l'échantillonnage avait été construit dans le but d'optimiser le nombre d'arbres à série continue sur la période 2001-2014 et non la période 1989-2014. C'est pourquoi le nombre d'arbres échantillonnés (Tableau 5. 8, colonne 2) est nettement supérieur au nombre d'arbres que nous utilisons dans nos analyses (Tableau 5. 8, colonnes 4 et 5).

Deux ensembles de données différents ont été créés pour les analyses, en fonction de nos objectifs.

Notre premier objectif est d'analyser les variations interannuelles de déficit d'aiguilles, observées entre juillet et août. La variable de réponse est l'indice de déficit d'aiguilles (PFreg1) de chaque arbre couvrant la période de 1989 à 2014. Les prédicteurs utilisés sont les variables climatiques annuelles, de l'année en cours et de l'année précédente, ainsi que les variables du bilan hydrique présentées dans le Tableau 5. 6. Seul le déficit hydrique d'août à septembre de l'année en cours n'est pas inclus dans la liste des prédicteurs, l'observation du déficit d'aiguilles étant réalisée en juillet-août.

Tableau 5. 8 : Nombres d'arbres et de placettes de sapin échantillonnés (entre parenthèses) composant chaque jeu de données par grande région écologique (GRECO). La colonne « échantillons », représente le nombre d'arbres carottés dans le but d'avoir des séries continues de déficit d'aiguilles de 2001-2014. La colonne « croissance radiale », est le nombre séries de croissance continues de 1989-2014. La colonne « déficit aiguilles », le nombre de séries de déficit d'aiguilles de 1989-2014. La colonne « échantillons communs », le nombre d'arbres avec des séries continues de déficit d'aiguilles et de croissance radiale de 1989-2014. Seuls les arbres des GRECO Alpes, Jura, Massif central et Vosges seront analysés.

GRECO	échantillons	croissance radiale	déficit aiguilles	échantillons communs
Alpes	54	38 (7)	28 (6)	26 (6)
Est	2	2 (1)	2 (1)	2 (1)
Jura	79	79 (7)	33 (4)	31 (4)
Massif central	77	77 (7)	36 (5)	36 (5)
Vosges	76	66 (9)	58 (10)	51 (9)
TOTAL	325	299 (34)	182 (29)	170 (27)

Notre deuxième objectif est d'analyser l'influence du déficit d'aiguilles sur la croissance radiale et d'expliquer ses variations interannuelles. Nous travaillons donc sur l'ensemble des arbres avec une série continue de déficit d'aiguilles et de l'indice de croissance de 1989 à 2014 (Tableau 5. 8, colonne 5). La variable de réponse est l'indice de croissance radiale (rwi). La liste des prédicteurs climatiques utilisés dans cette étape est présentée dans le Tableau 5. 6. Il s'agit des variables climatiques annuelles, de l'année en cours et de l'année précédente, ainsi que les variables bilan hydrique. Dans ce deuxième objectif, le deuxième indice de déficit d'aiguilles (PFreg2) de l'année en cours et de l'année précédente sont introduits comme prédicteurs supplémentaires de la croissance radiale. L'indice PFreg2 est centré sur le déficit d'aiguilles moyen de l'arbre et est exprimé en pourcentage. Pour le calcul de PFreg2, se référer à la partie 4.4.3.2.

Afin d'évaluer l'importance des dommages biotiques sur le déficit d'aiguilles et la croissance, les observations de symptômes observés annuellement sur les arbres ont été introduits en plus des prédicteurs climatiques.

2.6. Résultats

2.6.1. Description des séries

Autocorrélation des indices de croissance

Le Tableau 5. 9 montre que 48% des séries d'indice de croissance (rwi) présentent une autocorrélation de rang 1 avec une corrélation à 0.34. Le nombre de séries présentant une autocorrélation au-delà de 1 est nettement plus faible. La baisse du nombre de séries présentant une autocorrélation partielle (pacf) au-delà de 1 suggère que la persistance est due à la propagation de l'autocorrélation d'ordre 1.

Tableau 5. 9 : Nombre de chronologies d'indices de croissance avec une autocorrélation significative au seuil de 5% (N) (en haut), nombre de chronologies avec une autocorrélation partielle significative au seuil de 5% (en bas). Nb séries : nombre de séries, R.acf : coefficient d'autocorrélation, R.pacf : coefficient d'autocorrélation partielle.

rwi	n-1	n-2	n-3	n-4	n-5	n-6	n-7	n-8	n-9	n-10
Nb séries	315	315	315	315	315	315	315	315	315	315
<i>Autocorrélation</i>										
N (0.05)	151 (48%)	35 (11%)	14 (4%)	18 (6%)	19 (6%)	24 (7%)	25 (8%)	24 (7%)	23 (7%)	18 (6%)
R.acf	0.34	0.10	-0.01	-0.11	-0.13	-0.10	-0.10	-0.13	-0.12	-0.12
<i>Autocorrélation partielle</i>										
N (0.05)	151 (47%)	11 (3%)	13 (4%)	15 (5%)	6 (2%)	5 (2%)	6 (2%)	6 (2%)	2 (0.6)	5 (2%)
R.pacf	0.34	-0.08	-0.06	-13	-0.07	-0.07	-0.06	-0.12	-0.06	-0.10

Autocorrélation des indices de déficit d'aiguilles

On observe très peu d'autocorrélations sur les séries d'indices de déficit d'aiguilles (PFreg1). Seulement 6% des séries présentent une autocorrélation d'ordre 1 et les autocorrélation d'ordre supérieur sont inexistantes (Tableau 5. 10). Le même constat est fait pour les autocorrélations partielles (pacf).

Tableau 5. 10 : Nombre de séries d'indices de déficit d'aiguilles avec une autocorrélation significative au seuil de 5% (N) (en haut), nombre de chronologies avec une autocorrélation partielle significative au seuil de 5% (en bas). Nb séries : nombre de séries, R.acf : coefficient d'autocorrélation, R.pacf : coefficient d'autocorrélation partielle.

PFreg1	n-1	n-2	n-3	n-4	n-5	n-6	n-7	n-8	n-9	n-10
Nb séries	182	182	182	182	182	182	182	182	182	182
<i>Autocorrélation</i>										
N (0.05)	11 (6%)	0 (0%)	4 (2%)	0 (0%)	1 (0.5%)	3 (1.6%)	0 (0%)	4 (2%)	3 (1.6%)	5 (3%)
R.acf	-0.13	0.04	-0.09	0.01	-0.04	-0.08	-0.01	-0.14	0.04	-0.15
<i>Autocorrélation partielle</i>										
N (0.05)	11 (6%)	0 (0%)	4 (2%)	2 (1%)	2 (1%)	3 (1.6%)	0 (0%)	8 (4%)	3 (1.6%)	5 (3%)
R.pacf	-0.13	-0.01	-0.09	-0.04	-0.05	-0.12	-0.05	-0.18	-0.04	-0.17

Coefficients de GINI et GLK

Nous avons calculé les coefficients de Gini (GINI) et de coïncidence ("Gleichlaufigkeit" - GLK) pour comparer la variabilité d'une année à l'autre et la force du signal commun entre les arbres (Tableau 5. 11). Ces coefficients, classiquement utilisés pour la croissance radiale, ont aussi été calculés pour la première fois pour les notations de houppier. Le coefficient GLK pour le déficit d'aiguilles varie entre 0.53 et 0.68 et 0.56 et 0.62 pour la croissance. Ce qui suggère un signal commun pour le déficit d'aiguilles et la croissance dans les régions. Par contre, les valeurs des coefficients de GINI sont élevées pour le déficit d'aiguilles allant 0.37 à 0.69. Dans le cas du sapin, les fortes valeurs de GINI ne peuvent pas être interprétées comme le signe d'une plus grande variabilité interannuelle pour le déficit d'aiguilles car la présence d'un grand nombre de zéros (absence de déficit d'aiguilles) biaise le calcul.

Tableau 5. 11 : Statistiques des séries d'indices de déficit d'aiguilles (PFreg1) et de croissance radiale (rwi). Le coefficient de Gleichläufigkeit (GLK, à gauche), pour vérifier la similitude du signal entre les séries et le coefficient de Gini (GINI, à droite), pour comparer la sensibilité au climat.

	GRECO		GLK		GINI	
	PFreg1	rwi	PFreg1	rwi	PFreg1	rwi
Alpes	0.63	0.59	0.60	0.11		
Vosges	0.53	0.61	0.37	0.13		
Jura	0.60	0.62	0.67	0.15		
MC	0.68	0.58	0.69	0.12		
Nat	0.57	0.56	0.53	0.13		

2.6.2. Réponse aux événements climatiques extrêmes du déficit d'aiguilles et de la croissance radiale

De la même manière qu'en dendrochronologie, nous avons calculé les années caractéristiques selon la méthode de Becker et al. (1994) à la fois sur les séries de croissance et de déficit d'aiguilles. Nous avons dans un premier temps cherché les années très caractéristiques correspondant à 75% des arbres avec un sens de variation commun et une amplitude de réponse de plus ou moins 10%. Cependant, aucune année caractéristique n'a été détectée avec ces seuils. Nous avons ensuite défini les années caractéristiques comme des années où au moins 60% des arbres partageaient une variation d'au moins 10% avec l'année précédente. Si le déficit d'aiguilles explique une partie de la croissance radiale, à chaque année caractéristique positive de déficit d'aiguilles (i.e. fort déficit d'aiguilles) correspondrait une année caractéristique négative de croissance l'année même ou l'année suivante.

De manière générale, très peu, voire aucune année caractéristique, n'est identifiée pour les séries de déficit d'aiguilles (Figure 5. 9, Figure 5. 10, Figure 5. 11, Figure 5. 12). Seules deux GRECO présentent des années caractéristiques positives de déficit d'aiguilles (années à fort déficit d'aiguilles): les Alpes en 2011 et 2012 et le Jura en 2014.

Ces années caractéristiques positives de déficit d'aiguilles ne sont pas systématiquement associées à des années caractéristiques négatives de croissance radiale. C'est-à-dire que les années à fort déficit d'aiguilles ne coïncident pas avec une année à faible croissance radiale.

Pour la croissance radiale, sur la période 1989-2014, le nombre d'années caractéristiques par GRECO varie de 4 à 9 soit 16 à 36% d'années caractéristiques. Le nombre d'années positives (forte croissance radiale) varie entre 2 et 4 et le nombre d'années négatives (faible croissance radiale) entre 2 et 5. L'année 1998 est la seule année caractéristique (négative) commune à toutes les GRECO.

Vosges

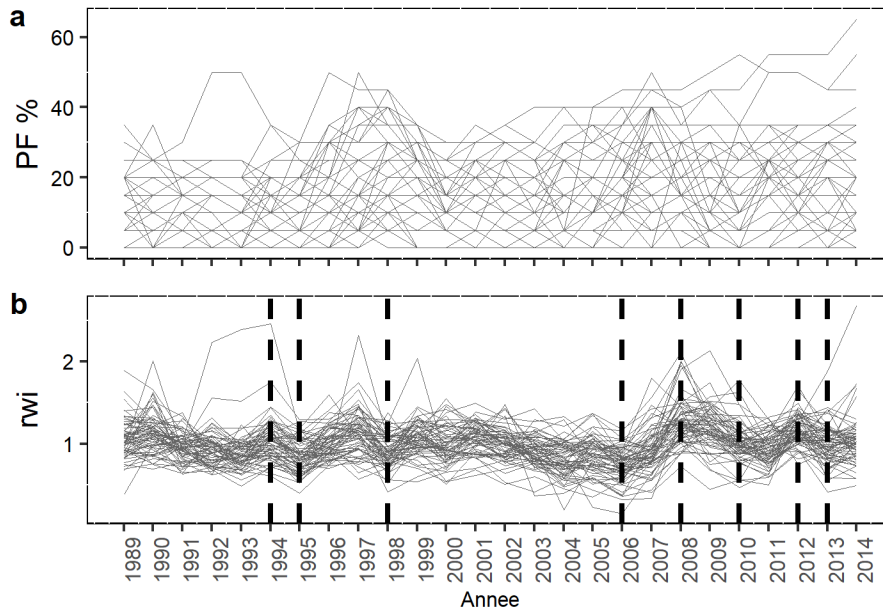


Figure 5. 9 : Séries de déficit d'aiguilles brutes (PF, %) notées en classes de 5% (a) et d'indices de croissance radiale rwi (b). En pointillés, les années caractéristiques calculées sur les deux indices au seuil de 60% dans les Vosges.

Jura

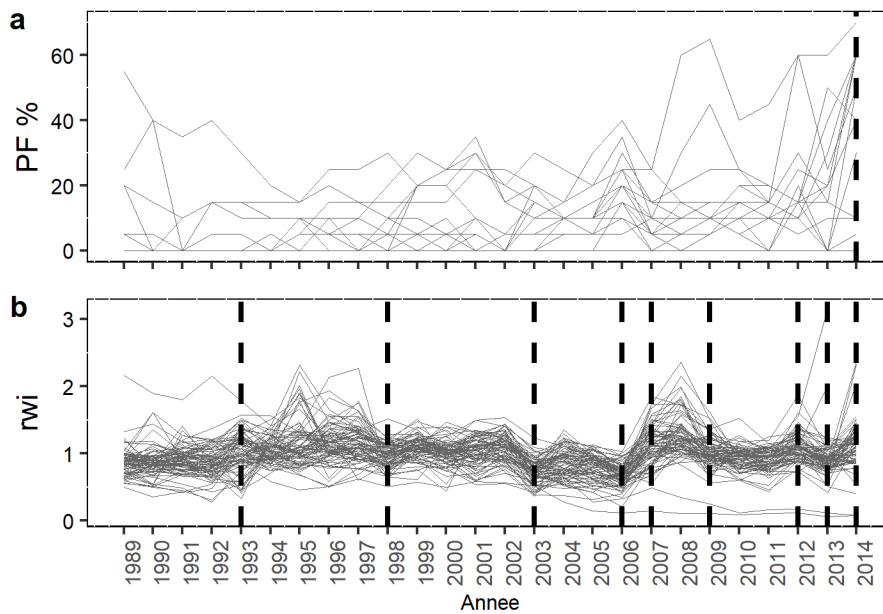


Figure 5. 10 : Séries de déficit d'aiguilles brutes (PF, %) notées en classes de 5% (a) et d'indices de croissance radiale rwi (b). En pointillés, les années caractéristiques calculées sur les deux indices au seuil de 60% dans le Jura.

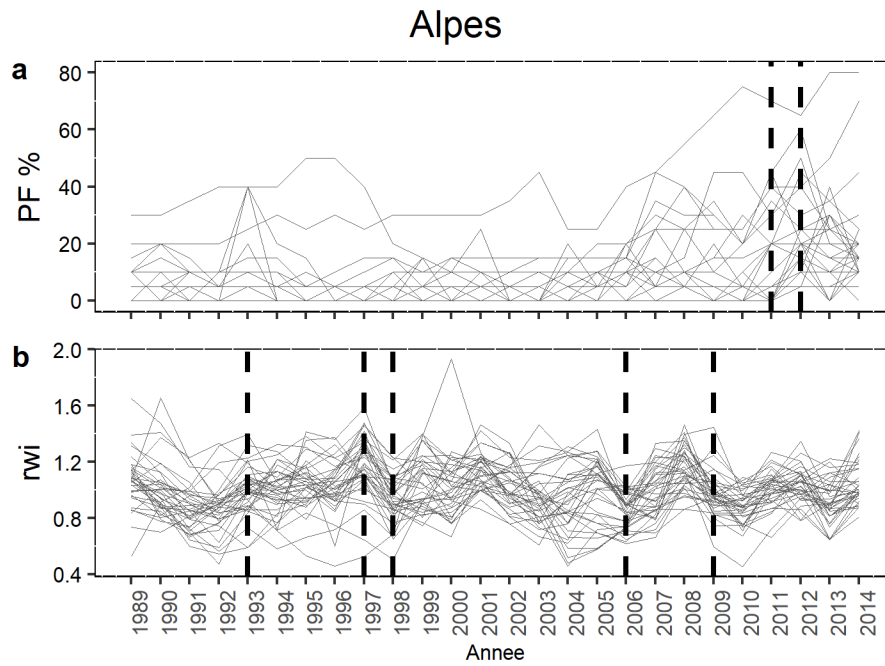


Figure 5. 11 : Séries de déficit d'aiguilles brutes (PF, %) notées en classes de 5% (a) et d'indices de croissance radiale rwi (b). En pointillés, les années caractéristiques calculées sur les deux indices au seuil de 60% dans les Alpes.

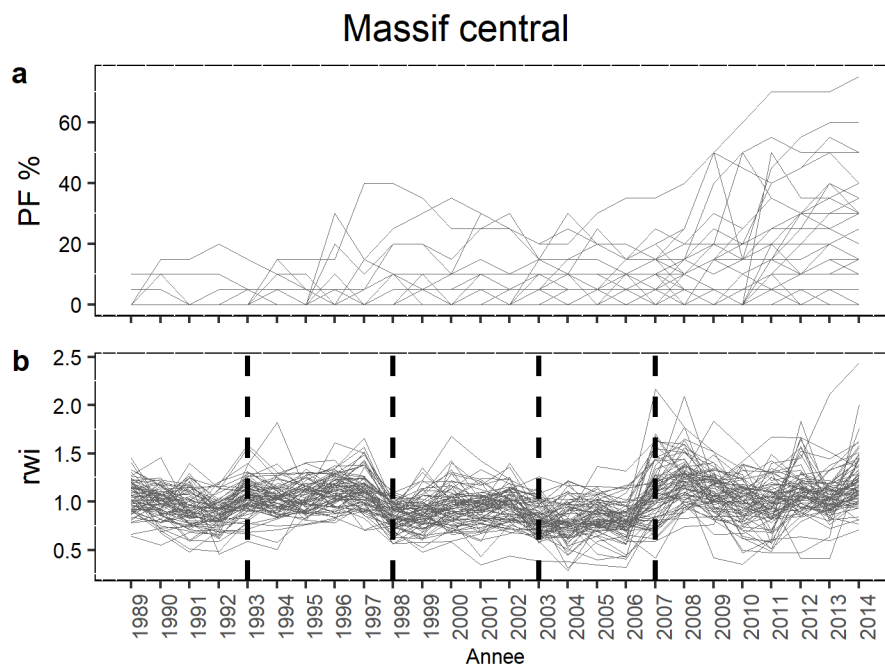


Figure 5. 12 : Séries de déficit d'aiguilles brutes (PF, %) notées en classes de 5% (a) et d'indices de croissance radiale rwi (b). En pointillés, les années caractéristiques calculées sur les deux indices au seuil de 60% dans le Massif central.

2.6.3. Expliquer les variations interannuelles de déficit d'aiguilles

2.6.3.1. Analyse sur toutes les années d'observation de déficit d'aiguilles

Dans cette partie nous avons cherché à expliquer les variations interannuelles des indices de déficit d'aiguilles (PFreg1) avec les prédicteurs climatiques retenus dans le Tableau 5. 6. La sélection des prédicteurs climatiques expliquant les variations d'indice de déficit d'aiguilles est présentée dans la Figure 5. 13 et les performances associées dans le Tableau 5. 12.

Cette analyse expose la grande importance des conditions climatiques hivernales et ce quelle que soit la région écologique. Dans le Jura et le Massif central, seuls l'accumulation du froid d'octobre à février (chill.ONDJF) et le rayonnement global les jours de photosynthèse d'octobre à février (Rgl.photos.ONDJF) sont importants pour expliquer le déficit d'aiguilles. Dans les Vosges, en plus de la photosynthèse hivernale et de l'accumulation de températures négatives (photos.ONDJF et chill.ONDJF) ont été retenus les températures moyennes de mars à mai de l'année en cours et de l'année précédente. Parmi les prédicteurs issus du bilan hydrique, seul le déficit hydrique estival de l'année n-1 (deficit.AMJJ.lag1) a été retenu. Enfin dans les Alpes, le prédicteur le plus important est le déficit hydrique de juillet à août (deficit.JJA), suivi de l'accumulation des températures négatives hivernales (chill.ONDJF) et enfin le déficit hydrique d'avril à juillet de l'année n-1 (deficit. AMJJ.lag1). Le sens des effets des prédicteurs sélectionnés sur le déficit d'aiguilles, quelle que soit la région écologique, est difficile voire impossible à interpréter à partir des graphiques de dépendance partielle (PDP) du fait de la non monotonie des relations (Annexe 1).

Tableau 5. 12 : Paramètres et performances des modélisation des indices de déficit d'aiguilles (PFreg1) obtenus par validation croisée k-fold=5. MSE : erreur quadratique moyenne, plus il est petit meilleur est le modèle. Rsq : R carré. Les modèles ont été ajustés sur toutes les observations de déficit d'aiguilles disponibles.

GRECO	mtry	ntree	MSE moyen	MSE.sd	R ² moyen
Vosges	2000	4	0.16	0.030	0.51
Massif central	200	10	0.17	0.034	0.56
Jura	200	4	0.20	0.021	0.46
Alpes	200	4	0.21	0.043	0.42

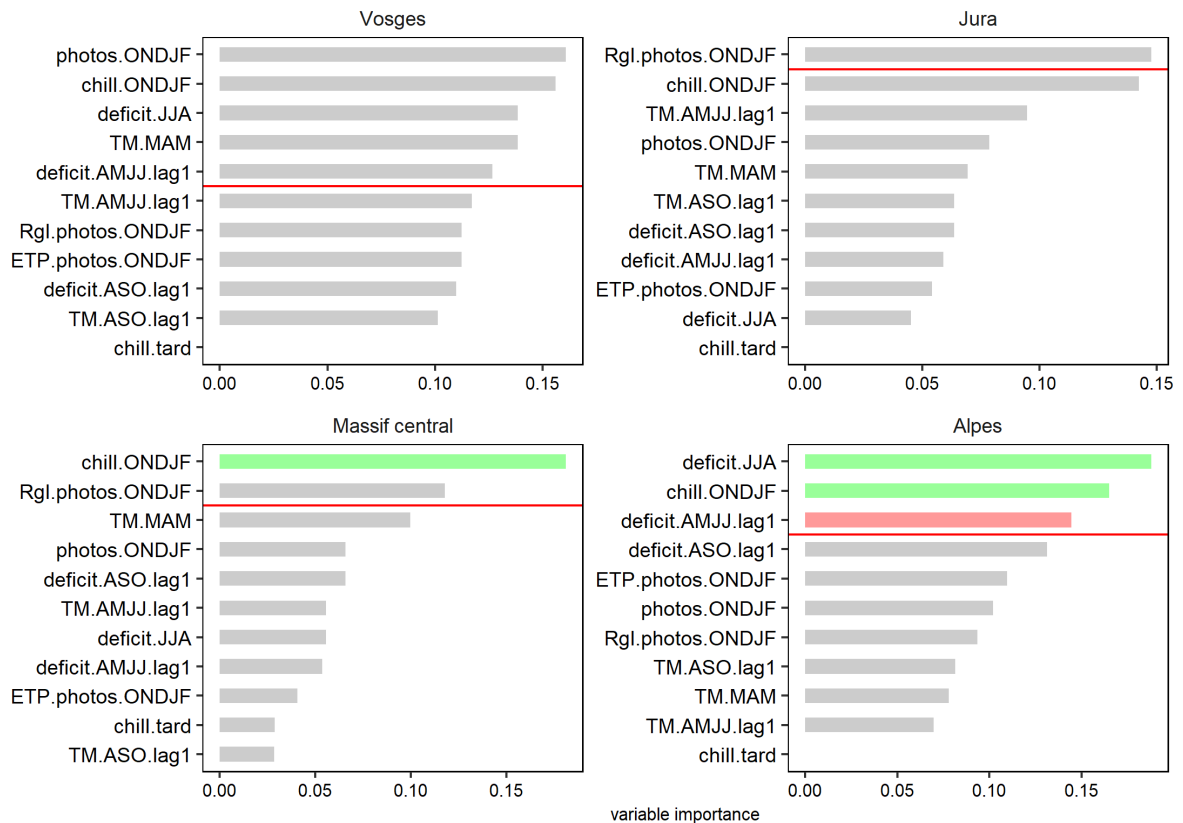


Figure 5. 13 : Importance des prédicteurs sélectionnés par l'algorithme VSURF pour les variations interannuelles des séries d'indices de déficit d'aiguilles (PFeg1, 1989-2014) pour chaque région (GRECO). Les prédicteurs sont classés en fonction de l'importance décroissante de la variable mesurée par l'augmentation moyenne du carré des résidus OOB lorsque le prédicteur a été permuté (Genuer et al., 2015). Les variables situées au-dessus de la ligne rouge ont été sélectionnées lors de l'étape d'interprétation de la procédure VSURF. En vert, les prédicteurs ayant un effet positif sur la variable. En rouge, les prédicteurs ayant un effet négatif sur la variable.

L'analyse des erreurs de prédictions permet de vérifier la qualité des prédictions mais aussi de voir si ces résultats sont dus à un groupe de points biaisant la relation (Figure 5. 14).

Premièrement, on observe pour chaque région écologique des groupes de points pouvant biaiser les résultats. Ces groupes de points correspondent généralement à une année climatique particulière partagée entre un groupe de placettes. L'impact de ces groupes de points sur la sélection des prédicteurs a été testé.

Deuxièmement, on remarque la difficulté à prédire les déficits d'aiguilles à 0%, ce qui est représenté par la diagonale de points représentés sur la Figure 5. 14. Le fait que les indices de déficit d'aiguilles (PFreg1) du sapin soit uniquement expliqués par un prédicteur climatique hivernal laisse penser que la procédure de construction des arbres s'est arrêtée très rapidement (Figure 5. 13). La construction de l'arbre ce serait arrêtée après la ou les premières coupures à un nœud car il n'était plus possible de découper les deux groupes créés en sous-groupes de points plus homogènes. Sachant que la distribution du déficit d'aiguilles du sapin présente une distribution très asymétrique, avec un grand nombre de zéros ce qui représente une absence de déficit d'aiguilles (PFreg1=0) (Figure 5. 6), nous émettons l'hypothèse que la procédure arrive seulement à diviser les observations en un groupe d'observations de déficit d'aiguilles égal à 0 (PFreg1= 0) et un deuxième groupe avec des déficits d'aiguilles supérieurs à 0 (PFreg1> 0).

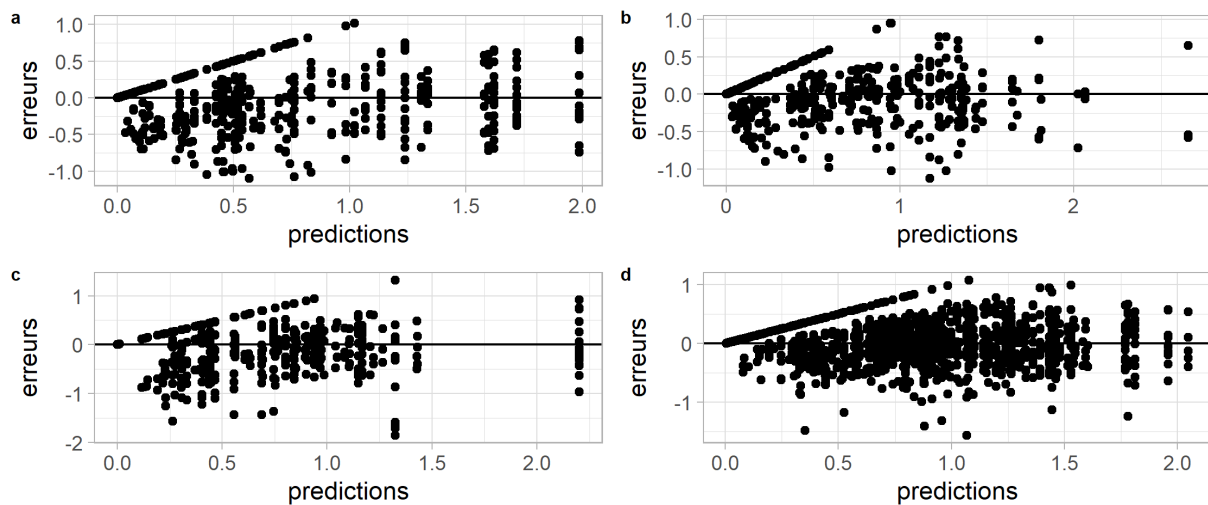


Figure 5. 14 : Erreurs de prédiction de l'indice de déficit d'aiguilles (PFreg1) après ajustement d'un modèle VSURF sur toutes les observations disponibles pour le sapin. Les GRECO a) Massif central, b) Alpes, c) Jura, d) Vosges. L'alignement des points en diagonale correspond aux erreurs de prédictions des déficit d'aiguilles à 0%.

4.6.3.1. Analyse sans les observations à 0% de déficit d'aiguilles

Pour vérifier notre hypothèse, la procédure a été relancée en excluant de l'analyse les années où il n'y a pas de déficit d'aiguilles (PFreg1=0). On cherche à voir si la procédure de calcul permet de mieux expliquer les variations de déficit d'aiguilles observées (PFreg1).

La suppression des observations PFreg1=0 diminue considérablement le nombre de données disponible pour les analyses (Figure 5. 15). On passe d'effectifs compris entre 1450 et 700 pour les analyses, toutes observations confondues, (Figure 5. 6) à des effectifs compris entre 1168 et 358 pour les analyses sans les déficits d'aiguilles à 0%. Cette baisse du nombre d'observations peut limiter la capacité d'apprentissage du modèle. En comparant les mesures de performances des modèles excluant les années sans déficit d'aiguilles (Tableau 5. 13) avec celles des modèles conservant toutes les observations (Tableau 5. 12), on voit une dégradation de la qualité des modèles avec une augmentation de l'erreur quadratique moyenne (MSE).

En supprimant les observations au déficit d'aiguilles nuls (PFreg1=0), on travaille sur des cas particuliers où il y a un déficit foliaire et non plus sur l'ensemble des notations toutes années confondues.

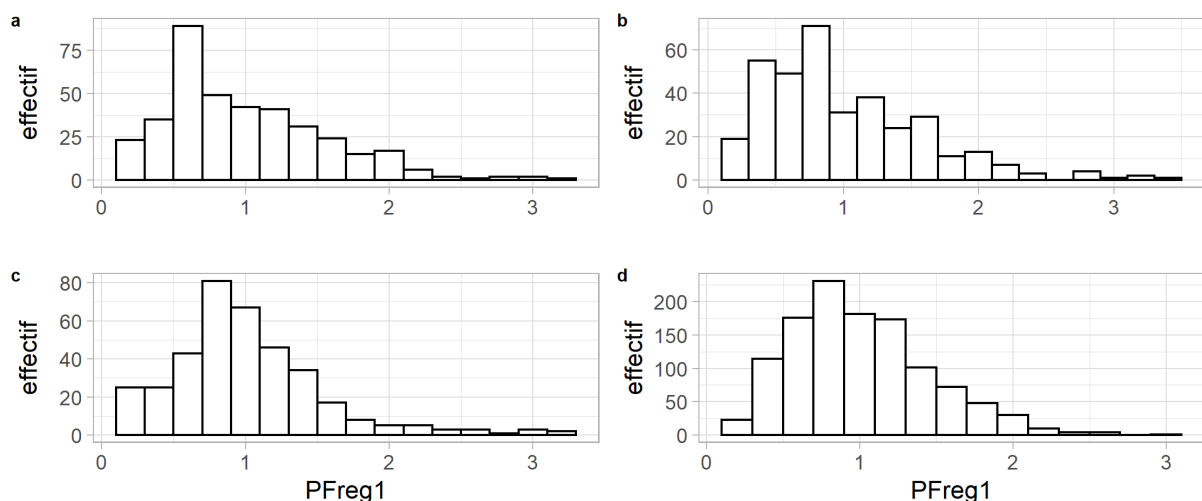


Figure 5. 15 : Distribution des indices de déficit d'aiguilles (PFreg1) sans les observations à 0%, pour les GRECO a) Massif central, b) Alpes, c) Jura, d) Vosges.

Les classements de la Figure 5. 16 correspondent à la sélection par ordre d'importance des prédicteurs des indices de déficit d'aiguilles supérieurs à 0. En travaillant avec ce sous-échantillon, on remarque qu'un plus grand nombre de prédicteurs a été sélectionné. Ce qui veut dire que la procédure RF a réussi à subdiviser les observations en différents sous-groupes. Enlever les observations PFreg1=0 a diminué l'importance du rayonnement pendant l'hiver pour le Massif central et le Jura. Mais on note tout de même que les variables hivernales restent très importantes pour expliquer les variations interannuelles de déficit d'aiguilles dans toutes les GRECO.

Enlever les observations de déficit d'aiguilles nuls (PFreg1=0) a également permis d'identifier, à partir des diagrammes de dépendance partielle (PDP), d'avantages de sens des effets des prédicteurs (Annexe 1). Cela se voit en comparant les nombre de prédicteurs coloriés en vert ou en rouge entre la Figure 5. 13 et Figure 5. 16.

Tableau 5. 13 : Paramètres et performances des modélisation des indices de déficit d'aiguilles (PFreg1) obtenus par validation croisée k-fold=5. MSE : erreur quadratique moyenne, plus l'erreur est petite, meilleur est le modèle. Rsq : R carré. Les modèles ont été ajustés sur les observations où déficit d'aiguilles était supérieur à 0%.

GRECO	mtry	ntree	MSE moyen	MSE.sd	R ² moyen
Vosges	2000	4	0.41	0.003	0.11
Massif central	200	10	0.38	0.022	0.19
Jura	200	4	0.18	0.019	0.27
Alpes	200	4	0.33	0.025	0.17

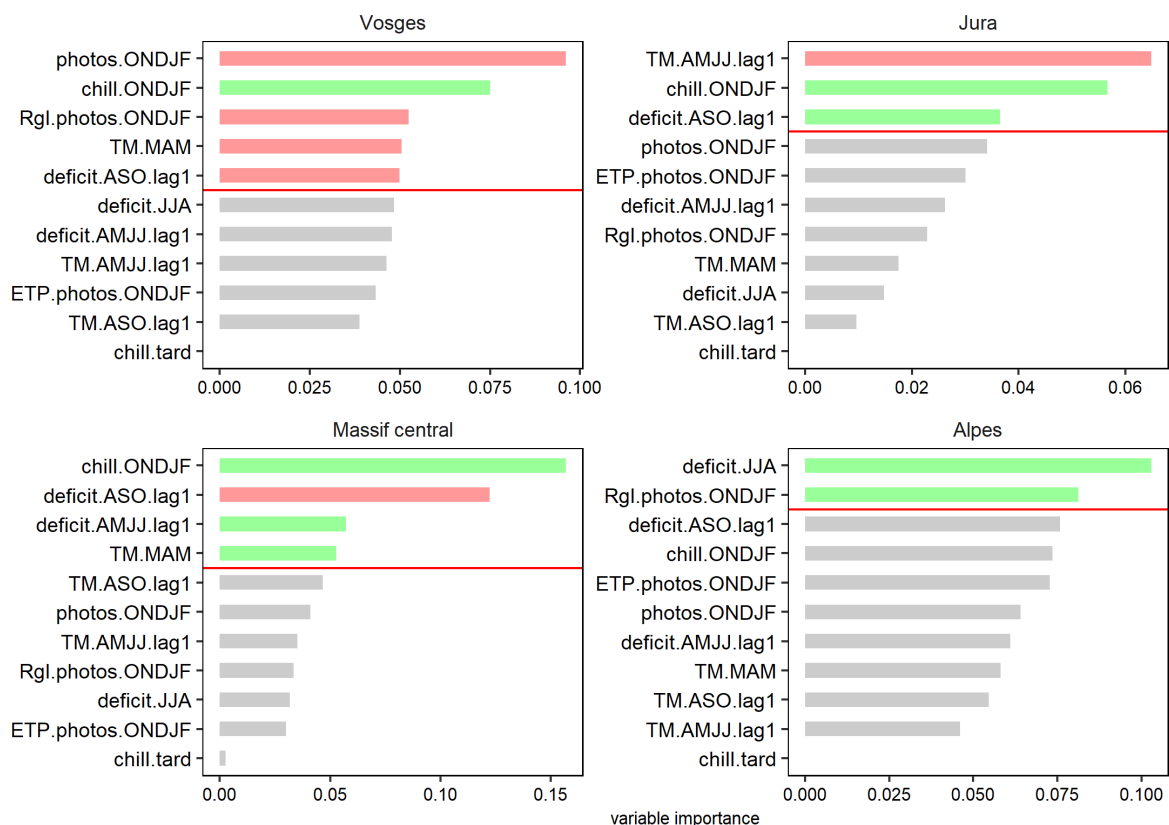


Figure 5. 16 : Importance des prédicteurs sélectionnés par l'algorithme de Random Forest (VSURF) pour les variations interannuelles des séries d'indices de déficit d'aiguilles (PFreg1, 1989-2014) pour chaque région écologique (GRECO) après avoir retiré les années sans déficit d'aiguilles (PFreg1=0). Les prédicteurs sont classés en fonction de l'importance de la variable mesurée par l'augmentation moyenne du carré des résidus OOB lorsque le prédicteur a été permuté (Genuer et al., 2015). Les variables situées au-dessus de la ligne rouge ont été sélectionnées lors de l'étape d'interprétation de la procédure VSURF. En vert, les prédicteurs ayant un effet positif sur la variable. En rouge, les prédicteurs ayant un effet négatif sur la variable.

2.6.4. Expliquer les variations interannuelles de croissance radiale

2.6.4.1. Analyse des variations interannuelles de croissance avec prédicteurs climatiques

Dans cette partie les variations interannuelles des indices de croissance radiale (rwi) sont expliquées à l'aide des prédicteurs climatiques élaborés présentés dans le Tableau 5. 6. Les classements des prédicteurs sélectionnés par la procédure VSURF ainsi que le sens des effets sur la croissance sont présentés dans la Figure 5. 17 et les performances des modèles associés dans le Tableau 5. 14. Les erreurs de prédiction associées sont représentées dans la Figure 5. 18. De manière générale, comparé aux modèles de déficit d'aiguilles, on remarque une augmentation du nombre de prédicteurs sélectionnés. De plus, le sens des relations les prédicteurs et les indices de croissance observés à partir des « partial dependence plots » (PDP, Annexe 1) est plus claire que pour les indices de déficit d'aiguilles (Annexe 1).

Tableau 5. 14 : Paramètres et performances des modèles de croissance obtenus par validation croisée k-fold=5. MSE : mean squared error, plus l'erreur quadratique moyenne est petite, meilleur est le modèle. Rsq : R carré.

GRECO	mtry	ntree	MSE moyen	MSE.sd	R ² moyen
Vosges	4	2000	0.04	0.002	0.40
Massif central	4	500	0.03	0.004	0.47
Jura	4	500	0.04	0.008	0.51
Alpes	4	500	0.02	0.003	0.41

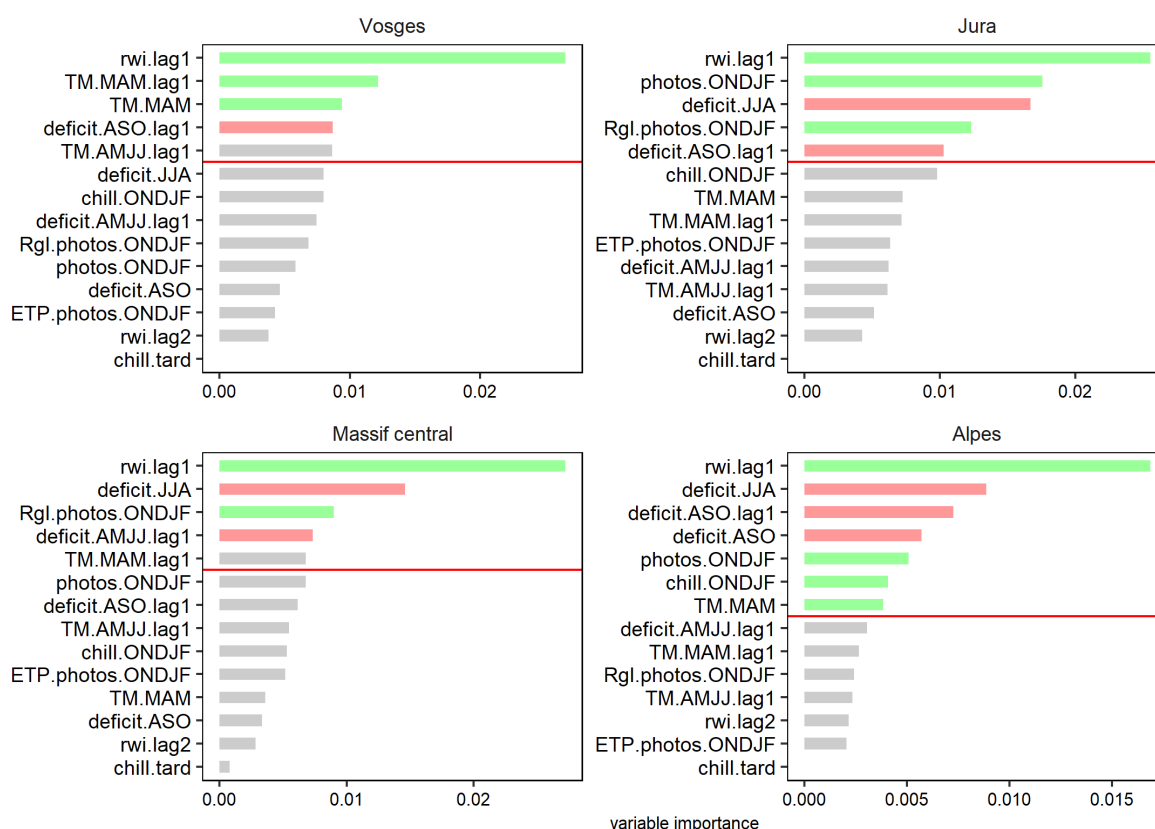


Figure 5. 17 : Importance des variables sélectionnées par l'algorithme de Random Forest (VSURF) pour les variations interannuelles des séries d'indices de croissance radiale (rwi, 1989-2014) pour chaque GRECO. Les prédicteurs sont classés en fonction de l'importance de la variable mesurée par l'augmentation moyenne du carré des résidus OOB lorsque le prédicteur a été permuté (Genuer et al., 2015). Les variables situées au-dessus de la ligne rouge ont été sélectionnées lors de l'étape d'interprétation de la procédure VSURF. En vert, les prédictors ayant un effet positif sur la variable. En rouge, les prédictors ayant un effet négatif sur la variable.

La largeur de cerne de l'année n-1 (rwi.lag1) sort systématiquement comme le premier prédicteur pour toutes les régions écologiques, comme les autocorrélations de rang 1 élevées le laissaient présager. Cependant, le cerne n-2 (rwi.lag2) n'est jamais ressorti comme significatif pour expliquer la croissance de l'année n.

La réponse de croissance du sapin au climat est assez similaire entre régions écologiques avec tout de même quelques spécificités. La largeur du cerne est essentiellement diminuée par le déficit hydrique estival de juin à août de l'année en cours (deficit.JJA) pour toutes les régions sauf les Vosges. Les déficits hydriques de la fin de saison de végétation de l'année n-1 (deficit.ASO.lag1) ressortent également comme de bons prédicteurs de la croissance dans 3 régions sur 4 en limitant cette dernière. Enfin les conditions hivernales jouent un rôle important dans la prédiction de la croissance radiale du sapin car les prédicteurs liés à la photosynthèse hivernale, au rayonnement global durant les jours de photosynthèse hivernale active ou bien le cumul de froid ont systématiquement un effet positif sur les largeurs de cernes.

Dans le **Jura**, on retrouve une sensibilité négative au déficit hydrique estival mais aussi de la fin de saison de croissance n-1. Ainsi qu'un effet positif des jours de photosynthèse hivernale et de rayonnement pendant ces jours.

Le **Massif central** est la seule région où la largeur de cerne diminue avec l'augmentation du déficit hydrique estival de l'année n-1. Par rapport au Jura, la croissance des arbres de cette région est affectée par les températures de mars à mai de l'année n-1 mais le sens de l'effet reste difficile à interpréter à partir des PDP (Annexe 1).

Dans les **Alpes**, la croissance des arbres répond négativement au déficit hydrique estival. C'est dans cette seule région que l'on retrouve un effet négatif du déficit hydrique de fin de saison de croissance de l'année n (août-octobre) en plus de l'année n-1. Le cumul de froid sur l'hiver et le nombre de jours de photosynthèse en hiver augmentent l'épaisseur de cerne, sans doute à travers le compartiment bois initial.

Enfin, la réponse de la croissance des arbres des **Vosges** se distingue des autres régions par l'importance des températures du début de saison de croissance des années n et n-1. Les classements (Figure 5. 17) mettent en avant la faible sensibilité au déficit hydrique. Seul le déficit hydrique de la fin d'arrière-saison de croissance (deficit.ASO.lag1) a un effet négatif sur la largeur de cerne. Un faible effet des températures d'avril à juillet de l'année n-1. Contrairement aux autres GRECO aucun effet de prédicteurs hivernaux n'est observé.

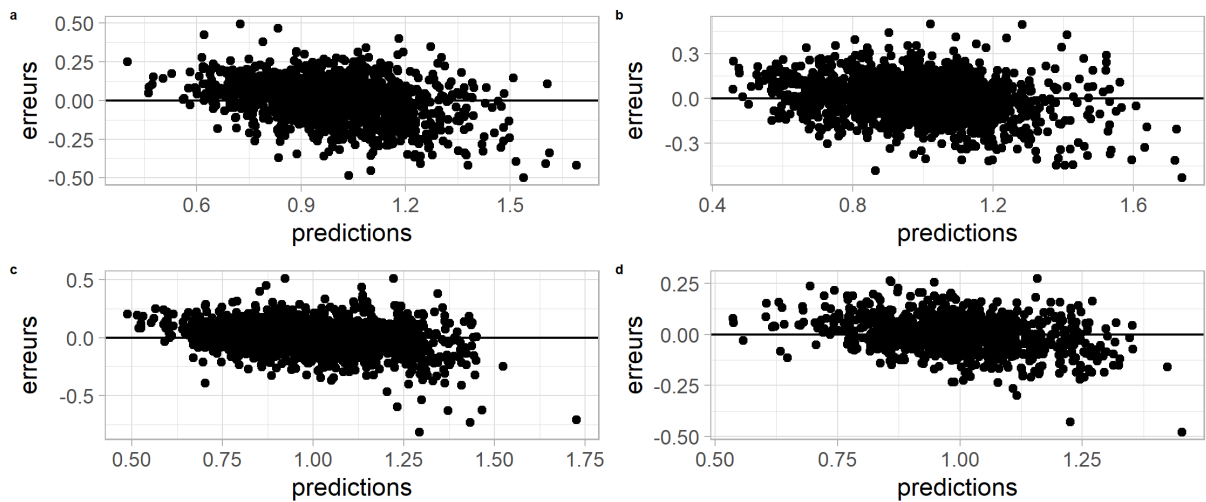


Figure 5. 18 : Erreurs de prédiction des indices de croissance radiale (rwi) pour les GRECO a) Massif central, b) Alpes, c) Jura, d) Vosges.

2.6.4.2. Le déficit d'aiguilles, un prédicteur de la croissance radiale du sapin ?

Dans le but de voir s'ils pouvaient expliquer une part de la variabilité de la croissance annuelle nous avons introduit, en complément des prédicteurs climatiques, l'indice de déficit d'aiguilles de l'année en cours (PFreg2) et de l'année précédente. L'ajout du déficit d'aiguilles n'a ni augmenté ni fait baisser significativement les performances des modèles (Tableau 5. 15) par rapport aux modèles sans déficit d'aiguilles (Tableau 5. 14). Ce résultat est cohérent avec nos observations précédentes. En l'absence de déficit d'aiguilles pour la majorité des arbres et des années, on ne peut mettre en évidence son effet sur la croissance.

Tableau 5. 15 : Paramètres et performances des modèles de croissance obtenus par validation croisée k-fold=5. MSE : mean squared error, plus l'erreur quadratique moyenne est petite, meilleur est le modèle. Rsq : R carré.

GRECO	MSE moyen	MSE.sd	R ² moyen
Vosges	0.05	0.009	0.34
Massif central	0.04	0.004	0.41
Jura	0.03	0.009	0.59
Alpes	0.02	0.004	0.43

2.6.5. Introduction des symptômes biotiques comme prédicteurs de la croissance radiale et du déficit d'aiguilles du sapin

Jusqu'ici, l'explication des variations interannuelles des indices de déficit d'aiguilles et de croissance radiale avait été faite à partir de prédicteurs climatiques élaborés. Nous avons introduit, en plus des facteurs abiotiques, les symptômes et les causes des dommages biotiques observés annuellement sur les arbres du réseau. Cependant aucun résultat n'est présenté dans cette partie car aucun dommage biotique n'a eu d'effet significatif sur les variations interannuelles des deux indices. La présence continue de signalements de dorge du sapin et de gui sur les arbres de la région écologique des Vosges (Figure 5. 7) n'explique en rien les variations interannuelles de la croissance ou du déficit d'aiguilles.

2.7. Discussion

2.7.1. Signal commun entre les arbres et sensibilité au climat

L'impression générale qui se dégage de l'analyse du déficits d'aiguilles est que les sapins sont plutôt en bonne santé sur notre période d'étude 1989-2014. Sur cette période, les arbres ont un déficit d'aiguilles moyen de 10%, ce qui est très faible, d'autant plus qu'il est noté en classe de 5%. De plus la distribution des observations de houppiers nous a montré qu'une grande partie des arbres ont un déficit d'aiguille nul pour la plupart des années. La placette 1474 se différencie des autres placettes étudiées avec un déficit d'aiguilles moyen de 25% et un maximum de 80%, atteint en 2013 et 2014 par un seul arbre. En calculant le coefficient de coïncidence (GLK) à la fois pour séries d'indice de croissance radiale et de déficit d'aiguilles, nous cherchions à identifier et à quantifier un signal commun entre les séries d'une même région. Les valeurs de ce coefficient varient entre 0.53 et 0.68 pour le déficit d'aiguilles et 0.56 et 0.62 pour la croissance. Nous ne pouvons pas conclure que les séries de croissance radiale présentent un meilleur signal commun, à l'échelle de la région, que le déficit d'aiguilles. Nous avons également calculé pour les deux indices le coefficient de GINI, qui devaient nous permettre d'estimer la sensibilité au climat des deux indices en calculant l'inégalité entre paires de mesures. S'agissant d'une mesure d'inégalité utilisée, entre autres, dans le domaine de la dendrochronologie, on suppose donc des valeurs non nulles, ou du moins que les valeurs nulles sont rares. Ce coefficient n'était donc pas adapté à nos données de déficit d'aiguilles qui sont principalement égales à 0.

2.7.2. Discussion à propos des années caractéristiques de croissance et de déficit d'aiguilles

L'analyse des années caractéristiques montre, comme nous le verrons plus loin pour les hêtraies, que le déficit d'aiguilles marque très peu les années très caractéristiques contrairement à la croissance radiale. C'est pourquoi nous avons dû, pour identifier les années caractéristiques de déficit d'aiguilles, abaisser le seuil de partage de la variation relative de croissance à 60% des arbres (au lieu de 75% habituellement).

Trois années caractéristiques positives de déficit d'aiguilles (dégradation de l'état des cimes) ont été détectées sur la période 1989-2014. Dans les Alpes, l'hiver 2010 a été froid et sec suivi d'un printemps 2011 anormalement chaud et sec. Alors qu'en moyenne sur toute la période (1989-2014), la température moyenne en avril et mai est 9°C et des précipitations moyennes de 238 mm, l'année 2011 se distingue avec un printemps plus chaud à 12°C et plus sec avec 150 mm de pluies. Cette sécheresse de printemps n'est pas visible avec les indices de déficit hydrique (parce que n'atteignant pas le seuil de 40% de contenu en eau relatif) mais elle représente l'essentiel des dégâts non biotiques signalés sur le réseau en 2011. L'année 2012, correspond à une année avec beaucoup de dégâts attribués par les observateurs aux gelées tardives que nous ne retrouvons pas avec notre quantification des gelées tardives. Dans notre étude les gelées tardives sont caractérisées par l'accumulation des températures moyennes négatives de la date de débourrement calculée (Aussenac 1973) jusqu'à août. Les dates de que nous avons calculées s'étendent de mars à juin et couvrent bien la période de débourrement observée dans d'autres études menées en France qui d'étendent mai et juin (Lebourgeois et al. 2002, 2008; Davi et al. 2011; Cuny et al. 2012). En travaillant avec les températures moyennes journalières (et non minimales absolues) nous avons peut-être minimisé la présence de températures négatives dans une journée. Ainsi, en définissant le nombre de jours de gels à partir des températures minimales journalière inférieures à 0°C nous aurions peut-être détecté plus de jours de gels tardifs et observer

un effet sur l'état du houppier. Enfin, l'année caractéristique positive du déficit d'aiguilles de 2014 peut correspondre à un arrière effet de la sécheresse de fin d'été en 2013 dans le Jura.

Les années caractéristiques négatives de croissance (cerne étroit) sont principalement expliquées par des déficits hydriques estivaux à l'exception de deux années. L'année 2010 dans les Vosges correspond à un hiver long et rigoureux marqué par une vague de froid. L'année 2013 dans les Vosges et le Jura correspond à un printemps froid, arrosé et peu ensoleillé ayant entraîné de gros retards de débourrement jusqu'à 3 semaines (Carouille 2013). Notons enfin qu'en travaillant sur toutes les séries de croissance disponibles et sur la plus grande période disponible (1919 – 2014, données non présentées) nous retrouvons les années caractéristiques (seuil 75%) classiques pour le sapin (Bert et al. 1990; Rolland et al. 2000; Lebourgeois 2006; Lebourgeois et al. 2010b):

- 1951, année positive à cause d'une saison de croissance humide et chaude ;
- 1956, année négative de croissance, effet des températures froides de l'hiver dû à l'absence d'endurcissement à cause d'un mois de décembre aux températures douces ;
- 1962 et 1976, deux années négatives de croissance à cause de sécheresses ;
- 1986, année négative de croissance qui serait causée par un retard de débourrement suite à un début de printemps très froid.

Deux des trois années avec un état des houppiers dégradé (années caractéristiques positives) ne sont pas associées à des années à faibles croissance radiale (années caractéristiques négatives). Seulement dans le Jura, l'année caractéristique positive du déficit d'aiguilles en 2014 correspond à une année caractéristique positive de croissance.

2.7.3. Réponse au climat moyen

L'analyse de la réponse de la croissance radiale au climat dans les différentes régions et sur la période 1989-2014 n'a pas fait ressortir de schéma clairement différent entre les contextes écologiques. En raison de l'effet positif de l'altitude sur la disponibilité de l'eau (plus de précipitations), on s'attend à ce que les arbres situés sur des sites de basse altitude soient plus contraints par les sécheresses que ceux situés sur des sites de haute altitude. Or, dans les Alpes on retrouve principalement un effet négatif des déficits hydriques sur la croissance radiale. Il s'agit donc plus d'un effet mésoclimat propre à chaque GRECO. La mise en évidence d'un effet thermique plutôt qu'hydrique avec l'altitude est généralement mis en évidence en travaillant sur un gradient altitudinal (Cailleret 2011).

Conditions climatiques de début de saison (mars, avril, mai)

Nos résultats mettent en évidence une corrélation positive entre la croissance et les températures au début de la saison de croissance. Cette corrélation avec la température montre que les conditions au début de la saison de croissance sont importantes pour la reprise de l'activité cambiale (Deslauriers et al. 2008) et la production de bois, retrouvée dans d'autres études dendroclimatiques (Bert 1992; Rolland 1993; Desplanque et al. 1998). Les températures élevées d'avril peuvent réactiver précocement le cambium (Gričar et al. 2006) allongeant ainsi la saison de croissance et donc l'assimilation de carbone (Vitasse et al. 2009) pendant une période où le déficit hydrique est rare.

Déficit hydrique de fin de saison de végétation n-1

Le déficit hydrique de fin d'été au début de l'automne précédent la formation du cerne limite la croissance. Ce dernier, associé aux conditions climatiques de début de saison de végétation, réduit la croissance en limitant la mise en place des cellules du bois initial (Lebourgeois et al. 2010b). De la même manière que nous dans les Vosges, le Jura et les Alpes, d'autres études ont montré le rôle central des précipitations d'août et de leurs arrière-effets sur la croissance et ce dans plusieurs régions (Becker et al. 1989; Bert 1992; Lebourgeois et al. 2010b, 2013). La croissance du sapin dans le Massif Central semble plus sensible aux conditions hydriques d'avril à juillet que la fin d'été.

Déficit hydrique estival de l'été en cours

Toutes les régions à l'exception des Vosges voient leur croissance radiale limitée par le déficit hydrique estival de l'année. Le déficit hydrique du sol a un effet négatif sur la formation des cernes des arbres en inhibant la division et l'élargissement des cellules du bois, contrôlées par un effet hydrique direct. L'effet de la sécheresse de l'année sur la largeur de cerne a été vu de nombreuses fois chez le sapin (Becker et al. 1989; Bert 1992; Desplanque et al. 1998; Carrer et al. 2010; Lebourgeois et al. 2010b, 2013). L'effet de la sécheresse peut également influencer sur l'assimilation du carbone par un contrôle stomatique de la transpiration et de la photosynthèse. Le sapin étant une espèce sensible à la sécheresse atmosphérique (déficit de saturation de l'air) économise l'eau en fermant ses stomates pour réguler la transpiration et réduisant également sa photosynthèse (Guehl and Aussenac 1987), y compris par un effet non stomatique (Guehl et al. 1991). Guicherd (1994) a observé sur une station sèche une sensibilité accrue des aiguilles du sapin à la sécheresse via un brunissement général des aiguilles, associée à une chute de la conductance stomatique. Contrairement au déficit hydrique édaphique précédant la saison de croissance qui influence la mise en place du bois initial, le déficit hydrique de l'année influence négativement la mise en place du bois final (Lebourgeois et al. 2010a), mettant en évidence un contrôle carboné.

Déficit hydrique de fin de saison de végétation n

L'effet négatif du déficit hydrique de la fin de saison de croissance (août-septembre) n'est retrouvé que dans les Alpes, alors qu'habituellement la saison de croissance est terminée. Latreille et al. (2017) ont retrouvé une sensibilité de la croissance du sapin aux températures de fin d'été. Ils l'expliquent par le fait que, chez les arbres dominants et co-dominants, la saison de croissance commence plus tôt et peut se poursuivre jusqu'à fin septembre et début octobre. Cette hypothèse se base sur les travaux de Rathgeber et al. (2011), qui montrent une fin de saison de croissance plus tardive pour les sapins dominants. Ce résultat s'explique en partie par l'absence de sécheresse pouvant provoquer un arrêt de croissance. Les arbres sélectionnés sur le réseau de suivi des dommages forestiers étant des arbres dominants à co-dominants, cette hypothèse pourrait expliquer pourquoi on retrouve un effet négatif du déficit hydrique de fin de saison de végétation sur les largeurs de cerne.

Contrôles hivernaux

La réponse la plus générique observée entre nos régions est celle aux conditions climatiques de l'hiver (octobre à février). Les prédictors liés à la photosynthèse hivernale, au rayonnement global ou cumul de froid ont systématiquement un effet positif sur les largeurs de cernes. Contrairement à Desplanque (1998) et Lebourgeois et al. (Lebourgeois et al. 2010b) nous ne trouvons pas un effet négatif de

températures froides extrêmes sur la croissance. Dans les Alpes, les températures négatives cumulées sur l'hiver ont un effet positif sur la croissance. Nous expliquons cet effet par un phénomène de basse température associé à une faible nébulosité et donc à une augmentation du rayonnement (situation anticyclonique). L'effet positif du cumul de froid est associé à l'effet positif du nombre de jours de photosynthèse hivernale sur la croissance. L'effet positif du nombre de jours de photosynthèse calculé sur la base des résultats de (Guehl et al. 1985) montre bien l'importance de la photosynthèse hivernale dans la formation du cerne du sapin. On retrouve également un effet positif du rayonnement représentant indirectement un réchauffement de l'air (Rolland 1993). Par contre, la relation positive entre l'ETP et la croissance pendant les mois d'hiver montre que la croissance est favorisée par une activité en d'hiver.

2.7.4. On ne peut pas conclure sur le déficit d'aiguilles comme prédicteur de la croissance

Des sapins peu dépérissants et de rares années caractéristiques à fort déficit d'aiguilles

Comme évoqué précédemment, nos analyses montrent que les sapins du réseau systématique sont peu dépérissants entre 1989 et 2014. Bien au contraire, les moyennes régionales de déficit d'aiguilles brutes, sur la période 1989-2014, varient de 7% dans le Massif central à 15% dans les Vosges. La distribution des estimations de déficit d'aiguilles est asymétrique (centré à gauche) du fait d'une prédominance de notations à 0% de déficit d'aiguilles (absence de déficit foliaire). Le sapin est l'une des espèces les moins représentées dans le réseau, ne représentant que 2,1% des espèces du réseau européen.

Mais certains arbres peuvent tout de même présenter quelques rares années des houppiers très défoliés. Trois années moyennement caractéristiques ont été identifiées pour les séries de déficit d'aiguilles, toutes positives contre 9 années pour la croissance radiale. Les années 2011 et 2012 dans les Alpes et 2014 dans le Jura marquent trois années à fort déficit d'aiguilles. Ces années caractéristiques ne sont pas systématiquement associées à des années caractéristiques négatives de croissance radiale que ce soit pour la même année ou l'année suivante. Les déficits d'aiguilles observés concernent le plus souvent des aiguilles âgées (Beyschlag et al. 1994). Or le sapin présente en situation normale de 6 à 9 années d'aiguilles (Jacamon 1987). Les aiguilles âgées ont une activité photosynthétique bien inférieure à celle des aiguilles de l'année. Cela peut s'expliquer par une diminution de l'azote dans les aiguilles les plus âgées provoquant une baisse de la capacité d'assimilation du CO₂ des aiguilles ainsi que la position des aiguilles dans le houppier. L'assimilation du CO₂ par les aiguilles diminue avec la baisse de lumière observée dans le houppier, elle-même liée à l'âge des aiguilles (Robakowski and Bielinis 2017). Ceci peut donc limiter l'impact d'une forte perte d'aiguilles sur la croissance.

Cependant la structure de l'échantillon ne permet pas de dégager un signal climatique des séries de déficit d'aiguilles et ne nous permet pas de vérifier nos hypothèses.

Le déterminisme de l'état du houppier est complexe mais on peut également s'attendre à ce que l'état du houppier dépende de son propre statut les années antérieures, en raison du grand nombre d'années d'aiguilles (Jacamon 1987). Nous avons trouvé une autocorrélation d'ordre 1 seulement entre les indices de déficit d'aiguilles. Du fait de la persistance des aiguilles de sapin sur les branches jusqu'à 9 ans, nous aurions pu avoir des autocorrélations remontant plus loin dans le temps. L'autocorrélation d'un an entre les indices de déficit d'aiguilles peut être le résultat de la préformation

des aiguilles un an avant le débourrement. Seidling (2004) a décrit pour cinq espèces des autocorrélations allant au-delà d'un an. En travaillant sur des indices de déficit d'aiguilles nous avons pu diminuer la présence de relations entre les années d'aiguilles. On peut s'attendre à observer des autocorrélations persistant plus loin dans le temps en travaillant sur les notations brutes de déficit d'aiguilles.

L'effet du climat des années précédentes sur la formation des aiguilles pourrait avoir un effet indirect sur la croissance de l'année en cours (Becker 1989). Nous n'avons cependant pas pu démontrer l'existence d'un lien entre la croissance radiale et le déficit d'aiguilles de l'année n ou $n-1$ chez le sapin. Une fois de plus, le faible déficit d'aiguilles ne permet pas de mettre en évidence une relation entre ces deux indicateurs.

A la vue de la littérature existante pour le sapin, nous attendions à des déficits d'aiguilles plus sévères, afin de pouvoir discuter d'une relation entre la croissance et le houppier. Cependant les principales études traitant de ces questions pour le sapin datent des années 80 et 90, et ont été menées dans des zones de dépérissement. En Slovénie, Torelli et al. (1999) exposent une corrélation négative entre la croissance radiale du sapin et l'état du houppier pour les classes dites très endommagées. Les arbres étudiés, aux houppiers endommagés, forment très peu de bois voire pas du tout. La largeur de cerne des classes endommagées est cinq fois inférieure à celle des classes très endommagées. Dans les Alpes italiennes, Gandolfo et Tessier (1994) affirment que la chute de croissance radiale des sapins est directement liée au déficit d'aiguilles de ces arbres. Cependant, ils travaillent dans un cas particulier où le déficit d'aiguilles moyen observé dans leur zone d'étude est plus élevé que dans le reste de la région d'étude. 35% des arbres se situaient dans les classes 2,3 et 4 (PF >25%) alors que seulement 15% des sapins étaient notés à plus de 25% de pertes foliaires dans le reste de la région. Contrairement à notre étude, ces auteurs étudient donc des cas particuliers de dépérissement, non représentatifs de toutes les classes de déficit d'aiguilles.

Dans les Vosges, une réduction de la croissance radiale n'avait pu être observée sur les sapins que pour des déficits foliaires de l'ordre de 35-40% (Becker 1987). Alors que dans le Jura, Bert et al. (1990) observent une diminution de la croissance dès de faibles pourcentages de déficits foliaires et pour chaque classe de 5%. Dans les deux études, l'échantillonnage a été établi *a priori* sur l'état de santé des arbres carottés. Cependant, les échantillonnages ont eu lieu dans des contextes historiques de dépérissement différents de notre étude de réseau systématique nationale. Ces études ont été lancées au début des années 80 dans le cadre du programme DEFORPA à la suite des dépérissements massifs de sapins observés en Europe. Becker (1987) a montré que les défoliations observées dans les Vosges dans les années 80 correspondaient à la crise de croissance traversée par les sapins à la suite de la sécheresse de 1976, crise de croissance terminée dès 1983. La même étude révèle d'autres crises anciennes, comparables à celle de 1976, qui se sont passées entre 1943-1951 et 1917-1925. Toutes correspondent à des années de déficit de précipitations. Il met donc en avant le rôle des sécheresses chroniques, ou d'événements extrêmes de sécheresses dans l'initiation de dépérissements forestiers.

A l'inverse, sur notre période d'étude 1989-2014 et dans cette même région écologique des Vosges, on ne retrouve qu'une année extrême de sécheresse. Il s'agit de l'année 2003 qui est comparable à la sécheresse de 1976 à la fois en intensité (intensité de sécheresse de 64 en 1976 et de 69 en 2003), durée (105 jours en 1976 contre 112 en 2003) et en précocité (7 juin en 1976 et le 12 juin en 2003).

De plus, contrairement à l'année 1976, l'année 2003 n'a pas été précédée par de nombreuses années de sécheresses. De nos analyses, ni l'année 2003 ni l'année 2004 ne sont ressorties comme des années caractéristiques à fort déficit d'aiguilles. Si l'on se base sur les chiffres des rapports publiés par le Département de la Santé des Forêts à la suite de la crise de 2003, on voit que 89% des résineux ont un déficit d'aiguilles <26% et 4% ont un PF>60% en 2003 (Pauly and Belrose 2005). Ce qui est surprenant est que l'année 2003 n'est pas une année caractéristique négative de croissance pour les arbres que nous étudions, à l'exception du Jura et du Massif central. On sait qu'à la suite de 2003, de nombreuses attaques d'insectes sous-corticaux ont eu lieu. De très forts volumes de bois scolytés ont été récoltés en 2004. Dans le Nord-Est de la France (Jura et Vosges), c'est plus de 350 000 m³ qui ont été récoltés, 25 000 m³ dans les Alpes et 7 500 m³ dans le Massif central (Nageleisen 2005a). Les arbres les plus durement touchés par la sécheresse de 2003 et possiblement victimes des scolytes, ont pu être récoltés et seraient absents de notre échantillon.

Pas d'effets des aléas biotiques

Les facteurs pouvant faire varier la croissance et l'état du houppier peuvent également être d'origine biotique. Une force du réseau de surveillance à long terme est de renseigner annuellement et ce pour chaque arbre du réseau une identification des symptômes et des causes des dommages observés sur l'ensemble de l'arbre (houppier, tronc, racine, fleurs, bourgeons). Il est donc tout à fait exceptionnel de pouvoir intégrer dans l'analyse cette composante aléa biotique.

Cependant, dans notre étude, ni les symptômes ni l'identification de leur cause ne permettent d'expliquer une part de la variation interannuelle du déficit d'aiguilles ou de la croissance radiale. De manière générale dans le jeu de données il y a très peu de signalements de dommages biotiques sur les sapins. Sur l'ensemble du jeu de données, moins d'un pourcent (0.89%) des sapins présentent un signalement de symptômes. Cela rend l'étude des relations entre la croissance, le déficit d'aiguilles et l'influence des facteurs biotiques statistiquement faible.

Nous faisons l'hypothèse d'un effet négatif de la présence du gui sur la croissance ou l'état du houppier dans la région écologique de Vosges. En effet, il s'agit de la région dans laquelle on observe le plus de déficit d'aiguilles et de signalements de biotiques : 72% des dommages observés sur les arbres de l'étude sont signalés dans les Vosges, dont 39% correspondent à la présence de gui.

On retrouve le gui sur plusieurs essences mais une des plus impactées est le sapin pectiné. L'impact négatif du gui sur la croissance à long terme du sapin est connu et a été mis en évidence dans plusieurs études. Durand-Gillman et al. (2014) ont montré que le gui infectait principalement des arbres dominants et isolés provoquant à terme une réduction de la croissance radiale. Noetzli et al. (2003) se sont intéressés à l'impact du gui sur la croissance radiale et ont pu voir une tendance à la baisse de la croissance radiale commençant après l'installation du gui. Sur un peuplement de sapins en Roumanie, Barbu (2012) a montré une réduction significative de la longueur des aiguilles ainsi qu'une chute prématurée des aiguilles pour les arbres infestés. Rigling et al. (2010) ont montré sur le pin sylvestre une dégradation du houppier en présence de gui. L'infection entraîne une diminution de la longueur des aiguilles, le nombre d'années d'aiguilles ainsi que le taux de ramification dans le houppier pouvant mener à terme à une réduction de l'assimilation de carbone. L'effet négatif du gui sur la croissance à long terme n'est pas retrouvé car le choix de standardisation des largeurs de cerne avec une spline empêche de voir des effets visibles à long terme. Par ailleurs, aucun scolyte n'a été signalé sur les sapins de l'étude.

3. Les variations de déficit foliaire peuvent-elles expliquer celles de la croissance radiale du hêtre? Article.

Cette étude porte sur le hêtre commun, l'un des feuillus les plus importants et les plus répandus en France et en Europe et a fait l'objet d'un article dans *Forest Ecology and Management* présenté par la suite.

3.1. Etat de l'art croissance primaire et secondaire

La croissance primaire dans le houppier se met en place au cours de la saison de végétation précédente. La préparation des futures feuilles se fait de mai à septembre de l'année précédente (Roloff 1985). Eschrich et al. (1989) situent plus précisément la formation des bourgeons entre juillet et août. Dès les mois d'août et de septembre, les bourgeons sont complètement organisés et renferment les futures feuilles (Nicolini 1997). Les bourgeons resteront dans cet état durant tout l'hiver jusqu'au débourrement l'année suivante entre mars et avril (Lebourgeois et al. 2008).

La croissance primaire chez le hêtre se manifeste en partie par la formation d'un rameau à l'extrémité des branches. Deux types de rameaux sont formés. Les rameaux d'exploration, appelés aussi rameaux longs sont les pousses les plus longues. Ces rameaux ont un développement rapide et un fort taux de ramification. Ces rameaux sont principalement situés dans la périphérie supérieure du houppier. Les rameaux d'exploitation, connus aussi sous le nom de rameaux courts, sont densément feuillés et contribuent à augmenter la surface photosynthétique (Teissier Du Cros et al. 1981).

La croissance secondaire se manifeste par la mise en place des cernes de croissance. Ces cernes sont le résultat de la phénologie du cambium. Chez le hêtre, l'activité cambiale dans le tronc commence juste après le débourrement et se termine en août (Barbaroux and Bréda 2002; Michelot et al. 2012).

Par conséquent, le déficit foliaire par rapport à un arbre de référence évalué sur le tiers supérieur de la couronne, résulte d'une croissance primaire anormale (allongement court, développement du houppier altéré, débourrement anormal), tandis que l'activité cambiale génère la croissance secondaire responsable de la mise en place des cernes.

3.2. Etat de l'art sur la réponse au climat de la croissance primaire et secondaire

La littérature sur la réponse de croissance primaire du hêtre au climat est moins développée que celle disponible pour la croissance secondaire. Deux types d'aléas ont été largement documentés à la fois pour la croissance primaire et secondaire, les sécheresses et les gels tardifs.

Comme pour le sapin, un déficit hydrique peut affecter le déficit foliaire du hêtre de plusieurs manières. Tout d'abord, les sécheresses peuvent nuire à l'allongement des rameaux (Power 1994; Stribley and Ashmore 2002) mais aussi influencer le nombre de feuilles qui est déterminé par les conditions environnementales de l'été de l'année précédente, lorsque les périodes de sécheresse sont généralement les plus sévères (Meier and Leuschner 2008b). Les sécheresses peuvent aussi réduire le taux d'expansion et la taille finale des feuilles (Zahner 1968). La croissance secondaire du hêtre, quant à elle, peut être réduite des suites d'un déficit en eau du sol pendant l'été de l'année de croissance

mais aussi celui de l'année précédente. Ces observations peuvent s'expliquer par l'influence que peut avoir le climat sur les quantités de carbone allouées à la croissance ou au stockage (Barbaroux and Bréda 2002) et par un éventuel compromis entre croissance et la reproduction (Genet et al. 2009b; Hacket-Pain et al. 2015, 2017). Avec une vision intégrée des liens pouvant exister entre la croissance primaire et secondaire, on peut considérer le déficit foliaire comme un proxy de la régulation de la masse foliaire de l'arbre. Le déficit foliaire pourrait donc altérer les flux de carbone et d'eau et, par conséquent, restreindre la croissance radiale primaire et/ou secondaire.

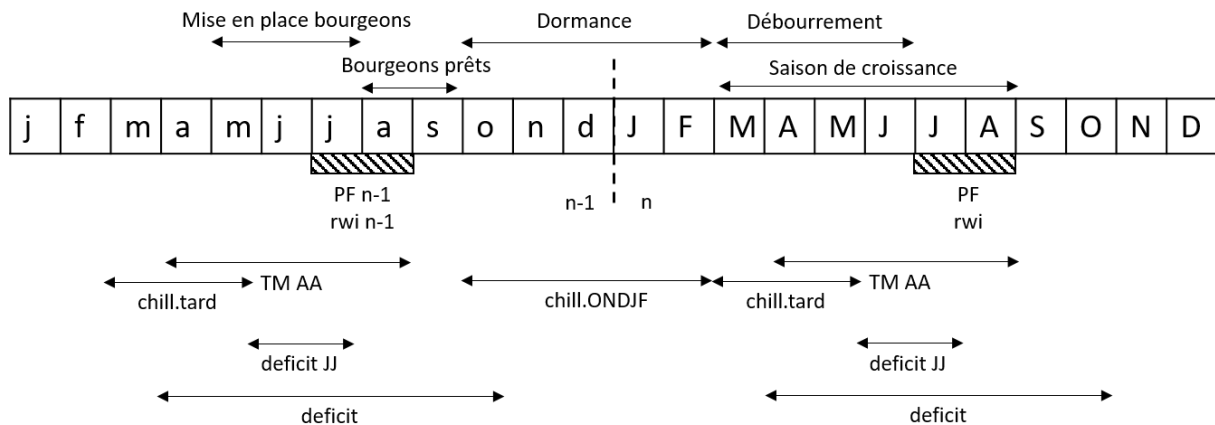


Figure 5. 19 : Partie haute du schéma est une synthèse de la phénologie foliaire et cambiale du hêtre. PF, représente la période de notation du déficit d'aiguilles. Rwi, représente la croissance radiale. A gauche du schéma, on retrouve les processus ayant lieu l'année n-1 et à droite l'année n. La partie basse du schéma illustre les prédicteurs climatiques agrégés pour expliquer les variations interannuelles des indices de croissance radiale (rwi) et de déficit d'aiguilles (PF).

En identifiant ces périodes clefs de la phénologie foliaire et cambiale du hêtre (Figure 5. 19), nous avons agrégé nos prédicteurs climatiques de manière à pouvoir par la suite interpréter leurs effets sur la croissance primaire du houppier et la croissance secondaire du tronc.

Les objectifs dans cette partie et dans le papier sont les mêmes que pour le sapin, c'est-à-dire 1) d'étudier si le déficit foliaire (PF de 2001 à 2014) et la croissance radiale répondent à des aléas biotiques ou abiotiques communs ; et 2) de tester si le déficit foliaire annuel explique une partie de la croissance radiale annuelle chez le hêtre.



Year-to-year crown condition poorly contributes to ring width variations of beech trees in French ICP level I network



Clara Tallieu^{a,*}, Vincent Badeau^a, Denis Allard^b, Louis-Michel Nageleisen^c, Nathalie Bréda^a

^a Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, SILVA, F-54000 Nancy, France

^b Biostatistics and Spatial Processes (BioSP), INRAE, F-84914 Avignon, France

^c Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation et de la Forêt, Département Santé des Forêts, 54280 Champenoux, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Dendrochronology
Climate
Drought
Leaf loss
Random Forest
Fagus sylvatica
Forest health monitoring
Water balance

ABSTRACT

Since the 1980-90's episodes of decline in Central European Forests, forest condition has been surveyed thanks to the trans-national network the International Co-operative Programme on Assessment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forests (ICP Forests). It has been traditionally accepted that leaf loss is directly related to impairment of physiological condition of the tree. A few studies tried to correlate crown condition and growth trends while others concentrated on linking annual growth with crown observation at one date clustered into fertility classes. However, none focussed on the high frequency synchronism between leaf loss from annual network observations and annual radial growth issued from dendrochronology. Therefore, we jointly studied annual leaf loss observations and tree-ring width measurements on 715 common beech (*Fagus sylvatica* L.) trees distributed in the French part of the ICP monitoring network. Detrended inter-annual variations of leaf loss and tree-ring width index were used as response variables in the machine-learning algorithm Random Forest to investigate a common response to abiotic (current and lagged) and biotic hazards, to test the extent to which leaf loss helped to predict inter-annual variations in radial growth. Using Random Forest was effective to identify a common sensitivity to soil water deficit at different time lags. Previous-year climatic variables tended to control leaf loss while radial growth was more sensitive to current-year soil water deficit. Late frost damages were observed on crown condition in mountainous regions but no impact was detected on radial growth. Few significant biotic damages were observed on growth or leaf loss. Leaf loss series did not show a clear common signal among trees from a plot as did radial growth and captured fewer pointer years. Radial growth index did not fall below normal until a 20% leaf loss was reached. However, this threshold is driven by a few extreme leaf loss events. As shown by our joint analysis of leaf loss and radial growth pointer years, no relationship occurred in cases of slight or moderate defoliation. Crown condition is a poorer descriptor of tree vitality than radial growth.

1. Introduction

Forests have to cope with a variety of disturbances including acute stressors (climatic events, insect outbreaks or fungal leaf diseases) and chronic pressures (atmospheric pollution, root rots, adverse trends in temperatures) (Seidl et al., 2017). Since the 1980s, forest decline in Europe has triggered a need for robust indicators to help to monitor forest condition.

Diagnosing forest health has mainly been based on descriptive criteria related to primary growth, summarized under the term “crown condition”. These descriptors include crown morphology, abnormal leaf discoloration and estimates of leaf deficit relative to a so-called reference tree, later referred to as “leaf loss” (Nageleisen, 2005; Roloff, 1985).

Since the end of the 1970s, and the impressive episodes of decline in Central European forests, several forest health monitoring networks have been set up. The first in France was set up on a 16x1 km grid, only in the mountains all along the eastern border, where foresters were concerned by a severe health decline in fir. Observations were performed from 1983 to 1993 to observe the recovery of coniferous tree health (Barthod, 1994). In 1985, a trans-national network, the International Co-operative Programme on Assessment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forests (ICP Forests), was created under the United Nations Economic Commission for Europe (UNECE) (Mueller-Edzards et al., 1997). Forest condition has therefore been monitored since 1986/87 on a large scale, though at a low intensity (Level I), thanks to a systematic network of plots located at the nodes of a 16x16 km grid in all European forests. Annual visual observations of crown condition are

* Corresponding author.

E-mail address: clara.tallieu@inrae.fr (C. Tallieu).

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118071>

Received 14 January 2020; Received in revised form 7 March 2020; Accepted 9 March 2020

0378-1127/ © 2020 The Authors. Published by Elsevier B.V. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

carried out for 20 trees on these plots according to two criteria: leaf loss compared to a full folied “reference tree”, and abnormal leaf colouration (Eichhorn et al., 2016).

Visual assessment of crown condition from the ground has historically raised the methodological problem of the experts’ objectivity (Innes et al., 1993). Despite this, many studies have based their analyses on such data and used them to interpret inter-annual variations and trends in crown condition as a function of environmental constraints. Through a cross-sectional approach, Van Leeuwen et al. (2000) proved the limited effect of air pollution on crown condition compared to the effect of tree age and climate. Other studies, based on cross-sectional mean-term and inter-annual resolution approaches, showed the negative impact of drought events on tree crown condition (de Vries et al., 2014; Ferretti et al., 2014; Popa et al., 2017; Seidling, 2007; Solberg, 2004).

In Europe, crown condition remains a widely-used forest condition indicator “within Criterion 2, ‘Forest health and vitality’”, one of the six criteria adopted by Forest Europe (formerly the Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe – MCPFE) to provide information for sustainable forest management in Europe¹ (Michel et al., 2018). ICP technical and executive reports express damage results as the percentage of trees with more than 25% defoliation. However, to our knowledge, it has never been properly demonstrated that this threshold is an appropriate breakpoint for deciding whether a tree is in good or poor condition. Assessing the validity of this threshold was one goal of this study.

Radial growth, is also a well-established and widely-used indicator of tree health and physiological status (Dobbertin, 2005). Research on the relationship between radial growth and crown condition has shown no clear pattern. Authors discriminate tree populations according to their growth performance and then retrieve characteristic leaf loss thresholds that have a significant effect on radial growth *a posteriori*. However, the thresholds for growth decline are species- and site-dependent (Becker, 1987; Bert et al., 1990).

Very few studies have investigated the connection between inter-annual variations in crown condition and radial growth. Dittmar and Elling (2007) showed a decrease in increment with leaf loss but their findings cannot be generalized because their study was restricted to only 12 trees. Seidling et al. (2012) found a low correlation between inter-annual beech growth and leaf loss and questioned using leaf loss to explain functional relationships between the two indicators at the plot level. Solberg (1999) also found a weak correlation between tree-specific long-term means for crown condition and growth.

This study focuses on common beech, one of the most important and widespread broadleaved trees in France and Europe. In beech, each year, a new shoot grows from a dormant bud at the end of the previous year’s shoot. There are two types of shoots: exploratory (long) and exploitation (short) shoots. The long, fast-growing exploratory shoots extend into the space around the tree and are therefore located in the upper periphery of the crown (Teissier Du Cros et al., 1981), where leaf loss is usually assessed. Therefore, leaf loss as compared to a reference tree and assessed on the upper third of the crown, results from abnormal primary development (short elongation, impaired crown development, bud burst deficit), while cambial activity generates the secondary growth responsible for radial increment.

There is solid knowledge of radial growth and crown development responses in beech to climate. On one hand, water deficits impair twig elongation (Power, 1994; Stribley and Ashmore, 2002) and reduce the number, rate of expansion and final size of the leaves (Zahner, 1968). On the other hand, secondary growth in beech is sensitive to current summer water shortage as well as the previous year’s climatic conditions. These observations can be explained by the influence of climate on the carbon quantities allocated to growth or storage (Barbaroux and

Bréda, 2002) and by a possible trade-off between growth and masting (Genet et al., 2009; Hackett-Pain et al., 2017, 2015). In beech, mild winter temperatures induce the resumption of physiological processes leading to reactivation of cambium and breaking of bud dormancy (Dittmar et al., 2003; Lebourgeois et al., 2005). It has been shown that negative pointer years present in a growth series can be related to late frost events, thus showing a sensitivity of beech to late winter temperatures, especially during the critical stage of leaf unfolding (Dittmar et al., 2006, 2003).

A comprehensive view of the link between primary and secondary growth considers leaf loss as a measure of the mid-term regulation of leaf mass (Bréda, 2008). This leaf loss can impair carbon and water fluxes and, as a consequence, restrict primary and/or secondary radial growth.

The aims of this paper are: 1/ to investigate whether the leaf loss (LL - monitored from 2001 to 2014) and radial growth at permanent plots in the French Level I ICP Forests network respond to common biotic or abiotic hazards; and 2/ to test if annual leaf loss explains part of the annual radial growth.

We compared the impact of climate constraints during the current and previous year on radial growth and leaf loss, and interpreted the results in the light of the current knowledge of beech ecophysiology and development.

The originality of our approach is twofold. First, typical dendrochronological analyses rely on a bootstrapped response function requiring monthly climatic values as input (Biondi and Waikul, 2004) and not considering any time-related cumulative impact. Such results are not suited for a functional interpretation because the variables are disconnected from the underlying gaseous exchanges and the growth and carbon-allocation processes. In contrast, based on our knowledge of ecophysiology, we assume a posture that differs from classical dendrochronology. We computed several drought indices retrospectively with the process-based model Biljou©. The daily time resolution in Biljou© allowed us to take into account changes in canopy conductance in response to soil water deficit. A daily calculation makes it possible to integrate key phenological periods for beech water balance or carbon assimilation and allocation. Through soil water balance modelling, responses to temperature, precipitation - and more importantly for canopy processes - potential evapotranspiration, are integrated in comprehensive process-based predictors. We can therefore avoid adding monthly precipitation and temperature as done in function response models. Second, to handle the diversity of the potential variables, the presence of nonlinear relationships and the possible correlations among them, we chose to work with a nonparametric variable-selection method, Random Forest (Breiman, 2001). Random Forest models often show a higher predictive ability than classical regression (Muchlinski et al., 2016; Oliveira et al., 2012) and linear response function models (Jevšenak et al., 2018). Random Forest models are gaining attention in different fields of ecology, including dendrochronology (Cutler et al., 2007; Jevšenak et al., 2018; Prasad et al., 2006). We emphasize that the objective of this work is to interpret rather than predict results, even though Random Forest has proven to be a very powerful predictive method in many contexts, including tree-ring analysis (Genuer et al., 2015; Jevšenak et al., 2018). Our aim is to take advantage of this powerful device to disentangle possible non-linear, complex or redundant relationships between variables.

2. Materials and methods

2.1. Sampled plots

The French part of the ICP Forests “Level I” transnational monitoring network includes 112 plots with at least one common beech (*Fagus sylvatica* L.) tree. For this study, 97 plots, with a total of 715 beech trees, were selected based on three criteria: 1/ the plot contained at least five beech trees, 2/ crown condition observations were

¹ https://www.forest-europe.org/docs/MC/MC_lisbon_resolution_annex1.pdf

available from 1989 to 2014, and 3/ the plots were distributed as widely as possible within the beech distribution range in France. The French national territory is divided into eight ecological regions, referred to as GRECOs ('Large Ecological Regions'), with similar bio-climates, bedrock formations and topography, as defined by the French NFI (National Forest Inventory). The eight GRECOs are as follows: three lowland regions in the west, north and east; three mid-mountain areas in the Massif Central, Vosges and Jura; and two high-mountain regions in the Pyrenees and Alps. For statistical reasons, and based on climatic similarities, we grouped together the plots in the western and northern regions (Northern lowlands), and the plots in the Jura and Vosges (Vosges-Jura) mountains, for a total of six ecological regions.

2.2. Crown condition data

Assessing crown condition is central to monitoring in the ICP Forests. The currently used assessment methods were developed in the mid-1980 s. Crown condition is evaluated by visually assessing leaf loss (LL) from the ground and a standardised method presented in a manual for crown condition assessment is followed (Eichhorn et al., 2016). Every year from July 1st to August 31st, trained observers assess LL in 5% incremental steps on 20 numbered, dominant or co-dominant trees. Leaf loss in the crown of the sampled trees is visually compared to a virtual local "reference tree". This reference is a conceptual tree, optimally foliated under the specific local site conditions and of a similar age and social status to the average tree in the stand. Leaf loss series are available from 1989 to the present.

Age is known to be the factor most correlated to crown condition (Seidling and Mues, 2005). Because we wanted to identify signals in relation to climate, we needed to remove any trends caused by other factors. Furthermore, we hoped to explain the inter-annual variations in leaf loss and to keep only high-frequency inter-annual signals. We therefore standardized leaf-loss series at the tree level to create two indices. For the first leaf-loss series index (LLd1), we fitted the long-term trend with a linear regression of time for a given tree, then, for each year, used the ratio method to compute a de-trended signal (Cook et al., 1990; Douglass, 1936; Dyer and Fritts, 1978).

2.3. Radial growth data

Each assessed tree was cored to the pith at breast height for dendrochronological analysis. We measured tree-ring from the bark to the pith to the nearest 1/100 mm with a microscope connected to a computer running the SAISIE program (Bert et al., 1990). Ring-reading mistakes were checked for and corrected by cross-dating the tree ring series, according to the procedure described in Becker et al. (1994). During the cross-dating step, each individual chronology was compared to an average chronology for the corresponding ecological region to identify regional pointer years. Then, each ring-series was checked for erroneous dating with the INTERDAT computer program (Becker and Dupouey, unpublished). This program depends on pointer years calculated with the method proposed by Becker (1989): a year is considered characteristic when at least 75% of the trees in a stand have the same sign for change in growth with an absolute variation in growth of at least 10% from the previous year.

Plots were chosen according to a systematic grid. Therefore, trees of different ages, social status and stand management were cored to the pith. To investigate year-to-year tree-ring variations, we removed non-climatic signals (trends related to age, competition, stand management, long term trend due to climate change): each individual tree-ring series was transformed into a growth index which kept only the annual growth signal, i.e. inter-annual climatic variations and annual pest and disease damage (Fig. 1b). We used the statistical freeware R (R Core Team, 2016) with the "dplR" package (Bunn, 2008) to standardize each individual tree-ring series and to isolate the inter-annual signal thanks to a smoothing spline with a frequency response of 50% at 30 years

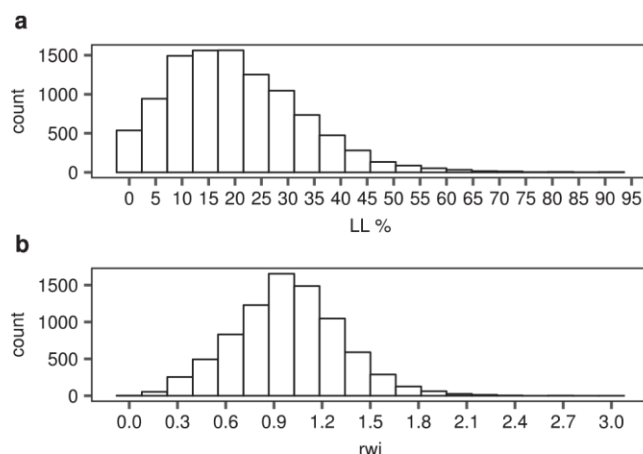


Fig. 1. Distribution of (a) leaf loss according to 5% classes (LL) and (b) tree-ring width index (rwi) over the period 2001–2014.

(Cook and Peters, 1981), thus yielding dimensionless de-trended ring widths (rwi). With this de-trending method, we kept high frequency variations, the signals that we sought to interpret. In addition, because we were interested in the relation between leaf loss and tree-ring increment, we did not remove the autocorrelation. Indeed, both leaf loss and tree-ring increment can have legacy effects from the previous year through amounts of non-structural carbohydrates or bud preformation.

2.4. Predictors

In order to characterize inter-annual variations in growth and in leaf loss, the selected predictors were related to plot (mainly climatic) or individual tree characteristics (annual leaf damage). For each plot, daily climatic variables were extracted from the mesoscale SAFRAN reanalysis, which covers France with an 8 km × 8 km grid (Quintana-Seguí et al., 2008). These climatic variables were then summarized into seasonal variables known to influence crown condition and/or growth (Nevalainen et al., 2010; Seidling, 2007; Seidling et al., 2012) over the reference period 2001–2014. Based on temperature functions, the budburst date (BBD) was also modelled for each plot (Dufrière et al., 2005). As beech is a diffuse-porous species, its radial growth starts just after budburst and ends sometime in August (Barbaroux and Bréda, 2002; Michelot et al., 2012). For this reason, we used the modelled budburst date to define the start of the growing season for all our plots (Table 1) and we aggregated mean temperatures from April to August (TM.AA).

One-year-lagged climatic variables were also computed as potential predictors. However, no significant trends were observed on the series.

The ICP Forests network underwent two soil surveys during the study period. A soil description (soil type, depth, root distribution) took place between 1994 and 1995 (Vanmechelen et al., 1997) and soil properties (bulk density, texture, carbon content) were measured between 2005 and 2008 through the BioSoil-Biodiversity project (Lacarbe et al., 2009). These soil data were used to compute soil extractable water (in mm) for each plot.

For each plot, ecophysiological-based drought indices were computed thanks to the forest water balance model Biljou © (Granier et al., 1999). The model simulates the water fluxes between the atmosphere, the canopy and the soil for a given plot. The soil water content is computed daily as a function of precipitation, rainfall interception, tree transpiration, soil evaporation and drainage. The model represents the regulation of canopy gaseous exchanges when the soil water deficit drops below a threshold of 0.4, which induces stomatal closure (Granier et al., 1999, Bréda and Granier, 1996). Below this threshold, canopy conductance and GPP (gross primary production) decreases, as we demonstrated in beech stands (Granier et al., 2007). The calculation of

Table 1
Target and explanatory variables.

Variables	Code	Description	Type	Min	Median	Max
Target variables						
Defoliation	LL	Raw leaf loss (5% steps)	numeric	0	20	95
	LLd1	De-trended leaf loss (indices around 1)	numeric	0	0.9	8
	LLd2	De-trended leaf loss index centred on the mean (% of leaf loss)	numeric	0	22.54	95.17
Growth	rwl	Raw ring-width (1/100 mm)	numeric	6	124	894
	rwi	Growth index	numeric	0.10	0.98	2.62
Explanatory variables						
Climate						
	TM.AA	Mean temperature from April to August	numeric	5.79	14.5	19.42
	late.chill	Sum of maximum temperatures < 0 °C from March to May	numeric	-116.50	0	0
	chill	Sum of maximum temperatures < 0 °C from previous-year October to current February	numeric	-352.40	-25.80	0
	BBD	Bud burst day modelled according to Dufréne et al.(2005)	numeric	96	114	154
Water balance						
	DI	Soil water deficit intensity from budburst to leaf-fall	numeric	0	30	120
	DLJJ	Soil water deficit intensity from June to July	numeric	0	7.58	58.76
Leaf symptoms						
	symptom	Identification of leaf damage according to:	Categorical			
	WHITE	Whitish coloration				
	BRON	Bronze coloration				
	CONS	Consumption				
	COLOR	Coloration				
	ENTO	Insects present				
	DEFORM	Deformation				
	FRUC	Fructification				
	YELLOW	Light green to yellow coloration				
	MISS	Missing without any trace of consumption				
	MICR	Microphyllly				
	MORT	Mortality				
	MYCO	Fungus				
	NECR	Necrosis				
	RED	Reddening to browning				

Table 2
Number of sampled trees and plots (in brackets) composing each data set by ecological region.

Ecological regions	Site code	Radial growth	Leaf loss	Common samples
Alps	ALPS	107 (14)	103 (14)	103 (14)
Northern lowlands	CNO	92 (18)	81 (17)	70 (17)
Eastern lowlands	EAST	147 (23)	103 (20)	66 (15)
Massif central	MC	142 (16)	135 (16)	135 (16)
Vosges-Jura mountains	VJ	134(18)	126 (18)	121 (18)
Pyrenees	PYR	94 (8)	93 (8)	88 (8)
National	NAT	716 (97)	641 (93)	583 (88)

potential evapotranspiration integrates elementary variables into radiative and convective components, which are the drivers for canopy exchanges with the atmosphere. The daily meteorological variables required are rainfall, air temperature and humidity, global radiation and wind speed. Soil descriptions and properties at each plot (rooting pattern, extractable water, soil bulk density) were used to calculate water balance. The output variable characterizing drought events was soil water deficit intensity from June to July (maximum growth rate, [Michelot et al., 2012](#)) or from budburst to leaf fall ([Table 1](#)).

Since 2000, in addition to rating leaf loss, the ICP reports have required annual descriptions of damaging agents for each sampled tree. Damage assessment consists of describing the symptoms and determining the cause, if possible. A symptom is defined as an indicator of the presence of harmful agents having had a significant impact on any part of the tree ([Eichhorn et al., 2016](#)). Only the symptoms observed on leaves were kept in our analysis. The symptom variable indicates the presence or absence of a symptom on the leaves. The symptom variable is declined into different categories identifying the symptom observed on the leaves.

2.5. Data sets

Our objective was to work on continuous leaf-loss series that were

homogeneous in quality while maximizing the number of trees for analysis. To avoid (1) biases due to the change in the leaf loss assessment protocol that occurred between 1994 and 1996 ([Landmann et al., 1999, 1998](#)) and (2) the disturbances related to the 1999 storms (Lothar and Martin, depending on the region), we selected homogeneous leaf-loss series starting in 2001. Due to the joint analysis of leaf loss and radial growth series, the end of the study period was the year of the last available tree-ring width data, i.e. 2014. Therefore, we worked over the common period 2001 to 2014.

Two different data sets were created for the analyses, according to their objectives.

Our first objective was to analyse inter-annual variations in leaf loss, observed in July or August. The response variable was the de-trended annual leaf loss (LLd1) of each tree covering the period from 2001 to 2014 ([Fig. 1, Table 2](#)). The predictors used were current- and previous-year annual climatic variables, water balance variables and the presence of damage symptoms. Current-year soil water deficit from budburst to leaf fall and water deficit duration were eliminated because these variables aggregate events that may have happened after the observation of leaf loss (in July-August) and may therefore have had no influence on current-year crown condition estimates. Two symptoms with a possible delayed impact on leaf loss were introduced with a one-year lag: fructification and microphyllly.

Our second objective was to analyse the influence of leaf loss on radial growth. We therefore created a second data set of 583 trees with a continuous series for leaf loss and growth index from 2001 to 2014 ([Fig. 1, Table 2](#)). The response variable was the annual ring-width index (rwi) and the same predictors were used as in the previously described analyses (i.e. current- and previous-year annual climatic variables, water balance variables and presence of damage symptoms).

Because we expected the average level of leaf loss to influence inter-annual variations in radial growth, we calculated a second index, LLd2.

For a given tree, i in year y , the new index $LLd2_{iy}$ was:

$$LLd2_{iy} = LLd1_{iy} \times \bar{LL}_i$$

where \bar{LL}_i is the average leaf loss for tree i for the period 2001–2014.

The index LLd2 is centred on the average leaf loss of the tree and is

expressed as a percentage.

In the second objective, the de-trended leaf loss (LLd2) of the previous and current year was introduced as an additional predictor of radial growth.

2.6. Statistics

To provide deeper understanding of the relationship between leaf loss and tree-ring width, pointer years were detected on raw tree-ring and leaf-loss series. Analysing pointer years is typical in dendrochronological studies (Becker et al., 1994; Schweingruber et al., 1990). Pointer years represent a growth reaction to abrupt changes in environmental conditions and are usually expressed as a relative change in growth, in percentage. Usually, pointer years correspond to a calendar year when, at least, 75% of the trees have the same sign of change with rings at least 10% narrower, or wider, than the previous year (Becker et al., 1994). By testing different thresholds, it is possible to distinguish very characteristic years from less characteristic years. We transposed this technique to our leaf-loss series. However, because no pointer years were detected with the above-mentioned thresholds, we defined pointer years for radial growth and leaf loss as years when at least 60% of the trees shared a variation of at least 10% with the previous year (Becker et al., 1994; Mérian and Lebourgeois, 2011).

We calculated the Gini coefficient (GINI) of the de-trended leaf loss (LLd1) and growth index (rwi) series to compare growth sensitivity to climate. GINI is a relative index, quantifying sensitivity scaled by mean and sample size (Biondi and Qeadan, 2008). We calculated GINI for each tree and then averaged the GINI values in a second step. We used the Gleichläufigkeit index (GLK) (Schweingruber, 1987) to check for a similarity in signal between the series, in other words, their synchronization.

We chose to apply the machine-learning algorithm Random Forest (RF) (Breiman, 2001), a nonparametric technique for classification or regression. RF is based on the Classification And Regression Tree (CART) algorithm (Breiman et al., 1984). CART builds a decision tree by finding the dichotomy at each iteration that minimizes a goodness-of-fit criterion among all predictors. CART is known to be very sensitive to small changes in the data set (Genuer and Poggi, 2019). RF is a tree-based ensemble method, which overcomes these limitations by averaging regression over a great number of randomized variants of the decision trees obtained with CART. The number of trees, *ntree*, is usually set between 500 and 2000. Variants are obtained from bootstrap samples of the learning set (*the bagging*) and random subsets of variables. Breiman (2001) showed, both theoretically and empirically, that these averaged trees have fewer expected errors than do single trees. Because random subsets of variables are selected at each node (control parameter *mtry*), the collinearity of the predictors is reduced.

RF therefore has two interesting features: it is able to model non-linear relationships and it can handle redundancy in the variables. RF has proven to be a very efficient method, usually ranked among the most efficient machine-learning methods (Genuer et al., 2015), both for classification and for regression.

In addition to these advantages over regressions, RF makes it possible to rank the importance of the predictor variables and to evaluate their marginal effect on the response variable, without any a priori assumptions. The bagging process makes it possible to predict the “out-of-bag” (OOB) samples from the “in-the-bag” ones. The importance of the variables is then measured as the averaged increase of squared OOB residuals when the predictor is permuted (Genuer et al., 2015).

Variable importance provides a measure to compare predictors within a dataset but does not provide a threshold to select the most relevant ones. The R package “VSURF” (Genuer et al., 2015) selects variables in two ways: for interpretative purposes, it can select all the relevant predictors related to the variable under study (there can be redundancies); and, for predictive purposes, it can select the smallest set of predictors that explains most of the variability for the variable.

Since we wanted to select predictors for functional interpretation and not for prediction, we will only discuss the first type of selection in this paper. As a first step, VSURF eliminated certain predictors based on the standard deviation of the variable’s importance (averaged over 50 runs of RF). The remaining variables were used to construct nested RFs starting with the single most important variable and finishing with all the important predictors. The predictors leading to the smallest OOB error were kept. After some exploratory analysis (not reported here), VSURF was implemented with *ntree* = 2000 and *mtry* = $p/3$ (p , being the number of variables involved in the model). Most of the time, the cross-validated optimised parameters were very close to these values; and even when they were not, predictions were not significantly different from those obtained with the above setting. We randomly sampled 70% of the data set to train the RF and kept the remaining 30% to test prediction-error. For each model, the pseudo- R^2 predictive accuracy metric was computed on the test set as calculated in the “randomForest” package (Liaw and Wiener, 2002). This metric is defined as the proportion of total variation in the outcome explained by the model (or forest); values range between 0 and 1.

Strobl et al. (2008) report that variable importance metrics can be biased towards correlated variables in some situations and propose an improved method in order to take this into account. The method requires implementing a conditional permutation scheme within a group that can potentially contain large sets of covariables. Genuer et al. (2010) specifically studied RF variable importance in the presence of groups of highly correlated explanatory variables. They did not diagnose any such bias for variable selection. In our case, we performed preliminary exploratory analyses with the “party” package (Strobl et al., 2009). We consistently obtained extremely low importance scores for all variables (results not reported here), making it completely impossible to come up with any interpretation. Strobl et al. (2008) and Genuer et al. (2010) agree on the fact that, despite possible over-estimation of the importance score, the order of the variables is usually preserved.

We used the “PDP” package (Greenwell, 2017) to describe the relationships between the selected predictors and the variables of interest and illustrated the results with partial dependence plots. A partial dependence plot (PDP) shows if the relationship between the response and the predictor is linear, monotonous or more complex. For a given predictor value, the PDP tells what the average marginal effect on the prediction is. We used the R 3.3.2 statistical software for all of our statistical analyses.

3. Results

3.1. Leaf-loss and radial-growth series

On the overall period (2001–2014), beech presented a mean defoliation of 24% (median = 20%). We calculated the Gini (GINI) and the “Gleichläufigkeit” (GLK) coefficients to compare the year-to-year variability and the strength of the common signal between the trees (Table A.1). The GINI coefficient was higher for LLd1 (0.22) than for rwi (0.18), and quantified a wider year-to-year variability for leaf loss. Inversely, the GLK coefficients were weaker for LLd1 (0.52) than for rwi (0.58), suggesting a weaker common signal for leaf loss, as shown in Fig. 2.

In order to check if the high year-to-year variability in LL among trees could be attributed to the quality of the visual assessment, we took into account the changes in observers at a given plot during the observation period (information available in the ICP database). There was no clear continuous pattern between the GINI coefficient and the number of pairs of LL observers. The GINI coefficient did increase when there was more than one pair of observers during the visual assessment period; however, it did not increase with increasing numbers of pairs (Fig. 3).

Looking only at positive pointer years for leaf loss (i.e. significant

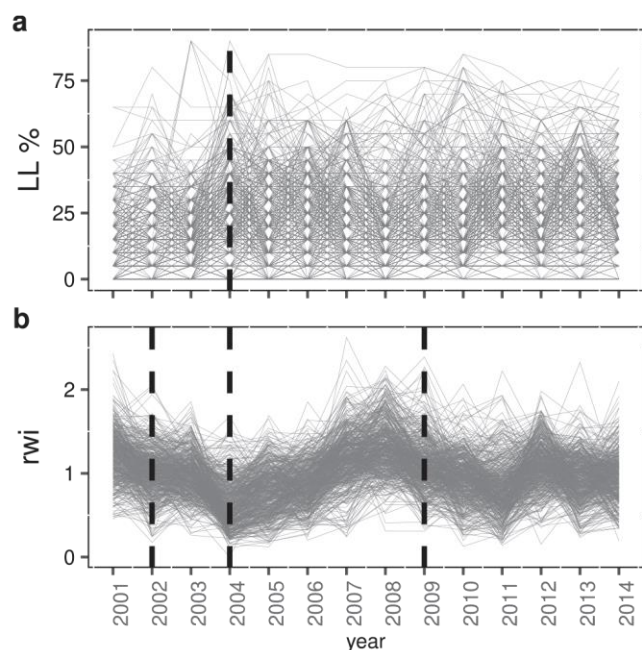


Fig. 2. Mean yearly a) leaf loss (LL) and b) tree-ring width index (rwi) for each plot from 2001 to 2014 with dashed lines representing positive or negative pointer years.

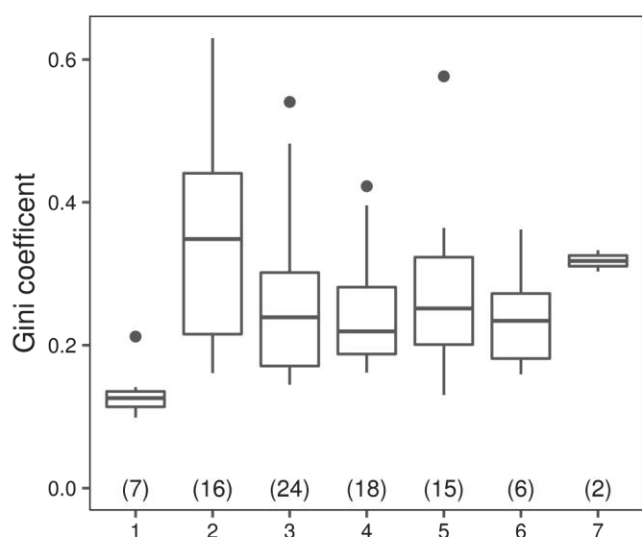


Fig. 3. Boxplots of the relationship between the GINI coefficients calculated on the de-trended leaf-loss series (LLd1) for the period 2001–2014 and the number of pairs of observers on the same period. In brackets, the number of observations.

increase in leaf loss) and negative pointer years for radial growth (i.e. significant decrease in radial growth) for the period 2001–2014, pointer years were less frequent for leaf loss than for radial growth, confirming the lower sensitivity of leaf loss to climatic events.

At the national scale, we detected only one pointer year (2004) common to both high leaf loss and low radial growth, while two other national-scale negative pointer years for radial growth were observed in 2002 and 2009 (Table 3). At this scale, no negative pointer year was detected for LL (i.e. a significant decrease in leaf loss), while radial growth had two positive pointer years (i.e. significant increase in radial

growth) in 2007 and 2012 (Table 3). At the ecological-region scale, each positive pointer year found for the leaf loss series corresponded to a negative pointer year for radial growth, in 2004 and 2011 (Table A.2).

3.2. Common explanatory variables of the inter-annual variations in leaf loss and radial growth

We selected variables with an important relation to LLd1 or rwi for interpretative, not predictive, purposes; consequently, our selected variables present redundancies. The interpretation of the selection should not be seen as an additive model but rather as a list of the most important variables to select when modelling inter-annual variability in leaf loss and radial growth.

From partial dependence plots (PDPs) and the importance of the selected variables shown in Figs. 4 and 5, we can describe the relationship between rwi or LLd1 and the predictors. A PDP helps visualize the relationship between a predictor and the response variable of interest, by keeping the other predictors constant. PDPs highlight the existence of non-linear relationships between predictors and the variables of interest rwi and LLd1 (Figs. B.1 and B.2).

The Random Forest model explained 47% of the growth index. For the period 2001–2014, both the current and previous years' climatic variables controlled the tree-ring width index (Fig. 5). For LLd1, the Random Forest model explained 45% of the inter-annual variability in leaf loss. The inter-annual variations in LLd1 were mainly predicted by the previous year's climatic variables (Fig. 4). Seven of the explanatory variables selected for the interpretation of the inter-annual variations were common to LLd1 and rwi. The ranking of the variables shown in Figs. 4 and 5 is independent of whether they are common or not, meaning that the most important explanatory variable for leaf loss could be the least important one for radial growth.

For LLd1, lagged climatic variables had a major impact (Fig. 4). LLd1 mainly responded to summer soil water deficit and temperature surplus with a 1-year lag. Leaf loss increased with the previous year's soil water deficit. LLd1 also responded to temperature variables (bud burst date, chill, TM.AA). An early budburst in the year before crown condition assessment sometimes resulted in reduced leaf loss (i.e. a better crown condition). LLd1 tended to increase with the accumulation of negative maximum temperatures during the winter (from October of the previous year to February of the current year) and with mean temperatures above 18 °C during the growing season (TM.AA).

The accumulation of cold temperatures from the previous October to the current February seems to be a particularly important predictor, with a negative impact on radial growth (Fig. 5), meaning that a cold winter inhibits radial growth. The second most important explanatory variable for the tree-ring index (rwi) is the previous year's growth index, known as a first-order autocorrelation in dendrochronology, which was not removed with the de-trending method we applied. Soil water deficit reduces tree-ring width since summer drought affects the current year's growth and a long and/or severe drought event impairs next year's growth. In addition to the influence of water deficit on radial growth, the model highlights the negative impact on rwi of increasing April-to-August temperatures between the previous and current year. The model also suggests that the date of bud burst, modelled as a temperature function, influences radial growth in two possible ways: an early bud burst will benefit next year's growth; however, it can reduce current year's radial growth.

3.3. Are the variables controlling inter-annual variations in leaf loss and tree-ring index constant across ecological regions?

Working on smaller ecological regions highlighted specific responses of leaf loss and radial growth (Figs. 4 and 5). As opposed to

Table 3

Negative and positive pointer years (PY) for radial growth and positive pointer years for leaf loss at the national scale, with their relative variation (LL_RV and RWI_RV, respectively) and abnormal climatic events that might be related.

PY	LL_RV	RWI_RV	Abnormal climatic events
2002		-14.99	
2004	122.63	-32.15	lag effects from the extreme summer drought and heat wave in 2003
2007		45.3	High precipitation distributed equally over the vegetation period
2009		-15.38	Hot, dry summer and August 2008 drought with a lag effect
2012		55.94	Autumn precipitation

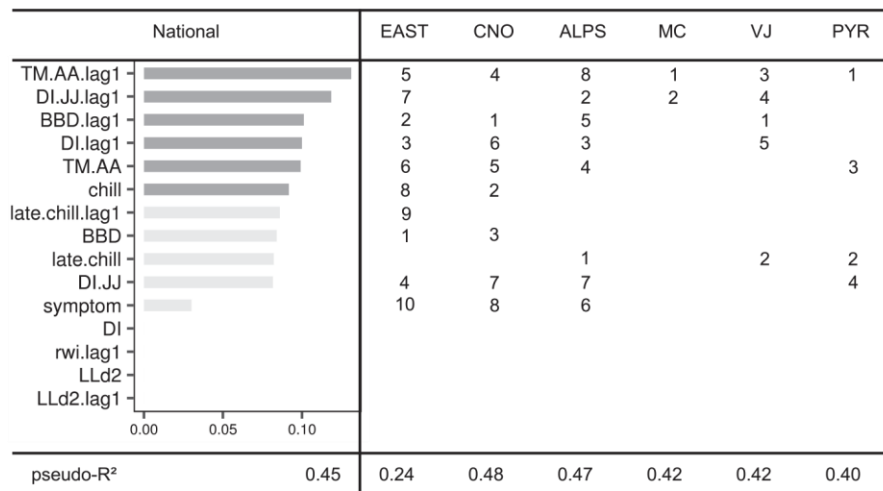


Fig. 4. Variable importance plot generated by the Random Forest (VSURF) algorithm for inter-annual variations in de-trended leaf-loss series (LLd1, 2001–2016) at the national scale, and the ranking of the six ecological regions: East, North (CNO), Alps, Massif Central (MC), Vosges-Jura mountains (VJ) and Pyrenees (PYR). The predictors are ranked by the variable's importance measured as the average increase in squared OOB residuals when the predictor was permuted (Genuer et al., 2015). The coloured variables were selected from the interpretation step of VSURF procedure. For each model, the variance explained is computed as pseudo R-squared: $1 - \text{mse} / \text{Var}(y)$. For the retained predictors: mean temperature from April to August (TM.AA), sum of maximum temperatures $< 0^\circ\text{C}$ from March to May (late.chill), sum of maximum temperatures $< 0^\circ\text{C}$ from previous-year October to current February (chill), modelled bud burst day (BBD), soil water deficit intensity from budburst to leaf-fall (DI), soil water deficit intensity from budburst to leaf-fall (DI), soil water deficit intensity from June to July (DI.JJ), leaf damage assessment (symptom), de-trended leaf loss index centred on the mean LLd2). Lag.1 = previous year.

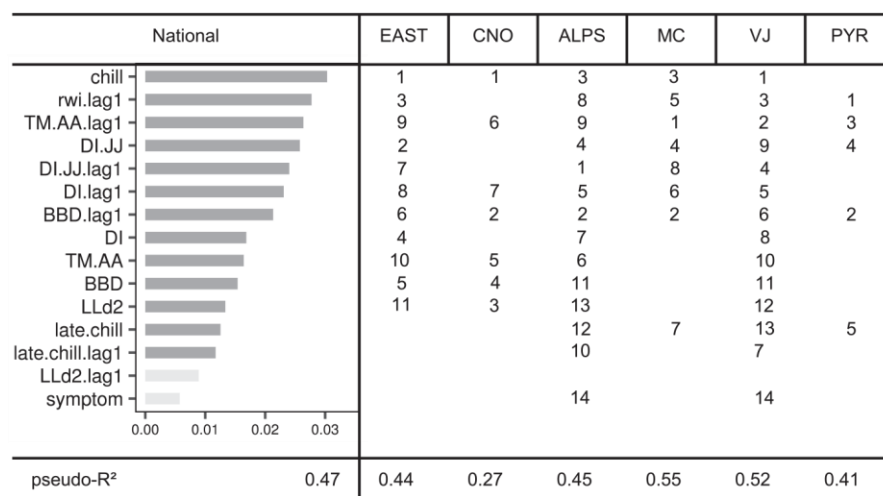


Fig. 5. Variable importance plot generated by the Random Forest (VSURF) algorithm for inter-annual variations of tree-ring width index (rwi, 2001–2014) at the national scale, and the ranking of the six ecological regions East, North (CNO), Alps, Massif Central, Vosges-Jura mountains and Pyrenees. The predictor is ranked by the variable's importance measured as the average increase in squared OOB residuals when the predictor was permuted (Genuer et al., 2015). The variables are identified in Table 1. The coloured variables were selected from the interpretation step of the VSURF procedure. For each model, the variance explained is computed as pseudo R-squared: $1 - \text{mse} / \text{Var}(y)$. For the retained predictors: mean temperature from April to August (TM.AA), sum of maximum temperatures $< 0^\circ\text{C}$ from March to May (late.chill), sum of maximum temperatures $< 0^\circ\text{C}$ from previous-year October to current February (chill), modelled bud burst day (BBD), soil water deficit intensity from budburst to leaf-fall (DI), soil water deficit intensity from budburst to leaf-fall (DI), soil water deficit intensity from June to July (DI.JJ), leaf damage assessment (symptom), de-trended leaf loss index centred on the mean LLd2). Lag.1 = previous year.

other regions, the northern lowlands and the Pyrenean mountains were more sensitive to temperatures than to previous year's soil water deficit. Leaf loss increased with the accumulation of cold temperatures between March and May of the current year in three regions: the Alps, Vosges-Jura mountains and the Pyrenees.

Except in the Alps, northern lowlands and Eastern ecological regions, no observed symptoms of leaf damage induced a significant increase in leaf loss, nor did fructification (Fig. 4).

The same three regions presented high enough microphyllly to

increase LLd1. Leaf loss also increased with high fructification in the Eastern and northern lowlands. Necrosis symptoms were only found in the Alps (insect consumption and leaf deformation – (Fig. 6)). Leaves in the northern plains presented colouring symptoms (yellowing, reddening, whitish coloration).

The northern lowlands stands out as the only case in the models where LLd2 was a relatively important variable contributing to radial growth, ranking third (Fig. 5). Otherwise, like results at the national scale, LLd2 was the least important variable explaining radial growth

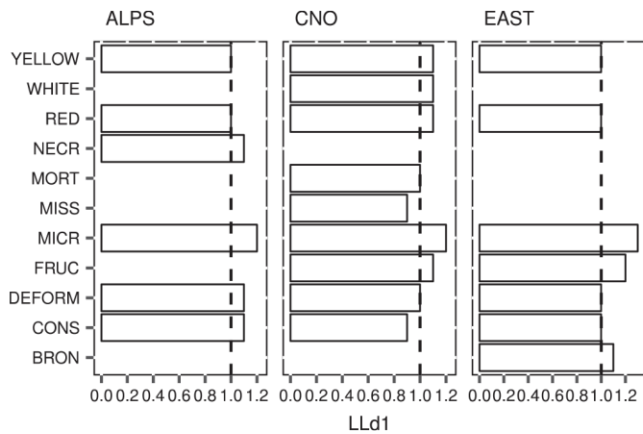


Fig. 6. Partial dependence plots for the observed symptoms on leaves (categorical variable) and fructification, showing the marginal effect on the de-trended leaf-loss series (LLd1, 2001–2014) for the three affected ecological regions. The black dashed line represents a threshold above which the observed damage increased leaf loss.

variations in three other regions (East, Vosges-Jura, Alps). In the Massif Central and the Pyrenees (Fig. 5), LLd2 did not influence growth.

3.4. Leaf-loss as a predictor of inter-annual variability in radial growth

Leaf loss (LLd2) appeared to be the least important variable predicting tree-ring width variations at the national and regional scale, except in the northern lowlands (CNO) where LLd2 was in third position (Fig. 5). However, the partial dependence plots seem to show a decrease in rwi with increasing LL (Fig. 7). When analysing the residuals of the models, we identified two years, corresponding to the two pointer years, with extreme leaf loss in the northern lowlands (2004 and 2011), one year (2004) in the Vosges-Jura mountains, and four years (2002, 2004, 2011 and 2014) in the Eastern lowlands. Removing these points decreased LLd2 importance as well as the slope of the partial dependence plots (Fig. 7). The tree-ring width index reached a value below 1 for leaf loss with a range of 9–34 %.

4. Discussion

4.1. Beech health status in the French network and in Europe as a whole

From 2001 to 2014, beech trees in the French part of the ICP network showed slightly higher leaf loss than all the ICP European beech trees (average defoliation of 26.5% in France compared to 20.39% in Europe). During the same period, according to the ICP Forests defoliation classes (Eichhorn et al., 2016), 23% of French beech trees presented no defoliation (class 0), 39% slight defoliation (class 1), 35% moderate defoliation (class 2), only 2% presented severe defoliation (class 3) and none were observed with 100% leaf loss. According to the European criteria, French beech forests overall were in good condition.

4.2. Are inter-annual variations in leaf-loss and radial growth controlled by the same climatic variables?

The systematic forest health monitoring network allowed us to work on a set of plots representative of the species in the regions or on the whole territory. The various growing conditions and ecological sites were taken into account through the calculation of specific bio- and pedo-climatic variables for each plot. Our approach resulted in a robust growth and leaf loss signal for each region.

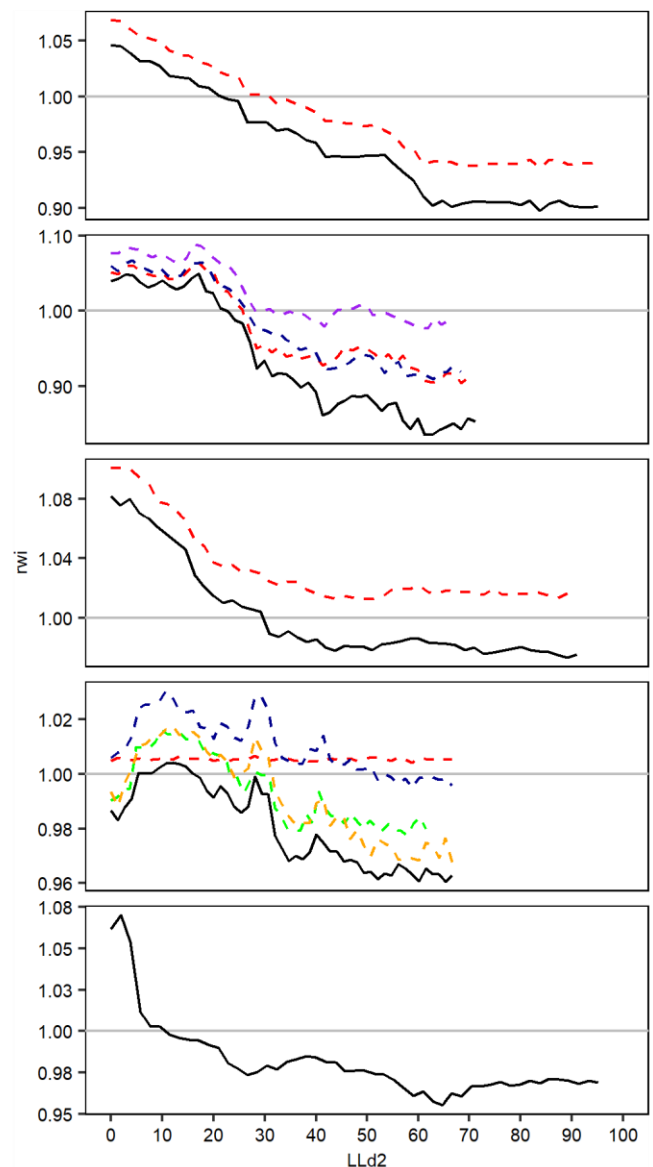


Fig. 7. Partial dependence plots showing the marginal effect of de-trended leaf loss indices centred on the average (LLd2) on modelled common-beech tree-ring indices (rwi, 2001–2014) using all combinations of the other predictor variables for all regression trees in the forest. The plain black line shows the relationship between rwi and LLd2, and the dotted line shows the relationship between rwi and LLd2 without leaf-loss positive pointer years. At the national scale (a), in the northern lowlands, (b) in the Vosges-Jura mountains (c), in the Eastern lowlands and (d) in the Alps. Coloured lines show the relation without the positive pointer year 2004 (red), 2011 (blue), 2004 and 2011 (purple), 2002 (green) and 2014 (orange).

Over the period 2001–2014, we observed that several variables had an effect on both radial growth and crown condition. Most of these variables likely reflect ecophysiological processes. Previous year’s (n-1) climatic variables mainly control LL inter-annual variations, whereas radial growth is more sensitive to the climatic parameters of the current year (n). This observation is in line with previous studies on crown development, radial growth and their relationships with climate (Power, 1994; Thabeet et al., 2009) and confirm our hypothesis that climatic factors during the previous year control inter-annual variations

in leaf loss.

Whether the effect of soil water deficit occurs on primary or secondary growth depends mostly on when the stress occurs (Power, 1994).

Soil water deficit in the previous year increases leaf loss. This a consequence of the climatic constraints on leaf preformation during the previous year. Cochard et al. (2005) suggest a correlation between primary growth and secondary growth through xylem hydraulic conductance. The shoots developing in year n depend on the number of leaf primordia in the bud, which themselves depend on the outermost tree-ring of year $n-1$. Finally, the soil water deficit of the previous year may increase the number of short shoots. In England (Stribley and Ashmore, 2002), the annual growth of both the leader, or primary, shoots and the lateral, or secondary, shoots were suppressed in drought years. A one-year delayed response of crown condition to soil water deficit is a common observation throughout Europe (Bréda and Badeau, 2008; Power, 1994; Seidling, 2007; Seidling et al., 2012; Wilson et al., 2008; Zierl, 2004).

Previous- and current-year soil water deficit controls tree-ring width.

In our study, tree-ring width decreased with increasing current summer (June-July) soil water deficit (SWD). High evaporative demand and low precipitation during summer increase soil water deficit, reducing canopy conductance (Lemoine et al., 2002) and gross primary production (GPP) in beech stands (Granier et al., 2008, 2007). Ultimately, this can affect carbon storage and lead to dieback (Bréda et al., 2006). GPP depends on 1/ the duration and intensity of the water deficit cumulated over the growing season, and 2/ the growing season length, i.e. the period of carbon uptake by the stand (Granier et al., 2008).

The negative effect of the previous year's water deficit can be explained by a dysfunction in carbon storage. Skomarkova et al. (2006) showed that 20% of the ring-width in corresponds to carbon stored during the previous year. The previous year's level of growth may therefore explain part of the ongoing year's growth. However, in addition to a delayed effect of the non-structural carbohydrate amount on radial growth, beech trees may sacrifice growth to sustain allocation to carbon storage. In young beech trees that had been submitted to an extremely long and intense drought period, Chuste et al. (2019) observed that carbon was allocated in storage at the expense of primary and secondary growth, that were severely reduced.

The sensitivity of both LL and rwi to soil water deficit and mean April-to-August temperature could be a result of carbon partitioning among secondary and primary growth and reproduction (Drobyshev et al., 2010; Innes, 1994; Mund et al., 2010; Seidling, 2007).

Leaf and flower production depend on carbon concentrations during the previous year (Cochard et al., 2005; Hoch et al., 2013; Miyazaki, 2013). Several authors show that after a hot dry summer, beeches can sometimes produce a large number of flowers (Etzold et al., 2016; Hackett-Pain et al., 2017; Nussbaumer et al., 2018; Piovesan and Adams, 2002; Vacchiano et al., 2018). This may lead to a trade-off between leaf production and reproduction. In addition, heavy fruit production can also decrease the number of leaves per ground area because primordial leaf buds are replaced by flower buds (Müller-Haubold et al., 2015). Microphylls can also lead to an abnormally high assessment of leaf loss. The observer may confuse leaf loss and a more transparent crown with smaller leaves.

Fruit development depends on newly assimilated carbon and this can lead to a competition for carbon between growth and reproduction (Hackett-Pain et al., 2017; Hoch, 2005; Hoch et al., 2013; Miyazaki, 2013). In our study, however, when we added the presence or absence of fructification, we found no relationship between reproduction and radial growth. However, fructification, the product of flowering, did

significantly increase leaf loss (i.e. primary growth and leaf mass) in two ecological regions (Northern and Eastern lowlands). However, the fact that fructification observations were not mandatory or systematic for the ICP Network data we used may have caused an underestimation of the effect of fructification on growth and/or leaf loss in our study.

Both rwi and LL responded to current- and previous-year bud burst date (estimated through modelling). While an earlier bud burst date induces cambium activation and lengthens the growing season (Davi et al., 2006), it also exposes the tree to a higher risk of late frost damage in April. In our study, an early leaf unfolding in the previous year appeared to be an advantage for both secondary and primary growth. Granier et al. (2008) observed that canopy photosynthesis (GPP) depended on growing season length, i.e. the period of carbon uptake. A high assimilation rate increases C storage, allows wider tree rings in twigs, and enables buds to preform a large number of leaf primordia. Indeed, the width of the outermost ring is positively correlated to xylem conductance to the buds (Cochard et al., 2005). For beech, radial growth initiation is synchronous with leaf unfolding (Barbaroux and Bréda, 2002) and is closely dependent on leaf photosynthesis (Granier et al., 2008; Michelot et al., 2012). If previous-year leaf unfolding occurs early and there is no late frost damage, the growing season is longer and there is therefore more assimilated carbon available for the preformation of next year's leaves and tree growth. For the current year, an early bud burst reduces radial growth without any deleterious effects to crown condition. However, we observed an effect of late frost on crown condition in mountainous regions. This agrees with other studies of frost damage on current growth and leaf loss (Dittmar et al., 2006; Menzel et al., 2015; Nolè et al., 2018; Príncipe et al., 2017); the intensity and frequency of late frosts increase with altitude (Cailleret and Davi, 2011). The newly formed leaves are damaged and the tree needs to mobilize more stored carbohydrates to create new foliation. The second foliation is nitrogen-depleted and therefore less efficient; furthermore, there is less carbon available to preform next year's leaves (Augsburger, 2009; Awaya et al., 2009; Bascietto et al., 2018).

As opposed to previous findings, we observed that the accumulation of negative daily maximum temperatures during winter impaired radial growth. As mentioned earlier, a reduction in growth is usually interpreted as the result of damage to buds or young leaves after a late frost. Oddly, the negative influence we observed on beech occurred for cold temperatures accumulated during the dormancy period. Indeed, the reduction in growth with winter temperatures cannot be attributed to bud damage. Winter buds have a high tolerance to cold temperatures, though this tolerance decreases as budburst approaches (Gömöry and Paule, 2011; Menzel et al., 2015). Lenz et al. (2016) demonstrated high frost resistance in the upper parts of the tree, with temperatures of -40 °C damaging only 50% of the buds. However, as in previous, more local dendrochronological studies (Di Filippo et al., 2007; Dittmar et al., 2003; Weigel et al., 2018), we observed a relationship between winter temperatures and growth at national and regional scales. Power (1994) reported a significant impact of winter temperatures from December to February on apical growth, i.e. primary growth, on twigs of declining beech trees. This negative impact could lead to increased leaf loss the following summer.

A deficiency in the frost hardening process is one possible explanation for beech growth sensitivity to negative temperatures during winter. Converting starch to soluble sugars is essential for hardening; this is observed through a decrease in starch and an increase in soluble sugar content during winter (Barbaroux and Bréda, 2002; Charra-Vaskou et al., 2012). If a harsh winter is preceded by a summer drought or any event that could impair carbon storage, reserves may not be fully restored by the time hardening begins, thus leading to less efficient protection against freezing temperatures. These observations encourage us to deepen our understanding of the processes responsible for this

result at different compartmental levels (crown, trunk, roots).

Thanks to data provided by the French Forest Health Department (DSF) on the causes of observed leaf symptoms, we were able to explain most of the significant symptoms we found on beech leaves in our study. In the Northern region, leaf loss increased with leaf coloration (yellow, red), and a high proportion of abnormal leaf coloration occurred in the years following the exceptionally early drought in 2011. Constantly increasing leaf consumption by phyllophagous insects in the Alps has been observed since 2005 (data not shown here), thus explaining the increase in leaf loss. Unfortunately, the insects causing the consumption have not been clearly identified. Beech weevils have been recorded since 2011; however, their impact remains unknown. Finally, the leaf necrosis we observed was the result of a frost in 2012.

4.3. Assessment of the relationship between rwi and LL

4.3.1. Leaf loss is a poor predictor of radial growth inter-annual variability

At the national scale and in the different ecological regions, there was a slight though continuous decrease in radial growth with leaf loss. The typical vertical canopy profile and differentiated leaves of the beech tree can explain our result. Leaf area is mostly distributed in the upper and middle part of the crown (Holdaway et al., 2008) with small, thick sun-exposed leaves at the top, and thinner larger leaves in the middle and at the bottom of the canopy (Hagemeier and Leuschner, 2019). The sun-exposed leaves have higher photosynthetic rates (higher maximum CO₂ assimilation rates, maximum stomatal conductance) than do the shaded leaves (Scartazza et al., 2016; Urban et al., 2007). Only the upper third of the crown is assessed (Eichhorn et al., 2016) where the photosynthesis rate is maximum. Therefore, annual recorded leaf loss corresponds to a potential decrease in carbon assimilation rate. However, leaf loss in the sun-exposed upper crown also induces a reduction in transpiration. Thanks to a trade-off between transpiration and assimilation, leaf loss should therefore have a limited impact on radial growth thanks to a more limited soil water shortage.

However, even though we observed slowed radial growth starting from 5% leaf loss, values did not fall below normal (rwi = 1) until a 20% leaf loss was reached. This threshold must be interpreted with precaution. While we did find a relationship between LL and rwi, LL ranked low. This is because the correlation between growth and leaf loss only occurs in case of extreme events, as shown by our joint analysis of leaf loss and radial growth pointer years; no relationship occurs in cases of slight or moderate defoliation. Almost all of the pointer years were due to climatic factors accounting for both the small radial increment and high leaf loss (Table A.2). Often, severe soil water deficits were involved (lag effects from 2003's extreme summer drought and heat wave, a direct impact of the early drought event in spring of 2011). In fact, in the regions where LL appeared to predict radial growth, removing the common pointer years for the two indicators decreased the ability of LL to explain the variation in radial growth (rwi above 1). Drobyshev et al.'s (2007) and Sánchez-Salguero et al.'s (2013) results are in complete accordance with our findings. In their study, more significant differences in increment were observed between healthy crowns (class 1, < 25%) and heavily declining crowns (class 3, greater than 60%) than between other crown classes. Therefore, leaf loss is a good indicator of growth potential only in case of extreme events and when leaf loss is high. As supported by Seidling et al. (2012), leaf loss and radial growth are only weakly correlated.

4.3.2. Crown condition, a poorer descriptor of tree vitality than radial growth

Leaf loss showed fewer significant relationships with the selected

climate variables than did radial growth. The LL series of common beech did not show as clear a common signal as did rwi, as indicated by high between-tree variability in the leaf loss series and by a smaller "Gleichläufigkeit" coefficient (year-to-year agreement between the series). In accordance with earlier studies, we confirm that tree-ring series reflect exogenous signals more clearly for common beech (Dittmar et al., 2003).

Describing crown condition and morphology enables forest managers to detect severe tree dysfunction through discoloration, abnormal leaf loss or branch mortality (Innes, 1998; Ling et al., 1993; Power, 1994). However, the multiple factors influencing inter-annual variations in leaf deficiency are challenging to disentangle (Innes et al., 1993). Our surprisingly strong GINI results for leaf loss, indicating a higher year-to-year variability than for growth, first led us to question the reliability of the observations made by the pairs of operators. We investigated this issue but found no clear relationship imputable to operator inconsistency. Nevertheless, the GINI coefficient clearly increased when more than one pair of operators assessed a given plot. Even though overall assessment quality has recently improved (Ferretti et al., 2014; Meining et al., 2016), it is important to keep in mind that one of the main weaknesses in the ICP monitoring network is operator subjectivity, which can lead to inconsistency among assessments related to different sky conditions, observation years and countries.

5. Conclusions

Using the machine-learning algorithm Random Forest to identify the response of inter-annual leaf loss or radial growth to biotic and abiotic constraints proved to be effective. The climatic drivers of radial growth we found through this approach are in accordance with previous studies. Several have an effect on both radial growth and crown condition, though previous-year climatic variables tend to control leaf loss while radial growth is more sensitive to current-year climate. There is a common sensitivity to soil water deficit but with different time lags. Primary and secondary growth are related to each other through hydraulic structure or resource partitioning. With regard to its use as an indicator of tree health, leaf loss captured fewer pointer years than did radial growth. Leaf loss only explained a reduction in radial growth in the case of extreme leaf loss events. Furthermore, radial growth, unlike leaf loss, presented a strong common signal among trees, allowing us to study tree response to abiotic factors with more assurance. Radial growth also allowed us to carry out a retrospective analysis of living conditions thanks to more reliable measurements. A rigorous dendrochronological approach including coring to the pith can help to accurately measure the effect of age and is possibly more cost-effective than estimating a poor quality indicator like leaf loss every year. A study comparing our results on beech with other species, including coniferous trees, is underway in order to conclusively assess the performance of annual visual estimations of leaf loss.

CRediT authorship contribution statement

Clara Tallieu: Methodology, Formal analysis, Investigation, Writing - original draft, Visualization. **Vincent Badeau:** Conceptualization, Methodology, Investigation, Writing - review & editing, Supervision. **Denis Allard:** Methodology, Writing - review & editing. **Louis-Michel Nageleisen:** Conceptualization, Investigation, Writing - review & editing, Supervision. **Nathalie Bréda:** Conceptualization, Methodology, Investigation, Writing - review & editing, Supervision.

Appendix A.

Table A.1

Leaf loss (LLd1) and tree-ring index (rwi) statistics. Gleichlaufigkeit coefficient (GLK), to check for a similarity in signal between the series and Gini coefficient (GINI), to compare sensitivity to climate.

GRECO	GLK_LLd1	GLK_rwi	GINI_LLd1	GINI_rwi
Alps	0.53	0.59	0.26	0.15
CNO	0.56	0.65	0.22	0.20
Est	0.55	0.65	0.21	0.18
MC	0.52	0.60	0.26	0.18
Pyr	0.52	0.57	0.20	0.18
VJ	0.55	0.62	0.17	0.15
National	0.52	0.58	0.22	0.18

Table A.2

Negative and positive pointer years (PY) for radial growth and positive pointer years for leaf loss at the national scale, with their relative variation (LL_RV and RWI_RV, respectively) and abnormal climatic events that might be related.

Pointer Year	LL_RV	RWI_RV	Abnormal climatic events
East			
2002	68.94	-34.96	
2004	88.97	-13.31	Lag effects from the extreme summer drought and heat wave in 2003
2009		-21.95	Fructification in 2009
2011	48.36	-36.12	Spring drought
2014	35.6	-38.02	
CNO			
2002		-22.01	
2004	91.83	-34.62	Lag effects from the extreme summer drought and heat wave in 2003
2009		-24.2	
2011	128.94	-27.87	Spring drought
MC			
2004		-37.66	Lag effects from the extreme summer drought and heat wave in 2003
2009		-18.47	
2013		-15.69	
Alps			
2004		-23.86	Lag effects from the extreme summer drought and heat wave in 2003
2009		-14.65	
2013		-20.71	Lag effect of frost and snow damages from 2012
Pyrenees			
2004	116.26	-36.13	Lag effects from the extreme summer drought and heat wave in 2003
2010	65.37	-27.29	
VJ			
2002		-18.8	
2004	105.6	-36.67	Lag effects from the extreme summer drought and heat wave in 2003
2009		-18.8	
2011		-26.28	Spring drought
2014		-17.88	

Appendix B. Partial dependence plots at national scale

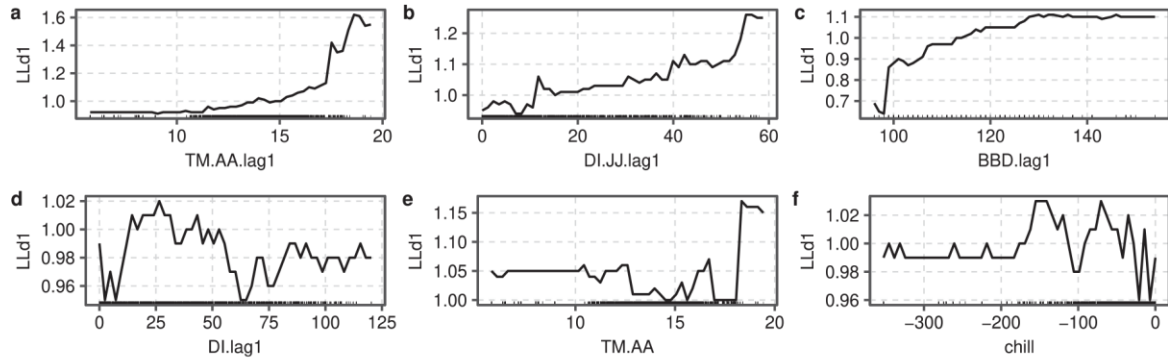


Fig. B.1. Partial dependence plots showing the marginal effect of predictor variables on modelled common beach detrended leaf-loss series (LLd1, 2001-2014), using all combinations of the other predictor variables for all regression trees in the forest.

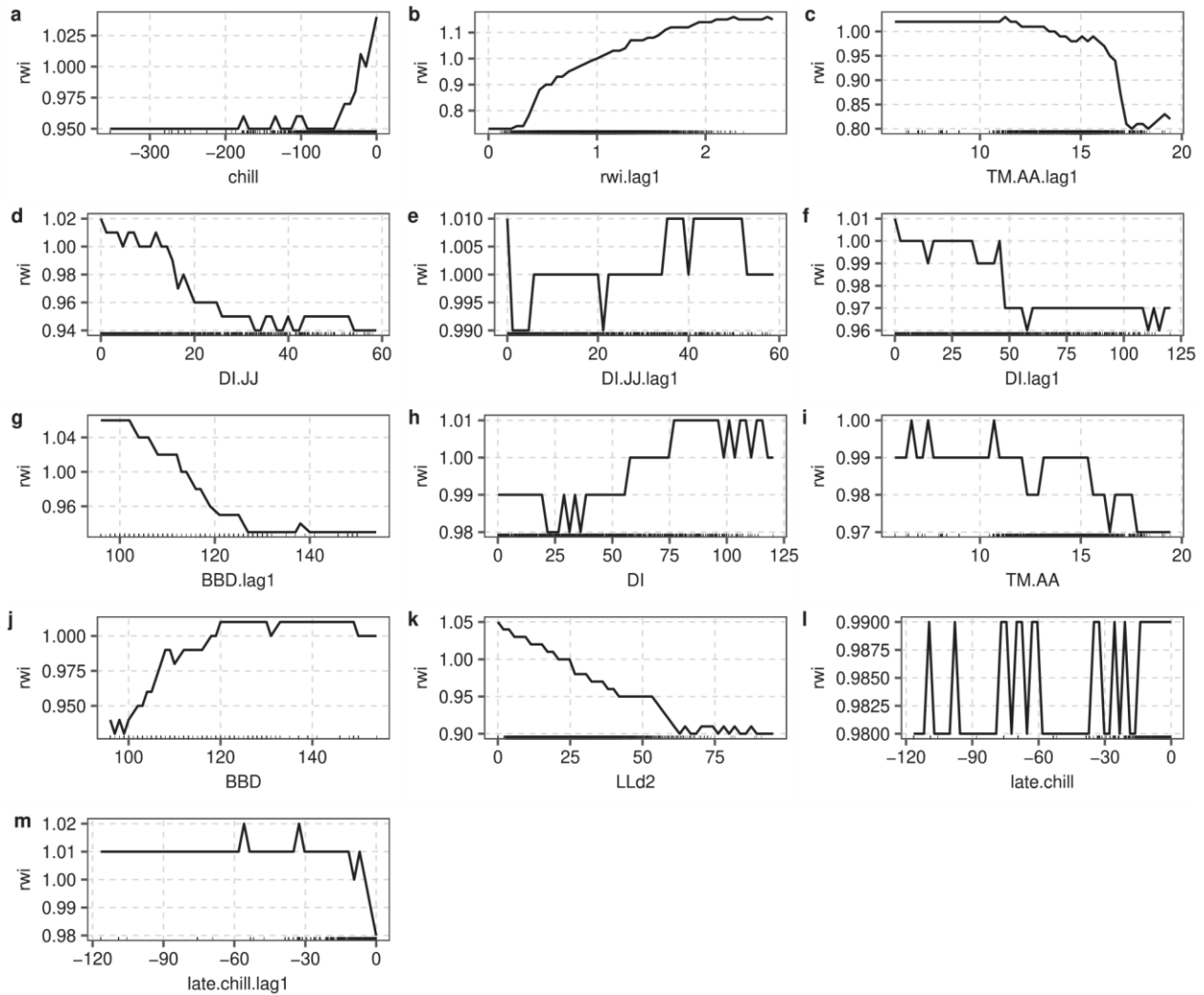


Fig. B.2. Partial dependence plots showing the marginal effect of predictor variables on modelled common beach detrended ring width series (rwi, 2001-2014), using all combinations of the other predictor variables for all regression trees in the forest.

References

- Augspurger, C.K., 2009. Spring 2007 warmth and frost: Phenology, damage and refoliation in a temperate deciduous forest. *Funct. Ecol.* 23, 1031–1039. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01587.x>.
- Awaya, Y., Tanaka, K., Kodani, E., Nishizono, T., 2009. Responses of a beech (*Fagus crenata* Blume) stand to late spring frost damage in Morioka. *Japan. For. Ecol. Manage.* 257, 2359–2369. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.028>.
- 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 Physiol.* 22, 1201–1210. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.17.1201>.
- Barthod, C., 1994. Le système de surveillance de l'état sanitaire de la forêt en France. *Rev. For. Française* 564. <https://doi.org/10.4267/2042/26585>.
- Bascietto, M., Bajocco, S., Mazzenga, F., Matteucci, G., 2018. Assessing spring frost effects on beech forests in Central Apennines from remotely-sensed data. *Agric. For. Meteorol.* 248, 240–250. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.10.007>.
- 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. <https://doi.org/10.1139/x89-168>.
- Becker, M., 1987. Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges: étude écologique de dendrochronologique (in French, with English summary). *Ann. des Sci. For.* 44, 379–401. <https://doi.org/10.1051/forest:19870401>.
- Becker, M., Nieminen, T.M., Geremia, F., 1994. Short-term variations and long-term changes in oak productivity in northeastern France. The role of climate and atmospheric CO₂. *Ann. des Sci. For.* 51, 477–492. <https://doi.org/10.1051/forest:19940504>.
- Bert, G., Becker, H., Schipfer, R., 1990. Vitalité actuelle et passée du sapin (*Abies alba* Mill.) dans le Jura. *Étude dendroécologique*. *Ann. des Sci. For.* 47, 395–412. <https://doi.org/10.1051/forest:19900501>.
- Biondi, F., Qeadan, F., 2008. Inequality in paleorecords. *Ecology* 89, 1056–1067. <https://doi.org/10.1890/07-0783.1>.
- Biondi, F., Waikul, K., 2004. DENDROCLIM2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Comput. Geosci.* 30, 303–311. <https://doi.org/10.1016/j.cageo.2003.11.004>.
- Bréda, N., Badeau, V., 2008. Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: towards a selection according to hazard tolerance? *Comptes Rendus - Geosci.* <https://doi.org/10.1016/j.crte.2008.08.003>.
- Bréda, N., Granier, A., 1996. Intra- and interannual variations of transpiration, leaf area index and radial growth of a sessile oak stand (*Quercus petraea*). *Ann. des Sci. For.* 53, 521–536. <https://doi.org/10.1051/forest:19960232>.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63, 625–644. <https://doi.org/10.1051/forest:2006042>.
- Bréda, N.J.J., 2008. Leaf Area Index. In: Jørgensen, S.E. (Editor-in-Chief), Fath, B.D. (Eds.), *Encyclopedia of Ecology, Five-Volume Set*. Elsevier Inc., Oxford, pp. 2148–2154. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08045405-4.00849-1>.
- Breiman, L., 2001. Random forests. *Mach. Learn.* 45, 5–32. <https://doi.org/10.1023/A:1010933404324>.
- Breiman, L., Friedman, J., Stone, C.J., Olshen, R.A., 1984. *Classification and Regression Trees*.
- Bunn, A.G., 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26, 115–124. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2008.01.002>.
- Caillieret, M., Davi, H., 2011. Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees - Struct. Funct.* 25, 265–276. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0503-0>.
- Charra-Vaskou, K., Charrier, G., Wortemann, R., Beikircher, B., Cochar, H., Ameglio, T., Mayr, S., 2012. Drought and frost resistance of trees: a comparison of four species at different sites and altitudes. *Ann. For. Sci.* 69, 325–333. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0160-5>.
- Chuste, P.A., Maillard, P., Bréda, N., Levillain, J., Thirion, E., Wortemann, R., Massonnet, C., 2019. Sacrificing growth and maintaining a dynamic carbohydrate storage are key processes for promoting beech survival under prolonged drought conditions. *Trees - Struct. Funct.* <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01923-5>.
- Cochar, H., Coste, S., Chanson, B., Guehl, J.M., Nicolini, E., 2005. Hydraulic architecture correlates with bud organogenesis and primary shoot growth in beech (*Fagus sylvatica*). *Tree Physiol.* 25, 1545–1552. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.12.1545>.
- Cook, E., Briffa, K., Shiyatov, S., Mazepa, V., 1990. Tree-Ring Standardization and Growth-Trend Estimation. *Methods of Dendrochronology*. [https://doi.org/10.1016/0048-9697\(91\)90076-q](https://doi.org/10.1016/0048-9697(91)90076-q).
- Cook, E.R., Peters, K., 1981. The Smoothing Spline: A New Approach to Standardizing Forest Interior Tree-Ring Width Series for Dendroclimatic Studies. *Tree-Ring Bull.*
- Cutler, D.R., Edwards, T.C., Beard, K.H., Cutler, A., Hess, K.T., Gibson, J., Lawler, J.J., 2007. Random forests for classification in ecology. *Ecology* 88, 2783–2792. <https://doi.org/10.1890/07-0539.1>.
- Davi, H., Dufréne, E., Francois, C., Le Maire, G., Loustau, D., Bosc, A., Rambal, S., Granier, A., Moors, E., 2006. Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems. *Agric. For. Meteorol.* 141, 35–56. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.09.003>.
- de Vries, W., Dobbervin, M.H., Solberg, S., van Dobben, H.F., Schaub, M., 2014. Impacts of acid deposition, ozone exposure and weather conditions on forest ecosystems in Europe: an overview. *Plant Soil*. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2056-2>.
- Di Filippo, A., Biondi, F., Cufar, K., De Luis, M., Grabner, M., Maugeri, M., Presutti Saba, E., 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01747.x>.
- Dittmar, C., Elling, W., 2007. Dendroecological investigation of the vitality of Common Beech (*Fagus sylvatica* L.) in mixed mountain forests of the Northern Alps (South Bavaria). *Dendrochronologia* 25, 37–56. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2007.01.003>.
- Dittmar, C., Fricke, W., Elling, W., 2006. Impact of late frost events on radial growth of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Germany. *Eur. J. For. Res.* 125, 249–259. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0098-y>.
- 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. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00816-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00816-7).
- Dobbervin, M., 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *Eur. J. For. Res.* 124, 319–333. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0085-3>.
- Douglas, A.E., 1936. *Climatic Cycles and Tree-growth*. Carnegie Institution of Washington publication, Carnegie Institution of Washington.
- Drobyshev, I., Karlsson, M., Niklasson, M., Saygin, I., Övergaard, R., Hickler, T., Sykes, M.T., 2010. Masting behaviour and dendrochronology of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Sweden. *For. Ecol. Manage.* 259, 2160–2171. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.01.037>.
- Drobyshev, I., Linderson, H., Sonesson, K., 2007. Relationship between crown condition and tree diameter growth in southern Swedish oaks. *Environ. Monit. Assess.* 128, 61–73. <https://doi.org/10.1007/s10661-006-9415-2>.
- Dufréne, E., Davi, H., François, C., Le Maire, G., Le Dantec, V., Granier, A., 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecol. Modell.* 185, 407–436. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.01.004>.
- Dyer, T.G.J., Fritts, H.C., 1978. Tree Rings and Climate. *J. Appl. Ecol.* 15, 339. <https://doi.org/10.2307/2402947>.
- Eichhorn, J., Roskams, P., Potocic, N., Timmermann, V., Ferretti, M., Mues, V., Szepesi, A., Durrant, D., Seletcovic, I., H-W, S., S, N., Bussotti, F., Garcia, P., W.S., 2016. Visual Assessment of Crown Condition and Damaging Agents. In: *MANUAL on Methods and Criteria for Harmonized Sampling, Assessment, Monitoring and Analysis of the Effects of Air Pollution on Forests*. Thünen Institute of Forest Ecosystems, p. 54.
- Etzold, S., Sioen, G., Ukonmaanaho, L., Skudnik, M., Nussbaumer, A., Wauer, A., Rautio, P., Waldner, P., Jørgensen, B.B., Timmermann, V., Gessler, A., Apuhtin, V., Benham, S., Verstraeten, A., Thomsen, I.M., Braun, S., 2016. Patterns of mast fruiting of common beech, sessile and common oak, Norway spruce and Scots pine in Central and Northern Europe. *For. Ecol. Manage.* 363, 237–251. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.033>.
- Ferretti, M., Nicolas, M., Bacaro, G., Brunialti, G., Calderisi, M., Croisé, L., Frati, L., Lanier, M., Maccherini, S., Santi, E., Ulrich, E., 2014. Plot-scale modelling to detect size, extent, and correlates of changes in tree defoliation in French high forests. *For. Ecol. Manage.* 311, 56–69. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.009>.
- Genet, H., Bréda, N., Dufréne, E., 2009. 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 Physiol.* 30, 177–192. <https://doi.org/10.1093/treephys/tp105>.
- Genuer, R., Poggi, J.-M., 2019. Les forêts aléatoires avec R.
- Genuer, R., Poggi, J.M., Tuleau-Malot, C., 2015. VSURF: An R package for variable selection using random forests. *R J.* 7, 19–33.
- Genuer, R., Poggi, J.M., Tuleau-Malot, C., 2010. Variable selection using random forests. *Pattern Recognit. Lett.* 31, 2225–2236. <https://doi.org/10.1016/j.patrec.2010.03.014>.
- Gömöry, D., Paule, L., 2011. Trade-off between height growth and spring flushing in common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Ann. For. Sci.* 68, 975–984. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0103-1>.
- 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. Modell.* 116, 269–283. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)00205-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00205-1).
- Granier, A., Bréda, N., Longdoz, B., Gross, P., Ngao, J., 2008. Ten years of fluxes and stand growth in a young beech forest at Hesse, North-eastern France. *Ann. For. Sci.* 65, 704. <https://doi.org/10.1051/forest:2008052>.
- Granier, A., Reichstein, M., Bréda, N., Janssens, I.A., Falge, E., Ciais, P., Grünwald, T., Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Facini, O., Grassi, G., Heinesch, B., Ilvesniemi, H., Keronen, P., Knohl, A., Köstner, B., Lagergren, F., Lindroth, A., Longdoz, B., Loustau, D., Mateus, J., Montagnani, L., Nys, C., Moors, E., Papale, D., Peiffer, M., Pilegaard, K., Pita, G., Pumpanen, J., Rambal, S., Rebmann, C., Rodrigues, A., Seufert, G., Tenhunen, J., Vesala, T., Wang, Q., 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. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.12.004>.
- Greenwell, B.M., 2017. pdp: An R package for constructing partial dependence plots. *R J.* 9, 421–436. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-016>.
- Hackett-Pain, A.J., Friend, A.D., Lageard, J.G.A., Thomas, P.A., 2015. The influence of masting phenomenon on growth-climate relationships in trees: explaining the influence of previous summers' climate on ring width. *Tree Physiol.* 35, 319–330. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv007>.
- Hackett-Pain, A.J., Lageard, J.G.A., Thomas, P.A., 2017. Drought and reproductive effort interact to control growth of a temperate broadleaved tree species (*Fagus sylvatica*). *Tree Physiol.* 37, 744–754. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx025>.
- Hagemeyer, M., Leuschner, C., 2019. Functional crown architecture of five temperate

- broadleaf tree species: vertical gradients in leaf morphology, leaf angle, and leaf area density. *Forests* 10, 265. <https://doi.org/10.3390/f10030265>.
- Hoch, G., 2005. Fruit-bearing branchlets are carbon autonomous in mature broad-leaved temperate forest trees. *Plant, Cell Environ.* 28, 651–659. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01311.x>.
- Hoch, G., Siegwolf, R.T.W., Keel, S.G., Körner, C., Han, Q., 2013. Fruit production in three masting tree species does not rely on stored carbon reserves. *Oecologia* 171, 653–662. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2579-2>.
- Holdaway, R.J., Allen, R.B., Clinton, P.W., Davis, M.R., Coomes, D.A., 2008. Intraspecific changes in forest canopy allometries during self-thinning. *Funct. Ecol.* 22, 460–469. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01388.x>.
- Innes, J.L., 1998. An assessment of the use of crown structure for the determination of the health of beech (*Fagus sylvatica*). *Forestry* 71, 113–130. <https://doi.org/10.1093/forestry/71.2.113>.
- Innes, J.L., 1994. The occurrence of flowering and fruiting on individual trees over 3 years and their effects on subsequent crown condition. *Trees* 8, 139–150. <https://doi.org/10.1007/BF00196638>.
- Innes, J.L., Landmann, G., Mettendorf, B., 1993. Consistency of observations of forest tree defoliation in three European countries. *Environ. Monit. Assess.* 25, 29–40. <https://doi.org/10.1007/BF00549790>.
- Jevšenak, J., Džeroski, S., Zavadlav, S., Levanič, T., 2018. A Machine Learning Approach to Analyzing the Relationship Between Temperatures and Multi-Proxy Tree-Ring Records. *Tree-Ring Res.* 74, 210–224. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-74.2.210>.
- Lacarbe, E., Le Bas, C., Cousin, J.L., Pesty, B., Toutain, B., Houston Durrant, T., Montanarella, L., 2009. Data management for monitoring forest soils in Europe for the Biosoil project. *Soil Use Manag.* 25, 57–65. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2009.00194.x>.
- Landmann, G., Nageleisen, L.-M., Ulrich, E., 1998. De nouveaux éléments en faveur d'un glissement récent d'origine méthodologique dans l'appréciation visuelle des cimes des feuillus. *Les Cah. DSF* 74–76.
- Landmann, G., Pierrat, J., Nageleisen, L.-M., 1999. période de réajustement à la hausse de la notation de l'état des cimes des arbres forestiers en France. *Les Cah. DSF* 66.
- 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. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0397-9>.
- Lemoine, D., Cochard, H., Granier, A., 2002. Within crown variation in hydraulic architecture in beech (*Fagus sylvatica* L.): evidence for a stomatal control of xylem embolism. *Ann. For. Sci.* 59, 19–27. <https://doi.org/10.1051/forest:2001002>.
- Lenz, A., Hoch, G., Vitasse, Y., 2016. Fast acclimation of freezing resistance suggests no influence of winter minimum temperature on the range limit of European beech. *Tree Physiol.* 36, 490–501. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv147>.
- Liaw, A., Wiener, M., 2002. Classification and Regression by randomForest. *R News* 2, 18–22.
- Ling, K.A., Power, S.A., Ashmore, M.R., 1993. A Survey of the Health of *Fagus sylvatica* in Southern Britain. *J. Appl. Ecol.* 30, 295. <https://doi.org/10.2307/2404631>.
- Meining, S., Morgenstern, Y., Wellbrock, N., Eickenscheidt, N., 2016. Results of the European Photo International Cross-comparison Course as part of the quality assurance of the crown condition assessment 2015 (Photo ICC 2015). <https://doi.org/10.3220/WP1469775066000>.
- Menzel, A., Helm, R., Zang, C., 2015. Patterns of late spring frost leaf damage and recovery in a European beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in south-eastern Germany based on repeated digital photographs. *Front. Plant Sci.* 6, 110. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00110>.
- Mérian, P., Lebourgeois, F., 2011. Size-mediated climate-growth relationships in temperate forests: A multi-species analysis. *For. Ecol. Manage.* 261, 1382–1391. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.01.019>.
- Michel, A., Seidl, W., Prescher, A.-K., 2018. Forest Condition in Europe: 2018 Technical Report of ICP Forests. Report under the UNECE Convention on Long-Range Transboundary Air Pollution. (Air Convention), Vienna.
- Michelot, A., Simard, S., Rathgeber, C., Dufréne, E., Damesin, C., 2012. Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics. *Tree Physiol.* 32, 1033–1045. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps052>.
- Miyazaki, Y., 2013. Dynamics of internal carbon resources during masting behavior in trees. *Ecol. Res.* 28, 143–150. <https://doi.org/10.1007/s11284-011-0892-6>.
- Muchlinski, D., Siroky, D., He, J., Kocher, M., 2016. Comparing random forest with logistic regression for predicting class-imbalanced civil war onset data. *Polit. Anal.* 24, 87–103. <https://doi.org/10.1093/pan/mpv024>.
- Mueller-Edzards, C., Vries, W. de, Erisman, J.W. (eds.), 1997. Ten years of monitoring forest condition in Europe. Studies on temporal development, spatial distribution and impacts of natural and anthropogenic stress factors.
- Müller-Haubold, H., Hertel, D., Leuschner, C., 2015. Climatic Drivers of Mast Fruiting in European Beech and Resulting C and N Allocation Shifts. *Ecosystems* 18, 1083–1100. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9885-6>.
- Mund, M., Kutsch, W.L., Wirth, C., Kahl, T., Knohl, A., Skomarkova, M.V., Schulze, E.-D., Wirth, C., Kutsch, W.L., Mund, M., Skomarkova, M.V., Knohl, A., Kahl, T., Kutsch, W.L., Wirth, C., Kahl, T., Knohl, A., Skomarkova, M.V., Schulze, E.-D., 2010. The influence of climate and fructification on the inter-annual variability of stem growth and net primary productivity in an old-growth, mixed beech forest. *Tree Physiol.* 30, 689–704. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq027>.
- Nageleisen, L.M., 2005. Dépérissement du hêtre : Présentation d'une méthode symptomatologique de suivi. *Rev. For. Fr.* <https://doi.org/10.4267/2042/5041>.
- Nevalainen, S., Lindgren, M., Pouttu, A., Heinonen, J., Hongisto, M., Neuvonen, S., 2010. Extensive tree health monitoring networks are useful in revealing the impacts of widespread biotic damage in boreal forests. *Environ. Monit. Assess.* 168, 159–171. <https://doi.org/10.1007/s10661-009-1100-9>.
- Nolè, A., Rita, A., Ferrara, A.M.S., Borghetti, M., 2018. Effects of a large-scale late spring frost on a beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated Mediterranean mountain forest derived from the spatio-temporal variations of NDVI. *Ann. For. Sci.* 75, 83. <https://doi.org/10.1007/s13595-018-0763-1>.
- Nussbaumer, A., Waldner, P., Apuhtin, V., Aytar, F., Benham, S., Bussotti, F., Eichhorn, J., Eickenscheidt, N., Fabianek, P., Falkenried, L., Leca, S., Lindgren, M., Manzano Serrano, M.J., Neagu, S., Nevalainen, S., Pajtik, J., Potočić, N., Rautio, P., Sioen, G., Stakénas, V., Tasdemir, C., Thomsen, I.M., Timmermann, V., Ukonmaanaho, L., Verstraeten, A., Wulff, S., Gessler, A., 2018. Impact of weather cues and resource dynamics on mast occurrence in the main forest tree species in Europe. *For. Ecol. Manage.* 429, 336–350. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.011>.
- Oliveira, S., Oehler, F., San-Miguel-Ayanz, J., Camia, A., Pereira, J.M.C., 2012. Modeling spatial patterns of fire occurrence in Mediterranean Europe using Multiple Regression and Random Forest. *For. Ecol. Manage.* 275, 117–129. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.003>.
- Piovesan, G., Adams, J.M., 2002. Masting behaviour in beech: linking reproduction and climatic variation. *Can. J. Bot.* 79, 1039–1047. <https://doi.org/10.1139/cj-b-79-9-1039>.
- Popa, I., Badea, O., Silaghi, D., 2017. Influence of climate on tree health evaluated by defoliation in the ICP Level I network (Romania). *IForest* 10, 554–560. <https://doi.org/10.3832/for2202-009>.
- Power, S.A., 1994. Temporal trends in twig growth of *Fagus sylvatica* L. and their relationships with environmental factors. *Forestry* 67, 13–30. <https://doi.org/10.1093/forestry/67.1.13>.
- Prasad, A.M., Iverson, L.R., Liaw, A., 2006. Newer classification and regression tree techniques: bagging and random forests for ecological prediction. *Ecosystems* 9, 181–199. <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0054-1>.
- Príncipe, A., van der Maaten, E., van der Maaten-Theunissen, M., Struwe, T., Wilmking, M., Kreyling, J., 2017. Low resistance but high resilience in growth of a major deciduous forest tree (*Fagus sylvatica* L.) in response to late spring frost in southern Germany. *Trees - Struct. Funct.* 31, 743–751. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1505-3>.
- Quintana-Seguí, P., Le Moigne, P., Durand, Y., Martin, E., Habets, F., Baillon, M., Canellas, C., Franchisteguy, L., Morel, S., 2008. Analysis of near-surface atmospheric variables: validation of the SAFRAN analysis over France. *J. Appl. Meteorol. Climatol.* 47, 92–107. <https://doi.org/10.1175/2007JAMC1636.1>.
- R Core Team, 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Roloff, A., 1985. Morphologie der Kronentwicklung von *Fagus sylvatica* L. (Rotbuche) unter besonderer Berücksichtigung möglicherweise näherer Veränderungen. Ph. D. Thesis, Göttingen Univ., Göttingen, Germany.
- Sánchez-Salguero, R., Camarero, J.J., Dobbertin, M., Fernández-Cancio, Á., Vilà-Cabrera, A., Manzanedo, R.D., Zavala, M.A., Navarro-Cerrillo, R.M., 2013. Contrasting vulnerability and resilience to drought-induced decline of densely planted vs. natural rear-edge *Pinus nigra* forests. *For. Ecol. Manage.* 310, 956–967. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.09.050>.
- Scartazza, A., Di Baccio, D., Bertolotto, P., Gavrishkova, O., Matteucci, G., 2016. Investigating the European beech (*Fagus sylvatica* L.) leaf characteristics along the vertical canopy profile: Leaf structure, photosynthetic capacity, light energy dissipation and photoprotection mechanisms. *Tree Physiol.* 36, 1060–1076. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw038>.
- Schweingruber, F.H., 1987. *Tree Rings: Basics and Applications of Dendrochronology*. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, The Netherlands.
- Schweingruber, F.H., Eckstein, D., Serre-Bachet, F., Bräker, O.U., 1990. Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. *Dendrochronologia* 8, 9–38.
- Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., Lexer, M.J., Trotsiuk, V., Mairota, P., Svoboda, M., Fabrika, M., Nagel, T.A., Rey, C.P.O., 2017. Forest disturbances under climate change. *Nat. Clim. Chang.* <https://doi.org/10.1038/nclimate3303>.
- Seidling, W., 2007. Signals of summer drought in crown condition data from the German Level I network. *Eur. J. For. Res.* 126, 529–544. <https://doi.org/10.1007/s10342-007-0174-6>.
- Seidling, W., Mues, V., 2005. Statistical and geostatistical modelling of preliminarily adjusted defoliation on an European scale. *Environ. Monit. Assess.* 101, 223–247. <https://doi.org/10.1007/s10661-005-9304-0>.
- Seidling, W., Ziche, D., Beck, W., 2012. Climate responses and interrelations of stem increment and crown transparency in Norway spruce, Scots pine, and common beech. *For. Ecol. Manage.* 284, 196–204. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.07.015>.
- Skomarkova, M.V., Vaganov, E.A., Mund, M., Knohl, A., Linke, P., Boerner, A., Schulze, E.D., 2006. Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios in tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) growing in Germany and Italy. *Trees - Struct. Funct.* 20, 571–586. <https://doi.org/10.1007/s00468-006-0072-4>.
- Solberg, S., 2004. Summer drought: a driver for crown condition and mortality of Norway spruce in Norway. *For. Pathol.* 34, 93–104. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2004.00351.x>.
- Solberg, S., 1999. Crown Condition and Growth Relationships within Stands of *Picea abies*. *Scand. J. For. Res.* 14, 320–327.
- Stribley, G.H., Ashmore, M.R., 2002. Quantitative changes in twig growth pattern of young woodland beech (*Fagus sylvatica* L.) in relation to climate and ozone pollution over 10 years. *For. Ecol. Manage.* 157, 191–204. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00665-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00665-4).
- Strobl, C., Boulesteix, A.L., Kneib, T., Augustin, T., Zeileis, A., 2008. Conditional variable importance for random forests. *BMC Bioinformatics* 9, 1–11. <https://doi.org/10.1186/1471-2108-9-1>.

- 1186/1471-2105-9-307.
- Strobl, C., Hothorn, T., Zeileis, A., 2009. Party on! A new, conditional variable importance measure available in the party package. *R J.* 14–17.
- Teissier Du Cros, E., Le Tacon, F., Nepveu, G., Pardé, J., Perrin, R., Timbal, J., 1981. Le hêtre. Quae.
- Thabeet, A., Venetier, 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 - Struct. Funct.* 23, 843–853. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0326-z>.
- Urban, O., Kořvancová, M., Marek, M.V., Lichtenthaler, H.K., 2007. Induction of photosynthesis and importance of limitations during the induction phase in sun and shade leaves of five ecologically contrasting tree species from the temperate zone. *Tree Physiol.* 27, 1207–1215. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.8.1207>.
- Vacchiano, G., Ascoli, D., Berzaghi, F., Lucas-Borja, M.E., Caignard, T., Collalti, A., Mairota, P., Palaghianu, C., Reyer, C.P.O., Sanders, T.G.M., Schermer, E., Wohlgemuth, T., Hacket-Pain, A., 2018. Reproducing reproduction: how to simulate mast seeding in forest models. *Ecol. Modell.* <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.03.004>.
- Van Leeuwen, E.P., Hendriks, K.C., Klap, J.M., de Vries, W., de Jong, E., Erisman, J.W., 2000. Effects of environmental stress on forest crown condition in Europe. Part II: estimation of stress induced by meteorology and air pollutants. *Water, Air, Soil Pollut.* 119, 335–362. <https://doi.org/10.1023/A:1005157208701>.
- Vanmechelen, L., Groenemans, R., Van Ranst, E., 1997. Forest soil condition in Europe: results of a large-scale soil survey. EC-UN/ECE, Brussels, Geneva.
- Weigel, R., Muffler, L., Klisz, M., Kreyling, J., van der Maaten-Theunissen, M., Wilmking, M., van der Maaten, E., 2018. Winter matters: sensitivity to winter climate and cold events increases towards the cold distribution margin of European beech (*Fagus sylvatica* L.). *J. Biogeogr.* 45, 2779–2790. <https://doi.org/10.1111/jbi.13444>.
- Wilson, S., Broadmeadow, M., Sanders, T.G., Pitman, R., 2008. Effect of summer drought on the increment of beech trees in southern England. *Q. J. For.* 102, 111.
- Zahner, R., 1968. Water deficits and growth of trees. *Water deficits and plant growth* 2, 191–254.
- Zierl, B., 2004. A simulation study to analyse the relations between crown condition and drought in Switzerland. *For. Ecol. Manage.* 188, 25–38. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.07.019>.

4. Discussion

L'observation de du déficit foliaire des arbres est l'indicateur utilisé en Europe pour définir la vitalité d'une forêt (Forest Europe 2015, Criterion 2). Le déficit foliaire en tant qu'indicateur de la vitalité s'est imposé sur des avantages pratiques et opérationnels de l'application du protocole (peu cher, *a priori* facile à mettre en œuvre) mais aussi sur le potentiel d'analyse des données récoltées (longues séries, grande répartition spatiale). Il y a en revanche des inconvénients bien connus associés à ces observations comme le biais dû à l'observateur mais aussi, la difficulté à identifier de manière non équivoque le ou les facteurs provoquant le symptôme générique mais surtout l'existence incertaine d'une relation entre les notations de déficit foliaire et la santé de l'arbre individuel voire même de la forêt.

Dans ce chapitre, nous avons travaillé sur les relations entre les notations de déficit foliaire et la croissance radiale pour deux essences, un décidu (le hêtre) et un sempervirent (le sapin). Nous avons mis en relation de séries annuelles de largeurs de cernes, de notations de houppier (déficit foliaire et déficit d'aiguilles), de prédicteurs climatiques issus de réanalyses de modèles climatiques ou de bilan hydrique et enfin en ajoutant si possible les signalements arbre par arbre de dommages biotiques. L'objectif de ce chapitre était d'identifier les déterminants des variations interannuelles du déficit foliaire et de la croissance, puis de discuter si le déficit foliaire explicatif contribue à expliquer les variations de la croissance radiale. Si tel était le cas, ce résultat ferait du déficit foliaire un proxy pertinent de la vitalité d'un arbre.

A l'issue de ce chapitre, nous tirons quatre résultats :

- 1) Le hêtre et encore plus le sapin ne présentent pas de déficit foliaire inquiétants sur le réseau, en tout cas, jusqu'en 2014.
- 2) Quelle que soit l'espèce, les notations de houppiers capturent moins d'années caractéristiques que les séries de croissance radiale. Cela signifie que face à un aléa climatique, on observe plus facilement des baisses de croissance que des augmentations de déficits foliaires.
- 3) Dans le cas du hêtre, aucun lien n'est établi avec la croissance radiale en cas de défoliation légère ou modérée. Par contre, pour chaque année « extrême » de déficit foliaire (année caractéristique positive) correspond une année à faible croissance radiale (année caractéristique négative).
- 4) Pour le sapin, qui présente très peu de déficit foliaire, aucun lien n'a pu être établi entre la croissance radiale et le déficit d'aiguilles, que ce soit à travers la mise en parallèle des années caractéristiques de déficit d'aiguilles et de croissance, ou l'introduction du déficit d'aiguilles comme prédicteur de la croissance.

4.1. Le déficit foliaire/aiguilles : un effet ténu sur la croissance hors situation de dépérissement

Les séries de notations de houppiers nous ont permis d'identifier quelques années extrêmes de déficit foliaire/aiguilles. Pour la première fois, nous avons calculé des années caractéristiques sur ces séries, c'est-à-dire des années où 60% des arbres ont répondu de manière commune à un aléa. Dans le cas des notations de houppiers, une année caractéristique positive correspond à une année à houppier très dégradé. Dans le cas de la croissance, nous nous sommes intéressés aux années caractéristiques

négligentes, synonymes de mauvaise croissance. Cela nous a permis de mettre en évidence la présence ou non d'une réponse commune des arbres aux événements climatiques extrêmes de type sécheresses ou gels. Nos résultats sont contrastés entre le sapin et le hêtre.

Bien que l'on travaille sur une période plus courte (2001 -2014), les séries de déficit foliaire du hêtre marquent plus facilement les dégradations de houppiers dues à une sécheresse précoce (2011) ou un gel (2010) que le sapin. Suite à la sécheresse de 2003, on retrouve dans quasiment toutes les régions écologiques, des arbres avec un houppier très défolié l'année suivante (2004). Cependant, cette réponse différée d'un an du déficit foliaire du hêtre à la sécheresse de 2003 n'est pas retrouvée chez le sapin. Dans leur rapport sur les conséquences de la sécheresse de 2003 sur le réseau systématique de suivi des dommages forestiers, Pauly et Belrose (2005) avaient rapporté qu'en 2004 comme en 2003, la proportion de feuillus ayant un houppier moyennement à très endommagé (PF>26%) était supérieure aux résineux. La sensibilité du sapin à la sécheresse ne ressort pas à travers l'étude des années caractéristiques de déficit d'aiguilles. On peut mettre ce résultat en relation avec l'écologie du sapin, qui comparé au hêtre, se trouve plus souvent sur des stations moins sèches de moyenne à haute montagne.

Un résultat spécifique au hêtre, est que chaque année caractéristique positive de déficit foliaire (houppier dégradé) correspond à une année caractéristique négative de croissance radiale (faible croissance). Cela signifie pour le hêtre que l'allocation entre le houppier et la croissance n'a pas été modifiée. Il y a eu un ajustement des ressources allouées à la croissance par rapport à la quantité de feuilles dans le houppier. Alors que pour le sapin aucune année caractéristique à faible croissance ne peut être associée à une année à fort déficit d'aiguilles, et ce malgré l'identification de trois années caractéristiques positives de déficit d'aiguilles. Or, les calculs des années caractéristiques ont été faits à des seuils de 60% et non 75%. Ce seuil fixé à 60%, signifie que seulement 60% des arbres présentent une augmentation du déficit d'aiguilles ces année-là. Ces années sont donc peu caractéristiques et partagées par peu d'arbres. La difficulté à obtenir des années caractéristiques pour les séries de déficit d'aiguilles comparé aux séries de croissance radiale peut s'expliquer soit par le fait que les arbres réagissent différemment, soit parce que les variations de déficit foliaire observées ne sont pas fiables.

L'existence d'une relation claire entre les notations de houppier et la croissance radiale n'est pas évidente. Chez le sapin, le déficit d'aiguilles annuel n'a pas permis d'expliquer les variations interannuelles de croissance radiale. Dans ce cas-là, le faible déficit d'aiguilles et donc son faible signal interannuel, n'ont pas permis de conclure sur l'existence d'une relation entre les deux indicateurs, bien que la croissance radiale varie fortement entre années. Par contre, la structure de l'échantillon du hêtre nous a permis d'aller plus loin dans l'étude des relations entre ces deux indicateurs. À l'échelle nationale ou dans les différentes régions écologiques, nous avons observé une légère diminution de la croissance radiale avec le déficit foliaire du hêtre. Même si le déficit foliaire, noté rappelons-le sur le tiers supérieur du houppier, ne peut être directement considéré comme un proxy de la surface foliaire des arbres (Bille-Hansen and Hansen 2001; Sander and Eckstein 2001), cela représente tout de même une petite fraction du potentiel d'assimilation du carbone (Seidling et al. 2012). Bien qu'il y ait une relation entre les deux prédicteurs (croissance radiale et déficit foliaire), son interprétation doit rester prudente. Comparé aux prédicteurs climatiques, le déficit foliaire intervient d'un second ordre pour expliquer les variations interannuelles de croissance radiale. Nous avons également montré que cette relation était également conditionnée par la présence d'événements climatiques extrêmes comme les

sécheresses. Une fois ces années extrêmes de déficit foliaire retirées, la relation disparaît. C'est pourquoi nous concluons sur l'absence de relation avec la croissance en cas de déficit foliaire léger à modéré chez le hêtre.

Cet effet modéré du déficit foliaire sur la croissance radiale du hêtre peut s'expliquer par un compromis entre l'assimilation du carbone et la limitation de la ressource en eau. Le déficit foliaire contribue à une réduction de la transpiration de l'arbre. En ajustant la transpiration et l'assimilation, l'arbre peut limiter l'impact sur la croissance. Tandis que l'absence de relation entre l'état du houppier et la croissance radiale du sapin, vue à travers l'analyse des années caractéristiques ou des variations interannuelles, pourrait être expliquée par l'âge des aiguilles tombées. Les branches de sapin, qui comportent plusieurs années d'aiguilles, perdront de préférence leurs aiguilles les plus anciennes. Or avec l'âge des aiguilles, le taux net d'assimilation du CO₂ par surface d'aiguille diminue et s'accompagne d'une diminution de la transpiration, de l'efficacité de l'utilisation de l'eau et de l'azote photosynthétique (Robakowski and Bielinis 2017). Beyschlag et al. (1994) ont montré chez l'épicéa que la baisse de photosynthèse liée à la chute des vieilles aiguilles est compensée par une augmentation du taux de photosynthèse des plus jeunes aiguilles. Le protocole de notation des résineux prévoit de prendre en compte le nombre d'années d'aiguilles et le poids de chaque année dans le houppier total (Nageleisen and Goudet 2011). Le protocole de notation du déficit d'aiguilles considère qu'il y a un déficit d'aiguilles s'il manque une ou plusieurs générations d'aiguilles (les plus anciennes) ou bien si dans ces générations il manque des aiguilles et/ou sont de taille réduite. Le fait que ces aiguilles anciennes contribuent peu au fonctionnement de l'arbre expliquerait pourquoi nous ne voyons d'effet du déficit d'aiguilles sur la croissance, même dans le cas d'années « extrêmes » de déficit d'aiguilles. Cela signifierait de remettre en cause le protocole appliqué par les correspondants observateurs qui noteraient chaque année des symptômes mineurs, ayant un impact modéré à insignifiant sur le fonctionnement de l'arbre.

Pour les deux essences, on comptabilise nettement plus d'années caractéristiques de croissance radiale que de déficit foliaire ou d'aiguilles. Donc le potentiel des notations de houppiers pour identifier des réponses à des années climatiques exceptionnelles reste limité. Cela met en avant la précision de la mesure de largeur de cerne mais aussi la qualité du signal contenu dans les séries de croissance, comparé aux notations de houppier. La croissance secondaire (cambiale) serait davantage révélatrice des aléas que la croissance primaire et foliaire. Contrairement à de la Cruz et al. (2014), l'hétérogénéité des variations interannuelles de déficit foliaire que nous avons observée entre les arbres nous fait remettre en question la qualité du signal observé. Ces derniers, ont travaillé sur 12 espèces en Espagne sur une période minimale de 17 ans, et ont montré que ces essences avaient un signal de déficit foliaire commun et synchronisé sur l'ensemble du territoire. Malgré cela leur affirmation reste modérée car les coefficients de corrélation intraspécifiques sont en moyenne de 0.5.

4.2. D'où vient la variabilité interannuelle du déficit foliaire ?

La description de l'état et de la morphologie du houppier peut aider à détecter les dysfonctionnements graves des arbres (Ling et al. 1993; Power 1994; Innes 1998). En revanche, quelle que soit l'espèce, l'étude de la réponse des arbres aux contraintes climatiques est plus simple et plus claire à partir de séries de croissance radiale que de notations de houppier. Les nombreux facteurs pouvant être à l'origine des variations interannuelles de l'état du houppier et la cohérence des observations restent

un problème (Innes et al. 1993). Cette variabilité est-elle une réalité ? Si oui, d'où vient la variabilité interannuelle du déficit foliaire ?

Dans notre étude, les facteurs climatiques disponibles ont eu une influence sur les variations annuelles du déficit foliaire du hêtre. Nos résultats confirment notre hypothèse selon laquelle les facteurs climatiques de l'année précédente contrôlent les variations interannuelles de déficit foliaire. Pour le hêtre, sur la période 2001-2014, nous avons observé une réponse différée d'un an au déficit hydrique estival. La réponse différée d'un an de l'état des houppiers au déficit hydrique du sol est une observation commune à toute l'Europe (Power 1994; Badeau 1999; Le Dantec et al. 2000; Zierl 2004; Seidling 2007; Wilson et al. 2008; Bréda and Badeau 2008; Seidling et al. 2012). L'hypothèse selon laquelle les gels tardifs de l'année provoquent une augmentation du déficit foliaire est confirmée chez le hêtre dans les régions montagneuses. Ce résultat concorde avec d'autres études sur le risque et l'impact des dommages causés par le gel sur le déficit foliaire (Dittmar et al. 2006; Menzel et al. 2015; Príncipe et al. 2017; Nolè et al. 2018) l'intensité et la fréquence des gelées tardives augmentant avec l'altitude (Cailleret and Davi 2011). Pour le sapin nous n'avons pas pu expliquer les variations interannuelles décrites du fait de la structure de notre jeu de données. Les arbres de l'étude ont présenté très peu d'années avec déficit d'aiguilles important depuis la création du réseau jusqu'en 2014. Le peu de déficit foliaire observé agissait comme du bruit, nous ne sommes pas parvenus à expliquer cette variabilité individuelle. Une hypothèse pouvant expliquer un meilleur état du houppier du sapin comparé au hêtre est l'âge des arbres composant les échantillons. L'âge moyen du hêtre (110 ans) est supérieur à l'âge moyen du sapin (86 ans). Or le vieillissement des arbres est caractérisé par une augmentation de la sensibilité aux perturbations (Mueller-Dombois 1992).

D'autres facteurs, variant d'une année sur l'autre, peuvent provoquer des variations du déficit foliaire.

Chez le hêtre par exemple, la fructification, produit de la floraison, a augmenté de manière significative la perte de feuilles (c'est-à-dire la croissance primaire et la masse foliaire) dans deux régions écologiques. Malheureusement, le fait que l'observation des fructifications ne soit ni obligatoire ni systématiquement quantifiée peut entraîner une sous-estimation de son effet sur le déficit foliaire. Dans ces cas-là, l'augmentation du déficit foliaire est le résultat d'une répartition des ressources entre la reproduction, la croissance foliaire et la croissance primaire du houppier. L'allocation à la croissance secondaire n'a pas semblé être perturbée par la fructification, qui n'a pas été sélectionnée dans nos modèles de croissance.

Les facteurs biotiques influencent sans aucun doute à court terme la quantité de feuilles dans les houppiers, à la fois de manière directe l'année de l'attaque, et de manière indirecte l'année suivante via un déficit de réserves carbonées (Marçais and Bréda 2006). L'analyse des variations interannuelles du déficit foliaire du hêtre ou du déficit d'aiguilles du sapin aurait pu mettre en évidence un effet significatif des insectes défoliateurs. Des études menées sur des réseaux de suivi dans d'autres pays et sur d'autres espèces montraient l'impact des agents biotiques sur les arbres (Eichhorn et al. 2005; Nevalainen et al. 2010). L'absence d'effet sur le houppier peut être dû à la repousse différée des feuilles après les dégâts causés mais avec une refeuillaison suffisamment aboutie au moment de la notation estivale ou bien par un problème lors de la prise en compte de ce facteur dans les analyses. Avec son cortège de ravageurs, on peut s'attendre à voir un effet « bio-agresseurs » beaucoup plus important pour les chênes. Dans leur étude sur l'évolution temporelle du déficit foliaire du chêne en

Allemagne, Eichhorn et al. (2005) ont en effet montré une augmentation significative du déficit foliaire avec la présence de facteurs biotiques.

La difficulté à expliquer les variations interannuelles de déficit foliaire/aiguilles peut également venir d'autres facteurs de confusion liés aux observateurs. Par exemple, à travers l'analyse des variations interannuelles de déficit foliaire du hêtre, nous avons vu un effet négatif de la microphyllie sur la notation du houppier. Cela met en évidence une difficulté pour les correspondants-observateurs à différencier le symptôme de déficit foliaire (quantité de feuilles) et de microphyllie (taille des feuilles). Or les stress hydriques affectent à la fois la taille des feuilles (pendant l'élaboration ébauches foliaires ou la phase d'expansion du limbe) et leur nombre (Hennessey et al. 1992), par contrôle hydrique ou carboné.

Une des controverses connue dans l'évaluations des dommages forestiers est la définition de l'arbre de référence (Dobbertin 2005). Il est difficile de définir ce qui est "normal", c'est-à-dire de définir ce qu'est un arbre avec un déficit foliaire à 0%. Cette difficulté s'illustre bien au fil des années par le changement de protocole à utiliser pour définir l'arbre de référence dans le but d'avoir une référence stable photographies de la couronne, arbre de référence local ou arbre de référence absolu comme décrit dans le manuel « Crown condition » d'ICP Forests. En France, les correspondants observateurs notent à partir d'un arbre de référence local. L'arbre de référence est défini par les deux notateurs en fonction de leur expérience et de leur connaissance des peuplements de la région, en tenant compte des caractéristiques sylvicoles, d'âge et de station de la placette à noter. Il doit également prendre en compte les particularités de l'architecture de l'essence (Nageleisen and Goudet 2011). Cela implique également de nombreux exercices d'inter-calibration pour maintenir une vision commune de la manière dont les évaluations doivent être effectuées. Néanmoins, il peut y avoir un risque de dérive de référence au fil du temps.

Nous n'avons trouvé aucune relation claire entre le nombre de couples d'observateurs et la variabilité de la notation du déficit foliaire du hêtre. Ferretti et al. (2014) ont eux aussi montré sur la partie française du niveau 2 du réseau européen, qu'il n'y avait pas ou peu d'effet de la rotation des observateurs sur le déficit foliaire. Néanmoins, le coefficient GINI, qui représente l'hétérogénéité des observations entre les années, augmente clairement lorsqu'il y a plus d'un couple d'observateurs au cours de la période évaluée. Même si la qualité de l'évaluation s'est améliorée (Ferretti et al., 2014 ; Meining et al., 2016), il est important de garder à l'esprit que l'un des principaux défis et critiques du réseau de surveillance est la subjectivité et le risque d'incohérence des évaluations entre les observateurs, en fonction des conditions du ciel entre les années d'observation et les pays. Solberg et Strand (1999) , dans le but de minimiser l'effet du biais des observateurs, conseillaient de faire noter les arbres par les mêmes équipes année après année. Cependant, le concept d'observateurs permanents peut induire un risque d'évaluation à la baisse du fait que l'observateur "connaît" ses arbres (Wulff 2002).

SYNTHESE

Dans ce travail de thèse nous avons étudié et décrit les variations spatiales et interannuelles du déficit foliaire, utilisé de longue date comme un indicateur de l'état de santé des arbres. Pour cela, nous avons travaillé sur la partie française du réseau systématique de suivi des dommages forestiers (ICP Forests niveau 1 ou réseau 16x16). Outre le réseau 16x16, d'autres dispositifs permettent de suivre l'état sanitaire des forêts à travers le suivi d'indicateurs (mortalité de tiges, mortalité de branches, etc.) observés par l'IFN depuis 2007 (Filot and Carouille 2007) ou sur le réseau ICP Forests de niveau 2, RENECOFOR en France. Le dispositif de suivi de l'IFN est une force en terme d'échantillonnage et offre une bonne représentativité de la forêt française avec grand nombre de placettes (n= 7000) visitées chaque année, mais la majorité des placettes ne sont notées qu'une année. Il n'est donc pas permis de suivre dans le temps l'état des cimes des mêmes arbres. A l'inverse, les placettes du réseau RENECOFOR ont un effectif plus réduit (102 sites) mais un suivi sur le long terme assidu et cadré par le protocole européen. Bien que les placettes aient été choisies pour représenter au mieux les 10 principales essences productives en France nous savons désormais, avec le recul, que l'ensemble des placettes installées ne visent pas l'exhaustivité des situations, ni la représentativité des écosystèmes forestiers. Utiliser le réseau 16x16 nous a permis de travailler sur un ensemble de plus de 500 placettes et d'arbres répartis de manière systématique, ce qui a permis à la fois de couvrir le plus de conditions possibles sans a priori et de conduire des analyses statistiques robustes. Depuis sa création en 1989, le réseau 16x16 assure un suivi à long terme de l'état sanitaire des houppiers ce qui nous a permis de travailler sur des séries temporelles de déficit foliaire longues, et ce malgré un ajustement du protocole de notation. Chaque arbre a été suivi de manière individuelle dans le temps, en répertoriant les dommages observés ou non. Le caractère systématique du réseau et du choix des arbres conduit à une base de données représentative de l'état de la forêt et non biaisée vers les signalements de dommages comme cela est réalisé conjointement par le Département Santé de la Forêt, dans sa base de signalements de problèmes phytosanitaires et enquêtes spécifiques. En France, pour chaque placette du réseau systématique, on dispose, en complément des observations annuelles de l'état des cimes, d'un ensemble de descripteurs fixes issus de deux campagnes de description des sols (caractérisations pédologiques et analyses physicochimiques). La qualité des descriptions pour chaque placette nous a permis d'expliquer les déficits foliaires avec des caractéristiques édaphiques quantifiées par des analyses (et non approximées par bioindication) et d'utiliser ces caractéristiques pour paramétrer un modèle de bilan hydrique au grain de chaque placette. Enfin, grâce au carottage à cœur des arbres du réseau, nous avons acquis des séries de largeurs de cernes de presque 5 000 arbres dont l'histoire sanitaire individuelle est connue depuis 1989. A terme, la mesure des largeurs de cernes de chaque carotte nous permettra de renseigner dans la base de données, pour chacune des neuf essences, l'âge de chaque arbre mesuré à 1.30m, ce qui est une première pour tout le réseau

Ainsi, nous avons pu étudier et de décrire les variations spatiales et interannuelles de déficit foliaire et discuter de la pertinence des observations de l'état des houppiers comme indicateur de l'état sanitaire des arbres à partir de l'analyse conjointe des variations interannuelles de déficit foliaire et de croissance radiale.

1. Etat des lieux , variations spatiales et interannuelles de l'état de santé des arbres

L'analyse du dispositif, en prenant en compte les diverses contraintes liées au protocole, nous a permis de décrire et d'analyser l'état sanitaire de près de 5 000 arbres répartis sur 328 placettes, sur une période commune de 1997 à 2014.

Sur la période 1997-2014, les feuillus ont présenté un déficit foliaire médian plus élevé que les conifères (25 % contre 15 %). Parmi les espèces étudiées, plusieurs groupes peuvent être formés selon l'état médian de dégradation du houppier et qui sont globalement cohérents avec les résultats du dernier rapport technique européen de l'ICP Forests (Michel et al. 2019).

Nous pouvons affirmer que l'état sanitaire moyen, sur la période 1997-2014, des neuf essences étudiées n'est pas alarmant. On observe tout de même des situations contrastées entre les essences. Au cours des années, le déficit foliaire du sapin et de l'épicéa est resté relativement faible et stable, affichant les niveaux de déficit d'aiguilles médians les plus faibles de notre échantillon, entre 0% et 5% respectivement. Pourtant, le rapport européen affirme que le déficit d'aiguilles de l'épicéa a considérablement augmenté sur le réseau. Un second groupe, constitué du hêtre et du pin sylvestre, deux espèces présentent à la fois en plaine et en montagne, présente un déficit foliaire et d'aiguilles médian de 20%. Les chênes décidus (sessile, pubescent, pédonculé) constituent un troisième groupe avec un déficit foliaire médian de 25%, similaire au déficit foliaire moyen observé sur l'ensemble du réseau européen. Enfin, les deux essences purement méditerranéennes, le chêne vert et le pin d'Alep, se détachent clairement des autres espèces avec un état médian du houppier beaucoup plus dégradé (35% et 40%, respectivement). A l'échelle européenne, les chênes verts présentent toujours le déficit foliaire le plus élevé de toutes les espèces recensées suivi de près par le pin d'Alep.

1.1. Un point méthodologique

D'un point de vue méthodologique, l'analyse des données de déficit foliaire a nécessité une attention particulière afin d'utiliser les bons descripteurs et les bonnes méthodes statistiques. Les notations de déficit foliaire sont acquises avec une précision de $\pm 5\%$ et présentent une distribution asymétrique avec un effectif important de valeurs nulles (0%). Historiquement, les notations de déficit foliaire ont été traitées en moyennes/médianes ou en effectifs d'arbres dont l'état des cimes dépasse un certain seuil (généralement 25%). En fonction des questions traitées au cours de la thèse, nous avons utilisé différents descripteurs statistiques. Pour l'étude des variations spatiales du déficit foliaire par placette, nous avons décidé de travailler avec la médiane, sachant que la médiane a l'avantage de réduire le poids des valeurs extrêmes. Bussotti et al. (Bussotti et al. 2003) ont montré que la médiane était un indicateur assez robuste et stable pour résumer le plus correctement l'état général d'un peuplement. Pour l'analyse des variations interannuelles de déficit foliaire, il était nécessaire d'enlever des séries de déficit foliaire les signaux de basse et moyenne fréquence intégrant les tendances décennales et multi-décennales. Nous avons donc standardisé les notations de déficit foliaire et calculé des indices, pour ne garder que les signaux haute-fréquence.

Par ailleurs, la non normalité de la distribution des notations de déficit foliaire a constitué une difficulté méthodologique qui nous a poussé à envisager différentes méthodes statistiques, comme la transformation des données avec une fonction logit (Klap et al. 2000). Cette transformation de la

variable réponse offre la possibilité d'utiliser la linéarité et l'additivité des prédicteurs. Cependant, cette formule ne permet pas de traiter les valeurs 0%. Or, l'étude de la distribution du déficit foliaire révèle l'effectif majoritaire de notations d'arbres à 0% de déficit foliaire. De plus, face au grand nombre de prédicteurs disponibles grâce à la richesse des données associées au réseau, il était nécessaire de réduire le nombre de prédicteurs pour les analyses. La modélisation à partir des forêts aléatoires nous a permis de travailler sur des données de déficit foliaire non transformées et avec un nombre important de prédicteurs non résumés en composantes. De plus, s'agissant d'un modèle non paramétrique, la distribution des données de déficit foliaire n'a pas été contraignante.

1.2. Variabilité spatiale de l'état de santé des essences

L'étude de la variabilité spatiale du déficit foliaire médian par placette a été effectuée à l'échelle nationale de façon à maximiser les contextes écologiques dans lesquels l'espèce serait présente. Notre approche par contraintes des variations spatiales du déficit foliaire des placettes est basée sur nos connaissances du fonctionnement des essences forestières (Masson 2005). Nous nous sommes intéressés uniquement aux facteurs abiotiques : la nutrition, l'alimentation en eau, les températures ainsi que la sylviculture. L'étendue géographique du réseau nous a permis de couvrir une multitude de conditions de milieu pour identifier les contraintes expliquant les différences de déficit foliaire à moyen-terme (médianes 1997-2014) entre les placettes. Nous avons obtenu des modèles de qualité satisfaisante pour la plupart des essences étudiées, cependant la qualité de ces modèles est moins bonne que pour l'analyse des variations interannuelles de déficit foliaire. L'état du houppier des arbres étant le résultat de phénomènes annuels (formation des bourgeons, débourrement, élongation des branches) qui dépendent en partie du climat, il n'est pas étonnant de constater que le déficit d'aiguilles ou de feuilles observé soit mieux expliqué par une approche interannuelle. La performance moyenne des modèles à prédire le déficit foliaire des placettes peut s'expliquer par l'utilisation de l'arbre de référence. En effet, avant chaque notation les correspondants-observateurs définissent un arbre de référence local, tenant compte du contexte pédo-climatique et sylvicole dans lequel se trouvent les arbres à noter. Les différences causées par les variations liées à la placette devraient en théorie être totalement ou partiellement compensées par le choix d'arbres de référence locaux. Toutefois, la plupart des effets des prédicteurs ont été assez clairement interprétés selon l'autécologie des espèces.

Les écogrammes sont des outils qui ont été développés pour prédire l'aptitude des essences à se développer sur un type station donné (habitat) en hiérarchisant les contraintes abiotiques. Ils sont classiquement représentés selon deux axes, l'alimentation en eau et la richesse du sol basés sur des relevés floristiques (Rameau et al. 1989). Nous n'avons pas mis en évidence une influence commune d'un de ces facteurs sur l'état sanitaire moyen des arbres de la placette. Selon l'espèce, les facteurs édaphiques (richesse chimique du sol, alimentation en eau), les températures ou la sylviculture ont joué un rôle pour expliquer les différences de déficit foliaire entre placettes.

On notera tout de même que la richesse du sol (représentée par les mesures de pH, de taux de saturation et d'éléments échangeables) contribue peu et de manière non systématique dans l'explication des différences spatiales de déficit foliaire. Pourtant, la richesse du sol, avec l'alimentation en eau, est l'un des facteurs classiquement décrit en autécologie des espèces à travers les écogrammes. Contrairement à ce qu'on pourrait attendre des écogrammes, la richesse du sol n'est pas

un déterminant majeur et systématique de l'état de santé moyen des essences. On peut par contre affirmer que la nutrition en eau, qui conditionne la présence des espèces selon les écogrammes, conditionne aussi l'état sanitaire des arbres. Par ailleurs, une contrainte qui n'est pas à négliger dans l'état sanitaire des houppiers est la température. Les températures moyennes, qu'elles soient estivales ou hivernales, ont souvent été sélectionnées dans nos modèles et conditionnent l'état de santé des arbres. En plus des températures moyennes, nous avons intégré à l'analyse le risque de gels tardifs sur les houppiers ; gels tardifs qui se sont avérés être une contrainte non négligeable sur l'état sanitaire du houppier de quatre essences (les chênes pédonculé, sessile, sapin et épicéa) bien que leur tolérance au froid soient contrastés. En plus de l'effet moyen du climat, il est important de prendre en compte les événements climatiques (thermiques et hydriques) extrêmes, dont la fréquence et l'intensité peuvent finir par compromettre ou au contraire favoriser la présence des espèces. Les contraintes thermiques, moyennes ou extrêmes, ne sont pas du tout prises en compte par les écogrammes. Cependant, des approches comme les fiches écologiques des essences intègrent une vision plus dynamique des conditions de croissance des arbres en s'appuyant, entre autres, sur des indicateurs climatiques comme la fréquence de gelées tardives et précoces ou les températures extrêmes (Claessens and Cordier 2014; Petit et al. 2017).

1.3. Variabilité interannuelle de l'état de santé du hêtre et du sapin

Disposer de séries de notations de déficit foliaire sur plusieurs années nous a permis, pour la première fois, de calculer des années caractéristiques et ainsi identifier des années extrêmes de déficit foliaire ou d'aiguilles. L'objectif était de mettre en évidence la présence ou non d'une réponse commune entre les arbres aux événements climatiques extrêmes de type sécheresses ou gels. Nos résultats sont contrastés entre le sapin et le hêtre.

Bien que l'on ait travaillé sur une période courte (2001-2014), les séries de déficit foliaire du hêtre ont permis d'identifier trois années caractéristiques correspondant à un état sanitaire dégradé. L'année 2011 est une réponse à une sécheresse précoce, l'année 2010 correspond à un dégât suite à un gel tardif et enfin l'année 2004, retrouvée dans quasiment toutes les régions écologiques correspondant à l'arrière-effet de la sécheresse exceptionnelle de 2003. L'année 2004, est aussi considérée comme une année extrême à l'échelle européenne avec un écart à la moyenne plus important que les autres années, et une dégradation généralisée des cimes de hêtre dans toute l'Europe centrale (Fischer et al. 2005). A l'inverse, le sapin n'a présenté aucune année caractéristique de déficit d'aiguilles même les années de déficit hydrique. Ainsi, la réponse différée d'un an à la sécheresse de 2003 du hêtre n'a pas été retrouvée chez le sapin, dont le déficit foliaire reste stable à un très faible niveau.

Comparativement aux séries de largeurs de cernes, l'identification des années caractéristiques de déficit foliaire a été plus difficile. Lors des calculs, il a été nécessaire d'abaisser le seuil du nombre d'arbres à signal commun (augmentation ou baisse) de déficit foliaire. Habituellement en dendrochronologie, une année de croissance est caractéristique si 75% des arbres partagent un écart relatif de croissance de plus ou moins 10%. Dans le but d'identifier des années dans les séries de déficit foliaire, ce seuil a dû être abaissé de 75% à 60% d'arbres partageant un écart relatif de déficit foliaire de plus ou moins 10%. Les années identifiées sont donc peu caractéristiques et partagées par peu d'arbres.

Si les variations interannuelles de déficit foliaire étaient bien conditionnées par les variations du climat, le calcul des années caractéristiques aurait dû révéler des années de réponse des houppiers aux événements climatiques extrêmes. Si l'on revient à la définition d'une année caractéristique citée plus haut, on peut expliquer l'absence et la difficulté à calculer les années caractéristiques par 1) une réponse individuelle des couronnes des arbres très contrastée aux variations interannuelles du climat, ce qui empêche le partage de l'année par au moins 60% des arbres ; 2) une amplitude des variations interannuelles observées trop faible pour les considérer comme une année caractéristique. Ce deuxième point interroge sur la sensibilité du signal observé visuellement.

Dans notre étude, les facteurs climatiques utilisés ont eu une influence sur les variations annuelles du déficit foliaire du hêtre. Nos analyses confirment que les facteurs climatiques de l'année précédente contrôlent les variations interannuelles de déficit foliaire. Pour le hêtre, sur la période 2001-2014, nous avons observé une réponse différée d'un an au déficit hydrique estival, une réponse commune à travers l'Europe (Power 1994; Badeau 1999; Le Dantec et al. 2000; Zierl 2004; Seidling 2007; Wilson et al. 2008; Bréda and Badeau 2008; Seidling et al. 2012). Les gels tardifs de l'année provoquent également une augmentation du déficit foliaire chez le hêtre dans les régions montagneuses (Dittmar et al. 2006; Menzel et al. 2015; Príncipe et al. 2017; Nolè et al. 2018). Pour le sapin, nous n'avons pas pu expliquer les variations interannuelles décrites du fait de la structure de notre jeu de données. Les arbres de l'étude ont présenté très peu d'années avec déficit d'aiguilles important depuis la création du réseau jusqu'en 2014. Le peu de déficit foliaire observé agissait comme du bruit, sans signal commun fort, nous ne sommes pas parvenus à expliquer cette variabilité individuelle.

La difficulté à expliquer les variations interannuelles de déficit foliaire peut également venir des faiblesses intrinsèques de la notation visuelle réalisée sur le réseau, comme la définition théorique et le choix sur le terrain de l'arbre de référence et le risque d'incohérence entre les observateurs (Innes 1988; Ferretti 1998). La qualité du choix de l'arbre de référence sera rediscutée plus loin dans la synthèse. Néanmoins, nous n'avons trouvé aucune relation claire entre le nombre de couples d'observateurs et la variabilité de la notation du déficit foliaire du hêtre. Ferretti et al. (2014) avaient également démontré le peu d'effet de la rotation des observateurs sur le déficit foliaire des arbres du réseau RENECOFOR (placettes de niveau 2 de la partie française du réseau européen). D'autres facteurs de confusion liés aux observateurs peuvent jouer sur les variations interannuelles de déficit foliaire. Chez le hêtre par exemple, il semble persister une difficulté pour les correspondants-observateurs à différencier le symptôme de déficit foliaire (quantité de feuilles) de la microphyllie (taille des feuilles). Même si la qualité de l'évaluation s'est améliorée au cours de la vie du réseau (Ferretti et al. 2014; Meining et al. 2016), il est important de garder à l'esprit que l'un des principaux défis du réseau de surveillance est de limiter autant que faire se peut la subjectivité des notations. C'est pourquoi les exercices d'intercalibration entre observateurs sont essentiels pour minimiser ces risques. Les travaux sur l'assurance qualité de la notation, à partir de photos des arbres notés, estime à moins de 10% l'erreur moyenne de notation visuelle (Fischer et al. 2005). Cela peut certes apparaître faible, mais dans le cas du sapin étudié ici, l'erreur moyenne est de l'ordre de grandeur des fluctuations interannuelles.

Les facteurs biotiques influencent sans aucun doute à court terme la quantité de feuilles dans les houppiers, à la fois de manière directe l'année de l'attaque, et de manière indirecte l'année suivante via un déficit de réserves carbonées (Bréda, 1998). Cependant l'analyse des variations interannuelles du déficit foliaire du hêtre ou du déficit d'aiguilles du sapin n'a pas permis de mettre en évidence un effet significatif des insectes défoliateurs. Des études menées sur des réseaux de suivi dans d'autres pays et sur d'autres espèces montraient l'impact des agents biotiques sur les arbres (Eichhorn et al. 2005; Nevalainen et al. 2010). Pour expliquer l'absence d'effet de facteurs biotiques sur le houppier nous avons émis l'hypothèse d'une repousse différée des feuilles après les dégâts causés mais avec une refeuillaison suffisamment aboutie au moment de la notation estivale pour ne pas être détectée. Il se peut également que cette absence d'effet d'agents biotiques provienne de choix méthodologiques. Par exemple, lors de la prise en compte de ce facteur dans les analyses, nous n'avons pas pu intégrer la notion d'intensité du dommage ; la méthode de standardisation des données de croissance et de déficit foliaire a également pu lisser les effets pluri-annuels. En ne conservant le signal haute fréquence, nous avons enlevé les signaux moyenne fréquence qui auraient pu intégrer des arrière-effets induits par les aléas biotiques. C'est aussi peut-être que les deux essences étudiées sont relativement épargnées par les insectes phytophages (Nageleisen 2005c). Avec leurs cortèges de ravageurs, on peut s'attendre à mettre en évidence un effet « bio-agresseurs » beaucoup plus important pour les chênes.

2. Croissance radiale

L'un des points forts de la thèse a été la possibilité d'échantillonner à cœur les arbres du réseau et de constituer une collection de séries de croissance radiale d'arbres dont on connaît l'histoire sanitaire individuelle depuis 1989. Dans l'objectif de savoir si les effets des contraintes abiotiques sur le déficit foliaire sont cohérents avec le signal dendrochronologique, nous avons cherché tout d'abord à expliquer les variations hautes fréquences d'indices de croissance avec le climat.

Notre approche de l'analyse des relations cerne-climat a été innovante en deux points. Premièrement, par le choix des prédicteurs climatiques proposés. Typiquement, dans une étude dendrochronologique, l'explication des variations interannuelles de croissance repose sur une fonction de réponse ou de corrélation bootstrap (Fritts 1971; Dyer and Fritts 1978). Cette procédure nécessite des valeurs climatiques mensuelles en entrée (Biondi and Waikul 2004) et ne prend en compte aucun impact cumulatif lié au temps, chaque mois étant considéré comme une variable indépendante. A la fin de cette procédure, on obtient pour chaque composante du climat (températures, précipitations, ETP...) une liste de mois significativement corrélés positivement ou négativement aux indices de croissance. De tels résultats ne se prêtent pas à une interprétation fonctionnelle car les variables sont déconnectées de la saisonnalité des processus de croissance et d'allocation du carbone. C'est pourquoi nous avons décidé d'adopter une posture qui diffère de la dendrochronologie classique en utilisant des prédicteurs climatiques basés sur nos connaissances de l'écophysiologie et de la phénologie de l'espèce. En identifiant ces périodes clefs de la phénologie cambiale et foliaire du hêtre et du sapin, nous avons pu agréger nos prédicteurs climatiques de manière à pouvoir par la suite interpréter leurs effets sur le développement et la croissance. Le déficit hydrique étant une des sources majeures de limitation de la croissance radiale (et du déficit foliaire), il était nécessaire de pouvoir l'intégrer le plus justement possible, au grain de chaque peuplement. Pour cette raison, il y avait un intérêt considérable à utiliser un modèle de bilan hydrique intégrant à la fois l'évapotranspiration potentielle, les précipitations, les caractéristiques édaphiques locales et les processus contrôlant les flux d'eaux par la canopée. Deuxièmement, nous avons choisi d'expliquer les variations des indices de croissance en intégrant les nouveaux prédicteurs dans un modèle de forêts aléatoires (Random Forest, Breiman 2001). Nous avons fait ce choix, rappelons-le, pour traiter la diversité des prédicteurs potentiels, les corrélations possibles entre eux et la présence de relations non linéaires. Les modèles de forêts aléatoires gagnent en attention dans différents domaines de l'écologie, y compris la dendrochronologie, même s'ils restent encore peu utilisés (Cutler et al. 2007; Jevšenak et al. 2018b, a).

Au cours de la thèse, nous avons montré les avantages de l'utilisation des forêts aléatoires, notamment le fait qu'il n'y a pas d'hypothèse sur la relation entre la variable réponse et les prédicteurs. Cette relation peut donc être représentée par n'importe quelle fonction non linéaire. Mais comme il n'y a pas d'hypothèses sur la forme de la relation, il est nécessaire d'avoir un grand jeu de données pour réaliser l'apprentissage du modèle. Et cela aurait pu poser problème lors de l'analyse des variations interannuelles de croissance du hêtre que nous avons dû limiter sur la courte période 2001-2014. Malgré cela, nous avons réussi à expliquer les variations haute fréquence du hêtre avec des prédicteurs cohérents avec la littérature en particulier la réponse directe et différée avec la sécheresse. Nous avons cependant trouvé un résultat original. Contrairement aux études précédentes, nous avons observé que l'accumulation de températures négatives pendant l'hiver réduisait la croissance radiale.

Généralement, une réduction de la croissance est interprétée comme le résultat de dommages causés aux bourgeons ou aux jeunes feuilles après un gel tardif (Dittmar et al. 2006; Menzel et al. 2015; Príncipe et al. 2017; Nolè et al. 2018). Une défaillance dans le processus d'endurcissement au froid pourrait expliquer cette sensibilité de la croissance aux températures d'hiver, peut être en lien avec un défaut d'accumulation de réserves carbonés (sucres solubles) résultant des déficits hydriques l'été précédent (Charra-Vaskou et al. 2012; Charrier et al. 2020). Dans les Ardennes, des nécroses cambiales ont été observées en 1998-99 suite à un gel précoce et brutal en novembre, précédé par une période douce en températures (Nageleisen and Huart 2005).

Pour le sapin, les prédicteurs liés à la photosynthèse hivernale, au rayonnement global ou cumul de froid ont eu systématiquement un effet positif sur les largeurs de cernes. L'effet positif du cumul de froid, associé à l'effet positif du nombre de jours possibles de photosynthèse hivernale sur la croissance a montré l'importance de la photosynthèse hivernale dans la formation du cerne du sapin (Gričar et al. 2006). Ces fonctionnements hivernaux, largement étudiés dans les années 1970-1980 (Pisek and Kemnitzer 1967; Guehl 1978), méritent une nouvelle attention dans le contexte de réchauffement du climat, qui pourraient lever plus fréquemment les limites froides à la photosynthèse.

Les méthodes d'ensembles, basées sur des arbres de régression comme les forêts aléatoires, ont été créées dans un but de prédiction, en recherchant le modèle le plus parcimonieux conduisant aux prédictions les plus fiables. L'utilisation des forêts aléatoires dans une démarche descriptive ou explicative, nécessite un regard critique ainsi qu'une connaissance du domaine concerné et des théories, des hypothèses à confirmer ou infirmer afin d'éviter une mauvaise interprétation des résultats.

3. Croissance radiale et déficit foliaire

Au cours de notre travail, l'état sanitaire des arbres a été décrit et quantifié par deux approches, la description symptomatologique annuelle de l'état des houppiers et la mesure rétrospective de croissance radiale. Nous nous sommes intéressés au lien fonctionnel pouvant exister entre le déficit foliaire et la croissance radiale. En considérant le déficit foliaire comme un proxy de la masse de la masse foliaire, nous avons introduit le déficit foliaire comme prédicteur de la croissance. L'analyse conjointe des variations interannuelles de déficit foliaire et de croissance radiale nous a permis de compléter la discussion sur la qualité du signal de déficit foliaire et comprendre sa sensibilité. A quoi correspondent les variations annuelles de déficit foliaire notées par les correspondants-observateurs ?

L'existence d'une relation claire entre les notations de houppier et la croissance radiale n'est pas très évidente. La mise en relation des années caractéristiques de croissance et de déficit a montré chez le hêtre que pour les quelques années caractéristiques positives de déficit foliaire (houppier dégradé) correspondent à une année caractéristique négative de croissance radiale (faible croissance). Alors que pour le sapin, aucune année caractéristique à faible croissance ne peut être associée à une année à fort déficit d'aiguilles. L'introduction du déficit foliaire en tant que prédicteur de la croissance n'a eu que peu ou pas d'effet significatif sur la croissance. Chez le sapin, le déficit d'aiguilles annuel n'a pas permis d'expliquer les variations interannuelles de croissance radiale, bien que la croissance radiale varie fortement entre années tandis que la masse foliaire semble stable. Deux hypothèses peuvent expliquer cette dé-corrélation : (1) l'indicateur déficit d'aiguille n'est pas suffisamment sensible sur cette espèce comportant beaucoup d'années d'aiguilles et/ou la qualité de l'observation génère trop de bruit ; (2) le sapin modifie son allocation en fonction des aléas climatiques en priorisant le maintien de sa masse foliaire au détriment de la croissance radiale. Par contre, à l'échelle nationale ou dans les différentes régions écologiques, nous avons observé une légère diminution de la croissance radiale du hêtre avec le déficit foliaire. Toutefois, cette relation est provoquée par la présence d'évènements extrêmes de déficit foliaire, sans ces années, la relation disparaît. De plus, comparé aux prédicteurs climatiques, le déficit foliaire n'intervient que dans un second ordre pour expliquer les variations interannuelles de croissance.

Rappelons actuellement, que le déficit foliaire est utilisé à travers l'Europe comme un indicateur de la vitalité des peuplements. Les rapports de l'ICP Forests reportent chaque année les résultats à travers le pourcentage d'arbres endommagés, comme le nombre d'arbres ayant un déficit foliaire supérieur à 25%. Toutefois, ce seuil n'a jamais été démontré comme représentatif d'un point de basculement des arbres vers un état de santé dégradé. De nombreuses études ont cherché à extraire ce seuil de déficit foliaire affectant la croissance, cependant les seuils varient entre espèces et entre les régions (Becker et al. 1990a; Solberg and Tveite 2000; Drobyshev et al. 2007b; Seidling et al. 2012; Rybníček et al. 2015). Dans son étude sur le sapin, Becker (1987) a constaté que la croissance radiale n'était affectée qu'au-delà de 40% de déficit d'aiguilles. Dans le cas de notre analyse sur le sapin, hors contexte de dépérissement, nous n'avons pas pu établir de seuil. Pour le hêtre, une baisse de croissance n'est observée que lors des évènements extrêmes de déficit foliaire.

La difficulté à observer un effet du déficit foliaire sur la croissance radiale peut également provenir du fait que la notation s'effectue sur le tiers supérieur du houppier. Sur ces deux espèces dryades, les feuilles/aiguilles d'ombre, constituant le reste du houppier (non noté) sont tout de même capables

d'une bonne valorisation du rayonnement. Le caractère sempervirent et décidu des deux espèces pourrait expliquer la différence de sensibilité de la croissance au déficit foliaire. La conservation jusqu'à 6 années d'aiguilles pour le sapin, permet à l'arbre de conserver une assimilation en carbone (même réduite) en cas de déficit foliaire. Nous avons montré que la croissance radiale avait une réponse au climat plus dynamique que le déficit foliaire. Cet effet est bien visible chez le sapin, car malgré une réponse de la croissance radiale au climat, le déficit d'aiguilles annuel reste quasiment nul sur la période 1989-2014. Face aux variations du climat, l'arbre maintient prioritairement l'intégrité de son houppier au détriment de la croissance. Il y aurait donc un ajustement dynamique dans l'allocation des ressources en réponse au climat. Par contre, nous avons observé chez le hêtre une réponse au climat à la fois de la croissance et dans une moindre mesure, du déficit foliaire. Une hypothèse pour expliquer la réponse moins dynamique du déficit foliaire par rapport à la croissance, serait qu'il existe une stratégie généralisée de maintien des fonctions vitales comme l'assimilation via le houppier au détriment de la croissance. Pour aller plus loin dans cette hypothèse il faudrait travailler sur la gestion et la cinétique des réserves carbonées du sapin.

4. L'âge comme premier facteur explicatif des déficits foliaires

Nous avons montré que les facteurs édaphiques et climatiques reliés aux variations spatiales du déficit foliaire sont multiples, mais avec un pouvoir explicatif relativement modéré eu égard de la qualité des modèles produits. Cependant, nous avons montré qu'il est impératif de prendre en compte l'âge des arbres pour analyser le déficit foliaire. Sur les quatre essences testées (hêtre, sapin, épicéa, pin d'Alep) et parmi tous les prédicteurs proposés pour expliquer les différences d'état du houppier entre les placettes, l'âge est de très loin le prédicteur qui présente la plus forte importance pour expliquer les variations de déficit foliaire entre les placettes, à l'exception du pin d'Alep. Le hêtre, le sapin et l'épicéa montrent une nette dégradation de l'état du houppier avec l'augmentation de l'âge moyen des arbres de la placette alors que l'âge du pin d'Alep n'a présenté aucun effet sur le déficit foliaire médian.

Ce résultat met en avant l'influence majeure de l'âge, constatée dans de nombreuses études portant sur différentes espèces et menées à différentes échelles spatiales (Klap et al. 2000; Seidling 2001, 2007; Seidling et al. 2003; Eichhorn et al. 2005; Vitale et al. 2014), met en avant une faiblesse du réseau dans la prise en compte de l'âge lors de la définition de l'arbre de référence. Selon la définition de l'arbre de référence, le correspondant-observateur est censé prendre en compte l'âge de l'arbre. Par conséquent, l'augmentation de la défoliation avec l'âge ne devrait pas être le facteur prépondérant pour expliquer les variations spatiales de déficit foliaire. Cette vision théorique de l'arbre de référence semble définitivement très difficile d'un point de vue opérationnel.

Grace aux données de suivi de l'état des houppiers depuis 1989, nous aspirions à travailler sur les tendances et les évolutions à moyen terme des notations de houppier. Nous espérions pouvoir tester si l'augmentation du déficit foliaire observée depuis vingt ans peut être interprétée comme une réelle détérioration de l'état sanitaire des arbres comme le font certains auteurs (Carnicer et al. 2011; Toïgo et al. 2020) ou si cette tendance ne traduit pas en premier ordre le vieillissement des arbres du réseau. Comme nous l'avons évoqué succinctement dans la thèse, pour travailler sur les tendances à moyen terme de croissance, il est nécessaire d'enlever les signaux liés au vieillissement biologique de l'arbre. La même précaution est à prendre pour l'étude des tendances de l'état des houppiers. L'importance majeure de l'âge pour expliquer le déficit foliaire moyen des placettes démontre la nécessité de prendre en compte explicitement l'âge des arbres pour analyser l'évolution du déficit foliaire. Cependant, pour effectuer proprement une standardisation par rapport à l'âge et éliminer sélectivement le signal basse fréquence lié au vieillissement, il est nécessaire d'avoir un échantillonnage le plus équilibré possible entre des classes d'âges variées. La structure de notre échantillon pour le sapin et le hêtre ne nous a pas permis de mettre en place cette procédure. Afin de pouvoir avancer sur la signification de la dégradation à moyen terme de l'état des houppiers, une perspective pourrait consister à rechercher parmi nos arbres, une région qui nous permettrait d'obtenir un échantillon d'arbres équilibré en âge et en dates, afin de comparer l'évolution à moyen terme du déficit foliaire et de la croissance radiale. Une autre piste consisterait à compléter le réseau par de nouvelles placettes plus jeunes, pour équilibrer la structure d'âges, au moins pour les essences largement présentes.

5. Perspectives

La partie française du réseau de suivi des dommages forestiers nous a permis d'étudier les séries de notation de l'état sanitaire des houppiers sur une période d'au moins 14 ans. Si l'on se réfère à l'indicateur déficit foliaire, les essences étudiées sont en bonne santé, en tout cas ne sont pas en situation de dépérissement généralisé. Dans ce contexte, l'analyse conjointe des deux signaux a montré l'existence d'un lien ténu entre la croissance et le déficit foliaire. Le seuil de 25% de déficit foliaire, utilisé dans les rapports de l'ICP Forests pour définir les arbres comme endommagés n'a pas été retrouvé. En revanche, nous avons pu mettre en évidence une diminution de la croissance de l'arbre dans le cas de déficits foliaires importants lors d'années d'aléas climatiques extrêmes (sec ou froid). L'absence de relation avec la croissance pour des déficits foliaires faibles ainsi que la plus faible réponse du déficit foliaire au climat par rapport à la croissance, nous interroge sur la sensibilité de la notation et la pertinence de s'astreindre à réaliser des notations au pas de 5%.

Le réseau étant un outil de suivi à long terme de l'état sanitaire des arbres, il est nécessaire d'approfondir les recherches sur les tendances et les évolutions à moyen terme du déficit foliaire en tenant compte explicitement de l'âge des arbres. Deux pistes sont proposées, soit identifiant à partir de notre base de données un échantillon permettant de répondre à la question, soit en complétant la base de données dendrochronologique dans les classes d'âges manquantes.

Le maintien du réseau systématique est nécessaire, car au-delà de l'appréciation de l'état sanitaire, il constitue une base de données riche et représentative de la forêt française. Le suivi et la quantification d'aléas biotiques réalisé est complémentaire de l'approche par signalements de problèmes, également mis en œuvre par le Département de la Santé des Forêts. L'étude entreprise n'est pas terminée et se poursuivra pour les autres essences qui n'ont pas pu être analysées. L'analyse d'essences comme le chêne pédonculé et sessile pourrait révéler des impacts biotiques plus prégnants sur le déficit foliaire et la croissance radiale que chez le hêtre et le sapin.

REFERENCES

- Aamlid D, Tørseth K, Venn K, et al (2000) Changes of forest health in Norwegian boreal forests during 15 years. *For Ecol Manage* 127:103–118. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00123-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00123-1)
- Acker SA, Halpern CB, Harmon ME, Dyrness CT (2002) Trends in bole biomass accumulation, net primary production and tree mortality in *Pseudotsuga menziesii* forests of contrasting age. *Tree Physiol* 22:213–217. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.2-3.213>
- Arrouays D, Thorette J, Daroussin J, King D (2001) Analyse de représentativité de différentes configurations d'un réseau de sites de surveillance des sols. *Etude Gest des Sols* 8:7–17
- Asse D (2013) Etude dendroclimatique du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) sur les plateaux calcaires de Bourgogne : Analyse des incertitudes générées par les modèles climatiques à maille fine. Université Paris Sud
- Augustaitis A, Augustaitiene I, Deltuvas R (2007) Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) crown defoliation in relation to the acid deposition and meteorology in Lithuania. *Water Air Soil Pollut* 182:335–348. <https://doi.org/10.1007/s11270-007-9345-9>
- Auret L, Aldrich C (2011) Empirical comparison of tree ensemble variable importance measures. *Chemom Intell Lab Syst* 105:157–170. <https://doi.org/10.1016/j.chemolab.2010.12.004>
- Aussenac G (1968) Observations sur les effets d'une gelée tardive. *Rev For Française* 3:204–211. <https://doi.org/10.4267/2042/24939>
- Aussenac G (1973) Étude des gelées tardives en relation avec les problèmes de reboisement. *Ann des Sci For* 30:141–155. <https://doi.org/10.1051/forest/19730203>
- Aussenac G, Lévy G, Lefevre Y, Willm F (1983) Influence du dessèchement du sol sur le comportement hydrique et la croissance du chêne pédonculé (*Quercus pedunculata* Ehrh.) et du frêne (*Fraxinus excelsior* L.) cultivés en cases de végétation. *Ann des Sci For* 40:251–264. <https://doi.org/10.1051/forest:19830302>
- Badeau V (1999) Etude des relations entre l'état sanitaire des peuplements forestiers et les conditions de l'environnement. Premiers résultats de l'analyse spatio-temporelle de la partie française du réseau européen de suivi des dommages forestiers. Nancy
- Badeau V (1998) Caractérisation écologique du Réseau européen de suivi des dommages forestiers : Bilan des opérations de terrain et premiers résultats. *Les Cah du DSF*
- Badeau V (1995) Etude dendroécologique du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) sur les plateaux calcaires de Lorraine. Influence de la gestion sylvicole. Université Henri Poincaré-Nancy 1
- Badeau V, Bréda N, Landmann G (1997a) La récente crise de vitalité du hêtre en plaine semble largement liée aux déficits hydriques. *Les Cah du DSF* 1–1997
- Badeau V, Bréda N, Landmann G (1997b) Dépérissement du hêtre en zone de plaine : variation de l'état de la cime, croissance radiale et stress climatiques
- Bakker MR, Dieffenbach A, Ranger J (1999) Soil solution chemistry in the rhizosphere of roots of sessile oak (*Quercus petraea*) as influenced by lime. *Plant Soil* 209:209–216. <https://doi.org/10.1023/A:1004511712471>
- 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 Physiol*

22:1201–1210. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.17.1201>

- Barbeta A, Peñuelas J (2016) Sequence of plant responses to droughts of different timescales: lessons from holm oak (*Quercus ilex*) forests. *Plant Ecol Divers* 9:321–338. <https://doi.org/10.1080/17550874.2016.1212288>
- Barbu CO (2012) Impact of white mistletoe (*Viscum album* ssp. *Abietis*) infection on needles and crown morphology of silver fir (*Abies alba* Mill.). *Not Bot Horti Agrobot Cluj-Napoca* 40:152–158. <https://doi.org/10.15835/nbha4027906>
- Barthod C (1994) Le système de surveillance de l'état sanitaire de la forêt en France. *Rev For Française* 564. <https://doi.org/10.4267/2042/26585>
- Bary-Lenger A, Nebout J-P (1993) Le chêne. Liège
- Bastien Y, Gauberville C (2011) Vocabulaire forestier: écologie, gestion et conservation des espaces boisés. CNPF- IDF
- Bastien Y, Hein S, Chavane A (2005) Sylviculture du hêtre: Contraintes, enjeux, orientations de gestion. *Rev. For. Fr.* 57:111–122
- Becker M (1987) Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges: étude écologique de dendrochronologique (in French, with English summary). *Ann des Sci For* 44:379–401. <https://doi.org/10.1051/forest:19870401>
- Becker M (1972) Study about the relationship between station and production in a forest on hydromorphous soil (Charmes-Vosges commercial forest). *Rev For. Fr.*
- Becker M (1985) Le dépérissement du sapin dans les Vosges. Quelques facteurs liés à la détérioration des cimes. *Rev For Française* 37:281–287
- 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. <https://doi.org/10.1139/x89-168>
- Becker M, Bräker OU, Kenk G, et al (1990a) Crown condition and growth of forest trees over recent decades in the area where Germany, France and Switzerland meet. *Allg Forstzeitschrift* 263–274
- Becker M, Bräker OU, Kenk G, et al (1990b) Aspect de houppiers et croissance des arbres au cours des dernières décennies dans les régions frontalière d'Allemagne, de France et de Suisse. *Rev For Française* 17:284–300
- Becker M, Landmann G, Lévy G (1989) Silver fir decline in the vosges mountains (France): Role of climate and silviculture. *Water Air Soil Pollut* 48:77–86. <https://doi.org/10.1007/BF00282371>
- Becker M, Lévy G (1990) Le point sur l'écologie comparée du Chêne sessile et du Chêne pédoncule. *Rev For Française* 148. <https://doi.org/10.4267/2042/26055>
- Becker M, Nieminen TM, Geremia F (1994) Short-term variations and long-term changes in oak productivity in northeastern France. The role of climate and atmospheric CO₂. *Ann des Sci For* 51:477–492. <https://doi.org/10.1051/forest:19940504>
- Bergès L, Chevalier R, Dumas Y, et al (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. *Ann For Sci* 62:391–402. <https://doi.org/10.1051/forest:2005035>
- Bert G (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

- Bert G, Becker H, Schipfer R (1990) Vitalité actuelle et passée du sapin (*Abies alba* Mill) dans le Jura. Étude dendroécologique. *Ann des Sci For* 47:395–412. <https://doi.org/10.1051/forest:19900501>
- Bertrand R, Perez V, Gégout JC (2012) Disregarding the edaphic dimension in species distribution models leads to the omission of crucial spatial information under climate change: The case of *Quercus pubescens* in France. *Glob Chang Biol* 18:2648–2660. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02679.x>
- Beyschlag W, Ryel RJ, Dietsch C (1994) Shedding of older needle age classes does not necessarily reduce photosynthetic primary production of Norway spruce - Analysis with a 3-dimensional canopy photosynthesis model. *Trees* 9:51–59. <https://doi.org/10.1007/BF00197870>
- Bhuyan U, Zang C, Vicente-Serrano SM, Menzel A (2017) Exploring relationships among tree-ring growth, climate variability, and seasonal leaf activity on varying timescales and spatial resolutions. *Remote Sens* 9:526. <https://doi.org/10.3390/rs9060526>
- Bigler C, Bugmann H (2018) Climate-induced shifts in leaf unfolding and frost risk of European trees and shrubs. *Sci Rep* 8:1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27893-1>
- Bille-Hansen J, Hansen K (2001) Relation between defoliation and litterfall in some Danish *Picea abies* and *Fagus sylvatica* stands. *Scand J For Res* 16:127–137. <https://doi.org/10.1080/028275801300088189>
- Biondi F, Qeadan F (2008) Inequality in paleorecords. *Ecology* 89:1056–1067. <https://doi.org/10.1890/07-0783.1>
- Biondi F, Waikul K (2004) DENDROCLIM2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Comput Geosci* 30:303–311. <https://doi.org/10.1016/j.cageo.2003.11.004>
- Bond-Lamberty B, Wang C, Gower ST (2002) Aboveground and belowground biomass and sapwood area allometric equations for six boreal tree species of northern Manitoba. *Can J For Res* 32:1441–1450. <https://doi.org/10.1139/x02-063>
- Bond BJ (2000) Age-related changes in photosynthesis of woody plants. *Trends Plant Sci*. 5:349–353
- Bonneau M (1989) Que sait-on maintenant des causes du « dépérissement » des forêts ? *Rev For Française* 367. <https://doi.org/10.4267/2042/25988>
- Bonneau M (1993) Fertilisation sur résineux adultes (*Picea abies* Karst et *Abies alba* Mill) dans les Vosges : composition foliaire en relation avec la défoliation et le jaunissement. *Ann des Sci For* 50:159–175. <https://doi.org/10.1051/forest:19930204>
- Bonneau M, Landmann G, Adrian M (1992) La fertilisation comme remède au dépérissement des forêts en sol acide : essais dans les Vosges. *Rev For Française* 207. <https://doi.org/10.4267/2042/26318>
- Borghetti M, Cinnirella S, Magnani F, Saracino A (1998) Impact of long-term drought on xylem embolism and growth in *Pinus halepensis* Mill. *Trees - Struct Funct* 12:187–195. <https://doi.org/10.1007/s004680050139>
- Bouriaud O, Popa I (2009) Comparative dendroclimatic study of Scots pine, Norway spruce, and silver fir in the Vrancea Range, Eastern Carpathian Mountains. *Trees - Struct Funct* 23:95–106. <https://doi.org/10.1007/s00468-008-0258-z>

- Bouvarel P (1984) Le dépérissement des forêts attribué aux dépôts atmosphériques acides. *Rev For Fr* 36:173–180
- Braun S, Cantaluppi L, Flückiger W (2005) Fine roots in stands of *Fagus sylvatica* and *Picea abies* along a gradient of soil acidification. In: *Environmental Pollution*. Elsevier, pp 574–579
- Bréda N (1999) L'indice foliaire des couverts forestiers: mesure, variabilité et rôle fonctionnel. *Rev For Française* 51:135–150. <https://doi.org/10.4267/2042/5426>
- Bréda N (2003) Ground-based measurements of leaf area index: A review of methods, instruments and current controversies. *J. Exp. Bot.* 54:2403–2417
- Bréda N, Badeau V (2008) Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? *Comptes Rendus - Geosci.* 340:651–662
- Bréda N, Granier A (1996) Intra- and interannual variations of transpiration, leaf area index and radial growth of a sessile oak stand (*Quercus petraea*). *Ann des Sci For* 53:521–536. <https://doi.org/10.1051/forest:19960232>
- Bréda N, Granier A, Aussenac G (1995) Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiol* 15:295–306. <https://doi.org/10.1093/treephys/15.5.295>
- Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: A review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann For Sci* 63:625–644. <https://doi.org/10.1051/forest:2006042>
- Breda N, Landmann G (1995) Santé des forêts et contraintes environnementales : éléments d'interprétation. Les contraintes climatiques. Les contraintes hydriques : leur rôle dans les variations interannuelles de l'état des cimes des chênes
- Breiman L (2001) Random forests. *Mach Learn* 45:5–32. <https://doi.org/10.1023/A:1010933404324>
- Breiman L (1996) Bagging predictors. *Mach Learn* 24:123–140. <https://doi.org/10.1007/bf00058655>
- Breiman L, Friedman JH, Olshen RA, Stone CJ (1984) Classification Algorithms and Regression Trees. In: *Classification and Regression Trees*. Wadsworth International Group, Belmont, CA, USA., pp 246–280
- Brochiero F, Chandio O, Ripert C, Vennetier M (1999) Autécologie et croissance du pin d'Alep en Provence calcaire. *Forêt Méditerranéenne* 20:pp 83-94. <https://doi.org/S>
- Brück-Dyckhoff C, Petercord R, Schopf R (2019) Vitality loss of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and infestation by the European beech splendour beetle (*Agrilus viridis* L., Buprestidae, Coleoptera). *For Ecol Manage* 432:150–156. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.001>
- Bunn AG (2008) A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26:115–124. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2008.01.002>
- Bussotti F, Ferretti M, Cozzi A, et al (1995) Crown status of holm oak (*Quercus ilex* L.) trees as related to phenology and environmental stress. *Water, Air, Soil Pollut* 85:1269–1274. <https://doi.org/10.1007/BF00477156>
- Bussotti F, Gerosa G, Cenni E, et al (2003) Crown condition surveys in Italian forests: Issues in reporting findings. *Environ Monit Assess* 85:221–238. <https://doi.org/10.1023/A:1023978614554>
- Cailleret M (2011) Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné en

- Cailleret M, Davi H (2011) Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees - Struct Funct* 25:265–276. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0503-0>
- Camarero JJ, Franquesa M, Sangüesa-Barreda G (2015) Timing of drought triggers distinct growth responses in holm oak: Implications to predict warming-induced forest defoliation and growth decline. *Forests* 6:1576–1597. <https://doi.org/10.3390/f6051576>
- Candau JN, Fleming RA (2005) Landscape-scale spatial distribution of spruce budworm defoliation in relation to bioclimatic conditions. In: *Canadian Journal of Forest Research*. pp 2218–2232
- Carnicer J, Coll M, Ninyerola M, et al (2011) Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proc Natl Acad Sci U S A* 108:1474–8. <https://doi.org/10.1073/pnas.1010070108>
- Carouille F (2013) LA LETTRE DU DSF n°47
- Carrer M, Nola P, Motta R, Urbinati C (2010) Contrasting tree-ring growth to climate responses of *Abies alba* toward the southern limit of its distribution area. *Oikos* 119:1515–1525. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18293.x>
- Čermák J, Tognetti R, Nadezhdina N, Raschi A (2008) Stand structure and foliage distribution in *Quercus pubescens* and *Quercus cerris* forests in Tuscany (central Italy). *For Ecol Manage* 255:1810–1819. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.12.003>
- Charra-Vaskou K, Charrier G, Wortemann R, et al (2012) Drought and frost resistance of trees: A comparison of four species at different sites and altitudes. *Ann For Sci* 69:325–333. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0160-5>
- Charrier G, Martin-stpaul N, Damesin C, et al (2020) Interaction of drought and frost in tree ecophysiology: rethinking the timing risk. *Peer Community For Wood Sci*. <https://doi.org/10.24072/pci.forestwoodsci.100001>
- Charru M, Seynave I, Hervé JC, et al (2017) Recent growth changes in Western European forests are driven by climate warming and structured across tree species climatic habitats. *Ann For Sci* 74:1–34. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0626-1>
- Chevalier G (1996) Le chêne blanc et le chêne vert, essences truffières par excellence. *Forêt Méditerranéenne* 27:235–242
- Ciancio O Sylviculture du Pin d'Alep Mots-clés : Pin d'Alep. Sylviculture. 521 00 Arezzo (ITALIA)
- Cinotti B (1990) Le déterminisme de la gélivure des chênes : un nouveau bilan. *Rev For Française* 585. <https://doi.org/10.4267/2042/26112>
- Claessens H, Cordier S (2014) Le nouveau fichier écologique des essences. Pourquoi et comment? *Forêt Wallonne* 60–70
- Claus A, George E (2005) Effect of stand age on fine-root biomass and biomass distribution in three European forest chronosequences. *Can J For Res* 35:1617–1625. <https://doi.org/10.1139/x05-079>
- Cochard H, Bréda N, Granier A, Aussenac G (1992) Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q pubescens* Willd, *Q robur* L). *Ann des Sci For* 49:225–233. <https://doi.org/10.1051/forest:19920302>

- Cook E, Kairiukstis LA (1990) Tree-Ring Standardization and Growth-Trend Estimation
- Cook ER, Peters K (1981) The Smoothing Spline: A New Approach to Standardizing Forest Interior Tree-Ring Width Series for Dendroclimatic Studies. *Tree-Ring Bull.* 41:45–53
- Corcobado T, Cubera E, Moreno G, Solla A (2013) *Quercus ilex* forests are influenced by annual variations in water table, soil water deficit and fine root loss caused by *Phytophthora cinnamomi*. *Agric For Meteorol* 169:92–99. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.09.017>
- Couhert B, Duplat P (1993) Le Pin d'Alep dans la région Provence Alpes Côte d'Azur. Propositions pour une sylviculture et un modèle de production. *Bull Tech Off Natl Des Forêts, Fontainebleau, Fr* 25:3–22
- Cuny HE, Rathgeber CBK, Lebourgeois F, et al (2012) Life strategies in intra-annual dynamics of wood formation: Example of three conifer species in a temperate forest in north-east France. *Tree Physiol* 32:612–625. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps039>
- Curt T, Prévosto B (2003) Root biomass and rooting profile of naturally regenerated beech in mid-elevation Scots pine woodlands. *Plant Ecol* 167:269–282. <https://doi.org/10.1023/A:1023904912712>
- Cutler DR, Edwards TC, Beard KH, et al (2007) Random forests for classification in ecology. *Ecology* 88:2783–2792. <https://doi.org/10.1890/07-0539.1>
- Damesin C, Rambal S, Joffre R (1998) Co-occurrence of trees with different leaf habit: A functional approach on Mediterranean oaks. *Acta Oecologica* 19:195–204. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(98\)80024-6](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(98)80024-6)
- Davi H, Baret F, Huc R, Dufrêne E (2008) Effect of thinning on LAI variance in heterogeneous forests. *For Ecol Manage* 256:890–899. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.05.047>
- Davi H, Gillmann M, Ibanez T, et al (2011) Diversity of leaf unfolding dynamics among tree species: New insights from a study along an altitudinal gradient. *Agric For Meteorol* 151:1504–1513. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.06.008>
- de la Cruz AC, Gil PM, Fernández-Cancio Ángel, et al (2014) Defoliation triggered by climate induced effects in Spanish ICP Forests monitoring plots. *For Ecol Manage* 331:245–255. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.08.010>
- De Marco A, Proietti C, Cionni I, et al (2014) Future impacts of nitrogen deposition and climate change scenarios on forest crown defoliation. *Environ Pollut* 194:171–180. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2014.07.027>
- de Vries W, Dobbertin MH, Solberg S, et al (2014) Impacts of acid deposition, ozone exposure and weather conditions on forest ecosystems in Europe: An overview. *Plant Soil* 380:1–45
- Delzon S, Sartore M, Burlett R, et al (2004) Hydraulic responses to height growth in maritime pine trees. *Plant, Cell Environ* 27:1077–1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01213.x>
- 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 Physiol* 28:863–871. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.6.863>
- Desplanque C, Rolland C, Michalet R (1998) Dendroécologie comparée du sapin blanc (*Abies alba*) et de l'épicéa commun (*Picea abies*) dans une vallée alpine de France. *Can J For Res* 28:737–748. <https://doi.org/10.1139/x98-025>

- Desplanque C, Rolland C, Schweingruber FH (1999) Influence of species and abiotic factors on extreme tree ring modulation: *Picea abies* and *Abies alba* in Tarentaise and Maurienne (French Alps). *Trees - Struct Funct* 13:218–227. <https://doi.org/10.1007/s004680050236>
- Díaz-Uriarte R, Alvarez de Andrés S (2006) Gene selection and classification of microarray data using random forest. *BMC Bioinformatics* 7:. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-7-3>
- Dittmar C, Elling W (2007) Dendroecological investigation of the vitality of Common Beech (*Fagus sylvatica* L.) in mixed mountain forests of the Northern Alps (South Bavaria). *Dendrochronologia* 25:37–56. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2007.01.003>
- Dittmar C, Fricke W, Elling W (2006) Impact of late frost events on radial growth of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Germany. *Eur J For Res* 125:249–259. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0098-y>
- Dobbertin M (2005) Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: A review. *Eur J For Res* 124:319–333. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0085-3>
- Douglass AE (1936) Climatic Cycles and Tree-growth. Carnegie Institution of Washington
- Drobyshev I, Anderson S, Sonesson K (2007a) Crown condition dynamics of oak in southern Sweden 1988-1999. *Environ Monit Assess* 134:199–210. <https://doi.org/10.1007/s10661-007-9610-9>
- Drobyshev I, Linderson H, Sonesson K (2007b) Relationship between crown condition and tree diameter growth in southern Swedish oaks. *Environ Monit Assess* 128:61–73. <https://doi.org/10.1007/s10661-006-9415-2>
- Duchaufour P, Bonneau M (1960) Note sur la physiologie de la nutrition des Résineux. Application à la pratique des reboisements. *Rev For Française* 12:250–256
- Dufrêne E, Davi H, François C, et al (2005) Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecol Modell* 185:407–436. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.01.004>
- Durand-Gillmann M, Cailleret M, Boivin T, et al (2014) Individual vulnerability factors of Silver fir (*Abies alba* Mill.) to parasitism by two contrasting biotic agents: Mistletoe (*Viscum album* L. ssp. *Abietis*) and bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) during a decline process. *Ann For Sci* 71:659–673. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0251-y>
- Dyer TGJ, Fritts HC (1978) Tree Rings and Climate. *J Appl Ecol* 15:339. <https://doi.org/10.2307/2402947>
- Eichhorn J, Icke R, Isenberg A, et al (2005) Temporal development of crown condition of beech and oak as a response variable for integrated evaluations. *Eur J For Res* 124:335–347. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0097-z>
- Eichhorn J, Roskams P, Potocic N, et al (2016a) ICP Forests Manual 2016, Part IV: Visual Assessment of Crown Condition and Damaging Agents
- Eichhorn J, Roskams P, Potocic N, et al (2016b) Visual Assessment of Crown Condition and Damaging Agents. In: MANUAL on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests. Thünen Institute of Forest Ecosystems, p 54
- Eschrich W, Burchardt R, Essiamah S (1989) The induction of sun and shade leaves of the European beech (*Fagus sylvatica* L.): anatomical studies. *Trees* 3:1–10. <https://doi.org/10.1007/BF00202394>
- Esper J, Cook E, Krusic P, et al (2003) Tests of the RCS method for preserving low-frequency variability

in long tree-ring chronologies. *Tree-ring Res*

- Ewald J (2005) Ecological background of crown condition, growth and nutritional status of *Picea abies* (L.) Karst. in the Bavarian Alps. *Eur J For Res* 124:9–18. <https://doi.org/10.1007/s10342-004-0051-5>
- Fanaee-T H, Gama J (2014) Event labeling combining ensemble detectors and background knowledge. *Prog Artif Intell* 2:113–127. <https://doi.org/10.1007/s13748-013-0040-3>
- Ferretti M (1998) Potential and limitation of visual indices of tree condition. In: *Chemosphere*. Pergamon, pp 1031–1036
- Ferretti M, Nicolas M, Bacaro G, et al (2014) Plot-scale modelling to detect size, extent, and correlates of changes in tree defoliation in French high forests. *For Ecol Manage* 311:56–69. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.009>
- Fessenden JE, Ehleringer JR (2002) Age-related variations in $\delta^{13}C$ of ecosystem respiration across a coniferous forest chronosequence in the Pacific Northwest. *Tree Physiol* 22:159–167. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.2-3.159>
- Filot J-F, Carouille F (2007) Dépérissement et mortalité : un éclairage de la situation en France. *l'IF, IFN* 16:8 p
- Fischer R, Barbosa P, Bastrup-Birk A, et al (2004) *The Condition of Forests in Europe: 2004 Executive Report*. Geneva
- Fischer R, Bastrup-Birk A, Becker R, et al (2005) *The Condition of Forests in Europe*. Germany
- Friedman JH (2001) Greedy function approximation: A gradient boosting machine. *Ann Stat* 29:1189–1232. <https://doi.org/10.1214/aos/1013203451>
- Fritts HC (1971) Dendroclimatology and dendroecology. *Quat Res* 1:419–449. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(71\)90057-3](https://doi.org/10.1016/0033-5894(71)90057-3)
- Fritts HC, Swetnam TW (1989) Dendroecology: A Tool for Evaluating Variations in Past and Present Forest Environments. *Adv Ecol Res* 19:111–188. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60158-0](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60158-0)
- Galiano L, Martínez-Vilalta J, Sabaté S, Lloret F (2012) Determinants of drought effects on crown condition and their relationship with depletion of carbon reserves in a Mediterranean holm oak forest. *Tree Physiol* 32:478–489. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps025>
- Gandolfo C, Tessier L (1994) Dendroecological analysis of fir (*Abies alba* Mill) and spruce (*Picea abies* (L.) Karst) at different stages of defoliation in the forest of Vigo di Ton (Trento, Italy). *Ann des Sci For* 51:391–406
- Gaucher G (1968) *Traité de pédologie agricole*
- Gehrig M (2004) *Methoden zur Vitalitätsbeurteilung von Bäumen. Vergleichende Untersuchungen mit visuellen, nadelanalytischen und bioelektrischen Verfahren*. ETH Zürich
- Genet H, Bréda N, Dufrêne E (2009a) 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 Physiol* 30:177–192. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp105>
- Genet H, Bréda N, Dufrêne E (2009b) 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 Physiol* 30:177–192. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp105>
- Genuer R, Poggi J-M (2017) Arbres CART et Forêts aléatoires Importance et sélection de variables Table des matières
- Genuer R, Poggi J-M, Tuleau-Malot C (2016) VSURF: Variable Selection Using Random Forests
- Genuer R, Poggi J-M, Tuleau C (2008) Random Forests : some methodological insights
- Genuer R, Poggi J, Tuleau-malot C, et al (2019) Variable selection using Random Forests. *Pattern Recognit Lett* 117:256–266. <https://doi.org/10.1093/jofore/fvz013>
- Genuer R, Poggi JM, Tuleau-Malot C (2010) Variable selection using random forests. *Pattern Recognit Lett* 31:2225–2236. <https://doi.org/10.1016/j.patrec.2010.03.014>
- Genuer R, Poggi JM, Tuleau-Malot C (2015) VSURF: An R package for variable selection using random forests. *R J* 7:19–33
- Geremia F, Nassau M-A (2006) Le point sur le carottage mécanisé d'arbres vivants. *Le Cah des Tech {l'Inra}* 83–86
- Golinowski WO (1971) The anatomical structure of the common fir (*Abies alba* Mill.) bark. Quantitative changes in bark tissues within the stem. *Acta Soc Bot Pol* 40:569–598. <https://doi.org/10.5586/asbp.1971.044>
- Göransson A, Eldhuset TD (1991) Effects of aluminium on growth and nutrient uptake of small *Picea abies* and *Pinus sylvestris* plants. *Trees* 5:136–142. <https://doi.org/10.1007/BF00204334>
- Göransson H, Ingerslev M, Wallander H (2008) The vertical distribution of N and K uptake in relation to root distribution and root uptake capacity in mature *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* and *Picea abies* stands. In: *Plant and Soil*. Springer, pp 129–137
- Göttlein A, Heim A, Matzner E (1999) Mobilization of aluminium in the rhizosphere soil solution of growing tree roots in an acidic soil. *Plant Soil* 211:41–49. <https://doi.org/10.1023/A:1004332916188>
- Granier A, Badeau V, Bréda N (1995) Modélisation du bilan hydrique des peuplements forestiers. *Rev For Française* 59. <https://doi.org/10.4267/2042/26719>
- 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 Modell* 116:269–283. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)00205-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00205-1)
- Granier A, Reichstein M, Bréda N, 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. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.12.004>
- Greenwell BM (2017) pdp: An R package for constructing partial dependence plots. *R J* 9:421–436. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-016>
- Gričar J, Čufar K (2008) Seasonal dynamics of phloem and xylem formation in silver fir and Norway spruce as affected by drought. *Russ J Plant Physiol* 55:538–543. <https://doi.org/10.1134/S102144370804016X>
- Gričar J, Zupančič M, Čufar K, et al (2006) Effect of local heating and cooling on cambial activity and cell differentiation in the stem of Norway spruce (*Picea abies*). *Handb Environ Chem Vol 5 Water Pollut* 97:943–951. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl050>

- Grosdidier M (2014) Etat des houppiers et croissance : à partir de quel seuil de perte foliaire observe-t-on un effet sur la croissance radiale ?
- Gruber F (1995a) Morphology of silver fir (*Abies alba* Mill.). II. Root branching, architectural model and crown analyses. *Flora* 190:135–153. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30643-6](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30643-6)
- Gruber F (1995b) Morphology of silver fir (*Abies alba* Mill.). I. Concept and elements of tree architecture. *Flora* 190:45–64. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30625-4](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30625-4)
- Guehl J-M (1978) Aspect hivernal du fonctionnement photosynthétique du douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.). *Stn Sylvic Prod* 78:44
- Guehl J-M, Aussenac G (1987) Photosynthesis Decrease and Stomatal Control of Gas Exchange in *Abies alba* Mill. in Response to Vapor Pressure Difference. *Plant Physiol* 83:316–322. <https://doi.org/10.1104/pp.83.2.316>
- Guehl J, Clerc B, Desjeunes J (1985) Etude comparée des potentialités hivernales d'assimilation carbonée de trois conifères de la zone tempérée (*Pseudotsuga menziesii* Mirb., *Abies alba* Mill. et *Picea excelsa* Link.). *Ann des Sci For* 42:23–38
- Guehl JM, Aussenac G, Bouachrine J, et al (1991) Sensitivity of leaf gas exchange to atmospheric drought, soil drought, and water-use efficiency in some Mediterranean *Abies* species. *Can J For Res.* <https://doi.org/10.1139/x91-211>
- Guicherd P (1994) Water relations of European silver fir (*Abies alba* Mill) in 2 natural stands in the French Alps subject to contrasting climatic conditions. *Ann des Sci For* 51:599–611. <https://doi.org/10.1051/forest:19940606>
- Guinier P (1922) Le “chaudron” ou “dorge” du sapin. *Bull la Société Pathol végétale Fr* XIV:333–347
- Guinier P (1959) Trois Conifères de la flore vosgienne. *Bull la Soc Bot Fr* 106:168–183. <https://doi.org/10.1080/00378941.1959.10835321>
- GUIT B, NEDJIMI B, GUIBAL F, CHAKALI G (2016) État sanitaire des peuplements de pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) dans le massif forestier de Senalba (Djelfa, Algérie). *Rev d'Ecologie (Terre Vie)* 71:156–167
- Hacket-Pain AJ, Friend AD, Lageard JGA, Thomas PA (2015) The influence of masting phenomenon on growth-climate relationships in trees: Explaining the influence of previous summers' climate on ring width. *Tree Physiol* 35:319–330. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv007>
- Hacket-Pain AJ, Lageard JGA, Thomas PA (2017) Drought and reproductive effort interact to control growth of a temperate broadleaved tree species (*Fagus sylvatica*). *Tree Physiol* 37:744–754. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx025>
- Hastie T, Tibshirani R, Friedman J (2008) *The Elements of Statistical Learning: Data Mining, Inference, and Prediction*, 2nd edn. Springer-Verlag New York
- Hennessey TC, Dougherty PM, Cregg BM, Wittwer RF (1992) Annual variation in needle fall of a loblolly pine stand in relation to climate and stand density. *For Ecol Manage* 51:329–338. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(92\)90332-4](https://doi.org/10.1016/0378-1127(92)90332-4)
- Heuvelink G, Malone B (2020) Package ‘GSIF’
- Hoff C, Rambal S (2003) An examination of the interaction between climate, soil and leaf area index in a *Quercus ilex* ecosystem. *Ann For Sci* 60:153–161. <https://doi.org/10.1051/forest:2003008>

- Hunt EB, Marin J, Stone PJ (1966) Experiments in induction. Academic Press, Oxford, England
- Idol TW, Pope PE, Ponder F (2000) Fine root dynamics across a chronosequence of upland temperate deciduous forests. *For Ecol Manage* 127:153–167. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00127-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00127-9)
- Innes JL (1992) Observations on the condition of beech (*Fagus sylvatica* L.) in Britain in 1990. *Forestry* 65:35–60. <https://doi.org/10.1093/forestry/65.1.35>
- Innes JL (1988) Forest health surveys - A critique. *Environ Pollut* 54:1–15. [https://doi.org/10.1016/0269-7491\(88\)90171-6](https://doi.org/10.1016/0269-7491(88)90171-6)
- Innes JL (1998) An assessment of the use of crown structure for the determination of the health of beech (*Fagus sylvatica*). *Forestry* 71:113–130. <https://doi.org/10.1093/forestry/71.2.113>
- Innes JL, Boswell RC (1989) Sulphur contents of conifer needles in Great Britain. *GeoJournal* 19:63–66. <https://doi.org/10.1007/BF00620550>
- Innes JL, Landmann G, Mettendorf B (1993) Consistency of observations of forest tree defoliation in three European countries. *Environ Monit Assess* 25:29–40. <https://doi.org/10.1007/BF00549790>
- Innes JL, Neumann H (1991) Past growth variations in *Picea sitchensis* with differing crown densities Past Growth Variations in *Picea sitchensis* with Differing Crown Densities. *Scand J For Res* 6:395–405
- Innes JL, Whittaker RJ (1993) Relationships Between the Crown Condition of Sitka and Norway Spruce and the Environment in Great Britain: An Exploratory Analysis. *J Appl Ecol* 30:341. <https://doi.org/10.2307/2404636>
- Jacamon M (1987) Guide de dendrologie: arbres, arbustes, arbrisseaux des forêts françaises. Tome 1: conifères. France
- Jalkanen RE, Aalto TO, Innes JL, et al (1994) Needle retention and needle loss of Scots pine in recent decades at Thetford and Alice Holt, England. *Can J For Res* 24:863–867. <https://doi.org/10.1139/x94-113>
- Jevšenak J, Džeroski S, Zavadlav S, Levanič T (2018a) A Machine Learning Approach to Analyzing the Relationship Between Temperatures and Multi-Proxy Tree-Ring Records. *Tree-Ring Res* 74:210–224. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-74.2.210>
- Jevšenak J, Levanič T, Džeroski S (2018b) Comparison of an optimal regression method for climate reconstruction with the `compare_methods` function from the `dendroTools` R package. *Dendrochronologia* 52:96–104. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.10.001>
- Johnson J, Jacob M (2010) Monitoring the effects of air pollution on forest condition in Europe : is crown defoliation an adequate indicator? *iForest - Biogeosciences For* 3:86–88. <https://doi.org/10.1029/97GB01366>
- Juknys R, Augustaitis A, Vencloviene J, et al (2014) Dynamic response of tree growth to changing environmental pollution. *Eur J For Res* 133:713–724. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0712-3>
- Juknys R, Stravinskiene V, Augustaitis A, et al (2003) Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) growth and condition in a polluted environment: from decline to recovery. *Environ Pollut* 125:205–212. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(03\)00070-8](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(03)00070-8)
- Kandler O, Innes JL (1995) Air pollution and forest decline in Central Europe. *Environ Pollut* 90:171–

180. [https://doi.org/10.1016/0269-7491\(95\)00006-D](https://doi.org/10.1016/0269-7491(95)00006-D)
- Kashian DM, Turner MG, Romme WH (2005) Variability in leaf area and stemwood increment along a 300-year lodgepole pine chronosequence. *Ecosystems* 8:48–61. <https://doi.org/10.1007/s10021-004-0067-1>
- Kern Z, Popa I (2007) Climate-growth relationship of tree species from a mixed stand of Apuseni Mts., Romania. *Dendrochronologia* 24:109–115. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2006.10.006>
- Klap JM, Voshaar, J A N H OudeDe Vries W, Vries WIMDE, Erisman JW (2000) Effects of environmental stress on forest crown condition in europe. Part IV: statistical analysis of relationships. *Water, Air, Soil Pollut* 119:387–420. <https://doi.org/10.1023/A:1005157208701>
- Klein T, Hoch G, Yakir D, Körner C (2014) Drought stress, growth and nonstructural carbohydrate dynamics of pine trees in a semi-arid forest. *Tree Physiol* 34:981–992. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu071>
- Kohler M, Sohn J, Nägele G, Bauhus J (2010) Can drought tolerance of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) be increased through thinning? *Eur J For Res* 129:1109–1118. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0397-9>
- Kramer MMH (1986) Dégâts dans les couronnes et accroissements dans les peuplements forestiers résineux frappés par le récent «dépérissement des forêts». *Rev For Française* 38:124–133
- Kunz J, Löffler G, Bauhus J (2018) Minor European broadleaved tree species are more drought-tolerant than *Fagus sylvatica* but not more tolerant than *Quercus petraea*. *For Ecol Manage* 414:15–27. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.016>
- Kuster TM, Arend M, Bleuler P, et al (2013) Water regime and growth of young oak stands subjected to air-warming and drought on two different forest soils in a model ecosystem experiment. *Plant Biol* 15:138–147. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00552.x>
- Lachaud S, Bonnemain J-L (1981) Xylogénèse chez les Dicotylédones arborescentes. I. Modalités de la remise en activité du cambium et de la xylogénèse chez les Hêtres et les Chênes âgés. *Can J Bot* 59:1222–1230. <https://doi.org/10.1139/b81-167>
- Ladier J, Rey F, Dreyfus P (2011) Guide des Sylvicultures de Montagne - Alpes du Sud françaises
- Landmann G (1988a) Comment apprécier la vitalité d'un arbre ou d'un peuplement forestier? *Rev For Française* 60:265–284
- Landmann G (1994) Concepts, définitions et caractéristiques générales des dépérissements forestiers. *Rev For Française* 405. <https://doi.org/10.4267/2042/26563>
- Landmann G (1988b) Evaluation de l'incidence des conditions écologiques sur le dépérissement et premiers résultats d'une approche symptomatologique. Journées Trav DEFORPA, Nancy 24–26
- Landmann G, Bonneau M (1994) Le dépérissement du sapin pectiné et de l'épicéa commun dans les montagnes françaises au cours des années 1980. *Rev For Française* 522. <https://doi.org/10.4267/2042/26580>
- Landmann G, Nageleisen L-M, Ulrich E (1998) De nouveaux éléments en faveur d'un glissement récent d'origine méthodologique dans l'appréciation visuelle des cimes des feuillus. *Les Cah DSF* 74–76
- Larsson L (2013) CooRecorder basics. <http://www.cybis.se/forfun/dendro/>
- Latreille A, Davi H, Huard F, Pichot C (2017) Variability of the climate-radial growth relationship among

- Abies alba* trees and populations along altitudinal gradients. For *Ecol Manage* 396:150–159. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.012>
- Lausch A, Erasmi S, King DJ, et al (2016) Understanding forest health with remote sensing-Part I-A review of spectral traits, processes and remote-sensing characteristics. *Remote Sens* 8:1–44. <https://doi.org/10.3390/rs8121029>
- Le Dantec V, Dufrêne E, Saugier B (2000) Interannual and spatial variation in maximum leaf area index of temperate deciduous stands. For *Ecol Manage* 134:71–81. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00246-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00246-7)
- Le Tacon F, Millier C (1970) Influence des conditions de nutrition minérale sur la croissance de l'épicéa commun sur les plateaux calcaires de l'Est de la France. *Ann des Sci For* 7:335–355
- Lebourgeois F (2006) Réponse au climat du sapin (*Abies alba* mill.) et de l'épicéa (*Picea abies* (L.) karst.) dans le réseau RENECOFOR. *Rev For Fr* 58:419–432. <https://doi.org/10.4267/2042/6767>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0397-9>
- Lebourgeois F, Differt J, Granier A, et al (2002) Premières observations phénologiques des peuplements du réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers (RENECOFOR). *Rev For Fr* 54:407–418. <https://doi.org/10.4267/2042/4930>
- Lebourgeois F, Gomez N, Pinto P, Mérian P (2013) Mixed stands reduce *Abies alba* tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. For *Ecol Manage* 303:61–71. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.003>
- Lebourgeois F, Pierrat JC, Perez V, et al (2008) Déterminisme de la phénologie des forêts tempérées françaises: Étude sur les peuplements du réseau renecofor. *Rev For Fr* 60:323–343. <https://doi.org/10.4267/2042/19767>
- Lebourgeois F, Pierrat JC, Perez V, et al (2010a) Simulating phenological shifts in French temperate forests under two climatic change scenarios and four driving global circulation models. *Int J Biometeorol* 54:563–581. <https://doi.org/10.1007/s00484-010-0305-5>
- Lebourgeois F, Rathgeber CBK, Ulrich E (2010b) Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). *J Veg Sci* 21:364–376. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01148.x>
- Lefevre Y, Landmann G, Dupouey J (1998) Désaturation et enrichissement en azote des sols forestiers du nord-est de la France au cours des dernières décennies. *Rev For Française* 391. <https://doi.org/10.4267/2042/5555>
- Lefèvre Y, Lebourgeois F, Bréda N (2006) Comportement des essences forestières sur sol à nappe temporaire. *Rev For Française* 53:259–304
- Leuschner C, Voß S, Foetzki A, Clases Y (2006) Variation in leaf area index and stand leaf mass of European beech across gradients of soil acidity and precipitation. *Plant Ecol* 186:247–258. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9127-2>
- Levanič T, Gričar J, Gagen M, et al (2009) The climate sensitivity of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in the southeastern European Alps. *Trees - Struct Funct* 23:169–180. <https://doi.org/10.1007/s00468-008-0265-0>
- Lévy G (1978) Nutrition et production de l'épicéa commun adulte sur sols hydromorphes en Lorraine :

- liaisons avec les caractéristiques stationnelles. *Ann des Sci For* 35:33–53. <https://doi.org/10.1051/forest/19780103>
- Lévy G (1968) Importance des propriétés du sol pour l'enracinement de *Picea excelsa* et de *Pinus sylvestris*. *Ann des Sci For* 25:157–188. <https://doi.org/10.1051/forest/19680303>
- Levy G, Becker M, Lefevre Y, Schipfer R (1987) Le dépérissement du sapin dans les Vosges : rôle primordial de déficits d'alimentation en eau. *Ann des Sci For* 44:403–416. <https://doi.org/10.1051/forest:19870402>
- Liaw A, Wiener M (2002) Classification and Regression by randomForest. *R News* 2:18–22
- Limousin JM, Rambal S, Ourcival JM, et al (2009) Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Glob Chang Biol* 15:2163–2175. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01852.x>
- Ling KA, Power SA, Ashmore MR (1993) A Survey of the Health of *Fagus sylvatica* in Southern Britain. *J Appl Ecol* 30:295. <https://doi.org/10.2307/2404631>
- Lo Gullo MA, Salleo S (1993) Different vulnerabilities of *Quercus ilex* L. to freeze- and summer drought-induced xylem embolism: an ecological interpretation. *Plant Cell Environ* 16:511–519. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1993.tb00898.x>
- Lorenz M, Becher G, Mues V, et al (2004) Forest Condition in Europe. 2004 Technical Report. Geneva
- Lucot E (1994) Influence des caractéristiques de la pierrosité des sols sur la prospection racinaire et l'alimentation hydrique des arbres. Application à l'estimation de la valeur des sols forestiers. Besançon
- Magnani F, Mencuccini M, Grace J (2000) Age-related decline in stand productivity: The role of structural acclimation under hydraulic constraints. *Plant, Cell Environ* 23:251–263. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00537.x>
- Mainiero R, Kazda M (2006) Depth-related fine root dynamics of *Fagus sylvatica* during exceptional drought. *For Ecol Manage* 237:135–142. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.09.034>
- Mäkinen H, Nöjd P, Kahle HP, et al (2002) Radial growth variation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) across latitudinal and altitudinal gradients in central and northern Europe. *For Ecol Manage* 171:243–259. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00786-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00786-1)
- Manion PD (1981) Tree disease concepts. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, USA
- Marçais B, Bréda N (2006) Role of an opportunistic pathogen in the decline of stressed oak trees. *J Ecol* 94:1214–1223. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01173.x>
- Masson G (2005) Autécologie des essences forestières. Comment installer chaque essence à sa place. In: Tec et Doc - Lavoisier (ed) Tome 2. p 345
- Mathieu D (1996) Les conséquences du gel tardif de mai 1995 sur les peuplements forestiers. Les cahiers du DSF.
- Maugard F (2004) Le gel, le vent, la grêle en 2003 et leur conséquences sur la santé des forêts
- Meier IC, Leuschner C (2008a) Belowground drought response of European beech: Fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Glob Chang Biol* 14:2081–2095. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01634.x>
- Meier IC, Leuschner C (2008b) Leaf size and leaf area index in *Fagus sylvatica* forests: Competing effects

- of precipitation, temperature, and nitrogen availability. *Ecosystems* 11:655–669. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9135-2>
- Meining S, Morgenstern Y, Wellbrock N, Eickenscheidt N (2016) Results of the European Photo International Cross-comparison Course as part of the quality assurance of the crown condition assessment 2015 (Photo ICC 2015). <https://doi.org/10.3220/WP1469775066000>
- Menzel A, Helm R, Zang C (2015) Patterns of late spring frost leaf damage and recovery in a European beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in south-eastern Germany based on repeated digital photographs. *Front Plant Sci* 6:110. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00110>
- Michel A, Prescher A-K, Schwärzel K (2019) Forest Condition in Europe: 2019 Technical Report of ICP Forests. Report under the UNECE Convention on Long-range Transboundary Air Pollution (Air Convention). Vienna, Austria
- Michel A, Seidling W, Prescher A-K (2018) Forest Condition in Europe: 2018 Technical Report of ICP Forests. Report under the UNECE Convention on Long-Range Transboundary Air Pollution (Air Convention). Vienna
- Michelot A, Simard S, Rathgeber C, et al (2012) Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics. *Tree Physiol* 32:1033–1045. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps052>
- Misson L, Ponette Q, André F (2001) Regional scale effects of base cation fertilization on Norway spruce and European beech stands situated on acid brown soils: Soil and Foliar Chemistry. *Ann For Sci* 58:699–712. <https://doi.org/10.1051/forest:2001157>
- Morin X, Roy J, Sonié L, Chuine I (2010) Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. *New Phytol* 186:900–910. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03252.x>
- Mueller-Dombois D (1992) A natural dieback theory, cohort senescence as an alternative to the decline disease theory. For decline concepts v + 249 pp.
- Musio M, Von Wilpert K, Augustin NH (2007) Crown condition as a function of soil, site and tree characteristics. *Eur J For Res* 126:91–100. <https://doi.org/10.1007/s10342-006-0132-8>
- Nageleisen L-M (2005a) Insectes sous-corticaux : des mortalités records dans l'est de la France en 2004. Paris, France
- Nageleisen L-M, Goudet M (2011) Réseau systématique de suivi des dommages forestiers (RSSDF): Manuel de Notation des dommages forestiers (Symptômes, causes, état des cimes). 1–47
- Nageleisen L-M, Huart O (2005) Problèmes sanitaires d'actualité en hêtraie : La maladie du hêtre dans les ardennes. *Rev For Fr* 57:254. <https://doi.org/10.4267/2042/5040>
- Nageleisen LM (2005b) Dépérissement du hêtre : Présentation d'une méthode symptomatologique de suivi. *Rev. For. Fr.* 57:255–262
- Nageleisen LM (2005c) Une diversité insoupçonnée des insectes liés au hêtre. *Rev. For. Fr.* 57:263–270
- Nahal I (1962) Le Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.). Étude taxonomique, phytogéographique, écologique et sylvicole. *Ann l' Ec Natl des Eaux Forests* XIX:475–686
- Neuner G, Beikircher B (2010) Critically reduced frost resistance of *Picea abies* during sprouting could be linked to cytological changes. *Protoplasma* 243:145–152. <https://doi.org/10.1007/s00709->

- Nevalainen S, Lindgren M, Pouttu A, et al (2010) Extensive tree health monitoring networks are useful in revealing the impacts of widespread biotic damage in boreal forests. *Environ Monit Assess* 168:159–171. <https://doi.org/10.1007/s10661-009-1100-9>
- Nicodemus KK, Malley JD (2009) Predictor correlation impacts machine learning algorithms: Implications for genomic studies. *Bioinformatics* 25:1884–1890. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp331>
- Nicodemus KK, Malley JD, Strobl C, Ziegler A (2010) The behaviour of random forest permutation-based variable importance measures under predictor correlation. *BMC Bioinformatics* 11:. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-11-110>
- Nicolini E (2000) Nouvelles observations sur la morphologie des unités de croissance du hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Symétrie des pousses, reflet de la vigueur des arbres. *Can J Bot* 78:77–87. <https://doi.org/10.1139/cjb-78-1-77>
- Nicolini E (1997) Approche morphologique du développement du hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc
- Nicolini E, Chanson B (1999) La pousse courte, un indicateur du degré de maturation chez le hêtre (*Fagus sylvatica* L.). *Can J Bot* 77:1539–1550. <https://doi.org/10.1139/cjb-77-11-1539>
- Niinemets Ü, Sparrow A, Cescatti A (2005) Light capture efficiency decreases with increasing tree age and size in the southern hemisphere gymnosperm *Agathis australis*. *Trees - Struct Funct* 19:177–190. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0379-y>
- Noetzli KP, Müller B, Sieber TN (2003) Impact of population dynamics of white mistletoe (*Viscum album* ssp. *abietis*) on European silver fir (*Abies alba*). *Ann For Sci* 60:773–779. <https://doi.org/10.1051/forest:2003072>
- Nolè A, Rita A, Ferrara AMS, Borghetti M (2018) Effects of a large-scale late spring frost on a beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated Mediterranean mountain forest derived from the spatio-temporal variations of NDVI. *Ann For Sci* 75:83. <https://doi.org/10.1007/s13595-018-0763-1>
- Nourtier M, Chanzy A, Cailleret M, et al (2014) Transpiration of silver Fir (*Abies alba* mill.) during and after drought in relation to soil properties in a Mediterranean mountain area. *Ann For Sci* 71:683–695. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0229-9>
- Nozeran PR, Demni S, Bouzid S, Rossignol-Bancilho L (1983) Analyse du comportement morphogénétique de jeunes bigaradiers (*Citrus aurantium* L., rutacées. *Bull la Soc Bot Fr Lettres Bot* 130:109–129. <https://doi.org/10.1080/01811797.1983.10824580>
- Nozeran R (1986) Le mouvement morphogénétique spécialement chez les végétaux supérieurs pérennes. In: Colloque international sur l'arbre. pp 415–430
- Office national des forêts (2007) Gestion des hêtraies dans les forêts publiques françaises. *Rendez-vous Tech l'ONF hors-série:112*
- Ogaya R, Peñuelas J (2006) Contrasting foliar responses to drought in *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Biol Plant* 50:373–382. <https://doi.org/10.1007/s10535-006-0052-y>
- Oliveira S, Oehler F, San-Miguel-Ayanz J, et al (2012) Modeling spatial patterns of fire occurrence in Mediterranean Europe using Multiple Regression and Random Forest. *For Ecol Manage* 275:117–129. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.003>

- Oppel S, Strobl C, Huettmann F (2009) Alternative methods to quantify variable importance in ecology, technical report number 65, Department of Statistics, University of Munich. 6
- Pardé J (1957) La productivité des forêts de pin d'Alep en France. *Ann l'école Natl des eaux forêts* XV:365–414
- Pauly H, Belrose V (2005) Sécheresse et canicule de l'été 2003 : observation en 2004 des conséquences sur les peuplements forestiers adultes. Paris, France
- Petit S, Claessens H, Vincke C, et al (2017) Le Fichier écologique des essences, version 2.0. *ForêtNature* 12–19
- Piedallu C, Perez V, Gégout JC, et al (2009) Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Épicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France. *Rev For Fr* 61:567–594. <https://doi.org/10.4267/2042/32924>
- Pilard-Landeau B, Simon E (2008) Guide des sylvicultures--La hêtraie Nord Atlantique. ONF, Dir Territ Ile Fr Nord Dir Forêt
- Pinto PE, Gégout JC, Hervé JC, Dhôte JF (2008) Respective importance of ecological conditions and stand composition on *Abies alba* Mill. dominant height growth. *For Ecol Manage* 255:619–629. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.031>
- Pisek A, Kemnitzer R (1967) Der Einfluß von Frost auf die Photosynthese der Weißtanne (*Abies alba* Mill.). *Flora oder Allg Bot Zeitung Abt B, Morphol und Geobot* 157:314–326
- Pollastrini M, Puletti N, Selvi F, et al (2019) Widespread Crown Defoliation After a Drought and Heat Wave in the Forests of Tuscany (Central Italy) and Their Recovery—A Case Study From Summer 2017. *Front For Glob Chang* 2:74. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00074>
- Popa I, Badea O, Silaghi D (2017) Influence of climate on tree health evaluated by defoliation in the ICP level I network (Romania). *IForest* 10:554–560. <https://doi.org/10.3832/ifor2202-009>
- Potočić N, Čosić T, Pilaš I (2005) The influence of climate and soil properties on calcium nutrition and vitality of silver fir (*Abies alba* Mill.). In: *Environmental Pollution*. Elsevier, pp 596–602
- Power SA (1994) Temporal trends in twig growth of *Fagus sylvatica* L. and their relationships with environmental factors. *Forestry* 67:13–30. <https://doi.org/10.1093/forestry/67.1.13>
- Power SA, Ashmore MR (1996) Nutrient relations and root mycorrhizal status of healthy and declining beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Britain. *Water Air Soil Pollut* 86:317–333. <https://doi.org/10.1007/BF00279164>
- Poyatos R, Llorens P, Piñol J, Rubio C (2008) Response of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and pubescent oak (*Quercus pubescens* Willd.) to soil and atmospheric water deficits under Mediterranean mountain climate. *Ann For Sci* 65:306–306. <https://doi.org/10.1051/forest:2008003>
- Prasad AM, Iverson LR, Liaw A (2006) Newer classification and regression tree techniques: Bagging and random forests for ecological prediction. *Ecosystems* 9:181–199. <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0054-1>
- Príncipe A, van der Maaten E, van der Maaten-Theunissen M, et al (2017) Low resistance but high resilience in growth of a major deciduous forest tree (*Fagus sylvatica* L.) in response to late spring frost in southern Germany. *Trees - Struct Funct* 31:743–751. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1505-3>
- Puhe J (2003) Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest

- stands - A review. For *Ecol Manage* 175:253–273. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00134-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00134-2)
- Quinlan JR (1986) Induction of decision trees. *Mach Learn* 1:81–106. <https://doi.org/10.1007/bf00116251>
- Quinlan JR (1993) *C4.5: Programs for Machine Learning*. Morgan Kaufmann Publishers Inc., San Francisco, CA, USA
- Quintana-Seguí P, Le Moigne P, Durand Y, et al (2008) Analysis of near-surface atmospheric variables: Validation of the SAFRAN analysis over France. *J Appl Meteorol Climatol* 47:92–107. <https://doi.org/10.1175/2007JAMC1636.1>
- R Core Team (2019) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*
- Rameau JC, Mansion D, Dumé G (1989) *Flore forestière Française – guide écologique illustré - Tome 1: plaines et collines*. Paris, France
- Ramond R (1990) La Gélivure des chênes. *Rev For Française* 140. <https://doi.org/10.4267/2042/26053>
- Rathgeber CBK, Misson L, Nicault A, Guiot J (2005) Bioclimatic model of tree radial growth: Application to the French Mediterranean Aleppo pine forests. *Trees - Struct Funct* 19:162–176. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0378-z>
- Rathgeber CBK, Rossi S, Bontemps JD (2011) Cambial activity related to tree size in a mature silver-fir plantation. *Ann Bot* 108:429–438. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr168>
- Richter AK, Hajdas I, Frossard E, Brunner I (2013) Soil acidity affects fine root turnover of European beech. *Plant Biosyst* 147:50–59. <https://doi.org/10.1080/11263504.2012.742471>
- Richter AK, Walthert L, Frossard E, Brunner I (2007) Does low soil base saturation affect fine root properties of European beech (*Fagus sylvatica* L.)? *Plant Soil* 298:69–79. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9338-x>
- Rigling A, Eilmann B, Koechli R, Dobbertin M (2010) Mistletoe-induced crown degradation in Scots pine in a xeric environment. *Tree Physiol* 30:845–852. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq038>
- Ripert C, Vennetier M, Blanc L, et al (2001) *Ecologie et croissance du pin d'Alep en France*. 38
- Robakowski P, Bielinis E (2017) Needle age dependence of photosynthesis along a light gradient within an *Abies alba* crown. *Acta Physiol Plant* 39:1–12. <https://doi.org/10.1007/s11738-017-2376-y>
- Rolland C (1993) Tree-Ring and Climate Relationships for *Abies Alba* in the Internal Alps. *TREE-RING Bull* 53:
- Rolland C, Baltensweiler W, Petitcolas V (2001) The potential for using *Larix decidua* ring widths in reconstructions of larch budmoth (*Zeiraphera diniana*) outbreak history: Dendrochronological estimates compared with insect surveys. *Trees - Struct Funct* 15:414–424. <https://doi.org/10.1007/s004680100116>
- Rolland C, Desplanque C, Michalet R, Schweingruber FH (2000) Extreme Tree Rings in Spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and Fir (*Abies alba* Mill.) Stands in Relation to Climate, Site, and Space in the Southern French and Italian Alps. *Arctic, Antarct Alp Res* 32:1–13. <https://doi.org/10.1080/15230430.2000.12003333>
- Roloff A (1985) Morphologie der Kronentwicklung von *Fagus sylvatica* L. (Rotbuche) unter besonderer Berücksichtigung möglicherweise näherer Veränderungen. Ph. D. Thesis, Göttingen Univ.,

Göttingen, Germany

- Roman-Amat B (1986) Pin sylvestre. Rev For Française 132. <https://doi.org/10.4267/2042/25703>
- Rout GR, Samantaray S, Das P (2001) Aluminium toxicity in plants: A review. Agronomie 21:3–21
- Rust S, Roloff A (2004) Acclimation of crown structure to drought in *Quercus robur* L.—intra- and inter-annual variation of abscission and traits of shed twigs. Basic Appl Ecol 5:283–291. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.baae.2004.03.003>
- Rust S, Roloff A (2002) Reduced photosynthesis in old oak (*Quercus robur*): The impact of crown and hydraulic architecture. Tree Physiol 22:597–601. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.8.597>
- Ryan MG, Binkley D, Fownes JH (1997) Age-Related Decline in Forest Productivity: Pattern and Process. Adv Ecol Res 27:213–262. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60009-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60009-4)
- Ryan MG, Yoder BJ (1997) Hydraulic limits to tree height and tree growth: What keeps trees from growing beyond a certain height? Bioscience 47:235–242
- Rybníček M, Čermák P, Žid T, et al (2015) Exploring Growth Variability and Crown Vitality of Sessile Oak (*Quercus Petraea*) in the Czech Republic. Geochronometria 42:17–27. <https://doi.org/10.1515/geochr-2015-0003>
- Sala A, Sabaté S, Gracia C, Tenhunen JD (1994) Canopy structure within a *Quercus ilex* forested watershed: variations due to location, phenological development, and water availability. Springer-Verlag
- Sánchez-Salguero R, Navarro RM, Camarero JJ, Fernández-Cancio Á (2010) Drought-induced growth decline of Aleppo and maritime pine forests in south-eastern Spain. For Syst 19:458. <https://doi.org/10.5424/fs/2010193-9131>
- Sander C, Eckstein D (2001) Foliation of spruce in the Giant Mts. and its coherence with growth and climate over the last 100 years. Ann For Sci 58:155–163. <https://doi.org/10.1051/forest:2001115>
- Savill P, Wilson SM, Mason WL, Jinks R (2016) Silver firs (*Abies* spp.) of Europe and the Near-East: species, silviculture, and utilisation potential. Q J For 110:16–27
- Schmid I, Kazda M (2001) Vertical distribution and radial growth of coarse roots in pure and mixed stands of *Fagus sylvatica* and *Picea abies*. Can J For Res 31:539–548. <https://doi.org/10.1139/x00-195>
- Schmull M, Thomas FM (2000) Morphological and physiological reactions of young deciduous trees (*quercus robur* L., *Q. Petraea* [Matt.] Liebl., *Fagus sylvatica* L.) to waterlogging. Plant Soil 225:227–242. <https://doi.org/10.1023/A:1026516027096>
- Schweingruber FH (1987) Tree Rings: Basics and Applications of Dendrochronology. The Netherlands: D. Reidel Publishing Company, Dordrecht
- Schweingruber FH, Eckstein D, Serre-Bachet F, Bräker OU (1990) Identification, Presentation and Interpretation of Event Years and Pointer Years in Dendrochronology. Dendrochronologia 8:9–38
- Seidling W (2004) Crown condition within integrated evaluations of Level II monitoring data at the German level. Eur J For Res 123:63–74. <https://doi.org/10.1007/s10342-004-0014-x>
- Seidling W (2001) Integrative Studies on Forest Ecosystem Conditions - Multivariate Evaluations on Tree Crown Condition for two Areas with distinct Deposition Gradients. Ghent
- Seidling W (2007) Signals of summer drought in crown condition data from the German Level I network.

- Eur J For Res 126:529–544. <https://doi.org/10.1007/s10342-007-0174-6>
- Seidling W, Mues V (2005) Statistical and geostatistical modelling of preliminarily adjusted defoliation on an European scale. *Environ Monit Assess* 101:223–247. <https://doi.org/10.1007/s10661-005-9304-0>
- Seidling W, Mues V, Fischer R (2003) Spatial variation of crown condition of main European tree species. *Spatial variation of crown condition of main European tree species*. Hamburg
- Seidling W, Ziche D, Beck W (2012) Climate responses and interrelations of stem increment and crown transparency in Norway spruce, Scots pine, and common beech. *For Ecol Manage* 284:196–204. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.07.015>
- Seynave I, Gégout JC, Hervé JC, et al (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
- Shigo A (1990) *Die neue Baumbiologie*. Bernhard Thalacker Verlag, Brunswick
- Sigaud P (1986) « Ne parlons plus du Chêne mais des Chênes ». *Rev For Française* 376. <https://doi.org/10.4267/2042/25664>
- Simard M, Lecomte N, Bergeron Y, et al (2007) Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecol Appl* 17:1619–1637. <https://doi.org/10.1890/06-1795.1>
- Solberg S (2004) Summer drought: a driver for crown condition and mortality of Norway spruce in Norway. *For Pathol* 34:93–104. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2004.00351.x>
- Solberg S (1999) Crown Condition and Growth Relationships within Stands of *Picea abies*. *Scand J For Res* 14:320–327
- Solberg S, Strand L (1999) Crown density assessments, control surveys and reproducibility. *Environ Monit Assess* 56:75–86. <https://doi.org/10.1023/A:1005980326079>
- Solberg S, Tørseth K (1997) Crown condition of Norway spruce in relation to sulphur and nitrogen deposition and soil properties in southeast Norway. *Environ Pollut* 96:19–27. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(97\)00010-9](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(97)00010-9)
- Solberg S, Tveite B (2000) Crown Density and Growth Relationships Between Stands of *Picea abies* in Norway. *Scand J For Res* 15:87–96. <https://doi.org/10.1080/02827580050160510>
- Sousa-Silva R, Verheyen K, Ponette Q, et al (2018) Tree diversity mitigates defoliation after a drought-induced tipping point. *Glob Chang Biol* 24:4304–4315. <https://doi.org/10.1111/gcb.14326>
- Standovar T, Somogyi Z (1998) Standovar et Somogyi, 1998 oak-growth-stress-decline.pdf. *For Pathol* 28:133–134
- Stribley GH, Ashmore MR (2002) Quantitative changes in twig growth pattern of young woodland beech (*Fagus sylvatica* L.) in relation to climate and ozone pollution over 10 years. *For Ecol Manage* 157:191–204. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00665-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00665-4)
- Strobl C, Boulesteix AL, Kneib T, et al (2008) Conditional variable importance for random forests. *BMC Bioinformatics* 9:1–11. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-9-307>
- Strobl C, Hothorn T, Zeileis A (2009) Party on! A new, conditional variable importance measure available in the party package. *R J* 14–17
- Taugourdeau O (2011) Le sapin pectiné (*Abies alba* Mill., PINACEAE) en contexte méditerranéen :

- Teets A, Fraver S, Weiskittel AR, Hollinger DY (2018) Quantifying climate–growth relationships at the stand level in a mature mixed-species conifer forest. *Glob Chang Biol* 24:3587–3602. <https://doi.org/10.1111/gcb.14120>
- Teissier Du Cros E, Le Tacon F, Nepveu G, et al (1981) Le hêtre. *Quae*
- Thessen AE (2016) Adoption of machine learning techniques in ecology and earth science. *One Ecosyst* 1:1–38. <https://doi.org/10.3897/oneeco.1.e8621>
- Thomas FM (2000) Vertical rooting patterns of mature *Quercus* trees growing on different soil types in northern Germany. *Plant Ecol* 147:95–103. <https://doi.org/10.1023/A:1009841921261>
- Thomas FM, Ahlers U (1999) Effects of excess nitrogen on frost hardiness and freezing injury of above-ground tissue in young oaks (*Quercus petraea* and *Q. robur*). *New Phytol* 144:73–83. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00501.x>
- Thomas FM, Blank R, Hartmann G (2002) Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *For Pathol* 32:277–307. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0329.2002.00291.x>
- Thomas FM, Hartmann G (1998) Tree rooting patterns and soil water relations of healthy and damaged stands of mature oak (*Quercus robur* L. and *Quercus petraea* [Matt.] Liebl.). *Plant Soil* 203:145–158. <https://doi.org/10.1023/A:1004305410905>
- Thomas FM, Sporns K (2009) Frost sensitivity of *Fagus sylvatica* and co-occurring deciduous tree species at exposed sites. *Flora Morphol Distrib Funct Ecol Plants* 204:74–81. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2008.01.006>
- Thomas SC, Winner WE (2002) Photosynthetic differences between saplings and adult trees: An integration of field results by meta-analysis. *Tree Physiol* 22:117–127. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.2-3.117>
- Thomsen MG, Nellemann C (1994) Isolation of Natural Factors Affecting Crown Density and Crown Color in Coniferous Forest - Implications for Monitoring of Forest Decline. *Ambio* 23:251–254
- Toigo M, Nicolas M, Jonard M, et al (2020) Temporal trends in tree defoliation and response to multiple biotic and abiotic stresses. *For Ecol Manage* 477:118476. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118476>
- Torelli N, Shortle WC, Cufar K, et al (1999) Detecting changes in tree health and productivity of silver fir in Slovenia. *Eur J For Pathol* 29:189–197. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0329.1999.00138.x>
- Tóth B, Weynants M, Nemes A, et al (2015) New generation of hydraulic pedotransfer functions for Europe. *Eur J Soil Sci* 66:226–238. <https://doi.org/10.1111/ejss.12192>
- Trumbore S, Brando P, Hartmann H (2015) Forest health and global change. *Science* (80-) 349:814–818. <https://doi.org/10.1126/science.aaa9092>
- Ulrich B (1995) The history and possible causes of forest decline in central Europe, with particular attention to the German situation. *Environ Rev* 3:262–276. <https://doi.org/10.1139/a95-013>
- Van Leeuwen EP, Hendriks KC, Klap JM, et al (2000) Effects of environmental stress on forest crown condition in Europe. Part II: Estimation of stress induced by meteorology and air pollutants. *Water, Air, Soil Pollut* 119:335–362. <https://doi.org/10.1023/A:1005157208701>

- Van Schöll L, Keltjens WG, Hoffland E, Van Breemen N (2004) Aluminium concentration versus the base cation to aluminium ratio as predictors for aluminium toxicity in *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings. *For Ecol Manage* 195:301–309. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.03.020>
- Vanmechelen L, Groenemans R, Van Ranst E (1997) Forest soil condition in Europe: Results of a large-scale soil survey. EC-UN/ECE, Brussels, Geneva
- Vanninen P, Ylitalo H, Sievänen R, Mäkelä A (1996) Effects of age and site quality on the distribution of biomass. *Trees* 10:231–238
- Vanoni M, Bugmann H, Nötzli M, Bigler C (2016) Drought and frost contribute to abrupt growth decreases before tree mortality in nine temperate tree species. *For Ecol Manage* 382:51–63. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.001>
- Vennetier M, Girard F, Taugourdeau O, et al (2013) Climate change impact on tree architectural development and leaf area. In: *Climate change: realities, impacts over ice cap, sea level and risks.*, InTech. Rijeka, Croatia, pp 103–126
- Vennetier M, Huc R (2013) Les défis du changement climatique. In: *Le pin d'Alep en France: 17 fiches pour connaître et gérer.* p 42
- Vennetier M, Ripert C, Brochiéro F, et al (2010) Évaluation de la productivité du Pin d'Alep en région méditerranéenne française. *Rev For Française*. <https://doi.org/10.4267/2042/39863>
- Vennetier M, Ripert C, Rathgeber C (2018) Autecology and growth of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): A comprehensive study in France. *For Ecol Manage* 413:32–47. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.028>
- Vila B, Vennetier M, Ripert C, et al (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). *Ann For Sci* 65:709. <https://doi.org/10.1051/forest:2008048>
- Vitale M, Proietti C, Cionni I, et al (2014) Random forests analysis: A useful tool for defining the relative importance of environmental conditions on crown defoliation. *Water Air Soil Pollut* 225:. <https://doi.org/10.1007/s11270-014-1992-z>
- Vitasse Y, Bottero A, Cailleret M, et al (2019) Contrasting resistance and resilience to extreme drought and late spring frost in five major European tree species. *Glob Chang Biol* 25:3781–3792. <https://doi.org/10.1111/gcb.14803>
- Vitasse Y, Delzon S, Bresson CC, et al (2009) Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Can J For Res* 39:1259–1269. <https://doi.org/10.1139/X09-054>
- Vitousek PM, Matson PA, Van Cleve K (1989) Nitrogen availability and nitrification during succession: Primary, secondary, and old-field seres. *Plant Soil* 115:229–239. <https://doi.org/10.1007/BF02202591>
- Vollenweider P, Dustin I, Hofer RM, et al (1994) A study of the cambial zone and conductive phloem of common beech (*Fagus sylvatica* L.) using an image analysis method - I. Influence of tree age on the structure. *Trees* 9:106–112. <https://doi.org/10.1007/BF00202130>
- Vos B De, Cools N (2011) Second European Forest Soil Condition Report. Volume I: Results of the BioSoil Soil survey
- Walthert L, Ganthaler A, Mayr S, et al (2020) From the comfort zone to crown dieback: Sequence of physiological stress thresholds in mature European beech trees across progressive drought. *Sci*

- Total Environ 141792. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141792>
- Walthert L, Meier ES (2017) Tree species distribution in temperate forests is more influenced by soil than by climate. *Ecol Evol* 7:9473–9484. <https://doi.org/10.1002/ece3.3436>
- Waring RH (1987) Characteristics of trees predisposed to die. *Bioscience* 37:547–569. <https://doi.org/10.2307/1310667>
- Webster R, Rigling A, Walthert L (1996) An analysis of crown condition of *Picea*, *Fagus* and *Abies* in relation to environment in Switzerland. *Forestry* 69:347–355. <https://doi.org/10.1093/forestry/69.4.347>
- Weynants M, Tóth B (2014) The euptf package. *Eur Soil Data Cent* 5
- Wilson S, Broadmeadow M, Sanders TG, Pitman R (2008) Effect of summer drought on the increment of beech trees in southern England. *Q J For* 102:111
- Woodcock H, Vollenweider P, Dubs R, Hofer RM (1995) Crown alterations induced by decline: a study of relationships between growth rate and crown morphology in beech (*Fagus sylvatica* L.). *Trees* 9:279–288. <https://doi.org/10.1007/BF00202018>
- Wulff S (2002) The accuracy of forest damage assessments - Experiences from Sweden. *Environ Monit Assess* 74:295–309. <https://doi.org/10.1023/A:1014287228807>
- Zaehle S, Sitch S, Prentice IC, et al (2006) The importance of age-related decline in forest NPP for modeling regional carbon balances. *Ecol Appl* 16:1555–1574. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[1555:TIOADI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[1555:TIOADI]2.0.CO;2)
- Zahner R (1968) Water deficits and growth of trees. *Water deficits and plant growth* 2:191–254
- Zarnoch SJ, Belanger RP, Marx DH, Bryan WC (1994) Growth and Crown Vigor of 25-Year-Old Shortleaf Pine Progenies on a Littleleaf Disease Site. Asheville
- Zierl B (2002) Relations between crown condition and ozone and its dependence on environmental factors. *Environ Pollut* 119:55–68. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(01\)00323-2](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(01)00323-2)
- Zierl B (2004) A simulation study to analyse the relations between crown condition and drought in Switzerland. *For Ecol Manage* 188:25–38. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.07.019>

ANNEXE 1

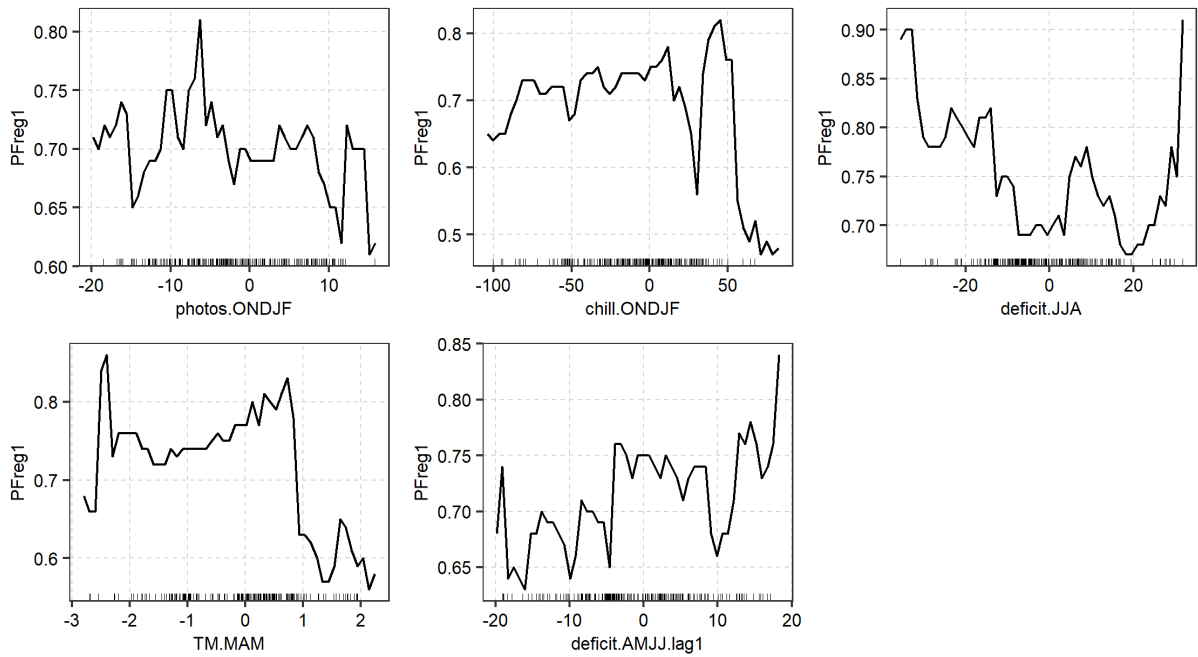
1. Diagrammes de dépendance partielle (PDP) entre les indices de déficit d'aiguilles (PFreg1, 1989-2014) et les prédictors sélectionnés par VSURF pour chaque région écologique (GRECO) du sapin

Le tableau de l'Annexe 1. 1 a été ajouté pour faciliter la lecture et l'interprétation des graphiques.

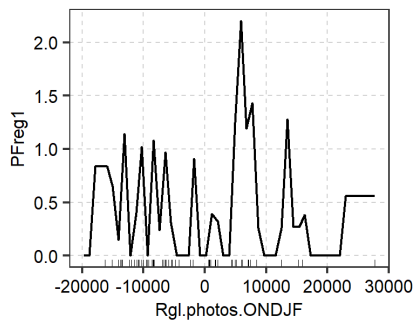
Annexe 1. 1 : Tableau des prédictors climatiques retenus pour l'analyse des variations interannuelles de croissance et de déficit d'aiguilles. TX, températures maximales. TN, températures minimales. Nous précisons dans ce tableau si les prédictors ont été intégrés ou non dans l'analyse des variations interannuelles des indices de déficit d'aiguilles (PFreg1) ou de croissance radiale (rwi).

Code variables	Année	Variables	PFreg1	rwi
TM.ASO	n-1	températures moyennes d'août à octobre	X	X
TM.AMJJ	n-1	températures moyennes d'avril à juillet	X	X
TM.MAM	n	températures moyennes de mars à mai	X	X
deficit.AMJJ	n-1	déficit hydrique d'avril à juillet	X	X
deficit.ASO	n	déficit hydrique d'août à octobre		X
deficit.ASO	n-1	déficit hydrique d'août à octobre	X	X
deficit.JJA	n	déficit moyennes de juin à août	X	X
chill.tard	n	accumulation des $TM < 0^{\circ}C$ de la date de débourrement calculée (Aussenac, 1973) jusqu'à août	X	X
chill.ONDJF	n	nombre de jours où $TX < 0^{\circ}C$ d'octobre à février	X	X
photos.ONDJF	n	nombre de jours de photosynthèse d'octobre à février	X	X
ETP.photos.ONDJF	n	cumul d'ETP quand il peut y avoir photosynthèse	X	X
rgl.photos.ONDJF	n	cumul rayonnement quand il peut y avoir photosynthèse	X	X

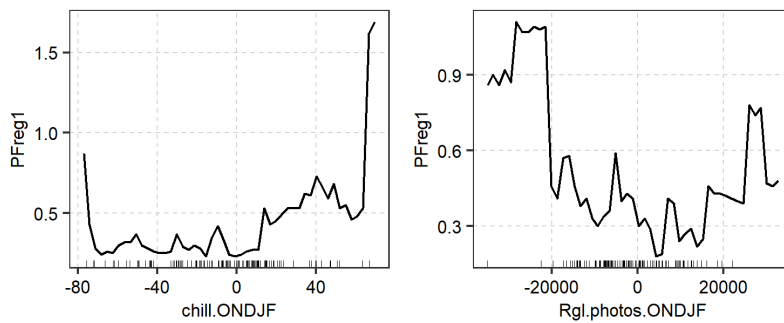
1.1. Analyse sur toutes les années d'observation de déficit d'aiguilles



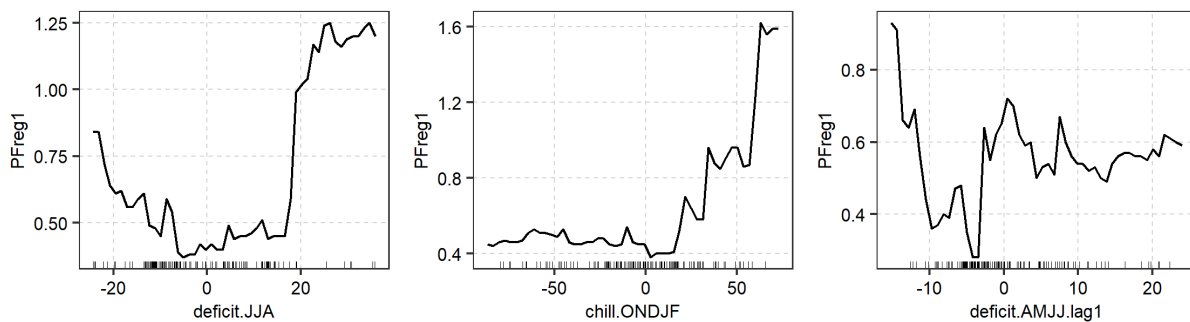
Annexe 1.2 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur les indices de déficit d'aiguilles (PFreg1, 1989-2014) du sapin (ABAL) dans les Vosges.



Annexe 1.3 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur les indices de déficit d'aiguilles (PFreg1, 1989-2014) du sapin (ABAL) dans le Jura.

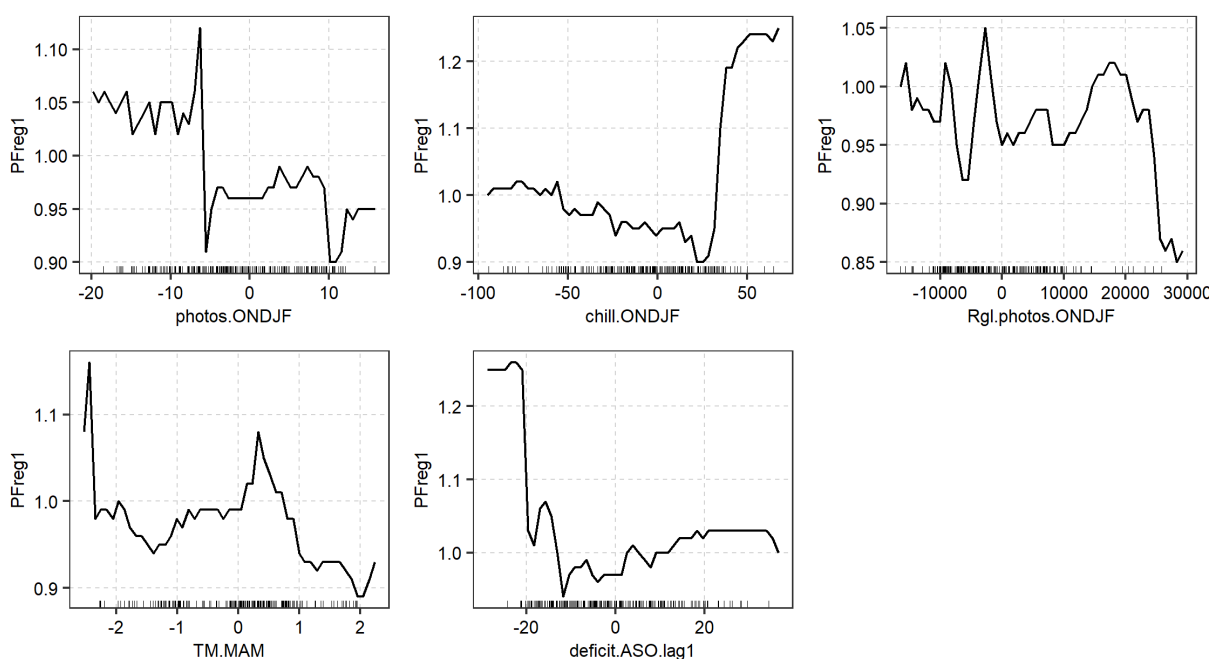


Annexe 1.4 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur les indices de déficit d'aiguilles (PFreg1, 1989-2014) du sapin (ABAL) dans le Massif central.

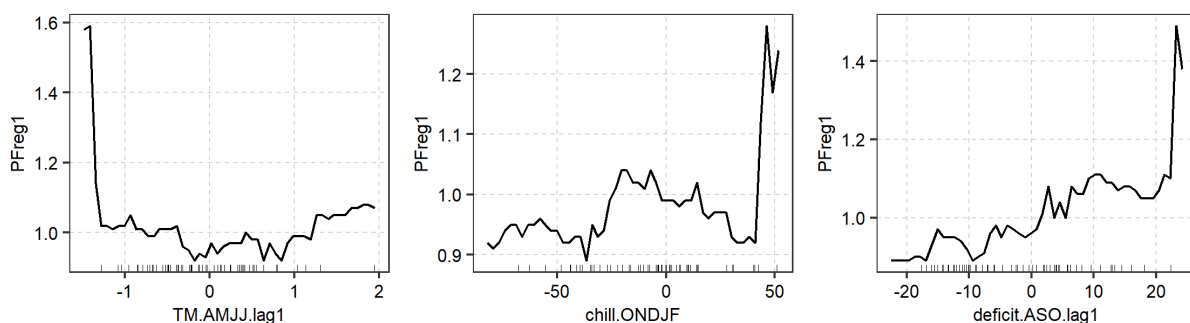


Annexe 1.5 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur les indices de déficit d'aiguilles (PFreq1, 1989-2014) du sapin (ABAL) dans les Alpes.

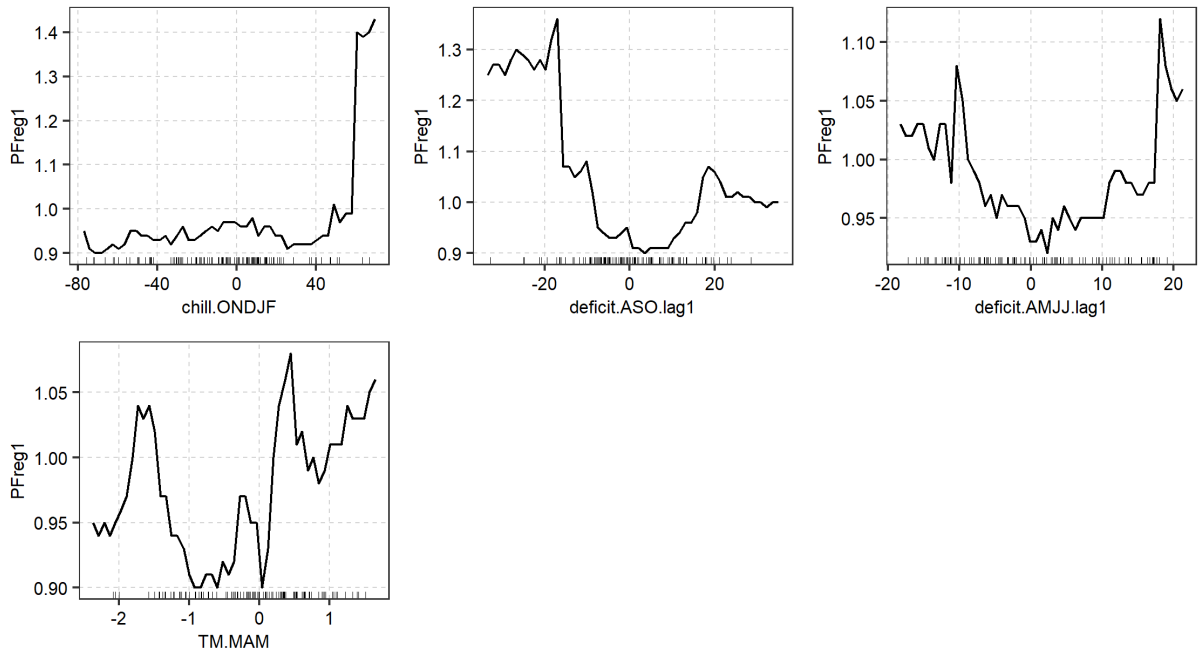
1.2. Analyse sans les observations à 0% de déficit d'aiguilles



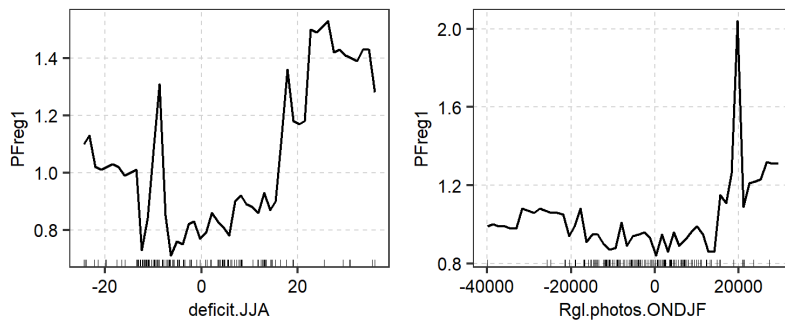
Annexe 1.6 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur les indices de déficit d'aiguilles (PFreq1, 1989-2014) non nuls du sapin (ABAL) dans les Vosges.



Annexe 1.7 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur les indices de déficit d'aiguilles (PFreq1, 1989-2014) non nuls du sapin (ABAL) dans le Jura.

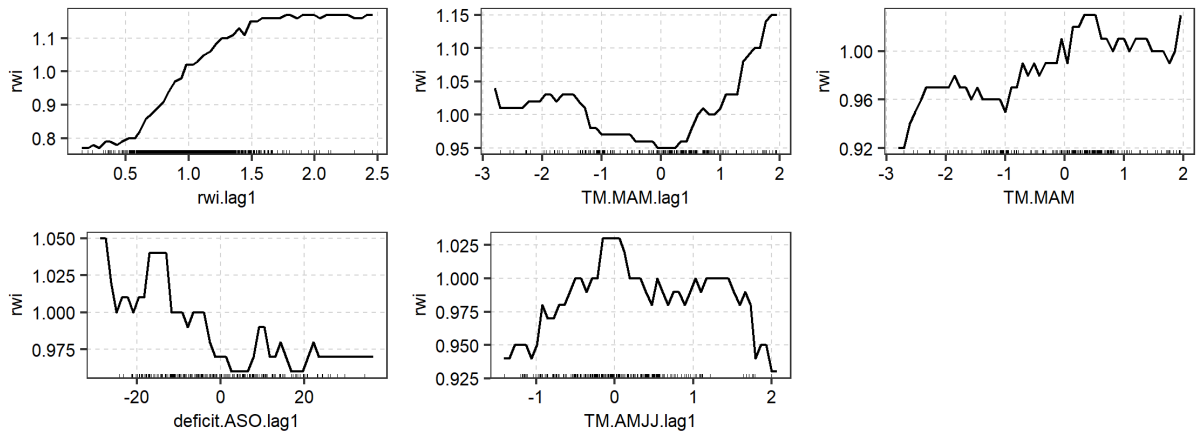


Annexe 1.8 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur les indices de déficit d'aiguilles (PFreq1, 1989-2014) non nuls du sapin (ABAL) dans le Massif central.

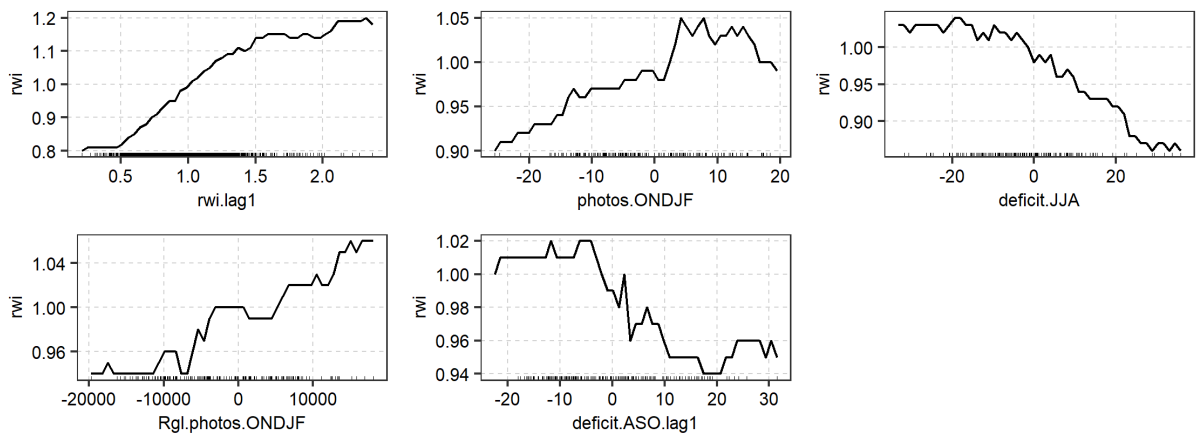


Annexe 1.9 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur les indices de déficit d'aiguilles (PFreq1, 1989-2014) non nuls du sapin (ABAL) dans les Alpes.

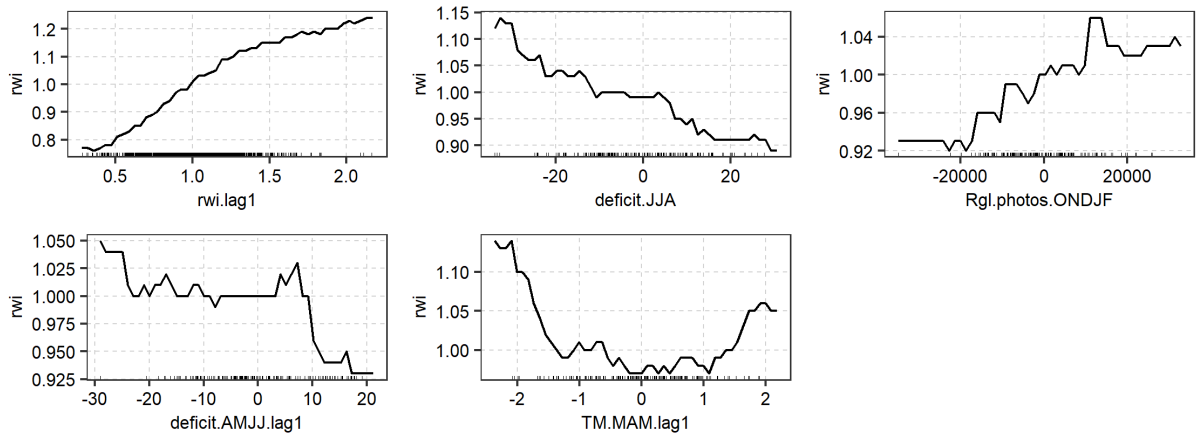
2. Diagrammes de dépendance partielle (PDP) entre les indices de croissance radiale (rwi, 1989-2014) et les prédicteurs sélectionnés par VSURF pour chaque région écologique (GRECO) du sapin



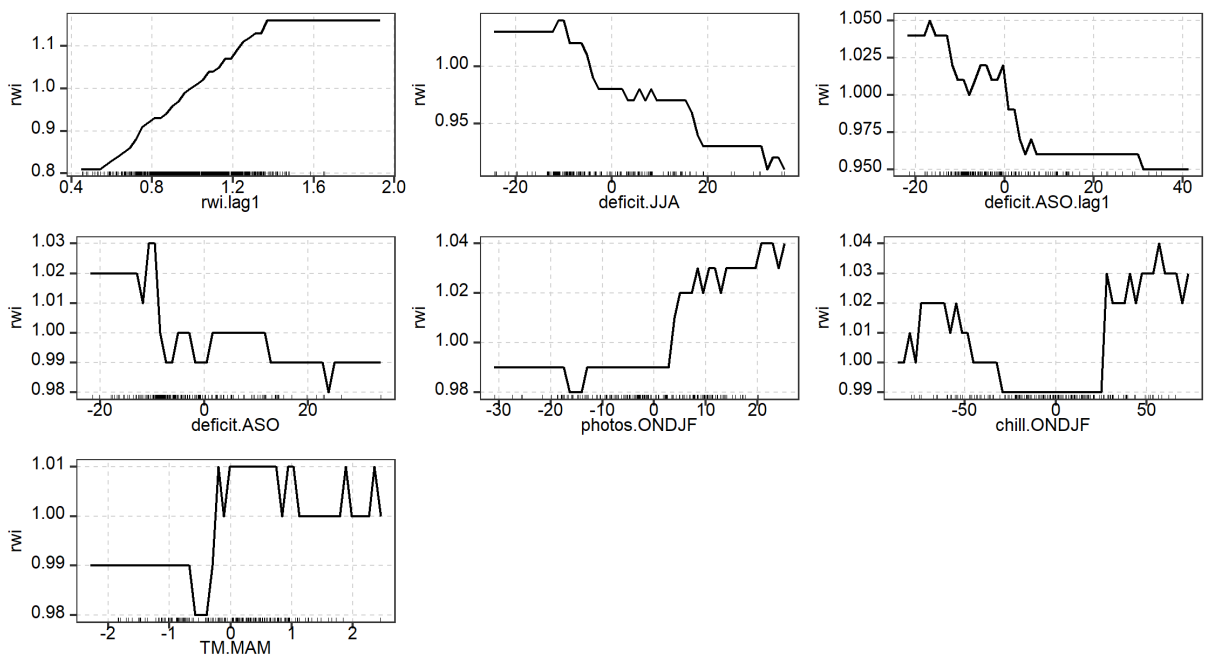
Annexe 1. 10 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur les indices de croissance radiale (rwi, 1989-2014) du sapin (ABAL) dans les Vosges.



Annexe 1. 11 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur les indices de croissance radiale (rwi, 1989-2014) du sapin (ABAL) dans le Jura.



Annexe 1. 12 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur les indices de croissance radiale (rwi, 1989-2014) du sapin (ABAL) dans le Massif central.



Annexe 1. 13 : Diagramme de dépendance partielle (PDP) représentant l'effet marginal des prédicteurs sélectionnés sur les indices de croissance radiale (rwi, 1989-2014) du sapin (ABAL) dans les Alpes.

Résumé : Depuis 30 ans, les mesures annuelles de déficit foliaire des arbres sur la partie française du réseau européen de suivi des dommages forestiers (ICP Forests, niveau 1), constituent la base du suivi de l'état de santé des forêts. Pourtant, l'utilisation du déficit foliaire comme indicateur de l'état de santé de l'arbre est régulièrement remise en cause pour des raisons méthodologiques mais aussi en raison du manque de connaissances sur le déterminisme du déficit foliaire et de son impact fonctionnel sur l'arbre. Dans ce contexte, au travers des notations de déficit foliaire de 9 essences (feuillues et résineuses) réparties sur plus de 300 placettes en France, nous avons 1) décrit et interprété les variations spatiales et interannuelles de déficit foliaire, en plus de 2) discuté de l'utilisation du déficit foliaire comme indicateur de l'état sanitaire des arbres à partir de l'analyse conjointe des variations interannuelles de déficit foliaire et de croissance radiale. L'analyse des variations géographiques du déficit foliaire a montré de multiples relations avec les facteurs édaphiques et climatiques, mais avec un pouvoir explicatif relativement modéré. L'analyse des variations interannuelles de déficit foliaire a permis de confirmer que les facteurs climatiques de l'année précédente contrôlent les variations interannuelles de déficit foliaire. Cependant, comparativement à la croissance radiale, le déficit foliaire présente une réponse au climat moins dynamique et peu cohérente entre arbres d'une même placette. L'analyse conjointe des deux signaux a montré l'existence d'un lien ténu entre la croissance et le déficit foliaire. Nous avons pu mettre en évidence une diminution de la croissance de l'arbre dans le cas de déficit foliaires importants lors d'années d'aléas climatiques extrêmes (sec ou froid). Cependant, l'introduction du déficit foliaire en tant que prédicteur de la croissance radiale n'a eu que peu ou pas d'effet significatif pour le hêtre et le sapin. Enfin, la mise en évidence de l'influence majeure de l'âge sur la notation du déficit foliaire empêche l'interprétation de déficit foliaire brut comme indicateur de la santé de l'arbre.

Mots clefs : dendrochronologie; déficit foliaire ; climat ; sécheresse ; Random Forest.

Summary: For the past 30 years, annual visual assessments of crown condition, on the French part of the transnational monitoring network (ICP Forests, level 1), was essential for monitoring forest health. However, the use of crown condition as an indicator of tree health is regularly questioned for methodological reasons but also because of the lack of knowledge on the determinism of crown condition and its functional impact on the tree. In this context, and through the records of 9 tree species' crown condition (deciduous and coniferous) spread over more than 300 plots in France, we have 1) described and interpreted the spatial and inter-annual variations of leaf loss, in addition to 2) discussing the use of crown condition as an indicator of tree health status based on the joint analysis of inter-annual variations of leaf loss and radial growth. The analysis of spatial variations in crown condition between plots showed multiple relationships with edaphic and climatic factors, but with relatively moderate explanatory power. The study of inter-annual variations in crown condition confirmed that the climatic factors of the previous year control crown condition of the current year. However, compared to radial growth, crown condition presents a less dynamic and inconsistent response to climate between trees in the same plot. The joint analysis of the two signals showed the existence of a weak link between growth and crown condition. We only observed a decrease in tree growth in the case of important leaf loss during years of extreme climatic hazards (dry or cold). However, the introduction of leaf loss as a predictor of radial growth had little or no significant effect for beech and fir. Finally, the evidence of the major influence of age on leaf loss precludes the interpretation of raw crown condition as an indicator of tree health.

Key words: dendrochronology; crown condition; climate; drought; Random Forest.