



HAL
open science

Influence de la sylviculture sur la relation entre le climat et la croissance du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*, Manetti)

Joannès Guillemot

► **To cite this version:**

Joannès Guillemot. Influence de la sylviculture sur la relation entre le climat et la croissance du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*, Manetti). Sciences du Vivant [q-bio]. 2011. hal-02806244

HAL Id: hal-02806244

<https://hal.inrae.fr/hal-02806244>

Submitted on 6 Jun 2020

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.

Master *Sciences et Technologies du Vivant et de l'Environnement*



Spécialité « **Écologie, Biodiversité, Évolution** »

Rapport de stage de Master 2



Influence de la sylviculture sur la relation entre le climat et la croissance du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*, Manetti)

Soutenu par **Joannès Guillemot**, le 21 Juin 2011, devant le jury composé de :

Luc Abadie (ENS – *Président*)

Kamel Soudani (UPS – *Rapporteur*)

Nathalie Frascaria-Lacoste (AgroParisTech - ENGREF – *Responsable M2 EBE*)



Encadrement : François Courbet

Structure d'accueil : INRA – *Unité de recherche sur l'écologie des forêts méditerranéennes*

Photographie de couverture : INRA PACA

Remerciements

Je voudrais ici remercier chaleureusement François Courbet, pour avoir encadré ce stage de M2, ainsi qu'Etienne Klein pour son appui lors de l'analyse statistique.

Un grand merci également à ceux qui ont largement contribué à améliorer ce rapport par un avis ou une relecture : Jean Daniel Bontemps, Hendrik Davi, Maxime Cailleret, Philippe Dreyfus, François Lebourgeois & Pierre Mérian.

Enfin, je voudrais remercier les personnes qui - en plus de l'accueil chaleureux que m'ont réservé ceux que j'ai eu le plaisir de croiser - ont rendu possible ce travail en assurant le suivi du dispositif et la collecte des données : William Brunetto, Florence Courdier, Frédéric Jean, Nicolas Mariotte & Norbert Turion.

Ce travail a été réalisé dans le cadre du Réseau Mixte Technologique AFORCE.

AFORCE
RMT Adaptation des forêts
au changement climatique

SOMMAIRE

1. Introduction.....	1
2. Travaux antérieurs et position de l'étude.....	3
3. Matériel	4
3.1. Dispositif expérimental.....	4
3.2. Données de croissance.....	6
3.3. Données climatiques.....	7
4. Méthode.....	7
4.1. Justification de l'approche adoptée.....	7
4.2. Modélisation de la croissance	9
4.2.1. Principe du modèle linéaire mixte (MLM).....	9
4.2.2. Formulation du modèle	9
4.2.3. Critères d'évaluation	17
4.3. Analyse du signal de la croissance sous contrôle climatique	12
4.3.1. Variabilité annuelle de la relation accroissement / concurrence.....	12
4.3.2. Caractérisation des résidus des effets fixes des MLM.....	13
4.4. Analyse des facteurs climatiques contrôlant la croissance.....	14
5. Résultats.....	15
5.1. Influence de la sylviculture sur l'accroissement moyen.....	15
5.2. Influence de la sylviculture sur la variabilité inter-annuelle de l'accroissement.....	17
5.2.1. Ajustement des modèles linéaires mixtes.....	17
5.2.2. Relation moyenne entre sylviculture, climat et croissance.....	20
5.2.3. Réaction aux années caractéristiques négatives.....	21
5.2.4. Facteurs climatiques contrôlant la croissance.....	23
6. Discussion et conclusion.....	24
6.1. Réponse de l'accroissement moyen à l'éclaircie.....	24
6.2. Modélisation de l'accroissement moyen (Prédiction des effets fixes du MLM).....	25
6.3. Influence de la sylviculture sur la relation croissance / climat.....	26
Références.....	29
ANNEXES.....	33

1. Introduction

Le changement climatique est susceptible d'impacter le fonctionnement de l'ensemble des écosystèmes de la planète (IPCC, 2007). Dans ce cadre, la pérennisation des nombreux services fournis par les espaces forestiers est au centre d'enjeux majeurs liés notamment au maintien de la biodiversité, à l'atténuation de l'effet de serre par la séquestration du carbone atmosphérique, ou à l'approvisionnement à long terme de la filière bois-énergie. L'augmentation de la température mondiale observée au cours du siècle dernier (Moisselin et al., 2002 ; Hansen et al., 2006), a d'ores et déjà une influence visible sur les forêts françaises et européennes (Linder et al., 2010), tant sur les aires de répartition des différentes essences (Lenoir et al., 2008) que sur la productivité (Boisvenue et al., 2006 ; Ciais et al., 2005).

Les disparités régionales du changement attendu par les climatologues font de la zone méditerranéenne une région particulièrement exposée (Schröter et al., 2010). L'augmentation de l'intensité et de la fréquence des sécheresses estivales prévues par les modèles climatiques est susceptible d'avoir une influence majeure sur cette zone où la contrainte hydrique est déjà le principal facteur limitant la productivité forestière (Shaver et al., 2000 ; Martinez-Vilalta et al., 2002). Le fonctionnement des peuplements forestiers méditerranéens est donc aujourd'hui un axe de recherche important, d'abord parce que le réchauffement s'y manifeste avec acuité et à court terme, mais également parce que la région constitue déjà un bon observatoire des conditions climatiques futures de zones plus septentrionales. Les prévisions disponibles montrent en effet que 60 à 80% du territoire métropolitain français pourraient se retrouver sous climat méditerranéen au cours de la deuxième moitié du 21^{ème} siècle (Roman-Amat, 2007).

Face aux variations de l'environnement, une population d'arbres possède une certaine capacité d'adaptation, reposant principalement sur trois mécanismes : l'adaptation génétique, la migration et la plasticité phénotypique (Aitken et al., 2008). Cette dernière, seule réponse possible à l'échelle de l'individu et donc des peuplements existants, est de première importance dans le cas d'organismes à long cycle de vie puisqu'elle est définie comme la capacité d'un génotype à produire des réponses physiologiques ou morphologiques différentes selon les conditions environnementales (Callaway et al., 2003). Dans le cadre actuel de l'évolution rapide du climat, où l'incertitude devient un paramètre essentiel dans la prise de décision du gestionnaire, un enjeu fondamental est de caractériser la plasticité de la croissance des forêts et de préciser l'impact que peut avoir la sylviculture sur l'adaptation des peuplements (e.g. Linder et al., 2010 ; Legay et al., 2006

Spittlehouse et Steward, 2003).

L'éclaircie est un des rares moyens, sinon le seul, dont dispose le sylviculteur pour moduler ses peuplements en place. Elle permet au gestionnaire de concentrer la productivité de la parcelle sur les individus restants. En d'autres termes, elle permet de réguler la compétition entre les arbres, en diminuant le nombre de tiges à l'hectare, mais également de gérer la structure du peuplement et le statut social des individus. De nombreux travaux ont montré que ces différents facteurs pouvaient moduler la réponse des arbres à l'environnement, mettant en exergue le rôle important de la sylviculture dans l'adaptation des forêts au changement climatique, en particulier dans leur résistance à la sécheresse (e. g. Gómez-Aparicio et al., 2011, Linarès et al., 2010). Cependant, peu de travaux quantifient l'importance respective de ces différents facteurs contrôlés par l'éclaircie, ainsi que celle de leurs interactions éventuelles.

En conséquence, la question de recherche qui a motivé le présent travail est de préciser dans quelle mesure les éclaircies peuvent modifier la relation entre le climat et la croissance secondaire d'arbres de différents statuts sociaux, au sein de peuplements forestiers méditerranéens. L'hypothèse de travail retenue est que la dynamique de croissance radiale annuelle du bois est une variable intégratrice des caractéristiques intrinsèques et des conditions de croissance de l'arbre (Dobbertin, 2005). Elle permet en tant que telle de décrire la plasticité du fonctionnement de l'arbre aux variations climatiques.

Nous avons abordé ce sujet pour le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*, Manetti). Cette espèce, largement introduite dans le sud de la France depuis le milieu du 19^{ème} siècle (Fallour, 1998), a fait la preuve de son adaptation à des conditions climatiques difficiles, là où d'autres essences, comme le pin sylvestre ou le sapin pectiné, donnent depuis quelques années des signes de dépérissement. Sa forte tolérance au stress hydrique (Pradal, 1979 ; Aussenac et Finkelstein, 1983 ; Ducrey, 1994) en fait un des candidats à la substitution d'espèces plus vulnérables à la sécheresse, y compris hors zone méditerranéenne, bien que des signes de dépérissements aient été récemment observés en Atlas (Chenchoui et al., 2008).

L'analyse du signal constitué par la croissance s'est appuyée sur l'ajustement de modèles linéaires mixtes. L'influence des facteurs climatiques a été appréhendée à travers la réponse moyenne des arbres sur la durée du suivi, et par l'étude des années exceptionnellement difficiles pour la croissance (Becker, 1989, Bert et Becker, 1990, Schweingruber, 1988).

2. Travaux antérieurs et position de l'étude

L'utilisation de la dynamique annuelle de la croissance radiale pour caractériser la relation entre l'arbre et son environnement relève du domaine de la dendroécologie. L'influence complexe des différents facteurs internes ou externes sur la formation du cerne élaboré l'année t est classiquement modélisée par la combinaison linéaire suivante (Graybill, 1982 ; Cook, 1987).

$$R_t = A_t + C_t + D1_t + D2_t + E_t$$

R_t représente la largeur du cerne, A_t l'effet de l'âge et C_t celui des variations inter-annuelles du climat. $D1_t$ correspond aux conditions stationnelles locales de croissance et aux caractéristiques, entre autres génétiques, de l'arbre. $D2_t$ représente les perturbations régionales affectant l'ensemble du peuplement (par exemple l'impact des changements globaux sur la productivité, se manifestant à moyen ou long terme). Enfin, E_t correspond à la variabilité résiduelle, non-expliquée par le modèle. $D2_t$ ne sera pas considéré dans ce travail. **L'étude de $D1_t$ visera à préciser l'influence de la compétition et du statut social sur la croissance.**

L'étude du contrôle de la variabilité inter-annuelle de la croissance repose sur un panel d'analyses développé pour s'affranchir du signal constitué par A_t et $D1_t$, propre à chaque arbre (microsignal), et étudier isolément la relation entre R_t et C_t (macrosignaux) (e. g. Fritts, 1976 ; Cook, 1987). Une pratique répandue est de standardiser le signal de croissance en divisant la valeur brute de l'année t par une valeur prédite, obtenue en ajustant une fonction monotone ou polynomiale sur les données, ou en ayant recours à différentes techniques de filtrage (de type « spline » ou « moyenne mobile », par exemple). Le calcul de ces indices sans dimension permet d'isoler le signal de haute fréquence contenu dans les données brutes, que l'on considère sous contrôle climatique. D'autre part, cette opération permet d'obtenir une nouvelle série temporelle stationnaire en retirant la relation positive entre la moyenne et la variance.

L'étude de C_t a historiquement conduit à n'échantillonner que les arbres dominants ou en croissance libre afin de limiter l'influence des facteurs non-climatiques sur la croissance. La relation complexe entre R_t , $D1_t$ et C_t a donc souvent été négligée (Puitti et Cescatti, 1997).

Ce travail aborde l'effet de l'interaction entre C_t et $D1_t$ sur la croissance secondaire. Celui-ci est peu pris en compte alors qu'il cause de nombreux biais liés à des échantillonnages non adaptés

(Martín-Benito, 2008 ; de Luis et al., 2009 ; Mérian et al., 2010). Il peut être étudié en comparant le signal Ct de parcelles en conditions contrastées (Misson et al., 2003a et 2003b ; Timbal, 2001 ; Cescatti et Puitti, 1998 ; Gea-Izquierdo et al., 2009), ou à l'inverse, en étudiant l'effet de l'éclaircie sous différentes contraintes climatiques (Le Goff et Ottorini 1993 et 1999).

Notre travail se distingue des contributions antérieures par un plan d'expérience contrôlant les différents facteurs de D1t : les conditions stationnelles, la compétition et le statut social, sur l'intégralité de la période étudiée. Le gradient d'intensité des éclaircies pratiquées est très large. Il englobe et dépasse les prescriptions actuelles, permettant donc d'aborder directement les enjeux liés à l'évolution de la sylviculture méditerranéenne.

3. Matériel

3.1. Dispositif expérimental

Le site d'étude est localisé en forêt domaniale du Ventouret, sur le versant sud du Mont Ventoux (département du Vaucluse), à une altitude de 1170m. La roche mère est un calcaire du Barremien (Vergès, 1985). Le sol est mince et peu évolué, de type rendzine, caractérisé par une proportion importante d'éléments grossiers, une grande perméabilité, et par conséquent une réserve utile maximale faible (Du Merle et Guende, 1978).

Le dispositif a été installé en 1989, dans une plantation de cèdres âgés de 25 ans, réalisée à 2500 tiges par hectare (N/ha), après sous-solage. Il se compose de 4 placettes (numérotées de 2 à 5), de 12 à 14 ares (Annexe 1) et de fertilités considérées équivalentes. En effet, l'évolution de la hauteur dominante des 4 placettes a montré un comportement similaire tout au long du suivi (moins de 1m d'écart en 2009) (Courbet, 2010). Au moment de la mise en place du dispositif les 4 peuplements présentaient les mêmes caractéristiques dendrométriques (Annexe 2).

La placette 5, sans intervention, constitue le témoin. Les 3 autres placettes ont été gérées selon des itinéraires sylvicoles contrastés. Au moment de la mise en place du dispositif et avant toute intervention, 5 populations ont été identifiées dans chaque placette. La sélection s'est basée sur la qualité des tiges et sur le statut social des individus, suivant une éclaircie de type mixte¹ et sur l'espacement inter-arbres. Les arbres ont été choisis de façon à respecter une distance minimale

¹ Pour une description des aspects techniques sylvicoles voir, par exemple, l'ouvrage de référence de Lanier (1986).

entre 2 arbres voisins¹ de la même population (Courbet, 2010). Parmi les 2500 arbres/ha initiaux ont été repérés successivement 1800, 1200, 550 et 250 tiges/ha. Tous les arbres de ces différentes populations ont été choisis parmi les arbres de la population précédente. Cette sélection détermine des sous-populations d'arbres de statuts sociaux différents, exclusives les unes des autres, et sur lesquelles ont porté les analyses : les 250 arbres/ha constituent les arbres *dominants*; les 550/ha, sans les *dominants*, constituent la sous-population des *co-dominants*; les 1200/ha, sans les 550/ha, constituent la sous-population des arbres *intermédiaires*; les 1800/ha, sans les 1200/ha, forment la sous-population des arbres *dominés*; les arbres restants (les 2500/ha sans les 1800/ha) sont *surcimés*.

Les différents itinéraires sylvicoles pratiqués ont consisté à couper plus ou moins rapidement ces différentes sous-populations. Chaque placette, à l'exception du témoin, a subi 2 interventions pendant la période d'étude, selon le schéma exposé dans le tableau 1. On peut noter que la deuxième éclaircie des placettes 3 et 4 ramène le nombre de tiges/ha au niveau de celui de la parcelle juste au-dessus dans le gradient d'intensité d'éclaircie.

	<i>Année</i>	<i>N/ha</i>	<i>Nom du traitement correspondant au N/ha</i>	<i>G/ha post et [pré] éclaircie (m²/ha)</i>	<i>Intensité de l'éclaircie (%)</i>	<i>Populations restant sur la placette</i>
Placette 2	1991	550	Fort	9,6 [33,4]	72	Dom, Co-dom
	2002	250	Très fort	14,5 [27,8]	75	Dom
Placette 3	1991	1200	Moyen	18,2 [32,3]	49	Dom, Co-dom, Inter
	2000	550	Fort	19,5 [34,5]	64	Dom, Co-dom
Placette 4	1991	1800	Faible	26,2 [34,3]	27	Dom, Co-dom, Inter, dom
	1998	1200	Moyen	29,2 [39,5]	39	Dom, Co-dom, Inter
Placette 5	1991	2500	Témoin	33,1 [33,1]	0	Dom, Co-dom, Inter, dom, Surc

Tableau 1 – Description des interventions sylvicoles. L'intensité de l'éclaircie est exprimée en pourcentage de G enlevée par rapport au témoin. Abréviations : Dom=Dominants, Co-dom=Co-dominants, Inter=Intermédiaires, dom=Dominés, Surc=Surcimés.

Ces éclaircies ont conduit à fortement contraster la compétition d'une placette à l'autre, comme l'atteste l'évolution de la surface terrière (G) à l'hectare présentée en Figure 1. Pour des peuplements de 40 ans et de Hauteur dominante voisine, les itinéraires actuels prescrivent une densité de 400 tiges/ha correspondant à des surfaces terrières de 28 m²/ha (Courbet et al., 2007). A cet âge (en 2004), le nombre de tiges du dispositif variait de 250 à 2500 N/ha et la surface terrière de 13 à plus de 60 m²/ha selon les placettes.

¹ La distance minimale correspond à 2/3 de l'espacement théorique moyen des arbres de la population disposés en quinconce

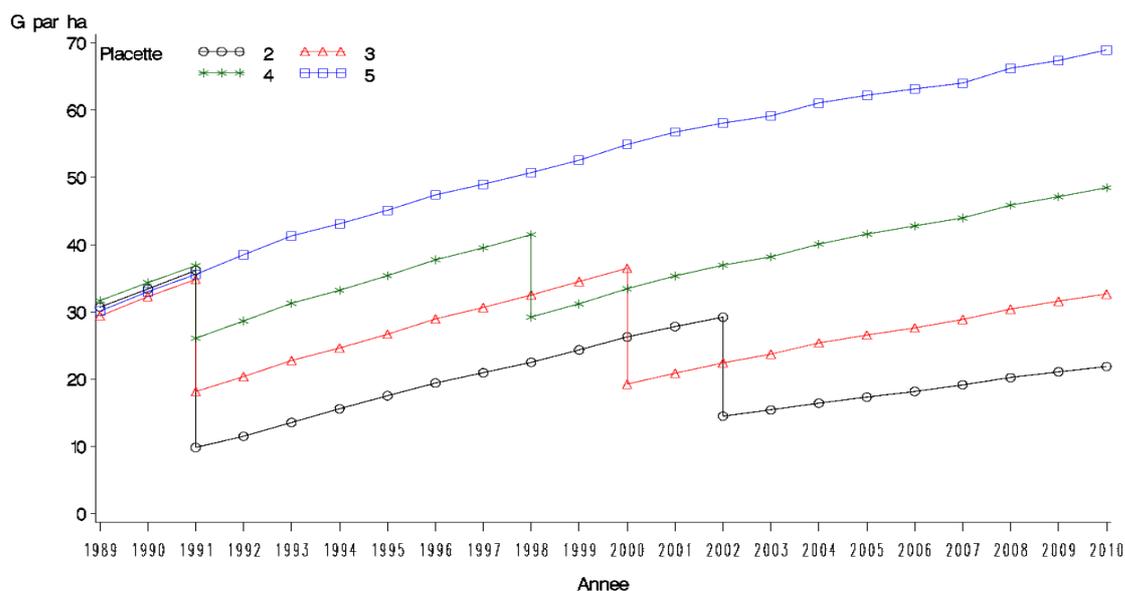


Figure 1 – Evolution temporelle de G (m²/ha)

Pendant la durée du suivi, le seuil de compétition entraînant la mort des plus petits arbres par sur-densité (auto-éclaircie) n'est atteint que dans le témoin (Courbet, 2010).

3.2. Données de croissance

Les données analysées proviennent des inventaires annuels de circonférences, réalisés de 1989 à 2010 pendant la période d'arrêt de la végétation. La circonférence de chaque arbre a été mesurée soigneusement au millimètre près, à un niveau proche de 1,30 m repéré à la peinture en 1989 en s'éloignant du niveau d'insertion des branches pour éviter les déformations.

On a choisi de travailler sur les données d'accroissement en surface terrière (notés BAI¹ dans la suite). De nombreux travaux ont montré que cette variable est plus intégratrice de processus biologiques du fait de sa proximité avec l'accroissement en volume et donc en biomasse de l'arbre (Bouriaud et al., 2005) qu'une simple épaisseur de cerne (Biondi et Qeadan, 2008a). En effet, elle permet de s'affranchir de l'« effet géométrique » lié à la distribution de la biomasse annuelle autour d'un tronc en perpétuel accroissement. Le BAI intègre plus fortement les variations inter-annuelles de croissance que la largeur (Lebourgeois, 1999). Nos données de BAI varient plus linéairement avec le temps que les largeurs de cerne, facilitant la modélisation (Cf. Annexe 3).

¹ En anglais « Basal Area Increment »

3.3. Données climatiques

On dispose des données météorologiques mensuelles (précipitations, températures journalières moyennes) de 3 stations autour de la zone d'étude : Les Tournières (LT), le Chalet Reynard (CR) et Sault (S), chacune d'elles ayant entre 10 et 40% de valeurs manquantes. Le site est situé à mi-distance et mi-altitude de CR et S, LT étant plus proche mais présentant un grand nombre de données manquantes. En conséquence, les températures a été interpolées à partir des données de CR et S, en considérant une relation linéaire des températures avec l'altitude (Nouals et Jappiot ; 1996), les données de LT permettant un contrôle de la vraisemblance des résultats. Si une donnée des stations CR ou S était manquante, une régression linéaire, calibrée sur l'ensemble des données, a été utilisée pour estimer l'écart de température entre les deux stations.

L'estimation des pluies est plus délicate, puisque les phénomènes micro-locaux y jouent en général un rôle important (Joly, 2009). La proximité géographique étant donc un critère majeur, on a utilisé les données de LT, en remplaçant les valeurs manquantes par la moyenne de CR et S.

Les précipitations annuelles moyennes des 30 dernières années approchent les 1000 mm, ce qui est important en contexte méditerranéen (Daget, 1977). Le diagramme ombrothermique du site ne rend compte d'aucune sécheresse climatique estivale (Annexe 4). Ce constat est à relativiser au vu des considérations pédologiques faites au paragraphe précédent. En accord avec de précédents travaux (e.g. Aussenac et Valette, 1982), on s'attend donc à ce que la contrainte hydrique soit le principal facteur limitant la croissance.

4. Méthode

4.1. Justification de l'approche adoptée

Le modèle utilisé pour l'analyse du signal de la croissance devait répondre à deux impératifs.

- Le filtrage de l'influence des facteurs non-climatiques

La faible longueur de notre série temporelle ne permet pas d'utiliser l'ajustement de courbes empiriques. La distinction par ce biais des composantes du signal constitué par la croissance, i.e. la séparation de signaux aux fréquences différentes, est difficile si leurs périodes ne sont que très partiellement incluses dans les données (e.g. Cook, 1987).

D'autre part, bien que l'effet d'une compétition intense soit parfois modélisé par cette méthode (Blasing et al., 1983 ; Martín-Benito et al., 2008 ; Gea-Izquierdo et al., 2009), elle n'est pas

appropriée pour caractériser finement les changements brutaux induits par la sylviculture. **Ce dernier point a conduit Puitti et Cescatti (1999) à formuler le besoin d'une approche plus mécaniste que la méthode de standardisation classique, où les modèles sont basés sur la connaissance des facteurs contrôlant la croissance.**

- La prise en compte de l'auto-corrélation temporelle et de l'hétéroscédasticité des résidus

Il s'agit respectivement de la conséquence de la répétition des mesures sur les mêmes individus et de la relation entre la moyenne et la variance des accroissements d'un peuplement forestier (e.g. Cook, 1987). Du point de vue statistique, ces particularités invalident respectivement les hypothèses d'indépendance et d'homogénéité de la variance des résidus à la base de la méthode d'estimation des « moindres carrés ordinaires » (MCO). Dans ce cas, l'estimation des paramètres de variance par les MCO est biaisée (Vanclay, 1994) empêchant un travail correct sur la sélection des variables explicatives (Gregoire et al., 1995, Fortin et al., 2007).

En conséquence, l'analyse s'est appuyée sur l'ajustement de modèles mixtes. Cette approche est adaptée aux objectifs de l'étude puisque le modèle mixte permet d'une part une paramétrisation souple de la matrice de variance-covariance des résidus, gérant ainsi efficacement les écarts à certaines des conditions d'application des MCO¹ (e.g. Hall et Bailey, 2001 ; Nothdurft et al., 2006), et fournit d'autre part un cadre d'analyse pour une décomposition de la variabilité de la croissance à partir de variables biologiques.

L'évolution de la croissance avec les facteurs du milieu est très souvent non linéaire (Philip, 1994). Cependant les difficultés liées à l'estimation des paramètres des modèles non-linéaires mixtes, notamment du fait de l'impossibilité d'une intégration analytique des effets aléatoires, et à la modélisation de variances hétérogènes (Duval, 2008 ; Fortin et al., 2007) nous ont poussé à rester dans le cadre linéaire. Une standardisation par un modèle linéaire mixte a déjà été employée, bien que dans des buts différents, par Ryan et al. (1994), Miina (2000), et Fallour-Rubio et al. (2008).

¹ En particulier, la normalité des résidus est toujours requise

4.2. Modélisation de la croissance

4.2.1. Principe du modèle linéaire mixte (MLM)

Dans le cas général, la modélisation de la variable réponse Y par un MLM peut s'exprimer ainsi :

$$Y = X\beta + Z\gamma + \varepsilon \quad \text{où} \quad \begin{pmatrix} \gamma \\ \varepsilon \end{pmatrix} \sim N \left(\begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} G & 0 \\ 0 & R \end{pmatrix} \right)$$

X et Z étant respectivement les « matrices de design » des effets fixes, centrés autour de leurs moyennes générales (Singer, 1998), et des effets aléatoires. Les vecteurs β et γ contiennent respectivement les paramètres des effets fixes et des effets aléatoires, et le vecteur ε contient les résidus du modèle (les résidus seront notés E). Enfin, G et R sont respectivement les matrices de variance-covariance de γ et ε .

On en déduit que la variance totale des observations, notée V , s'écrit

$$V = \text{Var}(Y) = ZGZ^T + R \quad \text{avec} \quad Y \sim N(X\beta, V)$$

Soit Y_i le vecteur contenant les t accroissements mesurés sur l'arbre i , $Y_i = [Y_{i1}, Y_{i2}, \dots, Y_{it}]$. On note alors $V(Y_i) = \Sigma$. **On suppose que Σ est identique pour tout i et que les résidus issus de 2 arbres différents sont indépendants.** En conséquence $\text{Var}(Y)$ est diagonale par bloc, chaque bloc correspondant à Σ .

L'autocorrélation et l'hétéroscédasticité des résidus seront modélisées en travaillant sur la structure imposée à R (Littell et al., 2006). La composante de $\text{Var}(Y)$ expliquée par les effets aléatoires correspond à ZGZ^T .

Les ajustements ont été réalisés avec la procédure MIXED du logiciel SAS (Littell et al., 2006).

4.2.2. Formulation du modèle

Les effets fixes ont été sélectionnés parmi un large panel de variables dendrométriques, brutes et transformées, et d'indices (e.g. le RDI, voir Dhôte, 1999) utilisés pour quantifier la compétition et l'éclaircie (e.g. Hynynen, 1995).

Le modèle final comprend les termes suivants :

- le nombre de tiges par hectare de l'année précédente (Nha, effet fixe) : correspond aux différentes modalités d'éclaircie et donc considéré comme un facteur à 5 niveaux (2500,

1800, 1200, 550, 250). Il quantifie la compétition

- la surface terrière par hectare au début de l'accroissement annuel (Gha, effet fixe) : autre facteur (covariable) quantifiant la compétition
- Gha x Nha (effet fixe) : interaction entre les deux termes précédents
- la surface terrière individuelle au début de l'accroissement annuel (g, effet fixe) : modélise l'effet de la taille de l'arbre i.e. sa capacité de croissance individuelle et son statut social dans le peuplement
- T (effet fixe) : nombre d'années depuis la dernière éclaircie, quantifie l'effet de l'éclaircie indépendamment de son effet via la densité ou le nombre de tiges par hectare
- ARBRE (effet aléatoire) : variabilité de la croissance entre individus d'une même placette
- ANNEE (effet aléatoire) : effet additif de la variabilité inter-annuelle du climat
- ANNEE x Gha (effet aléatoire) : terme d'interaction correspondant à l'effet de la variabilité inter-annuelle sur la relation entre la compétition, appréhendée par Gha, et la croissance
- S (effet fixe), autre indice rendant compte du statut social

$$S = \frac{\text{diamètre moyen de la population d'appartenance de l'individu}}{\text{diamètre moyen de l'ensemble des arbres de la placette}}$$

- S x Gha et S x Nha (effets fixes) : interaction entre S et une variable quantifiant la compétition

En l'absence de toute contrainte sur R, il apparaît que l'autocorrélation des résidus est une fonction décroissante de l'intervalle de temps séparant deux mesures (Annexe 5). Un modèle autorégressif d'ordre 1 a été utilisé pour en rendre compte. Ce type de corrélation intra-individuelle est fréquemment trouvé dans les travaux de modélisation forestière sur données longitudinales (Fox et al., 2000).

L'hétéroscédasticité a été prise en compte en ajoutant à R une matrice diagonale H dont les valeurs sont fonctions des prédictions des effets fixes du modèle, i.e. du niveau moyen de croissance. Si on note $V(e_i)$ la valeur de la ième colonne de H, on a :

$$V(e_i) = \sigma^2 |x_i \beta|^\theta$$

Avec x_i la ième colonne de X, matrice de design des effets fixes et β l'estimation des paramètres des effets fixes. σ^2 et θ sont des paramètres d'ajustement.

Le modèle peut finalement être écrit de la façon suivante, pour l'année i , la placette j et l'arbre k :

$$\begin{aligned}
 \mathbf{BAI}_{ijk} = & \mathbf{Nha}_{ij} + \mathbf{Gha}_{ij} + \mathbf{Nha}_{ij} \times \mathbf{Gha}_{ij} + \mathbf{g}_{ik} + \mathbf{T}_{ij} + \mathbf{S}_{ijk} \\
 & + \mathbf{S}_{ijk} \times \mathbf{Gha}_{ij} + \mathbf{S}_{ijk} \times \mathbf{Nha}_{ij} + \mathbf{ARBRE}_{k(j)} \\
 & + \mathbf{ANNEE}_i + (\mathbf{ANNEExGha})_i + \mathbf{E}_{ijk}
 \end{aligned}
 \quad \text{où} \quad
 \begin{aligned}
 E_{ijk} & \rightarrow N(0, \sigma_E^2) \\
 ARBRE_{k(j)} & \rightarrow N(0, \sigma_{ARBRE}^2) \\
 ANNEE_i & \rightarrow N(0, \sigma_{ANNEE}^2) \\
 ANNEExGha_i & \rightarrow N(0, \sigma_{ANNEExGha}^2)
 \end{aligned}
 \quad (1)$$

$$\text{avec } R = \sigma_E^2 \begin{pmatrix} 1 & \rho & \rho^2 & \dots & \rho^{(K-1)} \\ & 1 & \rho & \dots & \rho^{(K-2)} \\ & & 1 & \dots & \vdots \\ & & & \ddots & \rho \\ & & & & 1 \end{pmatrix} + H, \quad \rho < |1|, \quad K \text{ est le nombre de mesures sur le même arbre}$$

L'effet inhérent aux différentes placettes (« effet bloc »), bien que répondant aux critères de sélection (Cf. § 4.2.3.), n'a pas été considéré du fait de l'absence de réplifications dans le plan d'expérience, entraînant une importante confusion d'effets. Les éléments dont on dispose nous permettent de supposer une homogénéité stationnelle entre les différentes placettes (Cf. § 3.1. et Annexe 2). Par ailleurs, l'ajout de ce facteur ne modifiait que faiblement les résultats.

L'estimation des paramètres a été réalisée par la méthode du maximum de vraisemblance restreint (REML) (Corbeil et Searle, 1976).

4.2.3. Critères d'évaluation

La comparaison des différents modèles s'est appuyée sur l'AIC¹, un critère de sélection pénalisée. L'AIC peut en effet être utilisé tant pour comparer la qualité de l'ajustement de deux modèles aux effets fixes différents et à la même structure de matrice de variance-covariance, que celle de deux modèles aux mêmes effets fixes et aux matrices de variance-covariance différentes (Guerin et Stroup, 2000).

Concernant la sélection des paramètres des effets fixes, deux autres critères ont été considérés en plus de l'ajustement du modèle :

- i) La significativité de l'écart à 0 de leurs estimations, au seuil de 5%, dans un test de type III
- ii) Un critère graphique. Nous avons porté une attention particulière à ce que les prédictions associées aux paramètres des effets fixes correspondent visuellement aux tendances liées

¹ « Akaike information criterion »

aux signaux de basse et moyenne fréquences, afin d'isoler la variabilité inter-annuelle dans les résidus.

Par ailleurs, la distribution des statistiques de test dans le cadre du MLM est souvent inconnue, ce qui tend à biaiser les tests associés (Kowalchuk et al., 2004). Une façon de remédier à ce problème est de modifier les degrés de liberté du test pour ramener la statistique à une distribution F. On a utilisé la méthode dite de Kenward-Roger (Kenward-Roger et al., 2009) pour réaliser cet ajustement, elle est particulièrement adaptée à des structures complexes de Σ (Schaalje et al., 2002).

4.3. Analyse du signal de la croissance sous contrôle climatique

4.3.1. Variabilité annuelle de la relation accroissement / surface terrière

A partir du modèle complet (1), on étudie le comportement de la relation suivante,

$$\mathbf{BAI}_{\text{année}i}(\mathbf{Gha}) = \mathbf{ANNEE}_i + (\mathbf{ANNEExGha})_i * \mathbf{Gha} \quad \text{avec } i \text{ dans } [1990, 2010] \quad (2)$$

où $\mathbf{BAI}_{\text{année}i}$ représente la variation de croissance expliquée par l'influence de l'année i pour une densité en surface terrière de \mathbf{Gha} . Cette modélisation permet d'étudier la variabilité annuelle de la relation entre \mathbf{BAI} et \mathbf{Gha} qui est, par hypothèse, centrée autour de 0 (Cf. le modèle complet (1)). La relation moyenne entre \mathbf{BAI} et \mathbf{Gha} correspond donc à la situation où $\mathbf{BAI}_{\text{année}i} = 0$. On utilise dans ce travail une surface terrière de référence de 55m^2 , correspondant à la moyenne du témoin sur la durée du suivi. Dès lors, une année i est considérée comme bonne pour la croissance si pour une densité $\mathbf{Gha}_i = 55\text{m}^2$, $\mathbf{BAI}_{\text{année}i}(\mathbf{Gha}_i) > 0$ et inversement une année est mauvaise si $\mathbf{BAI}_{\text{année}i}(\mathbf{Gha}_i) < 0$. Les années « hybrides » désignent les années qui changent de signe sur l'intervalle de \mathbf{Gha} étudié, i.e. dont le caractère positif ou négatif sur la croissance dépend de la valeur de \mathbf{Gha} .

Le terme $(\mathbf{ANNEExGha})_i$ correspond à l'effet de l'interaction climat x densité sur la croissance, un signe négatif signifie que, pour une réduction de densité donnée, l'augmentation de $\mathbf{BAI}_{\text{année}i}$ a été supérieure à la moyenne, inversement un signe positif marque un effet réduit de l'éclaircie.

Pour les bonnes comme les mauvaises années, des tests t de comparaison de moyennes ont été réalisés entre les $\mathbf{BAI}_{\text{année}i}$ aux bornes de différents intervalles de \mathbf{Gha} . L'intervalle allant de 40 à 30 m^2 correspond aux prescriptions sylvicoles actuelles, celui allant de 55 à 15 m^2/ha correspond à l'intégralité du gradient étudié sur le dispositif.

4.3.2. Caractérisation des résidus des effets fixes des MLM

Les résidus des effets fixes représentent l'écart du BAI de chaque arbre au niveau de croissance moyen de la modalité d'éclaircie considérée. **Ils constituent donc le signal haute fréquence de la croissance, que nous supposons sous le seul contrôle des variations inter-annuelles du climat.** La caractérisation de ces résidus pour des conditions de compétition contrastées est donc un autre moyen d'aborder l'interaction compétition x climat sur la croissance.

- Indice de sensibilité au climat

La sensibilité moyenne (SM) est l'indice le plus couramment utilisé pour mesurer synthétiquement cette variabilité inter-annuelle, elle repose sur la mesure du changement de croissance observé d'une année sur l'autre (Fritts, 1976). Sa formulation classique est la suivante.

$$MS = \frac{2}{n-1} \sum_{t=2}^n \frac{|w_t - w_{t-1}|}{w_t + w_{t-1}}$$

Avec w_t la largeur du cerne de l'année t , et n la longueur de la série temporelle.

Des travaux plus récents ont cherché à généraliser cette mesure d'hétérogénéité à l'ensemble des intervalles de temps séparant 2 années de la série chronologique. Biondi et Qeadan (2008b) démontrent que le coefficient de Gini (CG) répond à cette attente, en permettant de mesurer synthétiquement et de manière quantitative la variabilité d'un signal temporel. Cet indice initialement développé en économétrie, commence à être utilisé dans le domaine de l'écologie (e.g. Metsaranta et Lieffers, 2008). Le coefficient d'interdatation (SR) a également été calculé pour quantifier le synchronisme des séries chronologiques individuelles (Lebourgeois, 1999).

Les indices ont été calculés à partir des résidus des effets fixes des différents modèles. La pratique de standardisation impliquant une division des données brutes par les prédictions du modèle (Cf. § 2.) rend les valeurs de la nouvelle série d'indices dépendantes du niveau moyen de croissance. Calculer les indices décrits dans ce paragraphe sur de telles séries entraîne donc un biais dans la comparaison de signaux climatiques provenant de parcelles en conditions de croissance contrastées (plus la croissance est importante, plus la valeur des indices tend vers 1).

Cependant, l'utilisation des résidus ne peut être immédiate puisque ces derniers ont une distribution centrée autour de 0. De par leur construction, SM et CG n'ont un comportement exploitable que sur des séries aux valeurs positives (ils sont adaptés à des séries de largeur de cernes). En conséquence, on a calculé ces indices sur les résidus des modèles auxquels on a ajouté une constante permettant d'obtenir des valeurs uniquement positives et d'éloigner leur moyenne de

0. SM et CG ainsi calculés constituent des indicateurs *ad hoc* de la sensibilité au climat, mais ne peuvent pas être comparés aux valeurs de la littérature. Pour marquer cette distinction, ces indices seront respectivement notés ξ et η dans la suite. Les comparaisons se sont appuyées sur des tests de comparaison de moyennes, suivant la méthode de Tukey.

- Réaction aux années caractéristiques négatives

Une année caractéristique a été définie comme telle lorsque la moyenne des résidus de l'ensemble des arbres du dispositif était négative et que plus de 75% des résidus individuels présentaient une variation relative de valeur par rapport à l'année précédente inférieure à 10% (méthode adaptée de e.g. Lebourgeois et al., 2005). Suivant cette méthode, les années 1994, 1997, 2002 et 2005 ont été considérées comme étant mauvaises pour la croissance (Figure 4).

La réactions des peuplements à une mauvaise année a ensuite été appréhendée par la moyenne des résidus de l'année suivante (Kohler et al., 2010) et par la moyenne des résidus des 5 années suivantes. On a également comparé les valeurs moyennes des résidus par placette sur l'ensemble de la période gérée. Les comparaisons se sont appuyées sur des tests de comparaison de moyennes, suivant la méthode de Tukey.

4.4. Analyse des facteurs climatiques contrôlant la croissance

L'influence des facteurs climatiques sur la croissance a été étudiée via la technique CART¹. Cette méthode de classification permet d'expliquer les variations d'une variable en réponse à des variables inter-dépendantes et qui l'affectent selon des relations non-linéaires (De'ath et Fabricius, 2000 ; Lewis, 2000). Elle repose sur un algorithme séparant l'effectif étudié en des groupes à l'homogénéité croissante. 2 règles ont été définies pour fixer l'arrêt de l'algorithme : 1) l'augmentation de la variance expliquée par un nouveau partitionnement doit être supérieure ou égale à 1% de la variabilité mesurée dans les observations 2) l'effectif minimum est de 5.

Pour la procédure CART, le climat a été appréhendé via des regroupements de variables correspondant, pour une année t , aux moyennes des températures et des précipitations mensuelles de l'hiver (de novembre ($t-1$) à Février (t)), du printemps (de Mars (t) à Mai(t)) et de l'été (de Juin (t) à Septembre (t)). On a également calculé les indices d'aridité de De Martonne correspondant aux seuils de partitionnement (Lebourgeois et Piedallu, 2005). La contribution des variables à

1 classification and regression tree

l'explication de la variabilité a été évaluée par le calcul de pseudo-R², construits à partir de la déviance expliquée par les modèles (Ritschard, 2006).

On a étudié la réponse aux facteurs climatiques de la croissance - via l'étude des résidus - et celle du paramètre d'interaction ANNEE x Gha (Cf. modèle 1). Ce travail a été réalisé grâce au package « tree » du logiciel R (Ripley, 2010).

D'autre part, les coefficients de corrélation linéaire ont été calculés à partir d'une procédure « bootstrap » (10000 itérations) (Efron, 1979 ; Guiot, 1991) dont l'intérêt est particulièrement évident dans le cas de séries temporelles courtes (Fallour, 1998). Pour ce faire, un programme SAS construit à partir de celui de Brannick¹ a été utilisé.

5. Résultats

5.1. Influence de la sylviculture sur l'accroissement moyen

On constate que le niveau de compétition sur une placette affecte le BAI des arbres de toutes les populations (de tous les statuts sociaux), de manière non-linéaire. Ainsi la relation entre le BAI et la surface terrière par hectare de l'année précédente suit clairement une sigmoïde décroissante (la figure 2 présente le cas de la population dominante).

Par ailleurs, les éclaircies ont eu des effets positifs d'importances différentes sur l'accroissement moyen (BAIm) des différentes populations, ici mesurés sur les 7 ans suivant l'intervention (Figure 3). Les paires de BAIm, correspondant à différentes intensités d'éclaircies, sont toutes significativement différentes au sein d'une population, selon des tests de comparaisons multiples suivant la méthode de Tukey (seuil global de 5%). La tendance montre une relation sigmoïde croissante entre Baim et l'intensité d'éclaircie.

1 http://luna.cas.usf.edu/~mbrannic/files/software/boots_correl.sas

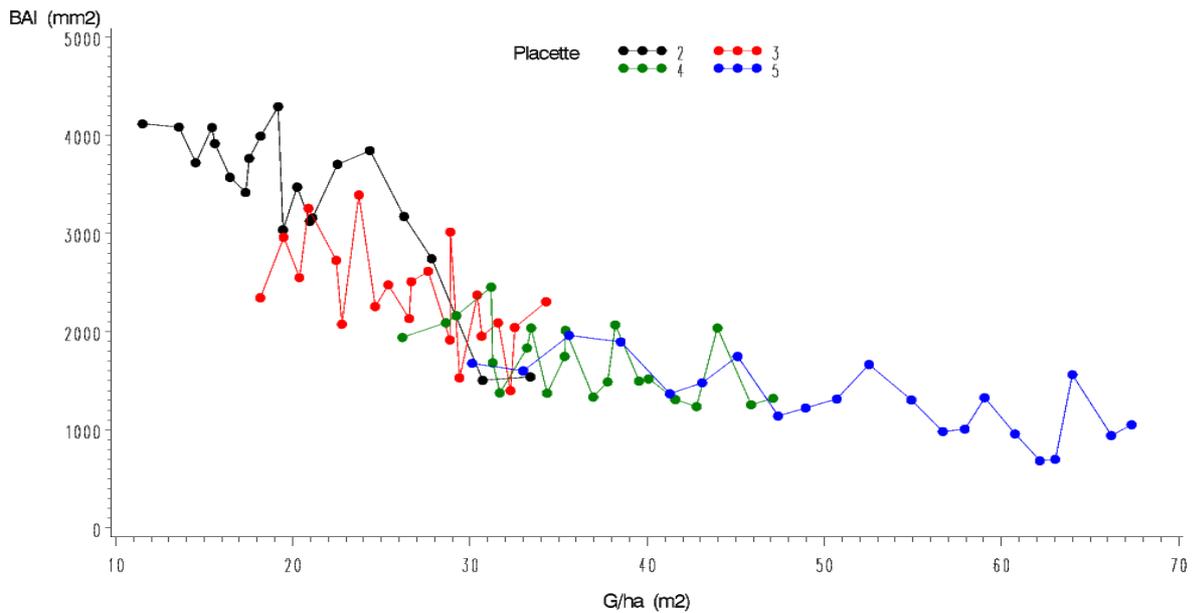


Figure 2 – Evolution de la moyenne annuelle des BAI avec la surface terrière par hectare de l'année précédente pour la population des dominants

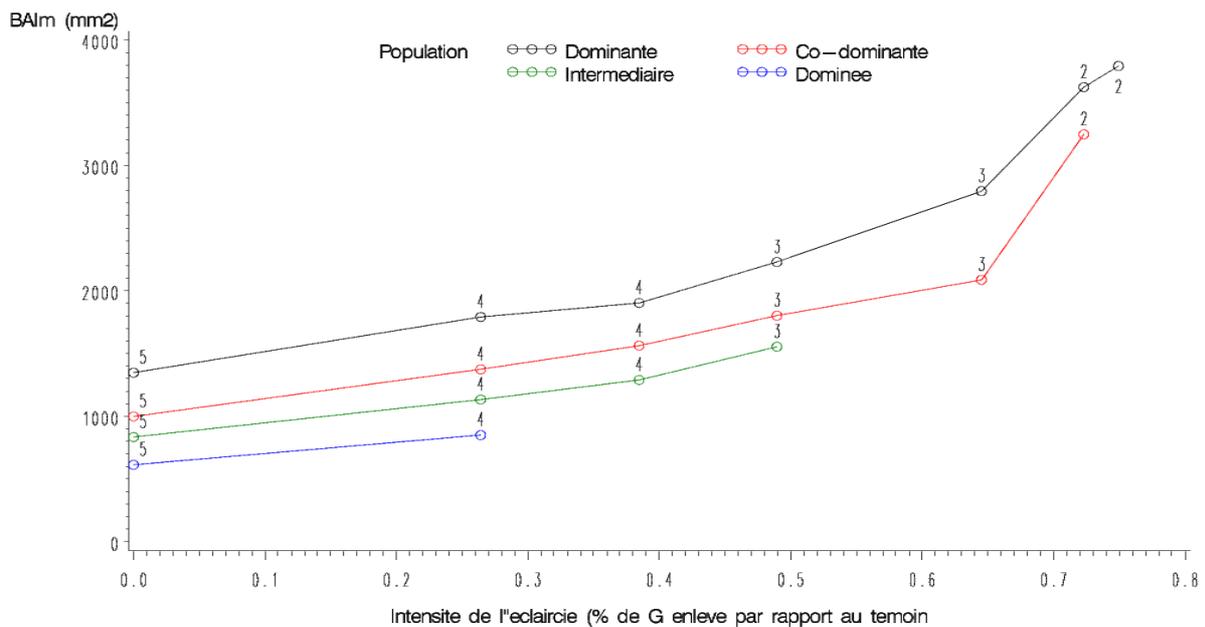


Figure 3 – BAI moyens des 7 années suivant les éclaircies et de la période 1990-2010 pour la placette 5. Les éclaircies sont caractérisées par le % de G enlevé par rapport au témoin. Les chiffres correspondent aux numéros des placettes.

Jusqu'à une intensité correspondant à 39% de G/ha enlevée par rapport au témoin, l'éclaircie a un effet modéré sur le BAI_m, selon une relation linéaire similaire pour toutes les populations. Au delà, le comportement des populations diffère puisque le BAI_m de la population dominante augmente selon une relation de type exponentiel avec l'intensité, jusqu'à un début de saturation au-dessus de 73%.

Le BAI_m de la population co-dominante conserve la relation linéaire initiale jusqu'à une intensité de 65%, avant d'être à son tour fortement augmenté par la sylviculture. Ces différences de comportement entraînent une augmentation de l'écart entre le BAI_m de la populations dominante et celui de la population co-dominante, entre 49 et 65% d'intensité d'éclaircie. Au delà, cet écart redevient comparable à celui présent avant toute intervention.

5.2. Influence de la sylviculture sur la variabilité inter-annuelle de l'accroissement

5.2.1. Ajustement des modèles linéaires mixtes

Les estimation des paramètres des effets fixes retenus pour chaque MLM, ainsi que les décompositions de variances sont données dans le tableau 2.

A l'exception de g , aucun des paramètres sélectionnés n'est significatif pour la population dominée, le modèle présenté est celui répondant le mieux aux critères graphique et de qualité d'ajustement. Les estimations des paramètres de ce modèle ne seront donc pas interprétées.

Les deux variables modélisant la concurrence, G_{ha} et N_{ha} , ont une influence significative sur la croissance. Leur interaction permet également d'améliorer significativement la part de variabilité expliquée de tous les modèles. Ceci résulte d'une meilleure prise en compte de la compétition. L'effet principal du modèle linéaire ne peut que rendre compte de façon grossière de la relation sigmoïde existant entre G/ha et BAI (Figures 2 et 3). Le paramètre d'interaction permet d'ajuster une relation différente entre G_{ha} et BAI pour chaque modalité d'éclaircie, i.e. sur des intervalles de surface terrière plus restreints, augmentant ainsi la part de variabilité expliquée.

La variable S et son interaction avec l'un des termes modélisant la compétition contribue significativement à expliquer la variance des populations hors dominants.

Les variables dendrométriques retenues ont permis de modéliser de manière satisfaisante l'accroissement moyen des différentes populations de chaque placette (Figure 4).

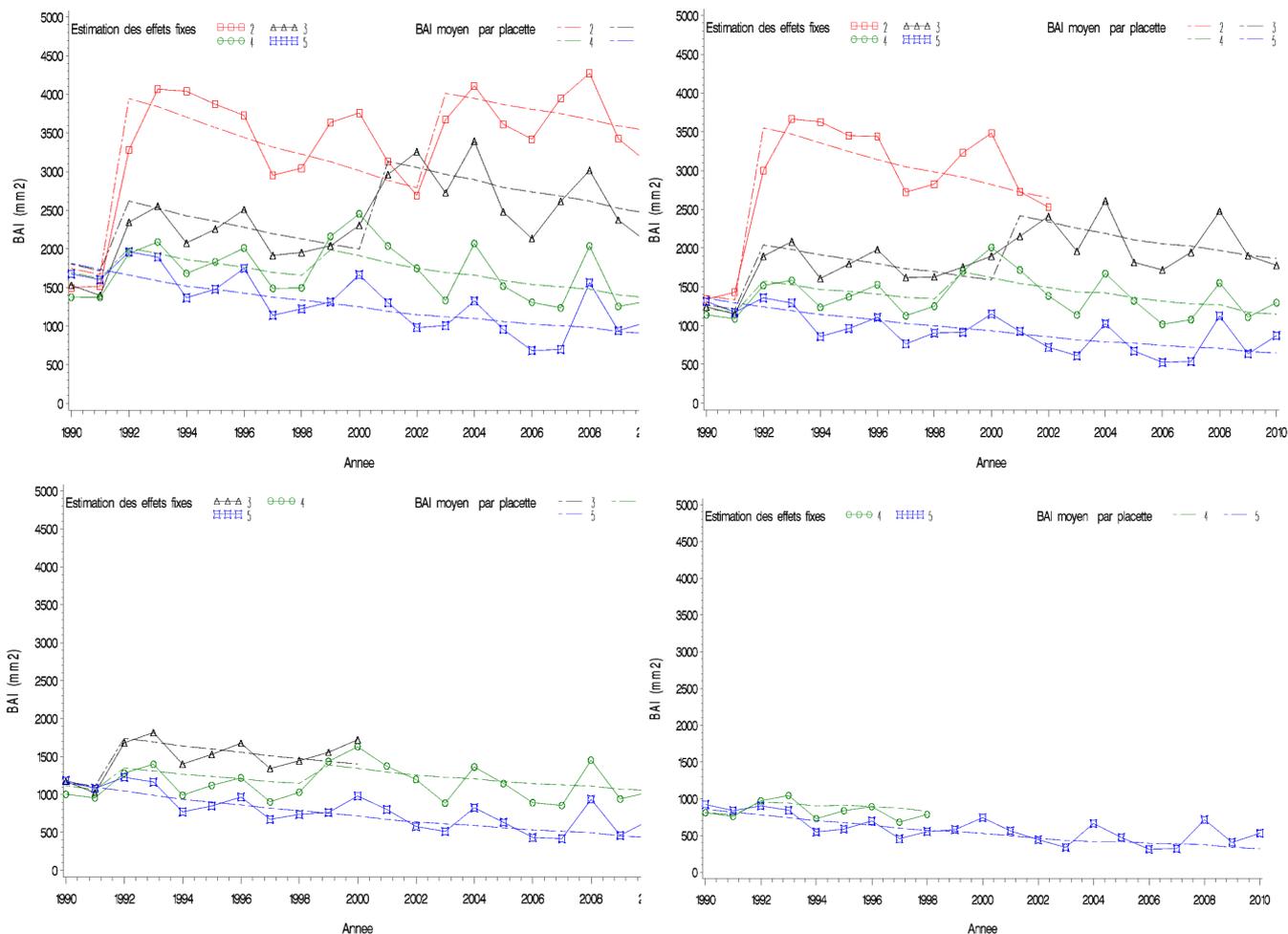


Figure 4 – Evolution du BAI moyen par placette et prédiction des effets fixes pour les populations dominante, co-dominante, intermédiaire et dominée (de gauche à droite et de haut en bas).

La valeur des différentes composantes de la variance résiduelle totale décroît avec l'infériorité du statut social. La proportion de variabilité attribuée à la variance inter-arbre par rapport à celle attribuée à l'effet additif de l'année augmente avec l'infériorité du statut (le ratio $\sigma_{\text{ARBRE}} / \sigma_{\text{ANNEE}}$ passe de 0,8 pour les dominants à 1,22 pour les arbres intermédiaires). Le paramètre d'interaction entre l'effet annuel et la compétition ($\sigma_{\text{ANNEE} \times \text{Gha}}$) est significativement différent de 0 pour les 2 statuts les plus dominants. Les valeurs de ρ sont proches de celles trouvées dans la littérature (Miina et al., 2000 ; Fox et al., 2000).

		Population dominante	Population co-dominante	Population intermédiaire	Population dominée
Nha	Intercept	2410,6	591,9	779,4	-766,6 ~
	Gha	-75,7	-26,4	-17,5	-13,17 ~
	250	-3319			
	550	-1233,4	-4173,6		
	1200	-501,3	-7591,5	-47,4	
	1800	-219,9	-1147,9	-85,5	-39,1 ~
	g	0,03	0,02	0,005	0,006
Nha x Gha	T	38,8	55,3	26,7	-16,69 ~
	250	-188,5			
	550	-99,9	-83,3		
	1200	-44,7	-57,7	-44,4	
Nha x S	1800	-22,8	-29,7	-26,6	
	S		1034,2	562,1	1769,9 ~
	S x Gha			-185,6	
	550		4255,8		
	1200		7550,5		
	1800		986		-24927 ~
	σ_{ARBRE}	60413	50527	31169	159119
	σ_{ANNEE}	75113	47052	25356	9354
	$\sigma_{\text{ANNEEXGha}}$	112,3	79,02	19,1 !	19,2 !
	σ_{E}	246756	158461	90336	31547
	$\rho (AR(1))$	0,54	0,58	0,57	0,23

Tableau 2 – Estimation des paramètres à effets fixes et décomposition de la variance des MLM pour 4 populations (les coefficients avec le signe ~ n'étaient pas significativement différents de 0 au seuil de 5% mais ont été conservés comme paramètres des effets fixes de la population dominée – les variances avec le signe ! n'étaient pas significativement différentes de 0 au seuil de 5%)

Par ailleurs, la modélisation de R (Cf. § 4.2.2.) a permis de rendre non significatif l'écart à la normalité et à l'homoscédasticité des résidus. La figure 5 permet une appréciation graphique de cette amélioration pour le modèle de la population dominante.

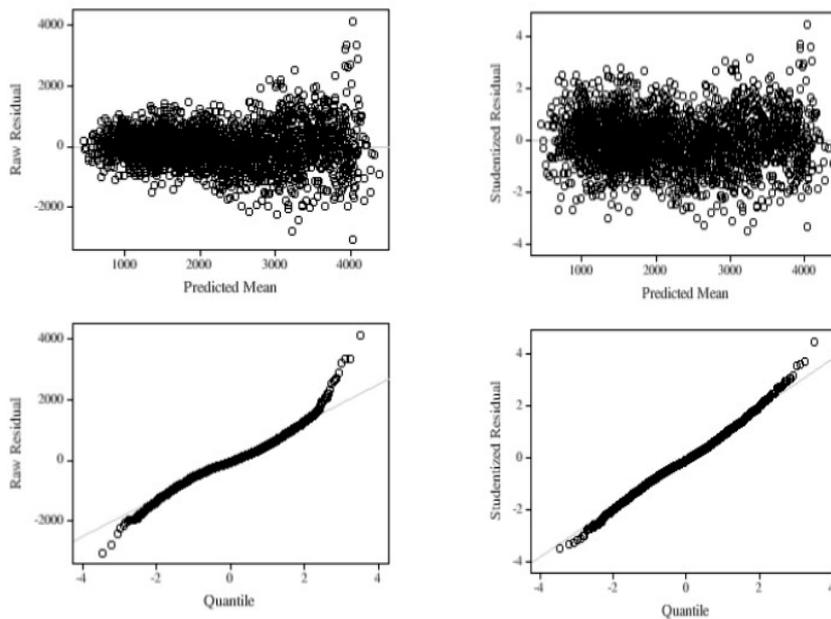


Figure 5 – Évolution de la dispersion des résidus avec la moyenne et graphiques quantile-quantile pour les résidus bruts (gauche) et les résidus studentisés (droite) du modèle final de la population dominante.

5.2.2. Relation moyenne entre sylviculture, climat et croissance

- **Sensibilité au climat**

Le tableau 3 présente les indices caractérisant la sensibilité au climat des différentes populations. Les coefficients d'interdatation sont élevés, mettant en évidence un synchronisme important des séries chronologiques individuelles (Lebourgeois, 1999). **L'écart type des résidus des populations dominante et co-dominante augmente avec l'intensité de l'éclaircie, de même que leur variabilité inter-annuelle, mesurée par ξ et η .** Les tests de comparaison des moyennes des indices du Tableau 3 font apparaître les différences de comportement entre placettes comme significatives, à l'exception de celles de la placette 4 et du témoin. Les résultats caractérisant les modalités d'éclaircie sont cohérents avec ces observations et distinguent le traitement fort des deux autres. **Il existe donc un seuil aux alentours de 550 N/ha en dessous duquel la sensibilité des peuplements augmente de manière significative.**

		Placette 2 (^a)	Placette 3 (^b)	Placette 4 (^c)	Traitement fort (pl. 2 et 3) (^c)	Traitement moyen (pl. 3 et 4) (^d)	Témoin (pl. 5) (^e)
Dominants (α)	SD	723.3 ^{bc*}	549.4 ^{ac*} _{β}	387.0 ^{ab} _{$\beta\gamma$}	570.9 ^{f*} _{β}	402.1 ^c _{$\beta\gamma$}	385.6 ^{abcc} _{$\beta\gamma\delta\epsilon$}
	ξ	0.12 ^{c*}	0.11 ^{c*} _{β}	0.08 ^{ab} _{$\beta\gamma$}	0.11 ^{f*} _{β}	0.08 ^c _{$\beta\gamma$}	0.07 ^{abc} _{$\beta\gamma\delta\epsilon$}
	η	0.08 ^{bc*}	0.06 ^{ac*} _{β}	0.04 ^{ab} _{$\beta\gamma$}	0.06 ^{f*} _{β}	0.04 ^c _{$\beta\gamma$}	0.04 ^{abc} _{$\beta\gamma\delta\epsilon$}
	SR	0,72	0,74	0,75	0,69	0,79	0,67
Co-dominants (β)	SD		450.4 [*] _{α}	307.3 ^b _{α}	494.3 ^{f*} _{α}	318.1 ^c _{α}	289.2 ^{bc} _{$\alpha\delta\epsilon$}
	ξ		0.09 ^{c*} _{α}	0.06 ^b _{α}	0.1 ^{f*} _{α}	0.06 ^c _{α}	0.06 ^{bc} _{$\alpha\delta\epsilon$}
	η		0.05 ^{c*} _{α}	0.03 ^b _{α}	0.05 ^{f*} _{α}	0.03 ^c _{α}	0.03 ^{bc} _{$\alpha\delta\epsilon$}
	SR		0.72	0.77	0.66	0.78	0.72
Intermédiaires (γ)	SD			294.9 _{α}		291.89 _{α}	264.5 _{$\alpha\delta\epsilon$}
	ξ			0.06 _{α}		0.06 _{α}	0.06 _{$\alpha\delta\epsilon$}
	η			0.03 _{α}		0.03 _{α}	0.03 _{$\alpha\delta\epsilon$}
	SR			0.73		0.75	0.76
Dominés (δ)	SD						194.4 _{$\alpha\beta\gamma$}
	ξ						0.05 _{$\alpha\beta\gamma$}
	η						0.02 _{$\alpha\beta\gamma$}
	SR						0.76
Surcimés (ϵ)	SD						178.3 _{$\alpha\beta\gamma$}
	ξ						0.05 _{$\alpha\beta\gamma$}
	η						0.03 _{$\alpha\beta\gamma$}
	SR						0.74

Tableau 3 – Sensibilité au climat des différentes populations. SD correspond à l'écart type, ξ et η sont respectivement la sensibilité moyenne et le coefficient de Gini « ad hoc », SR est le coefficient d'interdatation. Les lettres en indice ou exposant marquent une différence significative au seuil de 5% (les lettres latines et l'astérisque concernent les classes de concurrence, les lettres grecques concernent les classes de statut social).

SD, ξ et η présentent un comportement similaire, à l'exception des mesures de la population dominante entre les placettes 2 et 3, pour lesquelles ξ ne diffère pas significativement, à la différence de η . Cet écart pourrait provenir d'une réaction différente aux quelques mauvaises années suivant directement l'éclaircie (Cf. paragraphe suivant). Cette divergence ponctuelle pourrait avoir

une influence plus importante sur ξ qui mesure uniquement les variations d'accroissement d'une année sur l'autre.

Par ailleurs, ξ et η diminuent avec l'infériorité du statut social. Les tests permettent de distinguer 3 classes homogènes, regroupant d'une part les deux statuts les plus faibles, d'autre part les statuts intermédiaire et co-dominant et différenciant enfin la population des arbres dominants.

- **Evolution de l'effet annuel moyen le long du gradient de densité**

L'influence de la diminution de la surface terrière par hectare sur le comportement moyen des bonnes et des mauvaises années définies à $Gha=55m^2/ha$ est donnée dans le tableau 4.

Intervalle de G (m ² /ha)	Population dominante			Population co-dominante			Population intermédiaire			Population dominée		
	%	Moyennes des bornes de l'intervalle		%	Moyennes des bornes de l'intervalle		%	Moyennes des bornes de l'intervalle		%	Moyennes des bornes de l'intervalle	
		d'années hybrides	BA		MA	d'années hybrides		BA	MA		d'années hybrides	BA
40 / 30	0	378/372	-284/-229	9	261/258	-196/-158	4,5	165/156	-126/-117	4,5	172/127	-105/-96
35 / 15	4,5	315/216	-286/-197	9	267/161	-164/-99	9	132/117	-121/-107	4,5	157/100	-97/-61
55 / 35	4,5	413/315	-375/-286	9	372/267	-229/-164	9	148/133	-134/-121	0	215/157	-133/-97
55 / 15	9	413/216	-375/-197	18	372/161	-229/-99	18	148/117	-134/-107	4,5	215/100	-132/-61

Tableau 4 – Moyennes des valeurs de $BAI_{ann\acute{e}ei}$ pour les bonnes années (BA) et les mauvaises années (MA), définies pour une surface terrière de référence de 55 m². Les valeurs de la paire soulignée sont significativement différentes au seuil de 5%.

On constate que le nombre d'années hybrides est restreint pour toutes les populations, quel que soit l'intervalle considéré. **Une année conserve en général son caractère positif ou négatif sur la croissance sur l'intégralité du gradient de densité étudié.**

La diminution de surface terrière n'entraîne un écart significatif entre les moyennes de $BAI_{ann\acute{e}ei}$ que dans le cas des mauvaises années prises à 15 et 55 m² de surface terrière, pour la population dominante. **La réduction de Gha limite alors l'effet négatif des conditions climatiques.**

5.2.3. Réaction aux années caractéristiques négatives

Les moyennes des résidus permettent de distinguer le comportement de la placette 2 lors des années 1994 et 1995 et celui de la placette 3 lors de l'année 2002 (Tableau 5). En contraste, avec les autres placettes, ces peuplements montrent alors une augmentation relative de la croissance. Notons que cet écart à la tendance générale s'observe dans les 2 cas sur des placettes récemment éclaircies à 550 N/ha (Tableau 1, Figure 1).

		Placette 2 ^(a)	Placette 3 ^(b)	Placette 4 ^(c)	Placette 5 ^(d)
Dominants	<u>1994</u>	388,3 ^{bcd (3)}	-346,4 ^a (3)	-178,4 ^a (3)	-156,2 ^a
	<u>1995</u>	354,4 ^{bcd (4)}	-98 ^a (4)	16,6 ^a (4)	-1,3 ^a
	<u>1997</u>	-274,7 (6)	-277,5 (6)	-206,3 (6)	-236,5
	<u>1998</u>	-97,6 (7)	-172,6 (7)	-160,1 (7)	-116,4
	<u>2002</u>	-48,7 ^b (11)	206,4 ^{acd (2)}	1,6 ^b (4)	-161,4 ^b
	<u>2003</u>	-290,9	-233,8 (3)	-357,5 (5)	-108,1
	<u>2005</u>	-299,3 (3)	-315,9 (5)	-69,5 (7)	-96,3
	<u>2006</u>	-391 (4)	-601,8 (6)	-227,7 (8)	-335,5
Co-dominants	<u>1994</u>	281,2 ^{bcd (3)}	-299,4 ^a (3)	-225,7 ^a (3)	-282,8 ^a
	<u>1995</u>	212,8 ^{bcd (4)}	-59,9 ^a (4)	-68,6 ^a (4)	-147,9 ^a
	<u>1997</u>	-321,9 (6)	-110,6 (6)	-237,1 (6)	-260,6
	<u>1998</u>	-153,5 (7)	-68,4 (7)	-94,7 (7)	-91,6
	<u>2002</u>	-118,4 (11)	66,5 (2)	-108,7 (4)	-132,9
	<u>2003</u>		-296,1 (3)	-296,6 (5)	-202,2
	<u>2005</u>		-291,6 ^{cd (5)}	-38,4 ^b (7)	-99,5 ^b
	<u>2006</u>		-340,1 (6)	-298,9 (8)	-214,3
Intermédiaires	<u>1994</u>		-204,2 (3)	-204,1 (3)	-166,9
	<u>1995</u>		-39,7 (4)	-38,2 (4)	-22,5
	<u>1997</u>		-130,4 (6)	-158,2 (6)	-87,7
	<u>1998</u>		3,9 (7)	-2,2 (7)	20,1
	<u>2002</u>			-5,4 (4)	-37,7
	<u>2003</u>			-299,2 ^{d (5)}	-68,5 ^c
	<u>2005</u>			-10,2 (7)	-11,8
	<u>2006</u>			-247,1 (8)	-191,9

Tableau 5 – Moyennes des résidus des mauvaises années (années soulignées) et des années les suivant directement. Le chiffre entre parenthèses est le nombre d'années depuis la dernière éclaircie – Les lettres marquent une différence significative au seuil de 5%. Les valeurs en gras marquent un comportement atypique.

Pour ces années particulières les statuts dominants et co-dominants montrent la même réaction. La classe co-dominante réagit cependant avec moins d'intensité, ainsi l'année 2002 ne se distingue pas significativement pour le statut co-dominant.

A l'exception de ces cas précis, les réactions des différents peuplements ne montrent aucune tendance nette. On peut noter que les années 2003 et 2005 ont affecté de manière significativement différente, respectivement, la population intermédiaire de la placette 4 et la population co-dominante de la placette 3, avec une réduction plus importante de la croissance des peuplements les plus éclaircies.

D'autre part, les tests statistiques sur les mauvaises années ne mettent pas en évidence une différence entre les moyennes des résidus des populations de statuts sociaux différents.

On constate par ailleurs une différence significative entre les réactions des différentes classes de concurrence sur les 5 ans suivant la mauvaise année sur les périodes post-1994 et post-1997. La croissance a alors été plus importante sur la placette fortement éclaircie que dans le témoin (Tableau 6).

	1994			1997		2002			2005			
	<i>pl. 2</i> (a)	<i>pl. 3</i> (b)	<i>pl. 5</i> (c)	<i>pl. 2</i> (a)	<i>pl. 5</i> (b)	<i>pl. 3</i> (a)	<i>pl. 4</i> (b)	<i>pl. 5</i> (c)	<i>pl. 2</i> (a)	<i>pl. 3</i> (b)	<i>pl. 4</i> (c)	<i>pl. 5</i> (d)
Dominants (α)	178,3 ^{bc}	16,2 ^a	-3,6 ^a	311,4 ^b	54,4 ^a	-143,9	102,2	-121,6	-9,2	159,8 ^β	-25,6	26,4
Co-dominants (β)	73,8	12,7	-10,3	144,7 ^a	-3,1	-119,1	-117,8	-90,1		-5,1 ^α	-28,4	46,2
Intermédiaires (γ)		10,6	25,9				-130,4	-55,2			-84,7	-48,9

Tableau 6 – Moyennes des résidus des effets fixes sur les 5 ans suivant la mauvaise année – Les lettres latines marquent une différence significative au seuil de 5% entre classes de compétition, les lettres grecques marquent une différence entre classes de statut social. *pl.*=placette.

Sur la période post-1997, on observe une croissance significativement plus importante de la classe dominante par rapport aux autres populations de la placette 2. A l'inverse la croissance de cette classe sur la placette 3, après 2005 est plus réduite que celles des statuts inférieurs.

5.2.4. Facteurs climatiques contrôlant la croissance

La variabilité inter-annuelle des résidus est principalement affectée par les températures moyennes (effet négatif) et les précipitations (effet positif) de la période de croissance (printemps et été), laissant supposer un rôle important du bilan hydrique dans la limitation de la croissance. (résultat non présentés). Ceci est corroboré par l'étude des années caractéristiques négatives, qui présentent un indice de De Martonne moyen sur l'été significativement plus faible que l'indice moyen sur les 30 dernières années (respectivement $I=12,3$ et $I=15,6$; p valeur = 0.03).

L'influence des facteurs climatiques sur la valeur du paramètre d'interaction entre le climat et Gha (ANNEExGha) est présentée pour les populations dominante et co-dominante, pour lesquelles la variance de ce paramètre est significativement non-nulle (Cf. § Tableau 2). L'algorithme CART a permis de distinguer l'influence des 6 variables explicatives correspondant à la température moyenne et aux précipitations des 3 regroupements de variables (Cf. § 4.4.). Les arbres obtenus ont une structure similaire pour les 2 populations (Tableau 7).

Les précipitations de printemps et d'été sont les facteurs les plus importants dans l'explication de la variabilité de ANNEExGha, avec une contribution comparable, mesurée par les pseudo- R^2 . L'augmentation des précipitations, au printemps comme en été, correspond à une diminution des valeurs moyennes des paramètres ANNEExGha.

Les seuils de précipitations ont des valeurs proches pour les deux populations. Les indices de De Martonne calculés pour ces seuils (Tableau 7) sont nettement supérieurs aux valeurs couramment utilisées pour définir une période sèche (Lebourgeois et Piedallu, 2005).

	Etapes de classification	Variable discriminante	Indice de De Martonne correspondant au seuil	Effectif	Valeurs moyennes de u1	Groupe final (O/N)	Pseudo-R ²
Population dominante	0 partitionnement			21		N	
	1 partitionnement	Printemps P <75	49,8	6	6,5	O	0,29 (0,16)
	1 partitionnement	Printemps P >75		15	-2,2	N	
	2 partitionnement	Été P<85	38,6	8	1,5	O	
	2 partitionnement	Été P>85		7	-7,2	O	
Population co-dominante	0 partitionnement			21		N	
	1 partitionnement	Printemps P <71	47,6	7	5,7	O	0,36 (0,18)
	1 partitionnement	Printemps P >71		14	-1,9	N	
	2 partitionnement	Été P<83	37,7	6	1,5	O	
	2 partitionnement	Été P>83		8	-6,6	O	

Tableau 7 - Résultats de la classification CART expliquant les variations du paramètre d'interaction ANNEExGha par les facteurs climatiques. P signifie précipitations (en mm). Les pseudo-R² présentés entre parenthèses sont ceux obtenus avec uniquement le premier partitionnement. L'indice de De Martonne est celui calculé à partir de la précipitation seuil et de la moyenne des températures de la période considérée sur les 30 dernières années.

6. Discussion et conclusion

6.1. Réponse de l'accroissement moyen à l'éclaircie

L'accroissement moyen sur les 7 années suivant l'éclaircie est d'autant plus fort que l'intensité d'éclaircie est forte. Ce constat est valable pour toutes les sous-population (Figure 3).

Les causes de l'effet positif de l'éclaircie sur la croissance forestière sont relativement bien connues. Au delà d'un accès plus important à la lumière (notamment pour les branches basses), la littérature rapporte une augmentation de la disponibilité en nutriments (Son et al., 1999 ; Blanco et al., 2005) et surtout une amélioration du bilan hydrique (Aussenac et al., 1995 ; Bréda et al., 1995 ; Martin Benito et al., 2010).

L'amélioration du bilan hydrique suivant une réduction du LAI¹ de la parcelle entraîne une augmentation de l'assimilation nette de carbone, qui affecte le BAI selon une relation exponentielle (McDowell et al., 2003). La relation entre baisse de BAI et LAI est variable et dépend de l'espèce mais pour du pin noir sur le Ventoux, Davi et al., (2008) ont montré que la réduction de LAI lors d'une éclaircie est proportionnelle à la réduction de G/ha. **Ces changements dans le fonctionnement de l'écosystème - la baisse de G entraîne une baisse équivalente de LAI qui entraîne une hausse exponentielle de la croissance individuelle des arbres restant - pourraient donc expliquer la relation non-linéaire constatée en Figure 3** et déjà rapporté par Misson et al. (2003a). De plus, les différences de comportement entre statuts sociaux révèlent une réactivité plus

¹ Leaf Area Index = surface de feuille par unité de surface de sol

importante à l'éclaircie de la classe dominante, mettant en évidence une concurrence asymétrique entre classes sociales (Weiner et al., 1990).

La description du comportement de l'accroissement moyen a été un des enjeux important de notre travail de modélisation.

6.2. Modélisation de l'accroissement moyen (Prédiction des effets fixes du MLM)

La décomposition du signal de la croissance a pu être menée de manière satisfaisante via l'utilisation de modèles linéaires mixtes. Cette méthodologie a permis de prédire l'accroissement moyen de peuplements soumis à un large gradient d'intensité d'éclaircie, à partir de variables dendrométriques usuelles (Miina et al, 2000 ; Fortin et al., 2007).

Bien que la surface terrière par hectare intègre à la fois la taille et le nombre de tiges, elle n'a pas permis de décrire correctement l'effet contrasté des différents niveaux de concurrence entre les placettes. Pour ce faire, on a intégré comme variable explicative le nombre de tiges par hectare (Nha) qui est, à l'exception du témoin, une conséquence directe de l'intervention sylvicole. Il s'agit d'une limite à la modélisation linéaire de la croissance par des variables à la signification biologique, du fait des relations complexes entre croissance et facteurs du milieu.

On peut noter qu'à la différence de beaucoup de travaux antérieurs, l'âge des arbres n'a pas été retenu dans le modèle. En effet, le dispositif étant en peuplement équienne, l'âge n'intervient pas dans l'explication des différences de croissance annuelle entre placettes. Par ailleurs, les effets du vieillissement sont probablement peu marqués du fait de la faible longueur de notre série temporelle, qui correspond de plus à une période où le potentiel de croissance est relié linéairement à l'âge (Rondeux, 1997). Enfin la prise en compte de la taille des arbres, ici par le paramètre g (surface terrière individuelle), peut expliquer une part importante des effets liés à l'âge (Menuccini et al., 2007 ; Penuelas, 2005).

L'introduction de T (temps écoulé depuis la dernière éclaircie – Tableau 2) rend compte d'une augmentation de la croissance non-expliquée par les autres variables du modèle, en particulier par g , variable intégratrice des conditions de croissance de l'arbre sur l'ensemble de son cycle de vie. Cette évolution traduit certainement la réponse progressive des arbres aux nouvelles conditions de croissance, notamment par le développement du houppier et de la sphère racinaire (Puhe, 2003 ; Sheriff, 1996).

6.3. Influence de la sylviculture sur la relation croissance / climat

Les sécheresses printanières et estivales sont les facteurs climatiques les plus importants dans le contrôle de la variabilité inter-annuelle de la croissance des peuplements du dispositif. La réponse des arbres à la sécheresse est cependant différente entre des placettes en gestion contrastées. Cette réponse a été appréhendée par l'analyse de la relation moyenne entre climat, sylviculture et croissance (analyse de la sensibilité et des effets aléatoires annuels des MLM), et par l'étude d'années caractéristiques. Ces deux approches fournissent des résultats complémentaires.

- *Relation moyenne entre climat, sylviculture et croissance*

La sensibilité des arbres aux variations inter-annuelles du climat augmente lorsque la compétition au sein du peuplement est réduite en dessous d'un seuil situé autour de 550 tiges /ha (Tableau 3), soit en dessous de la moitié de la surface terrière maximum potentielle (Figure 3 – la 1^{ère} éclaircie de la placette 3 à une intensité de 50% environ). Cette sensibilité accrue se traduit par une plus grande hétérogénéité de la croissance (Cf. ξ et η) ainsi que par une plus grande amplitude moyenne des variations de BAI (Cf. SD) (Tableau 3). Cette réaction peut en partie s'expliquer par la taille plus importante des arbres de parcelles éclaircies, ayant des besoins hydriques individuels plus conséquents et étant donc plus affectés par un déficit hydrique estival.

Le statut social influence également de manière significative la réaction des arbres au climat, avec une réduction de la sensibilité des classes inférieures par rapport à la population dominante (Tableau 3). Bien que la compétition entre sous-populations d'un peuplement soit plus difficile à quantifier que la compétition globale à l'échelle de la placette, elle limite à l'évidence la croissance des statuts inférieurs. La différence de sensibilité pourrait donc être expliquée également par les écarts de taille entre sous-populations. Cependant, la littérature rapporte des résultats divergents concernant l'influence du statut sur la sensibilité. Son effet semble dépendre de l'espèce considérée (Mérian et Lebourgeois, 2011 ; Orwig et Abrams, 1997) et de la station. La croissance des strates dominées est donc vraisemblablement sous l'influence conjointe de la compétition et du micro-climat forestier (Orwig et Abrams, 1997). L'effet « tampon » de la strate dominante pourrait jouer un rôle prépondérant en contexte méditerranéen (Martin-Benito, 2008), notamment en limitant la transpiration des arbres dominés et donc en améliorant leur bilan hydrique (Aussenac, 2000 ; Bréda et al., 2006).

Nos résultats concernant l'évolution de la sensibilité avec la compétition et le statut sont en concordance avec de précédents travaux, réalisés dans un contexte proche (Gea-Izquierdo et al., 2009 ; Martin-Benito, 2008, voir également Timbal, 2001).

Par ailleurs, l'effet conjoint de la compétition et du statut social sur la croissance est mis en évidence par la décomposition de la variance résiduelle des MLM. σ_{ANNEE} décroît avec le statut jusqu'à devenir inférieure à la variance inter-individus (σ_{ARBRE}) révélant la baisse de sensibilité climatique des statuts dominés. $\sigma_{\text{ARBRE} \times \text{Gha}}$ **décroit également vers les statuts inférieurs : l'interaction compétition x climat n'a un effet significatif sur la durée du suivi que pour les statuts les plus dominants (Tableau 2).**

L'analyse de la relation entre le BAI et les effets aléatoires annuels (Tableau 4) met en évidence que :

- i) pour la quasi-totalité des années, la variation de croissance sous contrôle climatique conserve le même signe sur l'intégralité du gradient étudié (conserve son caractère de bonne ou mauvaise année)
- ii) l'effet de l'interaction compétition x climat est très année dépendant. On observe en effet dans les bonnes comme dans les mauvaises années, des effets d'interaction réduisant l'impact de l'éclaircie sur la croissance et d'autres l'augmentant, selon une répartition équilibrée des différentes catégories (résultat non-présenté)
- iii) ainsi l'effet des mauvaises années n'est significativement affecté par l'éclaircie que dans le cas d'une réduction très importante de la densité. **On constate alors que l'intervention sylvicole tend à limiter l'effet négatif des mauvaises années.**

L'étude de la réponse au facteur climatique montre que l'effet de l'interaction sur les populations dominante et co-dominante est en partie sous le contrôle des précipitations de printemps et d'été. **Des précipitations importantes entraînent, pour une même intervention sylvicole, une augmentation de croissance plus importante que l'augmentation moyenne constatée sur toute la durée du suivi.** A l'inverse, si les précipitations se situent en-dessous d'un seuil critique, l'effet de l'éclaircie sera plus limité. Ces résultats indiquent que parmi l'ensemble des modifications induites par l'éclaircie sur les conditions de croissance, l'amélioration du bilan hydrique est le facteur le plus explicatif de l'augmentation du BAI. Au dessous d'un seuil relativement élevé de précipitation saisonnière (70 – 80mm, Tableau 7), la diminution de densité tend à conduire à une meilleure valorisation des bonnes années et à une réduction de l'effet négatif des mauvaises années.

- *Réaction aux années caractéristiques*

Le découplage temporaire des variations climatiques et de la croissance des peuplements ramenés à 550 tiges/ha peut correspondre au temps nécessaire aux individus pour se retrouver à

nouveau en situation limitante vis à vis de l'alimentation en eau .

En dehors de ce constat, on ne montre que peu de dépendances significatives entre l'impact d'une sécheresse et le statut social ou la concurrence subie par l'arbre. Ce constat est également valable pour la réaction lors l'année suivant la sécheresse (Tableau 5).

Considérée sur une période de 5 ans après l'année caractéristique, la réaction des peuplements de diverses classes de compétition est rarement significativement différente. Lorsque c'est le cas, la croissance est supérieure pour la classe dominante. En revanche, le statut a eu un effet antagoniste sur deux des années caractéristiques, avec une croissance supérieure de la classe dominante par rapport à la co-dominante après 1997, et une relation inverse après 2005 (Tableau 6).

Il apparaît que l'influence de la sylviculture sur la réaction des peuplements aux mauvaises années, mesurée par la croissance post-sécheresse, ne suit pas un schéma généralisable. Notons que la bibliographie rapporte à ce sujet des résultats divergents. A l'instar de ce travail, Timbal (2001) ne met pas en évidence une influence significative de la sylviculture sur l'impact de sécheresses importantes. Il constate cependant une reprise de croissance supérieure dans les peuplements éclaircies, que nous n'avons pas constaté. Misson et al. (2003a) constatent en revanche une moindre influence de la forte sécheresse de 1976 sur des peuplements éclaircies. Ces études étant réalisées dans des contextes différents, il est probable que ces divergences s'expliquent par l'intensité avec laquelle les sécheresses affectent le bilan hydrique des peuplements.

Pris dans leur ensemble, ces résultats attestent de l'existence d'une interaction entre compétition, statut social et climat sur la croissance du cèdre de l'Atlas en contexte méditerranéen. La plasticité moyenne de la croissance des arbres dominants est supérieure dans les parcelles fortement éclaircies. Cette augmentation de la plasticité s'accompagne d'une réduction de l'effet moyen des mauvaises années sur la croissance, à condition de considérer un gradient de densité beaucoup plus large que celui résultant des prescriptions actuelles. En revanche, la réaction aux années caractéristiques négatives n'a pas été significativement affectée par l'action sylvicole. Ces deux approches fournissent des éclairages différents sur la réaction des arbres au climat. Il apparaît que la relation entre plasticité et réaction des arbres aux événements climatiques « exceptionnels » n'est pas triviale. Ce constat met en perspective la difficulté de mesurer la résistance à la sécheresse d'un peuplement. Les connaissances écophysiologiques du déterminisme des dépérissements forestiers doivent permettre de préciser les caractéristiques du signal les plus à même de quantifier l'impact de la sécheresse sur un individu, à diverses échelles de temps. Le travail de Linarès et al. (2010), mettant en lumière le rôle de la compétition comme modulateur

important des capacités d'adaptation au stress hydrique à court et à long terme, va dans ce sens.

Les conclusions de ce travail doivent être enrichies par l'étude d'autres dispositifs comprenant des conditions stationnelles variées (climat et sol), notamment plus stressantes en termes de bilan hydrique. Il pourra alors être intéressant d'étudier une gamme d'âge plus vaste et de considérer d'autres variables pouvant potentiellement servir à décrire la plasticité phénotypique des peuplements (e.g. la croissance primaire, la remontée du houppier ou la croissance secondaire à tout niveau de la tige).

RÉFÉRENCES

- Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, S., 2008.** Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evol. Ap.*, Vol 1, p. 95-111.
- Aussenac, G., 2000.** Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Ann. For. Sci.* Vol. 57, p. 287-301.
- Aussenac, G., Granier, A., Bréda, N., 1995.** Effets des modifications de la structure du couvert forestier sur le bilan hydrique, l'état hydrique des arbres et la croissance. *Rev. For. Fr.* N°1.
- Aussenac, G., Granier, A., Ibrahim, M., 1984.** Influence du dessèchement du sol sur le fonctionnement hydrique et la croissance du douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). Vol. 5, p. 241-253.
- Aussenac, G., Finkelstein, D., 1983.** Influence de la sécheresse sur la croissance et la photosynthèse du cèdre. *Ann. SC. For.* Vol. 40, p. 67-77.
- Aussenac, G., Valette, J.C., 1982.** Comportement hydrique estival de *Cedrus atlantica* Manetti, *Quercus ilex* L. et *Quercus pubescens* Willd. Et de divers pins dans le Mont Ventoux. *Ann. Sci. For.* Vol. 39, p. 41-62.
- Becker M., 1989.** The rôle of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges Mountains of northeastern France. *Can. J. For. Res.* Vol. 19, p. 1110-1117.
- Bert, D., Becker, M., 1990.** Vitalité actuelle et passée du sapin (*Abies alba* Mill) dans le Jura. Etude dendroécologique. *Ann. For. Sc.* Vol. 47, pp.395-412.
- Biondi, F., Qeadan, F., 2008a.** A theory-driven approach to tree-ring standardization : defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree-Ring R.* Vol. 64, p.81-96.
- Biondi, F., Qeadan, F., 2008b.** Inequality in paleorecords. *Ecology.* Vol. 89, p. 1056-1067.
- Blanco, J.A., Zavala, M.A., Bosco Imbert, J., et al., 2005.** Sustainability of forest management practices: Evaluation through a simulation model of nutrient cycling. *For. Ec. Man.* Vol. 213, p. 209-228.
- Blasing, T.J., Duvick, D.N., Cook, E.R., 1983.** Filtering the effect of competition from ring-width series. *Tr. R. Bul.* Vol. 43.
- Boisvenue, C., Running, S.W., 2006.** Impacts of climate change on natural forest productivity – evidence since the middle of the 20th century. *Glob. Ch. Bio.* Vol.12, p.862-882.
- Bouriaud, O., Bréda, N., Dupouey, J.L., et al., 2005.** Is ring-width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech. *Can. J. For. Res.* Vol. 35, p.2920-2933.
- Bréda, N., Granier, A., Aussenac, G., 1995.** Affects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl). *Tree Ph.* Vol. 15, p. 295-306.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., et al., 2006.** Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sc.* Vol. 63, p. 625-644.
- Callaway, R.M., Pennings, S., Richards, C., 2003.** Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology.* Vol 84, p. 1115-1128.
- Chenchouni, H., Abdelkrim, S.B., Athmane, B., 2008.** Oral presentation at: International Conference "Adaptation of Forests and Forest Management to Changing Climate with Emphasis on Forest Health: A Review of Science, Policies, and Practices", Umea, Sweden: FAO/IUFRO, 25–28 August 2008.
- Cescatti et Puitti, 1998.** Silvicultural alternatives, competition regime and sensitivity to climate in a European beech forest. *For. Ec. Man.* Vol. 102, p. 213-223.
- Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., 2005.** Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature.* Vol. 437, p.1255-1258.
- Cook, E.R., 1987.** The decomposition of tree ring series for environmental studies. *Tr. R. Bul.* Vol. 47, p.37-59.
- Corbeil, R.R., Searle, S.R., 1976.** Restricted Maximum Likelihood (REML) estimation of variance components in the mixed model. *Technometrics.* Vol. 18.
- Courbet, F., 2010.** Compte-rendu des mesures du dispositif de Sault. *Rapport interne INRA.*
- Courbet, F., Courdier, J.M., Mariotte, N., et al., 2007.** Croissance, production et conduite des peuplements de cèdre de l'Atlas. *For. Ent.* N°174.
- Daget, P., 1977.** Le bioclimat méditerranéen. *Plant Ec.* Vol. 34 ; p.87-103.
- Davi, H., Baret, F., Huc, R., et al., 2008.** Effect of thinning on LAI variance in heterogeneous forests. *For. Ec. Mann.* Vol. 256, p. 890-899.
- De'ath, G., Fabricius, E., 2000.** Classification and Regression Tree : a powerful yet simple technique for ecological data. *Ecology.* Vol. 81, p.3178-3192.
- De Luis, M., Novak, K., Cufar, K., et al., 2009.** Size mediated climate-growth relationships in *Pinus halepensis* and *Pinus pinea*. *Trees.* Vol 23, p. 1065-1073.
- Dhôte, J.F., 1999.** Compétition entre classes sociales chez le chêne sessile et le hêtre. *Rev. For. Fr.* Vol. 2.
- Dobbertin, D., 2005.** Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress : a review. *Eur. J. Forest. Res.* Vol. 124, N°4, p. 319-333.
- Ducrey, M., 1994.** Adaptation du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*, Manetti) au climat méditerranéen: aspects écophysiologicals de sa réaction à la sécheresse. *Ann. Rech. For.* Vol. 5 p. 56-58.
- Du Merle et Guende, 1978.** Présentation du Mont Ventoux, In *Le massif du Ventoux, Vaucluse; éléments d'une synthèse écologique.* La Terre et la Vie.
- Duval, M., 2008.** Modélisation et estimation de variances hétérogènes dans les modèles non linéaires mixtes. *Thèse de doctorat.* AgroParisTech.
- Efron, B., 1979.** Bootstrap methods : another look at the Jackknife. *Ann. Stat.* Vol. 7, p. 1-26.
- Fallour, D., 1998.** Evolution et structuration spatiale de la diversité du cèdre de l'Atlas sur le petit Lubéron. *Thèse de doctorat.* Université d'Aix-Marseille.
- Fallour, D., Guibal, F., Klein, E.K., et al., 2008.** Rapid changes in plasticity across generations within an expanding cedar forest. *J. Evol. Biol.* Vol. 22, p. 553-563.
- Fortin, M., Daigle, G., Chhun-Huor, U., et al., 2007.** A variance-covariance structure to take into account repeated measurements and heteroscedasticity in growth modeling. *Eur. J. For. Res.* Vol. 126, p. 573-585.
- Fox, J.C., Ades, P.K., Huiquan, B., 2000.** Stochastic structure and individual-tree growth models. *For. Ec. Man.* Vol. 154, p. 261-276.
- Fritts H.C., 1976.** *Tree rings and climate.* London, New York, San Francisco: Academic Press 567 p.
- Gea-Izquierdo, G., Martín-Benito, D., Cherubini, P., et al., 2009.** Climate-growth variability in *Quercus ilex* L. west Iberian open woodlands of different stand density. *Ann. For. Sci.* Vol. 66, p. 802.
- Gomez-Aparicio, L., Garcia-Valdés, R., Ruiz-Benito, P., 2011.** Disentangling the relative importance of climate, size and competition on tree growth in Iberian forests: implications for forest management under global change. *Glob. Ch. Bio.* Vol. 17, p.2400-2414.
- Graybill, D.A., 1982.** Chronology development and analysis. In *Climate from tree rings.* Edited by M.K. Et al., Cambridge University Press, Cambridge, England, p.21-28.
- Gregoire, T.G., Schabenberger, O., Barrett, J., 1995.** Linear modelling of irregularly spaced, unbalanced, longitudinal data from permanent-plot measurements. *Can. J. For. Res.* Vol. 25, p. 137-156.
- Guerin, L., Stroup, W., 2000.** A simulation study to evaluate PROC MIXED analysis of repeated measures data. In *proceedings of the Twelfth annual conference on applied statistics, Kansas.*
- Guiot, J., 1991.** The bootstrapped response function. *Tr. R. Bul.* Vol. 42, 45-48.
- Hall et Baley, 2001.** Modeling and prediction of forest growth variables based on multilevel nonlinear mixed models. *For. Sci.* Vol. 47, p. 311-321.
- Hansen, J., Sato, M., Ruedy, R., et al., 2006.** Global temperature change. *PNAS.* Vol. 103, n°39, p. 14288 – 14293.
- Hynnen, J., 1995.** Predicting the growth response to thinning for Scots pine stands using individual-tree growth models. *Sylva Fennica.* Vol. 29, p. 225-246.
- IPCC, 2007.** *Climate Change 2007 - Impacts, Adaptation and Vulnerability, Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the IPCC.* Cambridge University Press, Cambridge, UK et New York, NY, USA. 996p.

- Joly, 2009.** Interpolation par régressions locales : application aux précipitations en France. *L'espace géographique*. Vol. 38.
- Kenward, M., Roger, J., 2009.** An improved approximation to the precision of fixed effects from restricted maximum likelihood. *Computational Statistics & Data Analysis*. Vol. 53, p. 2583-2595.
- Kohler, M., Sohn, J., Nägele, G., et al., 2010.** Can drought tolerance of Norway spruce (*Picea abies* Karst) be increased through thinning. *Eur. J. For. Res.* Vol. 129, p. 1109-1118.
- Kowalchuk, R.K., Keselman H.J., Algina, J. et al., 2004.** The analysis of repeated measurements with mixed-model adjusted F tests, *Educ. Psychol. Meas.* Vol. 64, pp. 224-242
- Lanier, 1986.** *Précis de sylviculture*. ENGREF, Nancy.
- Lebourgeois, F., 1999.** Analyse du bilan hydrique et de la croissance des arbres dans le réseau RENECOFOR. *Rapport*.
- Lebourgeois, F., Piedallu, C., 2005.** Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière à partir d'indices bioclimatiques. *Rev. For. Fr.* Vol. 57, p. 331-356.
- Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., et al., 2005.** Climate-tree-growth relationship of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French permanent Plot Network RENECOFOR. *Trees*. Vol. 19, p. 385 – 401.
- Le Goff, N., Ottorini, J.M., 1993.** Thinning and climate effects on growth of beech (*Fagus sylvatica* L.) in experimental stand. *For. Ec. Man.* Vol. 62, p.1-14.
- Le Goff, N., Ottorini, J.M., 1999.** Effets des éclaircies sur la croissance du hêtre. Interaction avec les facteurs climatiques. *Rev. For. Fr.* Vol.2.
- Legay, M., Mortier, F., Mengin-Lecreux, P., 2006.** La forêt face au changement climatique : adapter la gestion forestière. *Séance de l'académie d'Agriculture de France*.
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A. et al., 2008.** A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science*, Vol. 320, p.1768-1771.
- Lewis, R., 2000.** An introduction to CART Analysis. *Communication at the Annual Meeting of the Society for Academic Medicine, San Francisco*.
- Linarés, J., Camarero, J.J., Carreira, J.J., 2010.** Competition modulates the adaptation capacity of forests to climatic stress: insights from recent growth decline and death in relic stands of the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *J. Ecol.* Vol. 98, p. 592-603.
- Linder, M., Maroschek, M., Netherer, S., et al., 2010.** Climate change impacts, adaptative capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *For. Ecol. Man.* Vol. 259, p. 698-709.
- Littell, R.C., Milliken, G.A., Stroup, W.W., et al., 2006.** *SAS for mixed models*. SAS Institut Inc.
- Magnani, F., Mencuccini, M., Grace, J., 2000.** Age-related decline in stand productivity : the rôle of structural acclimation under hydraulic constraints. *Plant, Cell and Env.* Vol. 23, p. 251-263.
- Martin-Benito, D., Cherubini, Rio, M., 2008.** Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes. *Trees*. Vol. 22, p. 363-373.
- Martin-Benito, D., Del Rio, M., Heinrich, I., et al. 2010.** Response of climate-growth relationships and water use efficiency to thinning in a *Pinus nigra* afforestation. *For. Ec. Man.* Vol. 259, p. 967-975.
- Martinez-Vilalta, J., Piñol, J., Beven, B., 2002.** A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants : an application to climate change in the mediterranean. *Ec. Mod.* Vol. 155, p.127-147.
- Mc Dowell, N., Brooks, J.R., Fitzgerald, A. et al., 2003.** Carbon isotope discrimination and growth response of old *Pinus ponderosa* trees to stand density reductions. *Pl. Cell. Env.* Vol. 26, p. 631-644.
- Mencuccini, M., Martinez-Vilalta, J., Hamid, H.A., et al., 2007.** Evidence for age- and size-mediated controls of tree growth from grafting studies. *Tree Physiol.* Vol. 27, Issue 3. p. 463-473.
- Mérian, P., Lebourgeois, F., 2011.** Size-mediated climate-growth relationship in temperature forests : a multi-species analysis. *For. Ecol. Man.* Vol. 261, p. 1382-1391.
- Metsaranta, J.M., Lieffers, V.J., 2007.** Inequality of size and size increment in *Pinus banksiana* in relation to stand dynamics and annual growth rate. *Ann. Bot.* Vol. 101, p. 561-571.
- Miina, J., 2000.** Dependence of tree-ring, earlywood and latewood indices of Scots pine and Norway Spruce on climatic factors in eastern Finland. *Ec. Mod.* Vol. 132, p. 259-273.
- Misson, L., Vincke, C., Devillez, F., 2003a.** Frequency response of radial growth series after different thinning intensities in Norway spruce (*Picea abies* Karst) stand. *For. Ec. Man.* Vol. 177, p. 51-63.
- Misson, L., Nicault, A., Guiot, J., 2003b.** Effects of different thinning intensities on drought response in Norway spruce (*Picea abies* Karst). *For. Ec. Man.* Vol. 183, p.47-60.
- Moisselin, J.M., Schneider, M., Cabellas, C., 2002.** Les changements climatiques en France au XXème siècle. *La météorologie*. N°38.
- Nouals, D., Jappiot, M., 1996.** *Les stations forestières des plateaux et monts de vaucluse et des versants sud des montagnes de lure et du Ventoux*. CEMAGREF.
- Northdurft, A., Kublin, E., Lappi, J., 2006.** A non-linear hierarchical mixed model to describe tree height growth. *Eur. J. For. Res.* Vol. 125, p. 281-289.
- Orwig, D.A., Abrams, M.D., 1997.** Variation in radial growth responses to drought among species, site, and canopy strata. *Trees*. Vol. 11, p. 474-484.
- Penuelas, J., 2005.** Plant physiology – a big issue for trees. *Nature*. Vol. 437, p. 965-966.
- Philip, M.S., 1994.** Measuring trees and forests. *CABI*. 310 p.
- Pradal, F., 1979.** Variabilité génétique et écophysologique du cèdre. *Mémoire de l'ENITEF*, Nancy. 89p.
- Puittti, E., Cescatti, A., 1997.** A quantitative analysis of the interaction between climatic response and intraspecific competition in European beech. *Can. J. For. Res.* Vol. 27, p.277-284.
- Puittti, E., Cescatti, A., 1999.** A new detrending method for the analysis of the climate-competition relations in tree-ring sequences. *In* Wimmer, et al. *Tree ring analysis*.
- Puhe, J., 2003.** Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands—a review. *For. Ecol. Man.* Vol. 175, p. 253-273.
- Ripley, B., 2010.** CART - tree R Package. Disponible sur le site du CRAN.
- Ritschard, G., 2006.** Computing and using the deviance with classification trees. *Proc. Comp. Stat.* Vol. 1, p. 55-66.
- Roman-Amat, B., 2007.** Préparer les forêts françaises au changement climatique. *Rapport au ministre chargé de l'agriculture et de la pêche*.
- Rondeux, J., 1997.** Estimation de la productivité forestière : principes et méthodes. *Annales de Gembloux*. Faculté des Sc. Agronomiques.
- Ryan, D.A.J., Allen, O.B., McLaughlin, D.L., et al., 1994.** Interpretation of sugar maple (*Acer saccharum*) ring chronologies from central and southern Ontario using a mixed linear model. *Can. J. For. Res.* Vol. 24, p-568-575.
- Schaalje B., McBride, J.B., Fellingman, G.W., 2002.** Adequacy of approximations to distributions of test statistics in complex mixed linear models. *J. Ag. Bio. Env. Stat.* Vol. 7, p. 512-524.
- Schweingruber, F. H., 1988.** *Tree rings - basics and applications of dendrochronology*. CABI . 1988 p.
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., et al., 2005.** Ecosystem Service Supply and Vulnerability to Global Change in Europe. *Science*, 2005, Vol. 310, p.1333-1337.
- Shaver, G.R., Canadell, J., Chapin, F.S., 2000.** Global warming and terrestrial ecosystems : a conceptual framework for analysis. *BioScience*. Vol. 33, p. 1868-1972.
- Sheriff, D.W., 1996.** Responses of carbon gain and growth of *Pinus radiata* stands to thinning and fertilizing. *Tree Physiol.* Vol. 16, p. 527-536.
- Singer, D.J., 1998.** Using SAS PROC MIXED to fit multilevel models, hierarchical models, and individual growth models. *J. Ed. Behav. Stat.* Vol. 23, p. 323-355.
- Son, Y., Woo-Kyun, L., Lee, S., et al., 1999.** Effects of thinning on soil nitrogen mineralization in a Japanese larch plantation. *Communication in Soil Science and Plant analysis*. Vol. 30, p. 2539-2550.
- Spittlehouse, D.L., Stewart, R., 2003.** Adaptation to climate change in forest management. *BC J. Ec. Man.* Vol. 4, N°1.
- Timbal, J., 2002.** Analyse rétrospective de la croissance radiale et mise en relation avec le bilan hydrique dans un dispositif d'intensité d'éclaircie de pin maritime dans les Landes de Gascogne. *Ann. For. Sci.* Vol. 59, p.205-217.
- Vancley, J.K., 1994.** *Modelling Forest Growth and Yield: Applications to Mixed Tropical Forests*. CAB International, Wallingford, U.K
- Vergès, V., 1985.** *Massif du Ventoux (flanc sud)*. Carte 1:25000.
- Weiner, J., 2003.** Asymmetric competition in plant population. *Trends in Ecology & Evolution*. Vol. 5, p. 360-364.
- Zuur, A., Ieno, E., Walker, N., et al., 2009.** *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer.

ANNEXES

ANNEXE 1 : Orthophotographie aérienne du site d'étude (2005) avec le plan du dispositif expérimental

ANNEXE 2 : Tableau des diamètres des arbres de surface terrière moyenne (D_g , moyenne quadratique des diamètres) agrégés selon les statuts sociaux et les placettes

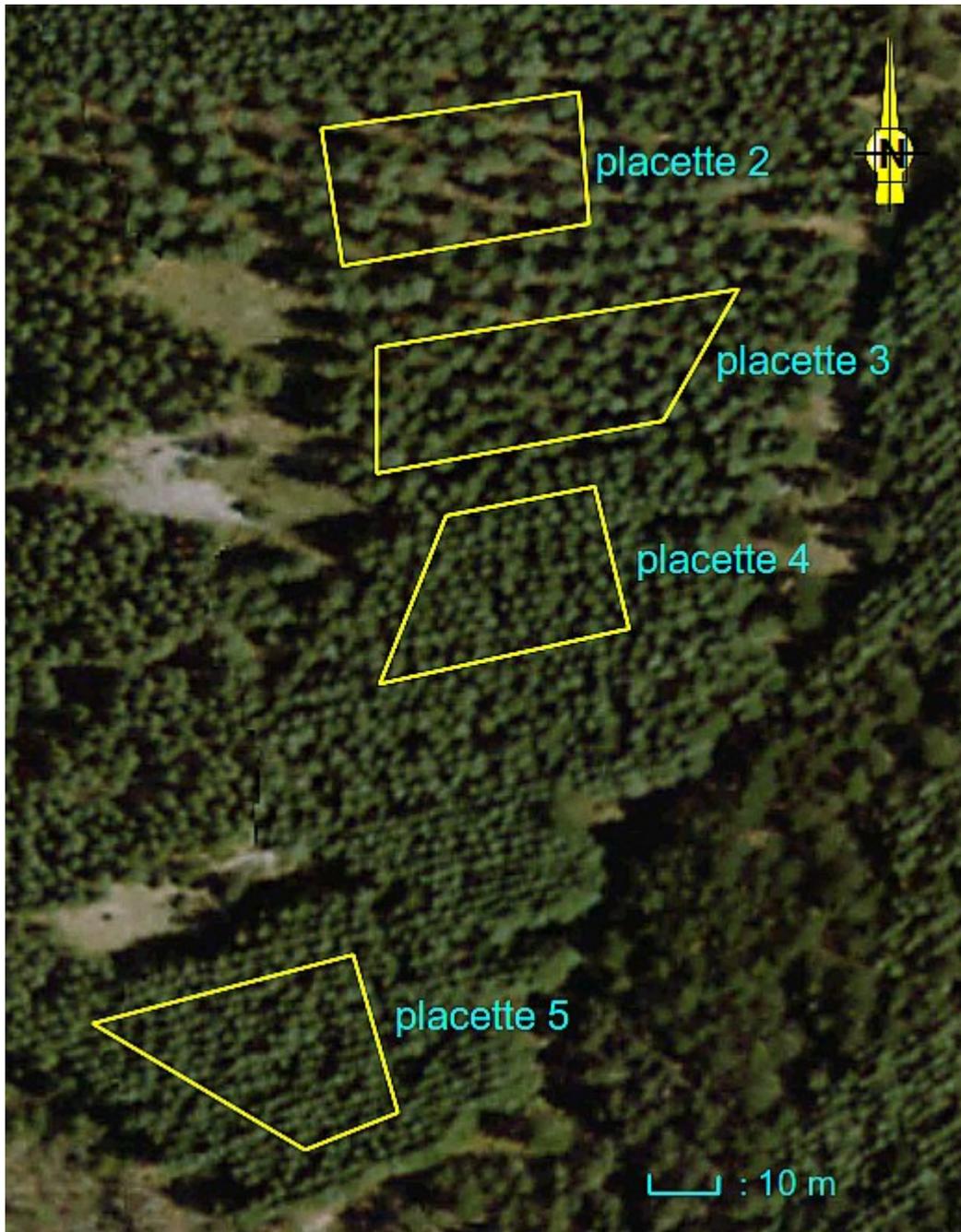
ANNEXE 3 : Graphiques des corrélations entre variables d'accroissement et densité

ANNEXE 4 : Diagramme ombrothermique moyen du site d'étude, sur les 30 dernières années

ANNEXE 5 : Graphique de l'évolution de la covariance des résidus du MLM de la population dominante avec l'intervalle temporel séparant deux mesures

ANNEXE 1

Orthophotographie aérienne du site d'étude (2005) avec le plan du dispositif expérimental



ANNEXE 2

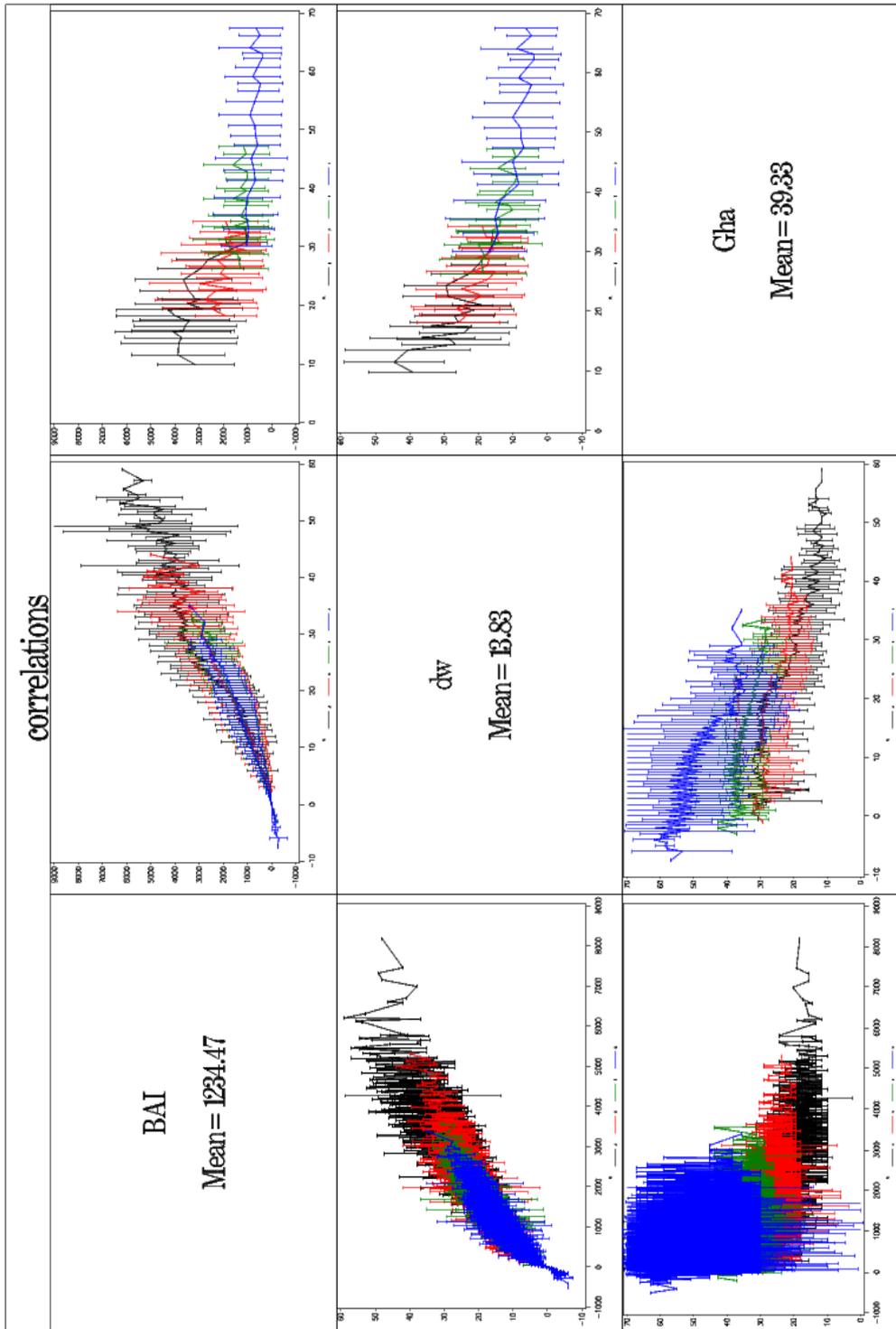
Tableau des diamètres des arbres de surface terrière moyenne (D_g , moyenne quadratique des diamètres) agrégés selon les modalités d'éclaircie et les statuts sociaux. Les données sont des moyennes pour la période allant de 1990 à 1992 – i.e. précédant la première intervention (*des tests t de comparaison de moyennes entre placettes montrent que les D_g de chaque population ne sont pas significativement différents*)

	Placette 2	Placette 3	Placette 4	Placette 5
<i>Population dominante</i>	<i>14,5</i>	<i>14,3</i>	<i>14,0</i>	<i>14,8</i>
<i>Population co-dominante</i>	<i>14,4</i>	<i>14,2</i>	<i>13,9</i>	<i>14,3</i>
<i>Population intermédiaire</i>	<i>13,5</i>	<i>12,6</i>	<i>12,3</i>	<i>12,6</i>
<i>Population dominée</i>	<i>12,3</i>	<i>11,2</i>	<i>11,4</i>	<i>11,5</i>
<i>Population surcimée</i>	<i>12,1</i>	<i>11,3</i>	<i>11,5</i>	<i>11,3</i>

ANNEXE 3

Graphiques présentant les relations de l' accroissements avec la densité du peuplement sur les différentes placettes (cas de la population dominante)

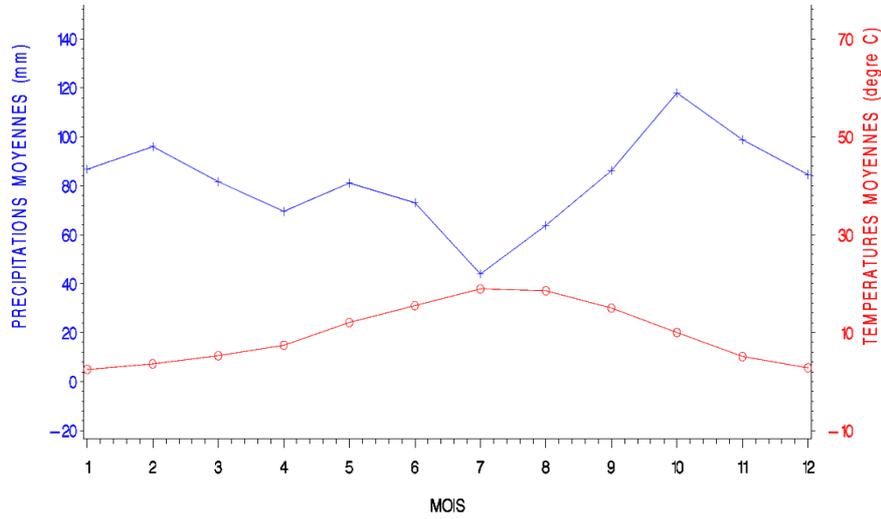
(BAI = accroissement en surface terrière (mm²), dw = largeur de cerne (mm), Gha = surface terrière au début de l'accroissement annuel (m²),)



Légende : Noir = Placette 2, Rouge = Placette 3, Vert = Placette 4, Bleu = Placette 5

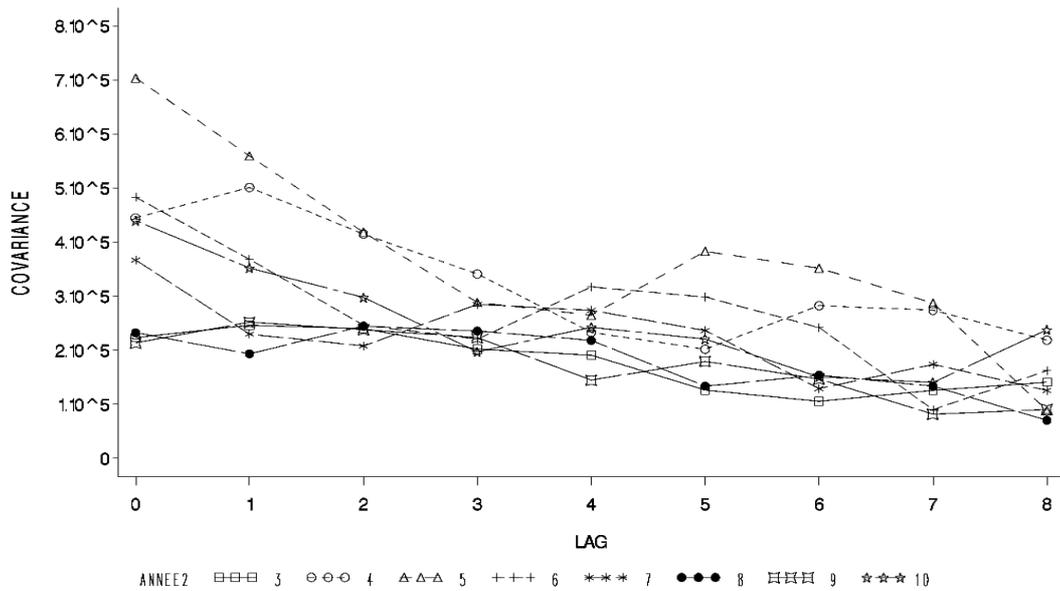
ANNEXE 4

Diagramme ombrothermique moyen du site d'étude (sur les 30 dernières années)



ANNEXE 5

Graphique de l'évolution de la covariance des résidus du MLM de la population dominante avec l'intervalle temporel séparant deux mesures (*ANNEE* = année de la première mesure, *LAG* = Nombre d'année entre les 2 mesures)



Résumé

Le changement climatique est susceptible d'impacter fortement le secteur méditerranéen. L'influence de l'augmentation de l'intensité et de la fréquence des sécheresses y est déjà perceptible sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers, comme en témoignent d'importantes vagues de dépérissements et des changements de productivités. Parmi les mécanismes permettant l'adaptation d'une population d'arbres aux variations de l'environnement, la plasticité phénotypique est l'unique réponse possible à l'échelle de l'individu et donc des peuplements existants. Des travaux récents montrent que la sylviculture, en influant notamment sur la structure des peuplements et le statut social des individus, est susceptible d'avoir sur cette réponse un impact important.

Dans ce cadre, nous avons cherché à préciser dans quelle mesure la sylviculture peut modifier la relation entre la croissance et le climat de peuplements de cèdre de l'Atlas du Mont Ventoux (84). L'hypothèse de travail retenue est que la dynamique de croissance secondaire est une variable intégratrice des caractéristiques intrinsèques et des conditions de croissance de l'arbre, permettant de décrire la plasticité de son fonctionnement. L'analyse de la croissance s'est appuyée sur l'ajustement de modèles linéaires mixtes. La réponse aux facteurs climatiques a été appréhendée via des coefficients de corrélation et la méthode de discrimination CART.

Nous mettons en évidence une influence significative de la sylviculture sur la réponse au climat des arbres au statut dominant. Cette interaction peut conduire à une limitation de l'effet moyen négatif des années sèches, à travers un gradient de densité beaucoup plus large que celui résultant des prescriptions actuelles. La réaction des peuplements aux années caractéristiques semble en revanche peu affectée par la sylviculture.

Summary

Climate change is expected to strongly impact the mediterranean zone. The impact of drought increase – both in frequency and intensity – is already obvious on forest ecosystems, with important dieback waves and changes of productivity. Among the adaptation mechanisms of a tree population, the phenotypic plasticity is the only one occurring at the individual scale, thus important for current forest stands. Recent works highlight the impact of silviculture on phenotypic plasticity through modulation of the stand structure and the social position of the tree.

Therefore, the impact of silviculture on the climate - growth relationship of cedar has been assessed in Mont Ventoux, France. The radial growth dynamic has been used as a proxy of the functioning plasticity of the trees. Growth analysis has been done using linear mixed models. Climate response has been studied using correlation coefficient and CART discrimination method.

We highlight a significant influence of silviculture on the climate response of dominant trees. This interaction could lead to a limitation of the negative effect of dry years, through an important density gradient, exceeding the current guidelines. However, silviculture impact on stands reactions to negative pointer years seems to be weak.