



HAL
open science

Dendroécologie comparée du sapin pectiné et du hêtre commun le long d'un gradient altudinal

Maxime Cailleret

► **To cite this version:**

Maxime Cailleret. Dendroécologie comparée du sapin pectiné et du hêtre commun le long d'un gradient altudinal. Sciences du Vivant [q-bio]. 2008. hal-02813875

HAL Id: hal-02813875

<https://hal.inrae.fr/hal-02813875>

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.



INRA Centre d'Avignon

Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes UR 629

**Mémoire de Master 2 Systèmes Ecologiques :
Fonctionnement et Modélisation des Ecosystèmes terrestres**

DENDROÉCOLOGIE COMPARÉE DU SAPIN PECTINÉ ET DU HÊTRE COMMUN LE LONG D'UN GRADIENT ALTITUDINAL

CAILLERET Maxime

Directeur de stage : Hendrik DAVI

Année universitaire : 2006/2007

Université de Bordeaux 1

UFR des Sciences Biologiques

I. INTRODUCTION	4
II. MATERIEL ET METHODES	5
1. Sites d'étude. (<i>Annexe 1</i>)	5
2. Les espèces étudiées : <i>Abies alba</i> , <i>Fagus sylvatica</i> (<i>Annexe2</i>)	6
3. Analyse dendrochronologique	7
III. RESULTATS	9
1. Paramètres dendrochronologiques (<i>Annexe 4</i>).	9
2. Analyse dendroclimatique	13
a) Années caractéristiques (<i>figure b</i> , <i>Annexe 5</i>).	13
b) Corrélations entre conditions climatiques mensuelles et indice de croissance annuel	14
c) Effet du changement global	14
3. Effet de l'altitude	15
4. Effet du débourrement végétatif sur la croissance. (<i>figure 5</i>)	17
5. Analyse des facteurs influençant la production de structures reproductives	17
6. Effet de la production de cônes sur la croissance : (<i>Figure 6</i>)	19
IV. DISCUSSION	19
V. CONCLUSION	23

Remerciements

Avant d'exposer mon travail, je tiens tout d'abord à remercier tous les chercheurs et techniciens, et notamment la fameuse équipe de Basket, de l'unité des Recherches Forestières Méditerranéennes et de l'Unité Expérimentale de l'INRA d'Avignon pour leur accueil et la bonne humeur régnant dans le labo.

Un grand merci plus particulièrement aux membres de l'équipe, qui m'ont encadré et qui m'ont fait partagé leurs nombreuses connaissances : Nicolas, l'éternel blessé au foot ; William, le bourreau des cœurs (de sapin !) ; Florence, pour le partage du panier AMAP ; Philippe pour ses jeux de mots très renommés ; et Hendrik, toujours disponible la journée mais surtout les soirs et week-ends ...

Leur confiance pendant ces 6 mois de stage (plus ceux de l'année passée), et leur aide pour la rédaction de ce mémoire m'a été très bénéfique. Merci aussi de m'avoir fait partager leurs compétences scientifiques et surtout, leurs qualités humaines.

Je remercie aussi Gwen pour ses connaissances sur la repro du sapin, et Jean-Noel pour son aide entomologiste.

Enfin, je n'oublie pas non plus les stagiaires et thésards présents au sein de cette unité : Thomas, Laurent, Arnaud, Gwen, Annabelle ... pour les soirées avignonaises passés en leur compagnie (et Hendrik !), et avec qui les discussions autour d'un thé ou d'un verre furent très enrichissantes.

I. INTRODUCTION

Les modèles climatiques prévoient d'ici 2100 et selon les scénarios une augmentation de température de 2,2 à 5,1°C pour le sud de l'Europe, associée à des diminutions de 4 à 27 % des précipitations annuelles et surtout estivales (Christensen *et al.* 2007 ; IPCC 2007). Sur le Mont-Ventoux où le sapin pectiné (*Abies alba*) et le hêtre commun (*Fagus sylvatica*) recolonisent un milieu fermé pionnier (pinèdes), les effets causés par ce changement climatique devraient être intenses, d'autant plus que les températures ont déjà augmenté de l'ordre de 0,4°C par décennie depuis 1960, cette tendance étant plus marquée pendant la saison estivale (0.6 à 0.7°C par décennie).

Face à cette évolution rapide du climat, il est nécessaire d'étudier les conséquences sur la dynamique et la croissance de chaque espèce. Si l'étude des facteurs influençant l'accroissement des hêtres et des sapins a fait séparément l'objet de nombreux travaux (Rolland 1993a ; Rolland *et al.* 2000 ; Desplanque 1997 ; Lebourgeois 1997, 2005, 2006 ; Dittmar *et al.* 2003 ; Manetti & Cutini 2006), aucune n'a comparé leur comportement face aux conditions climatiques alors qu'ils vivent souvent en association. En outre leur sensibilité aux gelées et à la sécheresse sont certes connues (Becker 1981 ; Guehl 1985 ; Badeau 1995 ; Geßler *et al.* 2007) mais peu quantifiées.

L'étude de l'évolution de leur potentiel de croissance le long d'un gradient altitudinal est intéressante d'une part parce qu'elle peut mettre en évidence des besoins différents entre ces 2 espèces et d'autre part parce qu'un tel transect mime partiellement l'augmentation des températures prévue par le changement climatique. Les résultats obtenus *via* cette analyse spatiale complètent ceux issus d'une étude dendroclimatique. Celle-ci, menée sur le hêtre et le sapin du Mont-Ventoux était rendue nécessaire du fait des divergences apparues dans les résultats des études précédemment citées, divergences dues à la localisation des sites étudiés (par exemple les travaux de Lebourgeois (1997, 2005, 2006) sur les peuplements RENECOFOR indiquent que les réponses au climat varient d'une placette à l'autre).

La méthodologie employée dans ce travail fait appel à des procédures dendrochronologiques (Cook 1987 ; Schweingruber 1988) qui sont utilisées dans de nombreux domaines : paléoclimatologie, archéologie, géomorphologie, écologie... L'augmentation de la dimension radiale de la tige est une mesure de l'activité du cambium d'un arbre ; c'est un indicateur de la croissance de la forêt et des changements environnementaux.

Pour compléter cette caractérisation écologique du sapin pectiné, la production d'organes reproducteurs a été analysée et confrontée aux données d'accroissement pour tester les théories du trade-off. Cette production doit aussi être mieux connue (Sagnard 2001) car elle influe aussi sur le fonctionnement et la dynamique de l'écosystème. Certaines études montrent qu'elle agit sur la croissance des arbres car c'est un puits d'assimilats (Eis *et al.* 1965 ; Fenner 1985). Obeso (2002) définit les coûts de la reproduction actuels comme des pertes dans le futur succès reproducteur potentiel. Les publications évoquant le trade-off entre la reproduction et la croissance sont courants mais la plupart restent théoriques ou sont menés sur des espèces herbacées (Bazzaz & Grace 1997 ; Koenig & Knops 1998). Cette approche est ici conduite sur une espèce de fin de succession - le sapin pectiné -, afin de confirmer ou non ces hypothèses. Enfin ces résultats intègrent l'étude générale de la dynamique de ces espèces et de ses processus (dispersion (Sagnard 2007), régénération et mortalité).

L'originalité de ce travail est donc d'étudier et de comparer deux espèces qui sont en association sur la face Nord du Mont-Ventoux, le long d'un gradient altitudinal continu censé mimer l'augmentation des températures et la baisse des précipitations. L'évolution des potentialités de croissance de chaque espèce est analysée. Elle complète ainsi l'analyse temporelle des modifications d'accroissement radial survenues ces dernières années et les résultats de l'étude dendroclimatique. Par l'analyse conjointe des processus comme la croissance, la phénologie et la reproduction, cette étude vise à acquérir des connaissances sur le fonctionnement et la dynamique des hêtres et des sapins sur le Mont-Ventoux. Enfin son autre intérêt est de contribuer à une meilleure compréhension des bases fonctionnelles de la reproduction du sapin pectiné (analyse spatiale et temporelle).

II. MATERIEL ET METHODES

1. Sites d'étude. (Annexe 1)

La plupart des arbres étudiés sont localisés sur le Mont-Ventoux. Ce massif montagneux provençal culminant à 1909 m est un anticlinal orienté Est – Ouest situé au début des Pré-Alpes sèches. Le Mont-Ventoux a été un haut-lieu de la reforestation (programme RTM : Restauration des Terrains de Montagne) et de la lutte contre l'érosion, induite au dix-neuvième siècle par la surexploitation pastorale et forestière. Ainsi, les forêts qui le recouvrent actuellement sont pour la plupart pionnières (pineraies), et recolonisées par des espèces plus tardives dans la succession (sapin et hêtre notamment). Nous avons aussi pris en compte un échantillon de sapins situés sur la montagne de

Lure ; ce massif à l'Est du Ventoux s'apparente à celui-ci (même morphologie, mêmes types de végétation) et a un passé plus ou moins identique.

Les peuplements de sapin sont généralement des futaies plus ou moins régularisées, mais assez hétérogènes. Ceux de hêtre sont souvent des taillis vieillis ou des « futaies sur souche ». Les sols observés au niveau des parcelles étudiées vont du lithosol calcaire (Du Merle & Guende 1978) aux éboulis d'un mètre de profondeur. Les réserves utiles maximales sont cependant probablement faibles compte tenu d'un fort taux en éléments grossiers (entre 50 et 80%), d'une forte pente (30° en moyenne) et d'une forte infiltration d'eau dans la roche mère calcaire.

Concernant le climat, la station du Mont-Serein (1445m d'altitude, versant Nord) reçoit 1270 mm de précipitations en moyenne (diagramme ombrothermique *Annexe 1*). Celles-ci sont réparties irrégulièrement : régime de type APHE (pluies essentiellement automnales, l'été est la saison la plus sèche) (Thinon 1978) caractéristique du bioclimat méditerranéen. La température moyenne est de 6,6°C. Des stations météorologiques portables (Hobos¹) ont été installées sur le gradient Nord du Mont-Ventoux et révèlent que la température moyenne diminue de 0,8°C quand l'altitude augmente de 100 m. L'humidité relative ne semble pas évoluer entre 950 et 1500 m. Pour les précipitations, les données sont en cours d'acquisition mais des études précédentes indiquent qu'elles augmentent de 43 mm par élévation de 100 m en altitude (versant sud).

2. Les espèces étudiées : *Abies alba*, *Fagus sylvatica* (Annexe2)

Le hêtre est présent sur le Mont-Ventoux de 950 à 1500 m d'altitude (étages Montagnard-Méditerranéen et Montagnard-Médio-européen) en versant Nord mais aussi en versant Sud. En ubac, il est généralement associé avec le sapin pectiné (Barbero *et al.* 1978). Cette association révèle que ces deux espèces sont influencées globalement de la même façon par les conditions environnementales, mais il est nécessaire de rappeler quelques différences importantes pour les analyses qui suivent.

Tout d'abord, elles font partie de 2 groupes fonctionnels différents. Le hêtre possède un bois à pores diffus alors que celui du sapin est à zone initiale poreuse, les mécanismes de production de bois ne sont donc pas les mêmes (Gartner *et al.* 2002). De plus, *Abies alba* possède des aiguilles sempervirentes qui persistent pendant 7 à 9 ans au contraire du hêtre dont les feuilles sont décidues.

¹ Enregistreurs miniatures autonomes : <http://www.prosensor.com/>

Concernant la phénologie, sur le site étudié, *Fagus sylvatica* débourre généralement deux semaines plus tôt que le sapin.

3. Analyse dendrochronologique

Les prélèvements ont été effectués sur 60 sapins et 63 hêtres localisés au niveau du transect Nord du Mont-Ventoux. En 2006, leur débourrement végétatif a été suivi ainsi que leur production de cônes et de sacs polliniques pour le sapin (Cailleret 2006), et la production de fânes pour le hêtre. Pour une meilleure lisibilité des résultats, ces individus ont été rassemblés en groupes d'altitude : 5 pour le sapin (N1 à N5) et 3 pour le hêtre (C1 à C3). Pour ajouter une dimension temporelle à notre analyse de la production de cônes, 20 sapins situés sur la parcelle dite « du Contrat » et sur la zone « du Mont-Serein » et 21 sapins situés sur la montagne de Lure (21 individus), tous suivis en production de cônes depuis 2002, complètent notre échantillonnage. Enfin, nous avons aussi profité d'une étude en cours sur la croissance en hauteur de 21 sapins de la parcelle 34 (FD du Mont-Ventoux) pour les intégrer à notre échantillon ; ce jeu de données est intéressant car Morris (1951) indique que l'effet négatif de la production des organes reproducteurs sur le taux de croissance d'*Abies balsamea* est plus visible sur la hauteur de l'arbre que sur les variations de croissance radiale.

Une carotte par arbre a été prélevée à la tarière de Pressler, à 1.30m du sol, à cœur si possible, et parallèlement aux courbes de niveau pour éviter le bois de compression. La hauteur et la circonférence de chaque arbre a été mesurée en 2004 (Contrat-Mont-Serein et Lure) ou en 2006 (gradient et parcelle 34) respectivement à l'aide d'un dendromètre Vertex² et d'un ruban dendrométrique.

Chronologie des cernes : Chaque carotte a été scannée à une résolution de 1200dpi puis les largeurs de cernes ont été pointées grâce au logiciel CooRecorder, ces coordonnées étant ensuite transcrites en largeurs de cernes à une résolution de 0.01 mm par le logiciel CDendro (CDendro 5.3 & CooRecorder 5.3 ; Larsson L.A. *et al.* 2006. Cybis Elektronik & Data AB. Sweden). Une chronologie élémentaire brute par carotte est ainsi obtenue.

Pour chaque espèce, une chronologie moyenne brute est calculée, elle servira de référence pour y confronter de façon visuelle et statistique (corrélations) chaque chronologie individuelle. Les chronologies décalées d'une ou plusieurs années par rapport à la moyenne (censée tamponner les erreurs) sont ainsi repérées et corrigées. Cette phase indispensable d'interdatation permet de détecter les faux cernes, les cernes manquants ou bien les erreurs commises lors de la mesure. Ainsi, après

² Note technique du Vertex : http://www.fsagx.ac.be/gf/Notes%20techniques/ntfg_01.pdf

correction de chaque chronologie individuelle, nous pouvons, en les moyennant, établir la chronologie maîtresse de chaque espèce et de chaque population. Leur synchronisme est vérifié dans un second temps à l'aide des années caractéristiques observées par les études précédentes menées sur ces deux espèces.

A partir de ces largeurs de cernes, les accroissements en surface de cerne sont calculés car ils sont plus proches de l'accroissement de biomasse que la largeur de cerne (Briffa 1992 dans Bert 1992). Lorsqu'une carotte n'est pas à cœur, une estimation de la largeur totale des cernes manquants est nécessaire pour éviter de fausser cette étape. D'ailleurs, par la suite, tous les âges cités sont des âges cambiaux. Ceci correspond au nombre de cernes annuels à un niveau donné, et dépend des facteurs génétiques, écologiques (luminosité), sylvicoles (densité) et biotiques (broutage). Selon Hibbs *et al.* (non publié) le sapin du Mont-Ventoux met en moyenne 19.4 ans (de 7 à 78 ans !) pour atteindre 30cm. On peut donc s'attendre à ce que l'âge cambial à 130 cm soit en moyenne (avec une grande variabilité inter - individuelle) inférieur d'une trentaine d'années à l'âge total de l'arbre.

Pour chaque espèce, chaque population et chaque niveau altitudinal du transect, différents paramètres utilisés en dendrochronologie sont calculés (Schweingruber 1988 ; Cook & Briffa 1990) (*Annexe 3*).

Pour l'analyse dendroclimatique, les données brutes en surface de cerne sont transformées en indices de croissance annuels au moyen de moyennes mobiles pondérées d'ordre 7 (Desplanque 1997). $I_c = 16 * X_t / (X_{t-3} + 2 * X_{t-2} + 3 * X_{t-1} + 4 * X_t + 3 * X_{t+1} + 2 * X_{t+2} + X_{t+3})$

Cette phase de standardisation permet une bonne élimination des basses et moyennes fréquences. Elle extrait notamment l'effet de l'âge sur la croissance radiale. Les corrélations entre indices de croissance et précipitations et températures sont calculées séparément mais leur interprétation doit être réalisée conjointement pour tenir compte des colinéarités (négatives) entre ces deux variables. (Cropper 1984 in Desplanque *et al.* 1998). Les données climatiques sont issues d'une part de la station météorologique du Mont-Serein située en versant Nord du Mont-Ventoux (altitude = 1445m), et d'autre part de la station de Carpentras située en plaine (99m). Les données de la première station sont donc plus intéressantes car plus proches des sapins étudiés mais leur période d'acquisition est assez courte (12 années : 1993-2005). Celles de Carpentras constituent une série plus longue (41 années : 1964-2005) et peuvent être utilisées car elles sont assez proches géographiquement de la zone étudiée (Tessier 1989). Les corrélations obtenues entre la croissance des sapins situés à Lure et les données climatiques (recueillies sur le Ventoux ou à proximité) sont nettement moins bonnes de celles obtenues pour les sapins du Ventoux. Le climat doit donc être assez différent entre ces deux massifs. La vingtaine de sapins situés à Lure ont ainsi été extraits de cette analyse.

Pour étudier l'effet de la date de débourrement végétatif sur la croissance, les données phénologiques acquises en 2006 ont été confrontées aux indices de croissance individuels de cette année. La date de débourrement végétatif varie avec l'altitude. Pour chaque niveau, la date potentielle de débourrement est déterminée comme correspondant à la moyenne des dates de débourrement des sapins situés à ce niveau. Celle-ci nous a servi à repérer les décalages phénologiques entre les individus. De la même manière, le rapport (RIc) entre l'indice de croissance de chaque individu et la moyenne des indices des arbres de même niveau est calculé. On s'extrait ainsi du fait que l'année soit favorable ou pas, et de l'effet altitudinal. Si ce rapport est positif, l'arbre a eu proportionnellement une meilleure croissance que ses voisins de même niveau.

La production de structures reproductives : cônes femelles et sacs polliniques, a été estimée pour chaque sapin (Cailleret 2006). Une analyse spatiale a été réalisée pour déterminer les facteurs susceptibles d'influencer la production de ces organes reproducteurs (taille de l'arbre, accroissement de l'année passée, statut social, altitude...). Elle est complétée par l'étude des variations temporelles du nombre de cônes produits, mesurée par le passé dans l'unité. L'effet de la production de cônes femelles sur la croissance des sapins a été estimé en comparant les indices de croissance annuels de chaque arbre (analyse inter – individuelle) mais aussi en confrontant l'évolution de la production de cônes et les moyennes annuelles des indices de croissance (analyse inter – année).

Les différents paramètres dendrochronologiques ont été calculés à l'aide de procédures en VisualBasic sous Excel, les analyses statistiques étant réalisées à l'aide de la version 2.5.0 du logiciel R.

III. RESULTATS

1. Paramètres dendrochronologiques (*Annexe 4*).

Les données de base et principaux résultats des calculs des paramètres dendrochronologiques sont rapportés dans le tableau *Annexe 4*. Notre interdatation pour le sapin semble bonne car le coefficient de corrélation entre cette chronologie et celle réalisée par Serre-Bachet (1986) est de $R=0.72$.

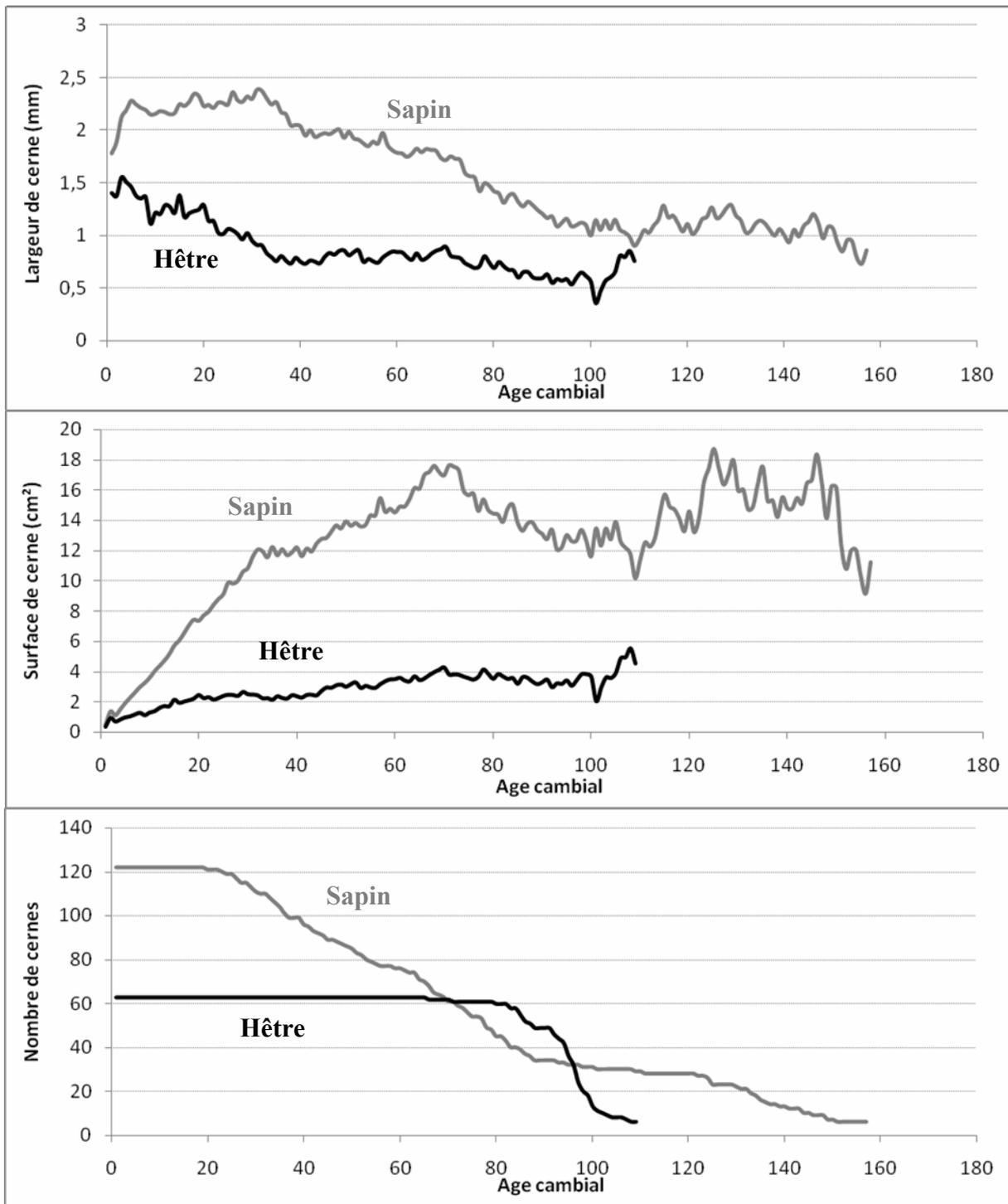


Figure 1a : *Accroissements moyens, exprimés en largeur de cerne, en fonction de l'âge*

Figure 1b : *Accroissements moyens, exprimés en surface de cerne, en fonction de l'âge*

Figure 1c : *Nombre de cernes participant à l'élaboration des courbes des figures a et b (seuls les points où au moins 6 cernes participent au calcul de la moyenne sont pris en compte)*

La comparaison des figures 1a et 1b montre l'intérêt d'utiliser les surfaces de cernes au lieu des largeurs de cernes pour caractériser l'accroissement en biomasse d'un arbre (Pardé & Bouchon

1988). L'évolution des largeurs de cerne n'est pas corrélée avec celle des surfaces. L'analyse des surfaces de cerne est donc préférée pour des raisons géométriques. La surface du cerne moyen pour le sapin est de 10.43 cm^2 (1043 mm^2). Elle varie de $17.59 \pm 8.82 \text{ cm}^2$ pour les sapins situés au Contrat et au Mont-Serein jusqu'à $6.71 \pm 3.78 \text{ cm}^2$ pour les sapins du gradient. Le résultat obtenu est différent et plus proche de l'accroissement réel en biomasse que celui obtenu avec les largeurs de cernes où on note que ce sont les individus de la parcelle 34 qui ont les cernes les plus épais (mais ce sont les plus jeunes : 32 ± 7 ans contre 95 ± 32 ans pour les individus du Contrat – Mont-Serein). La surface de cerne augmente fortement jusqu'à 30 ans, puis cette augmentation est moindre jusqu'à l'âge cambial de 70 ans. Cette rupture de pente est due à l'arrêt de la contribution des arbres de la parcelle 34. Elle semble ensuite baisser jusqu'à 110 ans puis réaugmenter même si ce fait est peu significatif car moins d'une trentaine d'arbres participent à l'élaboration des 50 derniers points de la courbe. Mais les fortes valeurs aux alentours de 70 ans ne correspondent pas à un optimum de croissance : elles résultent de la structure d'âge de notre échantillon. Rolland (1993b) situe plutôt cet optimum vers 170-200 ans pour le sapin. Dans le cas du hêtre, la surface de cerne moyen n'est que de $2.78 \pm 1.39 \text{ cm}^2$. Elle varie de $3.13 \pm 1.47 \text{ cm}^2$ pour les hêtres situés à basse altitude (C1) à $2.38 \pm 1.16 \text{ cm}^2$ pour ceux de haute altitude (C3), et évolue positivement avec l'âge de l'arbre.

Pour *Abies alba*, les sensibilités moyennes individuelles (définition *Annexe 3*) sont comprises entre 0.18 ± 0.02 et 0.21 ± 0.03 entre les différentes populations. Ces valeurs sont comparables à celles obtenues par des précédentes études dendrochronologiques menées sur cette espèce (Desplanque *et al.* 1998 : SM = 0.15 à 0.24 pour des sapins situés en Haute Tarentaise ; Rolland 1993a : SM = 0.12 à 0.26 dans le Briançonnais). La valeur de sensibilité moyenne individuelle pour le hêtre est nettement plus forte : 0.31 ± 0.04 . Elle est de même ordre de grandeur que celle observée par Lebourgeois en 2005 (SM=0.27) et Dittmar *et al.* en 2003 (SM=0.27 à 0.36). Ce constat peut s'interpréter comme étant lié aux différences dans les traits foliaires des deux espèces : le fait d'avoir des feuilles sempervirentes permet une certaine inertie de la croissance. Les sensibilités moyennes des chronologies maîtresses varient de 0.13 à 0.15 pour le sapin, ce qui est aussi comparable aux valeurs observées dans la littérature (Manetti 2006 : 0.12-0.13 ; Desplanque 1997 : 0.10-0.19 ; Rolland 1993b : 0.11-0.16), et de 0.19 à 0.23 pour le hêtre. Lorsque l'on étudie plus précisément les sapins du gradient altitudinal, ces valeurs varient de 0.13 pour le niveau N5 à 0.18 pour N1 et N2. Cette faible augmentation de valeur avec la descente en altitude peut s'expliquer par le fait que les fortes valeurs sont habituellement observées dans les zones à climat très contrasté (Desplanque 1997). Mais cette observation n'est, par contre, pas faite dans le cas du hêtre.

Les valeurs obtenues pour le coefficient d'interdatation sont assez élevées : de 0.62 à 0.84 pour le sapin, et de 0.65 à 0.74 pour le hêtre. Elles sont proches des résultats obtenus dans la littérature : 0.55 à 0.86 (Desplanque 1997) et 0.46 à 0.82 (Lebourgeois 2005). Au sein de chaque population (Lure ; Contrat – Mont-Serein ; gradient ; parcelle 34) ou de chaque niveau sur le gradient, les chronologies sont donc bien synchronisées, les individus ont une réponse homogène au climat. Le meilleur degré de synchronisation pour le sapin est obtenu pour la population de la parcelle 34, ceci s'explique par l'homogénéité des arbres échantillonnés (âges et tailles très proches). Le groupe le moins bien synchronisé est le « gradient » car les sapins le composant sont assez dispersés géographiquement et notamment selon l'altitude.

Les valeurs des coefficients d'autocorrélation des cernes d'ordre 1 à 6 sont statistiquement équivalentes pour les deux espèces : de 0.68 en moyenne pour l'ordre 1, et des minimums de 0.28 (hêtre) et 0.25 (sapin) pour l'ordre 6. Ces valeurs sont proches de celles retrouvées dans la littérature, pour l'ordre 1 : $R_1^2 = 0.513$ à 0.795 (Desplanque 1997) ; $R_1^2 = 0.66$ (Rolland 1993b) ; et pour le hêtre, $R_1^2 = 0.523$ (Lebourgeois 2005). Ces fortes valeurs d'autocorrélation indiquent que la croissance de l'année en cours (n) a un impact important sur la formation des cernes, notamment sur la fabrication du bois de printemps (Lebourgeois 2005), des années suivantes (surtout sur les 2 suivantes, les valeurs pour les ordres 3 à 6 étant plus faibles mais tout de même statistiquement différentes de 0). Lorsque l'on compare ces coefficients entre les populations de sapins, on remarque que les valeurs les plus faibles sont obtenues pour ceux de la parcelle 34 et les valeurs les plus fortes pour Lure. Il ressort bien que les arbres les plus jeunes ont des cernes moins autocorrélés que les anciens (*figure 2*), Rolland (1993a) l'a aussi observé mais de façon moins nette.

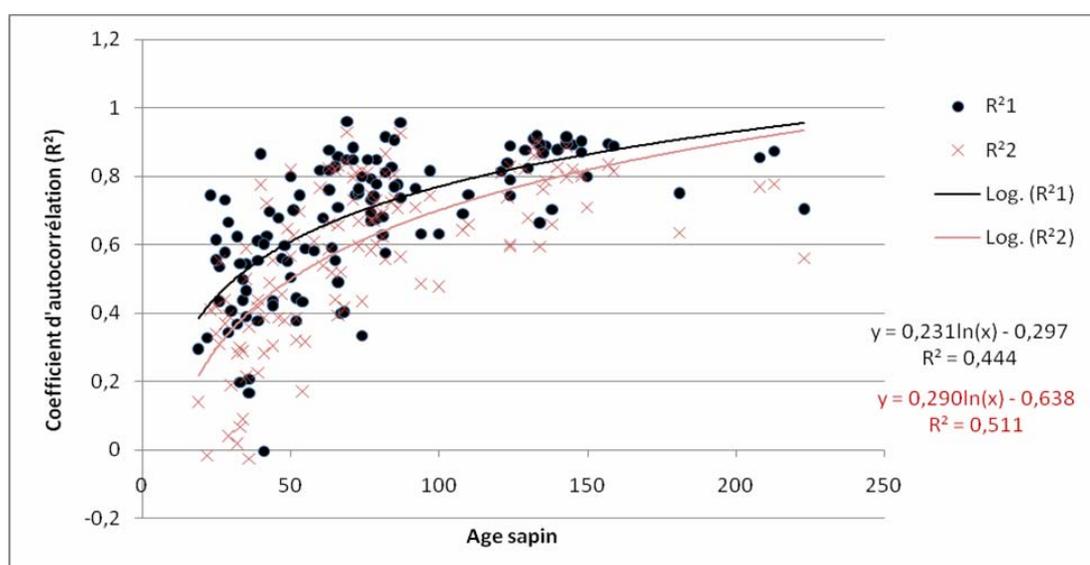


Figure 2 : Effet de l'âge cambial (à 130 cm) du sapin sur les coefficients d'autocorrélation des cernes d'ordre 1 (R^2_1) et d'ordre 2 (R^2_2).

Les arbres jeunes ont une inertie de croissance plus faible que leurs aînés car ils ont moins de racines, leur section de bois d'aubier est moindre ainsi que le volume de houppier, peu de réserves sont stockées dans les tissus.

2. Analyse dendroclimatique

a) Années caractéristiques (figure b, Annexe 5).

Tout d'abord il est intéressant de noter qu'aucun effet des opérations sylvicoles ne ressort de nos chronologies (mais nous manquons de précision sur la date et la qualité des coupes). Concernant l'effet des parasites, il n'existe pas de données, à notre connaissance, sur les attaques des ravageurs du hêtre au Mont Ventoux. Pour le sapin, les années globalement favorables à la tordeuse (*Choristoneura murinana* Hb.) sont 1971, 1979-1980, et 1985-1986 (Candau, J.N., comm. pers.). Son impact négatif sur la croissance ne ressort pas sur la chronologie moyenne à part peut-être l'année 1979.

Les travaux menés par Bert (1992) dans le Jura, Desplanque (1997) et Rolland *et al.* (2000) dans les Alpes internes, et par Lebourgeois (1997, 2006) ont permis d'identifier les années caractéristiques pour le sapin. Celles-ci sont : 1925, 1932 et 1977 pour les années positives, et 1956, 1962, 1976 et 1986 pour les années négatives. Elles concordent bien avec notre chronologie maîtresse même si leurs effets ne sont pas aussi forts sur le Ventoux. En effet, il existe pour le genre *Abies* une synchronisation de la croissance radiale entre des sites distants de 500 km (Koenig & Knops 1998).

Les années caractéristiques pour le hêtre dans le Sud - Est de la France ont été relevées par Lebourgeois (1997, 2005). Les années négatives retrouvées dans notre étude sont : 1926, 1931 et 1945 ; alors que les années 1958 (positive), 1959 et 1989 (négatives) ne sont pas perçues.

Contrairement à l'ensemble de la France où les forêts ont été très affectées par la sécheresse et la chaleur de l'été 2003 (canicule de 2003 ; Landmann *et al.* 2003), dans le Vaucluse et plus particulièrement sur le Mont-Ventoux, l'impact de la sécheresse du début d'été 2004 a été bien plus important. En effet, durant les mois de Juin et Juillet 2004, seulement 7.3 mm sont tombés au niveau de la station du Mont-Serein (4 mm en plaine) alors que pour ces 2 mois de 2003 on a enregistré 60 mm de précipitations. L'été 2004 est moins connu que l'été 2003 car il a été moins chaud (Station du Mont-Serein : 15,3°C de moyenne pour les mois de Juin à Août, 19,3°C pour ces mêmes mois en

2003) et parce que le mois d'Août a été assez arrosé (110 mm contre 30mm pour 2003). Mais ces pluies de fin d'été ont moins d'importance sur la croissance des arbres que celles du début ou du milieu de saison de végétation ; la surface de cerne créée en 2004 est donc plus basse que celle de 2003 (1334 mm² contre 1755 mm²). Ce fait est renforcé par la sécheresse de fin de saison de végétation de l'année précédente (2003) qui a empêché la production de réserves très utiles pour la mise en place du bois initial de l'année suivante.

b) Corrélations entre conditions climatiques mensuelles et indice de croissance annuel

L'étude des moyennes annuelles de température et de précipitation indique qu'elles n'ont aucun effet sur la taille des cernes, mais en affinant l'analyse grâce aux moyennes mensuelles, de nombreux points peuvent être observés (*tableau a, Annexe 5*). Tout d'abord de fortes températures au cours de l'été de l'année précédente (Juillet-Août) ont un impact négatif sur la croissance de l'année en cours pour les 2 espèces étudiées. Ensuite, les conditions climatiques de l'hiver (Octobre - Janvier) précédant la saison de végétation ne semblent avoir aucun effet.

Une forte divergence entre les 2 espèces apparaît lorsque l'on étudie leur réaction face aux températures d'Avril. Le sapin semble apprécier un Avril doux au contraire du hêtre, qui doit craindre le chaud ou bien a besoin de froid. Pendant la saison de végétation (Mai à Août) par contre, la croissance du hêtre est influencée favorablement par la température et ne semble pas être dépendante des précipitations ce qui semble assez surprenante compte tenu du climat régional. La corrélation négative entre les précipitations d'Août et l'indice de croissance radiale du hêtre, même statistiquement significative, est difficilement interprétable. Elle peut être attribuée à la faible puissance du jeu de données et au fort effet de l'année 2004 explicité précédemment.

Le sapin, lui, est beaucoup plus dépendant du régime hydrique pendant la saison estivale que le hêtre. En effet, il réagit de façon positive et significative aux précipitations des mois de Juin et Juillet, et de façon non-significative à celles de Mai. Les températures de Juillet influencent négativement sa croissance mais ce fait peut être attribué plus à la sécheresse estivale qu'à la température elle-même (il existe une corrélation négative entre les températures de Mai à Juillet et les précipitations pendant ces mois).

c) Effet du changement global

La méthode à âge courant (*figures 3a, 3b, 3c et 3d*) est utilisée pour étudier l'effet du changement global sur la croissance des sapins

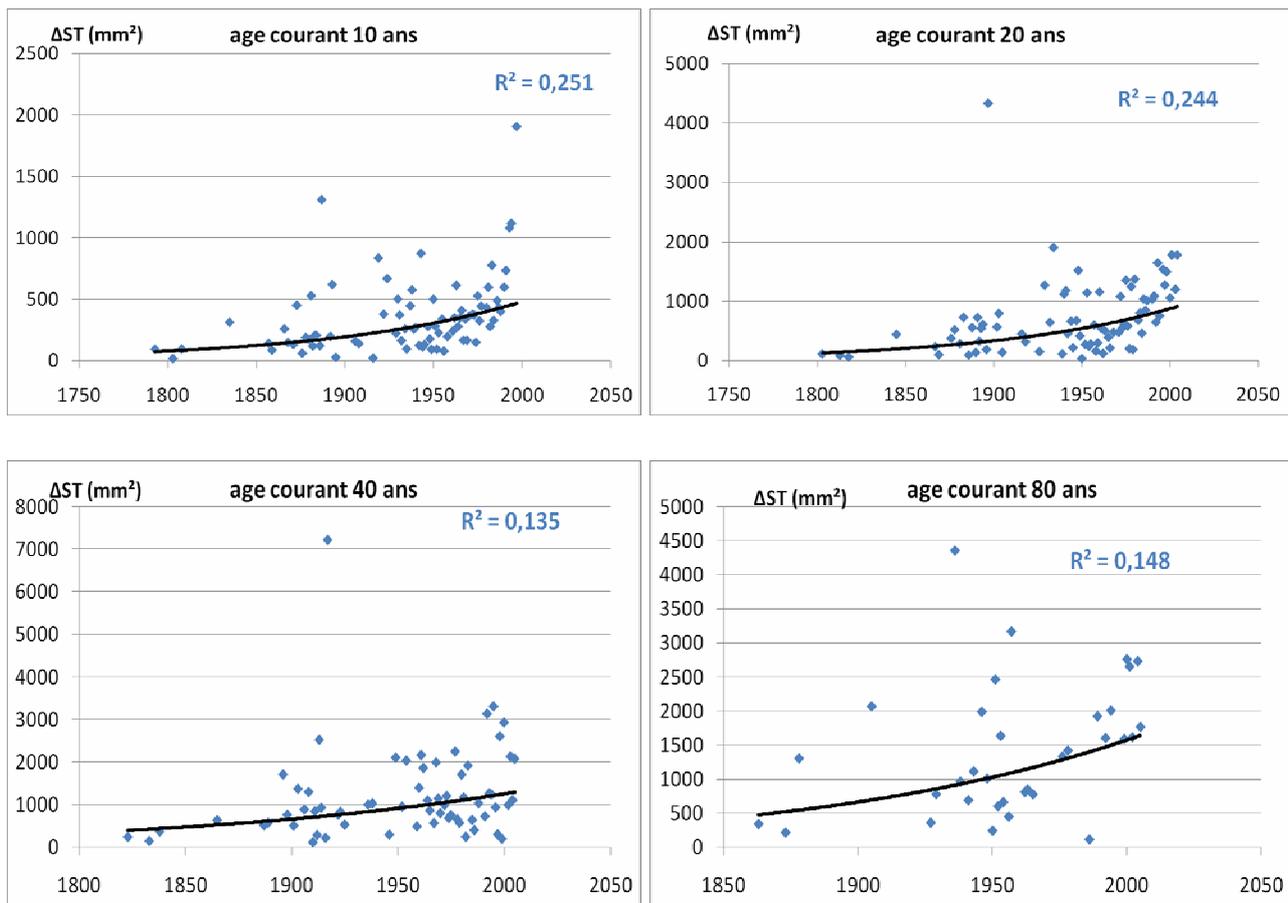


Figure 3a, 3b, 3c, 3d : Surface moyenne des cernes élaborés à l'âge courant de 10, 20, 40 et 80 ans selon la date.

Les sapins qui ont eu 20 ans en 2003 ont une meilleure croissance (1200 mm^2) à cet âge que ceux qui ont fêté leur 20^{ème} anniversaire en 1903 (794 mm^2), ces derniers ayant à leur tour une meilleure croissance que ceux ayant eu 20 ans en 1803 (113 mm^2). Ceci s'observe quelque soit l'âge courant utilisé. Ce résultat doit cependant être modéré car chaque point du graphique est une moyenne issue de peu d'échantillons (1 à 4 arbres) contrairement à l'étude de Becker (1987) où les points correspondent à des moyennes de 4 à 40 valeurs (celles inférieures à 4 étant supprimées). Globalement l'accroissement radial des sapins étudiés sur le Mont-Ventoux (et Lure) augmente. Ils semblent « bénéficier » des effets du changement global.

3. Effet de l'altitude

Le long du gradient altitudinal, la croissance des 2 espèces n'évolue pas de la même façon. En ce qui concerne les sapins, ceux qui ont l'accroissement radial le plus faible sont situés au niveau de N1 ($5.04 \pm 2.55 \text{ cm}^2$), et ceux qui ont la meilleure croissance sont à moyenne altitude (N3) ($9.27 \pm 5.15 \text{ cm}^2$).

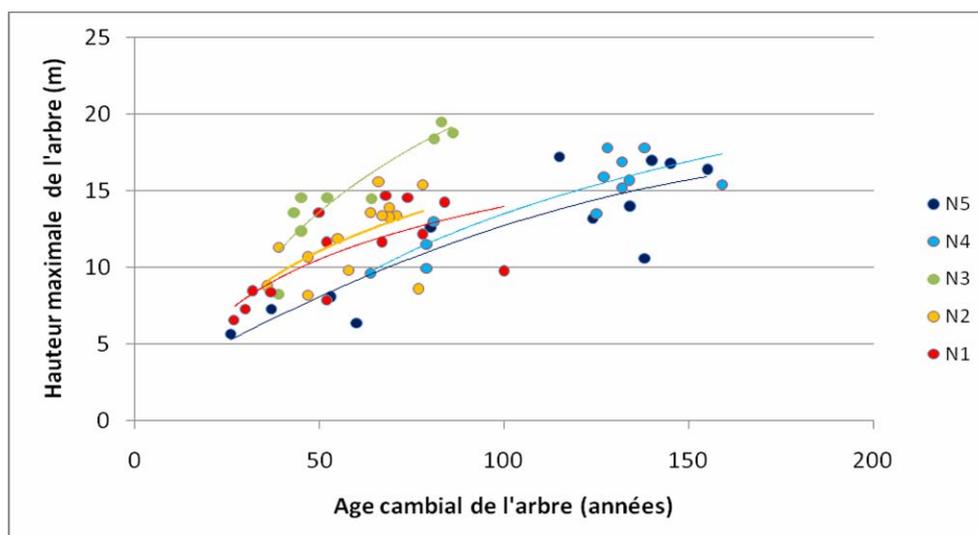


Figure 4 : Hauteur maximale du sapin selon son âge cambial à 130 cm : effet de l'altitude

Les courbes Hauteur-Age (*figure 4*) confirment ce résultat. L'utilisation de cette méthode est justifiée car il n'y a pas de différences significatives entre les facteurs d'élancement des individus de chaque niveau (le rapport Hauteur / Diamètre diminue avec l'âge mais est constant entre les populations). Les sapins ont donc subi une compétition d'intensité équivalente. Les niveaux les plus bas (N1 et N2) semblent avoir une même potentialité de croissance, celle-ci étant supérieure à celle des niveaux N4 et N5. Il y aurait donc un optimum écologique du sapin en termes de croissance qui se situerait entre 1200 et 1280 m. Par contre la montée en altitude semble jouer un rôle néfaste sur la croissance des hêtres. En effet la surface de cerne moyen évolue de $3.13 \pm 1.47 \text{ cm}^2$ pour ceux situés à basse altitude (C1) à 2.38 ± 1.16 pour ceux d'haute altitude (C3). Son optimum de croissance est donc situé entre 1000 et 1130 m d'altitude.

Ces dernières années, une inversion de tendance dans la croissance radiale des arbres est remarquée entre les différents niveaux altitudinaux. Au cours de la période 1977-1986 les sapins de moyenne altitude (N3) sont ceux qui croissent le mieux (9.42 cm^2). Les arbres situés plus bas (N2 et N1) ont un accroissement de 7.41 cm^2 en moyenne, alors que ceux du haut de transect ont un accroissement moindre : 6.28 cm^2 en moyenne pour N4 et N5. De 1997 à 2006, les sapins situés en N3 sont toujours ceux qui ont la meilleure croissance (14.60 cm^2) mais par contre ceux situés en N1 et N2 ont une croissance plus faible (8.57 cm^2) que ceux de haute altitude (11.66 cm^2).

A partir des années 1990, mais surtout 2000, on peut aussi observer chez les hêtres un changement de l'effet altitudinal sur leur croissance radiale. Pour la période 1947-1956, l'accroissement moyen annuel des individus situés à basse altitude (C1) était de 2.71 cm^2 contre 2.22 cm^2 pour ceux de moyenne altitude (C2) et 1.98 cm^2 pour les plus haut (C3). Pour la période 1997-2006, les arbres

situés à basse altitude ont maintenant une croissance équivalente à ceux du haut de transect (3.34 cm² et 3.25 cm), les hêtres de moyenne altitude deviennent donc les meilleurs « producteurs de biomasse » (4.00 cm²).

4. Effet du débourrement végétatif sur la croissance. (figure 5)

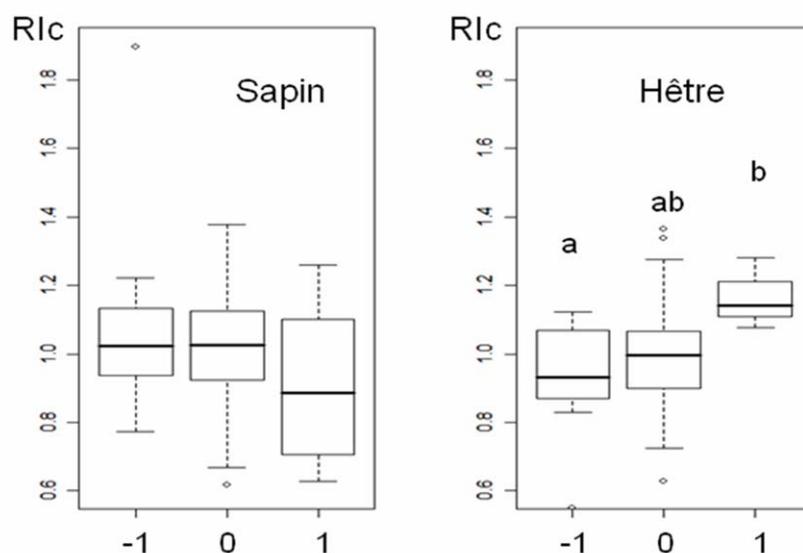


Figure 5 : Impact de la date de débourrement végétatif sur la croissance des sapins et des hêtres. En abscisse : la classe -1 correspond aux arbres qui ont débourré en avance d'au moins 4 jours par rapport aux arbres de même niveau altitudinal. La classe 1 correspond aux arbres en retard de 4 jours au minimum. En ordonnée, Rlc correspond pour chaque classe, à la moyenne des rapports entre les indices de croissance individuels et la moyenne des indices de croissance des arbres de même groupe altitudinal. a est différent de b au seuil de significativité de 1% (Test de Tukey).

Pour un même niveau altitudinal, les sapins qui ont débourré tardivement ont un indice de croissance plus faible que les autres. Même si cette observation n'est pas significative, elle est nettement différente de celle trouvée pour *Fagus sylvatica*. Les hêtres dont le débourrement végétatif est tardif ont cette fois une meilleure croissance que ceux qui débourrent précocement.

5. Analyse des facteurs influençant la production de structures reproductives

Les analyses réalisées par la suite ont été menées essentiellement sur le sapin. Pour le hêtre, nous ne disposons que d'une année de production de faînes (2006), qui fut d'ailleurs trop faible pour faire ressortir les facteurs l'influençant. L'effet du statut social sur la production de cônes et de sacs polliniques chez le sapin ressort bien (p-value < 0.001) : les dominés produisent beaucoup moins que

les autres (Dominants et Codominants). La taille de l'arbre a aussi un impact important sur la fabrication de ces structures reproductives : les sapins les plus hauts mais surtout les plus gros sont ceux qui en produisent le plus ($p\text{-value} < 10^{-9}$). L'accroissement en surface terrière de l'année passée a aussi un effet positif sur cette production de cônes mais seulement pour les parcelles du Contrat-Mont-Serein et les arbres du gradient et uniquement lors des années de forte production. L'analyse de l'évolution de la production de cônes et de sacs polliniques sur le gradient Nord du Ventoux, indique qu'il existe une corrélation positive avec l'altitude. Mais ceci est dû au fait que les arbres les plus vieux (et les plus gros) sont situés en haut du transect. Lorsqu'on analyse les résidus de la régression linéaire entre la production de structures reproductives et la circonférence (pour extraire ce dernier facteur), il semblerait qu'il y ait, comme pour la croissance, un optimum de production à moyenne altitude (1150-1300m) même si ce n'est pas significatif (*résultats non présentés*). Enfin, il ressort de cette étude que les sapins qui produisent le plus de cônes femelles sont aussi ceux qui possèdent le plus de sacs polliniques ($p < 0.001$; $R^2 = 0.21$). L'analyse des variations temporelles de production de cônes femelles est aussi intéressante (*Figure 6*)

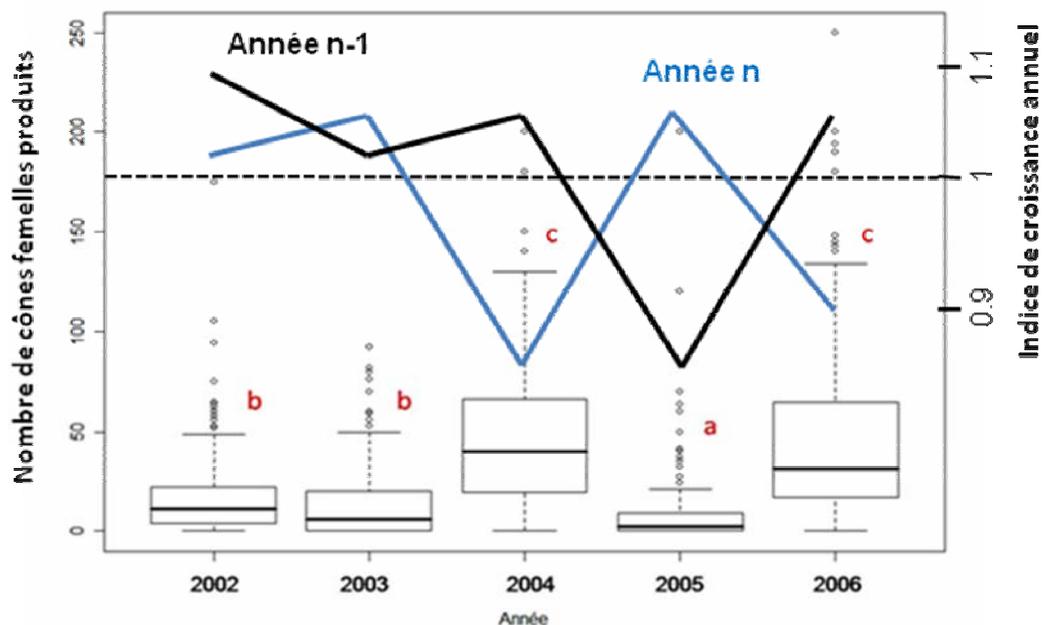


Figure 6 : Variation interannuelle de la production de cônes femelles (boxplot), de l'indice de croissance de l'année en cours (*courbe bleue*) et de l'année passée (*courbe noire*) pour les sapins du Mont-Ventoux. a, b, et c sont différents au seuil de significativité de 5% (Test de Tukey)

Une relation positive entre la production de cônes et l'indice de croissance de l'année passée (année d'induction des bourgeons reproductifs) est observée. Les fortes productions de 2004 et 2006 sont

aussi expliquées respectivement par la sécheresse et les fortes températures de l'été 2003 et la faible pluviométrie de l'été 2005. Les faibles productions de 2003 et 2005 peuvent être dues aux basses températures du mois de Février de ces années. Aucune cyclicité dans la production de cônes ne peut être observée sur un jeu de données de 5 ans seulement, mais par contre deux fortes productions ne se suivent jamais.

6. Effet de la production de cônes sur la croissance : (Figure 6)

Pour une année donnée, aucun effet de la production de cônes sur l'indice de croissance de l'année en cours n'est visible pour le sapin (les gros producteurs ont un indice de croissance équivalent à celui des arbres qui ne produisent peu ou pas). Par contre, lorsque l'on superpose les variations inter-annuelles de ces indices de croissance avec la production de cônes de l'année en cours, on remarque pour les faibles accroissements de 2004 et 2006, qu'ils correspondent à une année de forte production de structures reproductives. Sur les sapins de la parcelle 34, la baisse de croissance en hauteur est d'ailleurs plus marquée que celle radiale pour l'année 2004 mais pas pour 2006.

IV. DISCUSSION

Il est intéressant de noter que la température moyenne annuelle mais surtout les précipitations annuelles n'ont pas d'effets significatifs sur la croissance du hêtre et du sapin. La forte variabilité intersaison des pluies, caractéristique du climat méditerranéen, explique ce fait. En effet, les sols du Ventoux sont rapidement rechargés en eau par les pluies automnales ou hivernales (qu'importe la pluviométrie pendant ces 6 mois, le sol aura la même quantité d'eau au début de la saison de végétation).

Le sapin et le hêtre poussent ici en association, leur croissance devrait donc être influencée par les mêmes paramètres climatiques. C'est en effet ce que l'on retrouve pour les conditions de l'année précédente et celles du début d'année. Une forte sécheresse estivale l'année précédente (n-1) a un effet négatif sur la production de bois initial de l'année en cours (n) (Rolland 1993a ; Desplanque 1997 ; Macias *et al.* 2006). Les conditions de l'automne n-1 sont corrélées positivement avec l'indice de croissance de l'année suivante notamment pour le hêtre. Badeau (1995) retrouve cette relation et l'explique par une meilleure croissance racinaire. Ensuite, même si Dittmar *et al.* (2003) notent un impact positif des températures de Décembre et Janvier sur la croissance de hêtres dans les Pyrénées, et même si Guehl (1985) note que le sapin est capable de photosynthétiser jusqu'à -5°C, elles ne semblent pas influencer la croissance de nos deux espèces. Celles-ci résistent d'ailleurs assez bien aux gels et à la cavitation hivernale (Becker 1981 ; Guehl 1985). Les basses températures hivernales

ont plus de probabilité d'entraîner une défoliation qu'une embolie des vaisseaux (Manetti & Cutini 2006).

Par contre, ils réagissent différemment aux conditions du début de saison de végétation et de la période estivale. On aurait pu s'attendre à ce que les 2 espèces apprécient de fortes (douces) températures en Avril car elles entraînent un allongement de la saison de végétation et donc une meilleure assimilation carbonée, due à un débourrement et à une activation du cambium plus précoce (Badeck *et al.* 2004 ; Jump *et al.* 2006). C'est en effet ce que l'on retrouve pour le sapin comme dans la plupart des études menées sur le même sujet (Bert 1992 ; Rolland 1993a ; Manetti & Cutini 2006). Le hêtre, au contraire, réagit négativement. Badeau (1995) parvient au même constat dans les hêtraies de Lorraine. Une hypothèse l'expliquant est qu'une activité photosynthétique plus précoce peut entraîner un épuisement rapide des réserves en eau. Mais une autre théorie semble être plus réaliste : au premier abord, un débourrement végétatif précoce semble être positif pour un individu, mais indirectement il augmente le risque qu'un gel tardif (fréquent en montagne) vienne occasionner des dégâts au niveau des bourgeons ouverts et des feuilles. Ces gelées printanières, connues des forestiers, entraînent une coloration brune des feuilles et les rendent donc inaptes à l'assimilation carbonée (Perrin 1981). Le hêtre semble donc être beaucoup plus sensible aux gelées tardives que le sapin, ce qui explique la différence de réponse face aux températures d'avril. Cette affirmation est confortée par la confrontation entre les données phénologiques et la croissance de l'année 2006 : les hêtres qui ont débourré assez tôt ont été plus affectés par les gels printaniers que ceux qui l'ont fait tardivement, au détriment donc de leur croissance.

De plus, les conditions climatiques de la saison de végétation (Mai à Août) ont aussi un effet différent sur le sapin et le hêtre. *Abies alba* est très dépendant du régime hydrique pendant la saison estivale d'où une réponse aux précipitations toujours positive (Lévy & Becker 1987 ; Bert 1992 ; Desplanque 1998). Il ne craint les fortes températures que si elles sont accompagnées d'une sécheresse. Ceci est dû à sa vulnérabilité à la cavitation, il ferme ses stomates de façon rapide et complète (Guicherd 1994) pour que le potentiel minimum ne descende jamais en dessous de -2MPa quelles que soient les conditions climatiques (Rolland 1993b). Il s'expose donc à des carences minérales (Potočić *et al.* 2005) et son assimilation carbonée s'en trouve réduite.

Au contraire, la croissance du hêtre est influencée favorablement par les températures estivales et ne semble pas être dépendante des précipitations ce qui est assez surprenant dans un contexte climatique à forte influence méditerranéenne. Dittmar *et al.* (2003) et Lebourgeois (2005) font le même constat pour des hêtres situés respectivement dans les Pyrénées espagnoles et dans les Alpes-de-Haute-

Provence (parcelle HET04 du réseau RENECOFOR), au contraire de Badeau (1995) pour des hêtraies de Lorraine. La meilleure tolérance du hêtre face aux sécheresses estivales comparée au sapin, et l'impact positif des températures estivales sur sa croissance sont aussi confirmés par l'analyse de leur répartition spatiale sur le Ventoux et par l'étude de l'évolution de leur croissance avec l'altitude. Jusqu'aux années 1990-2000, l'optimum de croissance des hêtres se situait entre 1000 et 1150 m d'altitude, alors que pour le sapin il était entre 1200 et 1300m. Cette notion d'optimum écologique est reliée à la présence de deux facteurs limitants dont l'intensité de l'impact dépend de l'altitude : les basses températures à haute altitude, et les sécheresses estivales dans la partie basse du transect.

Mais ces dernières années, avec la hausse des températures et l'accumulation des sécheresses estivales, l'effet de l'altitude sur les potentialités de croissance a changé. Les hêtres qui se développent le mieux sont ceux du milieu de gradient (1200-1350 m), ceux en limite basse de répartition sont maintenant ceux qui croissent le moins bien (Jump *et al.* 2006). Les sapins situés à basse altitude (970-1200 m) avaient auparavant une meilleure croissance que ceux situés en haut du transect (1300-1520 m) ; cette tendance s'est maintenant inversée fortement jusqu'à un point assez inquiétant car certains dépérissent (3 des 27 arbres étudiés des niveaux N1 et N2 sont déjà morts) malgré une augmentation globale de production. L'intensité du facteur limitant qui sévit à basse altitude (sécheresse estivale) augmente alors que l'impact du paramètre restreignant l'assimilation carbonée à haute altitude (basses températures) diminue, d'où cette montée en altitude des optimums de croissance. L'augmentation générale de productivité des sapins s'explique par de meilleures conditions atmosphériques (augmentation du taux de CO₂ et des températures) et stationnelles (dépôts d'azote atmosphérique, maturation sylvigénétique ce qui favorise les espèces de fin de succession comme le sapin).

Ensuite, au sujet de la reproduction, il est intéressant de noter qu'il n'existe pas d'antagonisme entre les fonctions mâles et femelles contrairement à *Cedrus atlantica* (Krouchi *et al.* 2004). La production des structures reproductives est influencée favorablement par la taille de l'arbre (Greene *et al.* 2002), son degré d'exposition à la lumière et notamment son statut social (Arista & Talavera 1996). Les individus du genre *Abies* commencent généralement à produire des fleurs à partir de 30 ans (Houle 1999). Philipson (1990) observe ce même seuil minimum d'âge pour *Fagus sylvatica* mais selon Becker (1981), il serait plutôt de 60 – 80 ans, les fructifications dans des peuplements plus jeunes correspondent à un mauvais état de santé. Comme pour la croissance, la production de cônes femelles, de sacs polliniques et le pourcentage de graines pleines (Catrice 2007), semblent être maximaux à moyenne altitude (1150-1300 m). Toutefois le manque de significativité de ces résultats

ainsi que ceux obtenus par l'étude de Van Mantgem *et al.* (2006) menée sur les conifères de Sierra-Nevada affaiblissent cette hypothèse. Ce sont donc les arbres les plus vigoureux qui produisent le plus de structures reproductives. *Abies alba* a bien une stratégie d'espèce de fin de succession (espèce conservatrice de stratégie K). Ses ressources sont allouées à la croissance pour prendre l'ascendant sur ses voisins en termes de compétition. Il pourra ensuite faire beaucoup de descendants et de meilleure qualité ; en contrepartie la probabilité que l'individu meure sans avoir transmis ses gènes est grande.

La production des organes reproducteurs est favorisée par une sécheresse estivale l'année précédente (Philipson 1990 ; Hofgaard 1993 ; Woodward *et al.* 1994 ; Houle 1999 ; Selås *et al.* 2002). C'est pendant cette période que l'arbre induit les bourgeons reproductifs qui se développeront ensuite en fleurs. D'ailleurs, l'induction d'un stress hydrique pendant cette période est une pratique couramment utilisée en horticulture. Le comptage des structures reproductives s'effectuant à la fin de leur maturation, la possibilité d'avortement des bourgeons et des cônes doit aussi être prise en compte. D'une part, ceci peut être dû aux dégâts des insectes (pyrale des cônes du sapin : *Dioryctria abietivorella*) sur les cônes murs (Owens & Morris 1998, Candau J.N. comm. pers.). D'autre part, les basses températures hivernales et printanières causent des dégâts irréversibles sur les bourgeons (Selås & *al.* 2002). Une limitation extrême des ressources disponibles (par exemple forte sécheresse) peut aussi entraîner un avortement des cônes. Ce mécanisme peut donc ajuster l'effort reproductif (Bazzaz & Grace 1997). Mais d'une façon plus générale, il est connu que le développement des structures reproductives nécessite très peu d'eau et peut être temporairement indépendant d'un apport en eau et en carbone (Sala 2006).

Enfin, comme Restoux G. (comm. pers.) l'observe pour la production de sacs polliniques, deux années de forte production de cônes femelles ne se suivent pas même si les conditions climatiques le permettent (Despland & Houle 1997 ; Kantorowicz 2000). Ce phénomène nommé « Masting » consiste en l'existence d'un compromis entre les ressources investies dans la reproduction de l'année en cours et celle de l'année suivante (Ashman 1994), et confère de nombreux avantages d'un point de vue évolutif (Kelly & Sork 2002).

Les relations négatives observées entre la production de cônes femelles et l'indice de croissance moyen de l'année en cours peuvent être attribuées soit à un impact négatif de la maturation des cônes sur l'accroissement en biomasse via un changement d'allocation des assimilats carbonés (Obeso 2002 ; Selås *et al.* 2002), ou soit aux sécheresses du début de saison de végétation. Nos données ne sont malheureusement pas suffisantes pour pouvoir séparer ces deux effets. Cependant, *Abies alba*,

au même titre que tous les vrais sapins (au contraire de *Pseudotsuga menziesii*), est considéré comme étant un faible producteur de cônes (Owens & Morris 1998), il est donc logique de n'observer aucun pattern négatif avéré entre cette production et la croissance de ces individus. Dans le cas du hêtre, Holmsgaard en 1956 (in Eis *et al.* 1965) a montré qu'une bonne année de production de graines conduit à une réduction de l'accroissement radial jusqu'à deux années plus tard. Malheureusement, la fâinée 2006 est trop faible pour réaliser cette même analyse. Le coût réel de la fabrication des structures reproductives est encore controversé (El Kassaby & Barclay 1992). En effet, elles sont capables de photosynthèse mais la quantité de carbone qu'elles fixent semble mineure en comparaison à celle allouée à la production et à la respiration du cône (par exemple 6% pour le Douglas) (McDowell 2000). Körner (2003, dans Sala 2006) émet l'hypothèse que les réserves de carbone suffisent à supporter cette production, de plus il existe une récupération et réallocation des nutriments lorsque la reproduction s'est terminée.

V. CONCLUSION

Les résultats de cette étude apportent de nouveaux éléments qui permettront de prédire les effets du changement climatique sur deux espèces vivant en association sur le versant Nord du Mont Ventoux : *Abies alba* et *Fagus sylvatica*. Tout d'abord le hêtre et le sapin pectiné réagissent différemment au climat. Le premier, meilleur indicateur des variations environnementales, est influencé défavorablement par les gels tardifs alors que le second est plus sensible aux sécheresses estivales. Ce constat est cohérent avec le fait que l'optimum du sapin est situé plus haut que celui du hêtre. Nous notons aussi que la distribution de ces potentiels de croissance a évolué ces dernières années, par la levée du facteur limitant à haute altitude (basses températures), avec une montée de l'optimum dans le cas du hêtre. Enfin il ressort de l'étude de la reproduction du sapin que ce sont les arbres les plus imposants qui produisent le plus de structures reproductives, cette production étant favorisée par une sécheresse estivale l'année précédente. Une année de forte production de cônes concorde d'ailleurs avec un faible indice de croissance, ce qui évoque un « coût de la reproduction » sans pouvoir lui être attribué concrètement. Il est donc nécessaire de poursuivre ce travail avec des séries de production d'organes femelles plus longues, et de le mener sur le sapin, le hêtre, ou d'autres espèces forestières. De plus, l'effet des opérations sylvicoles sur la croissance des individus, doit être mieux déterminé, notamment en analysant les moyennes fréquences. Enfin, pour affiner nos résultats, il est essentiel d'étudier les variations de réserve utile du sol le long du gradient altitudinal et de caractériser la mortalité des arbres situés en limite basse d'aire de répartition, ce qui sera réalisé par le projet d'étude du « Dépérissement des Sapinières dans l'arrière pays Méditerranéen ».

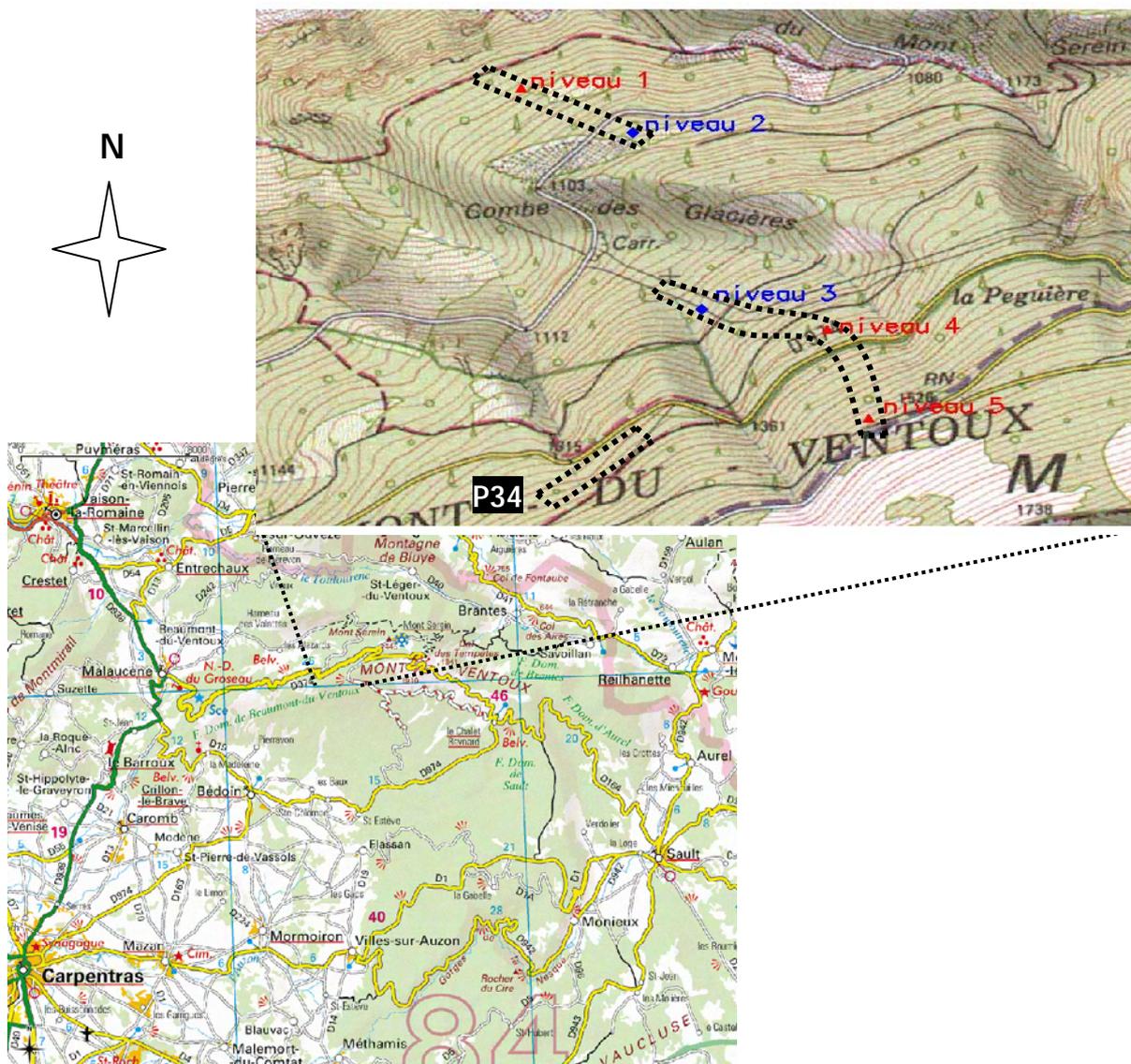


Figure a : Localisation du gradient Nord et de la parcelle 34 du Mont-Ventoux

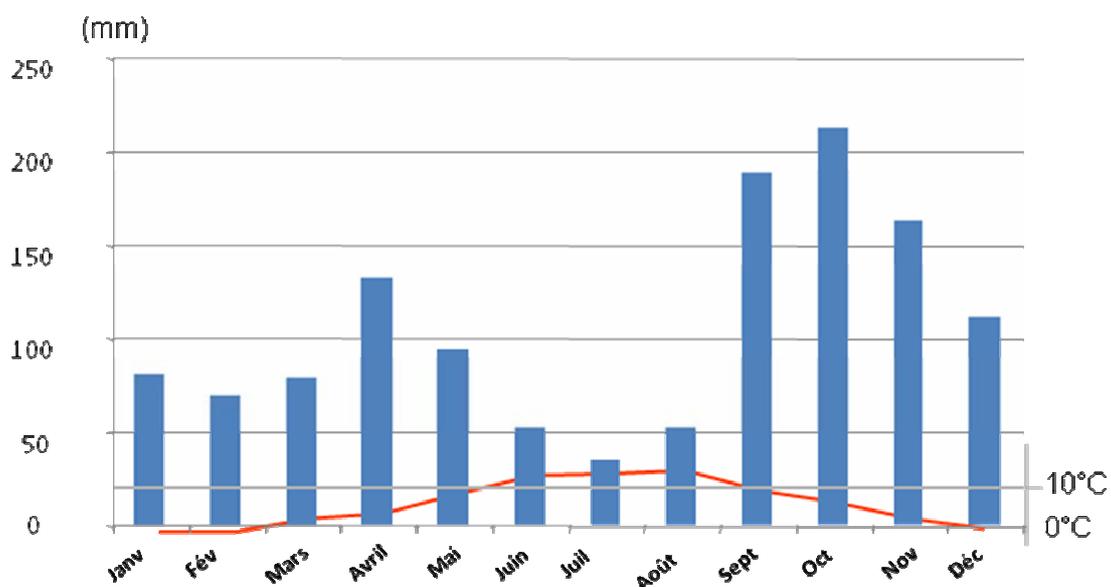


Figure b : Diagramme ombrothermique de la station du Mont-Serein (1445m d'altitude)

Annexe 2 : Caractéristiques principales des espèces étudiées : Abies alba et Fagus sylvatica

Abies alba : Le sapin pectiné est un conifère de la famille des Pinacées, du genre Abies, qui peut atteindre 40 à 50 mètres de hauteur (25 m sur le Mont Ventoux).

Fagus sylvatica : Le hêtre commun est lui une angiosperme de la famille des Fagacées pouvant atteindre ces mêmes ordres de grandeur dans des situations très favorables (Becker, 1981).

Ce sont des espèces monoïques : chaque arbre possède des fleurs femelles et des fleurs mâles. Ces inflorescences sont situées sur le rameau créé l'année précédente (n-1) dans le cas du sapin et sur le rameau de l'année pour le hêtre. Les bourgeons reproductifs sont initiés au mois de Juillet et deviennent différenciés avant fin Septembre. Ils passent ensuite l'hiver en dormance, et s'épanouissent enfin au printemps de l'année suivante. Le développement des cônes femelles et des faînes dure donc 1 seule année, contrairement à d'autres Pinacés où elle peut durer 2 ans (*Cedrus*) voire 3 (*Pinus*). De fin avril à mi-mai de l'année en cours (n), le pollen est dispersé par les sacs polliniques et réceptionné par les fleurs femelles. Cette date est plus avancée pour le hêtre (une dizaine de jours avant le sapin), et varie selon les conditions météorologiques mais aussi entre les individus (Szabadi 2003). Les graines sont ainsi fertilisées et vont mûrir pour être enfin dispersées lors de l'éclatement du cône (260 graines par cône en moyenne (Catrice 2007)) ou lors de l'ouverture de la cupule pour le hêtre (2 faînes par cupule) au mois d'Octobre.

Abies alba et *Fagus sylvatica* sont des espèces médio-européennes qui exigent une forte humidité relative de l'air : elles tolèrent peu les sécheresses estivales et les gelées tardives. Elles ne supportent pas les sols hydromorphes. Ces deux espèces sont présentes dans toutes les régions montagneuses françaises (Pyrénées, Vosges, Jura, Massif-Central, Alpes) mais aussi dans toute la partie Nord du pays pour le hêtre.

Ce sont actuellement des espèces en expansion en France suite à l'abandon du pastoralisme et à la maturation sylvigénétique.

Annexe 3 : Paramètres classiquement calculés en dendrochronologie

Le cerne moyen (largeur et surface) et son écart type sont déterminés pour chaque population. Associés à l'âge cambial moyen des arbres ils rendent compte de l'accroissement moyen annuel et donc des conditions stationnelles (altitude, exposition, climat, sylviculture...).

Ces potentialités stationnelles de production ligneuse, sont confirmées par les courbes hauteur-âge (même si le peuplement est hétérogène) (Pardé & Bouchon 1988).

La sensibilité moyenne (SM) au climat est ensuite calculée. Elle traduit de manière quantitative le degré de réponse des arbres aux fluctuations climatiques interannuelles. Elle est calculée d'une part sur les données brutes individuelles et, d'autre part sur la chronologie maîtresse.

$$SM = \frac{2}{n-1} \sum_{t=1}^{t=n-1} \frac{|X_{t+1} - X_t|}{(X_{t+1} + X_t)}$$

X_t est le cerne de l'année t ; X_{t+1} est le cerne de l'année suivante ($t+1$) ; n est le nombre de cerne par carotte. $0 < SM < 2$. Une valeur élevée de SM traduit la présence d'importantes variations de haute fréquence.

A partir des valeurs précédemment calculées, le coefficient d'interdatation (CID) peut être déterminé.

$$CID = \frac{SM \text{ chronologie maîtresse}}{\text{Moyenne des SM individuels}}$$

$0 < CID < 1$. De fortes valeurs traduisent une bonne synchronisation des chronologies élémentaires au sein de la population.

Enfin les 6 premiers coefficients d'autocorrélation (R_k^2 : R_1^2 à R_6^2) mettent en évidence l'impact de la largeur d'un cerne sur celles des k années suivantes.

$$R_k^2 = \frac{1}{\sigma^2(n-k-1)} * \sum_{i=1}^{n-k} (X_i - \langle X \rangle) * (X_{i+k} - \langle X \rangle)$$

σ^2 est la variance des largeurs de cerne X_i ; n est le nombre de cerne par carotte ; X_i est le cerne numéro i ; $\langle X \rangle$ est la moyenne des largeurs de cerne par arbre ; X_{i+k} est le cerne numéro $i+k$

	HETRE				SAPIN									
	TOTAL	gradient			TOTAL	LURE	VENTOUX			gradient				
		C3	C2	C1		Lure	P34	Contrat - MontSerein	gradient	N1	N2	N3	N4	N5
Nombre d'échantillons	63	24	20	19	122	21	21	20	60	13	14	9	12	12
Age moyen (nb cerne)	94,00	93,29	93,60	98,84	78,48	113,52	32,19	94,85	76,95	56,85	58,00	58,44	113,75	97,92
Age : Ecart type moyen	9,97	9,43	7,92	11,87	44,14	55,07	7,49	31,58	36,53	22,48	13,08	19,13	30,05	45,44
Age : coeff de variation	0,11	0,10	0,08	0,12	0,56	0,49	0,23	0,33	0,47	0,40	0,23	0,33	0,26	0,46
Hauteur moyenne														
Hauteur : ecart type														
Sensibilité moyenne individuelle	0,31	0,32	0,29	0,31	0,20	0,20	0,18	0,20	0,21	0,22	0,21	0,19	0,21	0,20
SM : Ecart type	0,04	0,04	0,04	0,04	0,03	0,02	0,02	0,03	0,03	0,05	0,03	0,03	0,03	0,03
SM chronologie maitresse	0,19	0,23	0,19	0,23	0,13	0,14	0,15	0,15	0,13	0,18	0,18	0,15	0,15	0,13
Coefficient d'interdatation : CID	0,62	0,73	0,65	0,74	0,67	0,70	0,84	0,76	0,62	0,82	0,85	0,77	0,73	0,66
Cerne moyen (mm)	0,91	0,86	0,92	0,96	2,14	1,86	3,48	2,43	1,67	1,70	1,91	2,16	1,28	1,40
Ecart type (mm)	0,25	0,24	0,26	0,24	0,88	0,69	0,53	0,74	0,50	0,48	0,55	0,37	0,26	0,27
Surface de cerne moyen (mm²)	277,56	237,71	279,99	313,28	1043,08	1215,92	1247,97	1759,86	671,95	504,11	742,02	926,64	624,69	628,28
Ecart type (mm²)	138,54	116,33	144,07	147,17	710,87	891,74	314,38	882,32	377,87	255,01	381,50	515,43	292,76	383,23
Coefficients d'autocorrélation														
R ² 1	0,68	0,69	0,68	0,69	0,68	0,83	0,53	0,76	0,65	0,54	0,61	0,54	0,77	0,76
R ² 2	0,58	0,60	0,57	0,56	0,58	0,74	0,34	0,65	0,59	0,46	0,54	0,54	0,71	0,73
R ² 3	0,48	0,49	0,49	0,45	0,47	0,66	0,14	0,56	0,50	0,37	0,46	0,38	0,64	0,62
R ² 4	0,39	0,40	0,41	0,37	0,42	0,59	0,08	0,47	0,45	0,31	0,44	0,33	0,62	0,53
R ² 5	0,35	0,36	0,36	0,34	0,36	0,54	-0,04	0,39	0,43	0,34	0,41	0,31	0,58	0,46
R ² 6	0,28	0,30	0,28	0,27	0,25	0,47	-0,23	0,30	0,33	0,23	0,31	0,19	0,52	0,36

		TEMPERATURE														PRECIPITATIONS													
		ANNEE N-1						ANNEE N								ANNEE N-1						ANNEE N							
		J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	Annexe 4		
																									J	J	A		
HETRE	CARPENTRAS	-	-	+	+	-	+	=	-	=	-	+	+	+	+	+	+	=	+	=	=	=	=	+	=	=	=	-	-
	MONTSEREIN	-	-	+	+	-	=	+	-	+	-	+	+	+	+	-	+	-	=	-	=	+	=	+	+	=	=	+	-
SAPIN	CARPENTRAS	-	-	-	=	+	+	-	+	=	+	=	-	-	=	+	=	=	+	+	=	=	-	+	-	+	+	+	=
	MONTSEREIN	-	-	-	+	-	+	+	-	+	+	+	=	-	=	+	+	-	-	+	+	=	-	+	-	+	+	+	=

Tableau a : Relations entre les conditions climatiques mensuelles (issues de deux stations différentes) et la croissance du hêtre et du sapin.

Les signes + et - indiquent une corrélation positive et négative ; les cases grisées indiquent que la corrélation est significative au seuil de 5%

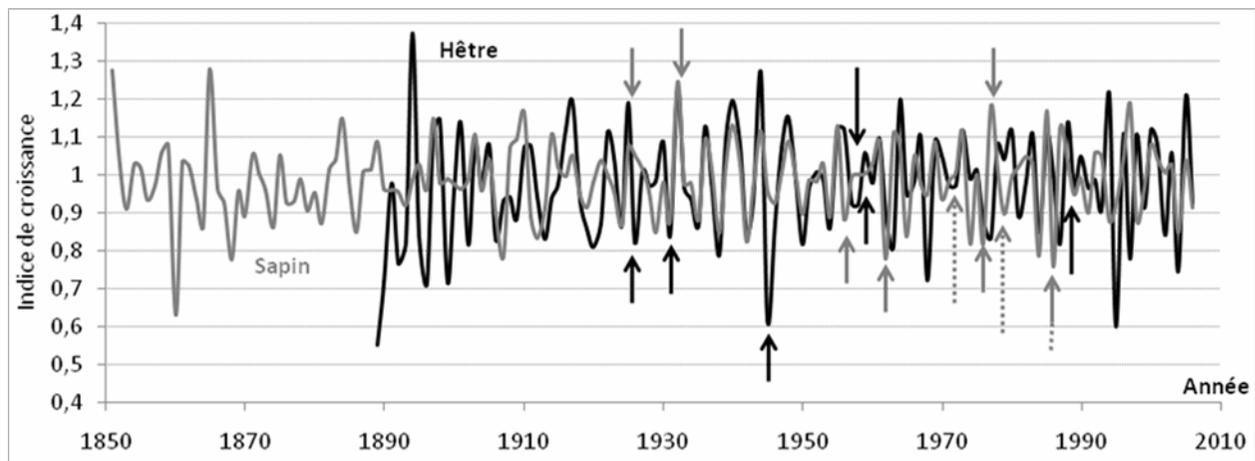


Figure b : Chronologie maîtresse du sapin et du hêtre du Mont Ventoux

Les flèches grises et noires sont quelques années caractéristiques relevées lors d'autres études menées sur le sapin et le hêtre.

Les flèches grises en tirets correspondent aux principales années de défoliation du sapin.

Références bibliographiques

- Arista, M. & Talavera, S. (1996) Density effect on the Fruit-set, Seed Crop Viability and Seedling Vigour of *Abies pinsapo*. *Annals of Botany*, **77**, 187-192.
- Ashman, T.L. (1994) A Dynamic Perspective on the Physiological Cost of Reproduction in Plants. *The American Naturalist*, **144** (2), 300-316.
- Badeck, F.W., Bondeau, A., Böttcher, K., Doktor, D., Lucht, W., Schaber, J. & Sitch, S. (2004) Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist*, **162**, 295-309
- Barbero, M., Du Merle, P., Guende, G. & Quézel, P. (1978) La végétation du Mont Ventoux. *La Terre et La Vie*, **32 suppl.1**, p21-38. Société Nationale de la protection de la nature, Paris, France
- Bazzaz, F.A. & Grace, J. (1997) *Plant resource allocation*. Academic Press, San Diego.
- Becker, M. (1981) Taxonomie et Caractères botaniques. *Le Hêtre*, p35-48. Institut National de la Recherche Agronomique ; Département des Recherches Forestières, Paris, France
- Becker, M. (1987) Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Etude écologique et dendrochronologique. *Annals of Forest Science*, **44** (4), 379-402.
- Bert, G.D. (1992) Influence du climat, des facteurs stationnels et de la pollution sur la croissance et l'état sanitaire du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) dans le Jura. Etude phytoécologique et dendrochronologique. *Thèse de l'Université de Nancy I en Sciences du Bois, Biologie Végétale et Forestière*.
- Cailleret, M. (2006) Etude de la variabilité de production de cônes et de sacs polliniques chez le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.). *Mémoire de Master I de l'Université de Bordeaux I*.
- Catrice, L. (2007) Effet d'un gradient climatique sur la production de graines : le cas du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.). *Mémoire de Master II de l'Université de Paris Sud XI*.
- Christensen, J.H., Hewitson, B., Busuioc, A., Chen, A., Gao, X., Held, I., Jones, R., Kolli, R.K., Kwon, W.-T., Laprise, R., Magaña Rueda, V., Mearns, L., Menéndez, C.G., Räisänen, J., Rinke, A., Sarr, A., & Whetton, P. (2007) Regional Climate Projections. In : *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M., & Miller, H.L. (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Cook, E. (1987) The decomposition of tree-ring series for environmental studies. *Tree-ring Bulletin*, **47**, 37-59
- Cook, E. & Briffa, K. (1990) Data analysis. *Methods of Dendrochronology* (eds Cook.E), pp. 97 – 153. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland.

- Despland, E. & Houle, G. (1997) Climate influences on growth and reproduction of *Pinus banksiana* at the limit of the species distribution in Eastern North America. *American Journal of Botany*, **84** (8), 928-937.
- Desplanque, C. (1997) Dendroécologie comparée du sapin et de l'épicéa dans les Alpes internes Franco-Italiennes. *Thèse de l'Université Joseph Fourier Grenoble I*.
- Desplanque, C., Rolland, C. & Michalet, R. (1998) Dendroécologie comparée du sapin blanc (*Abies alba*) et de l'épicéa commun (*Picea abies*) dans une vallée alpine de France. *Canadian Journal of Forest Research*, **28**, 737-748
- Du Merle, P. & Guende, G. (1978) Présentation du Mont Ventoux. *La Terre et La Vie*, 32 suppl.1, p11-21. Société Nationale de la protection de la nature, Paris, France
- Eis, S., Garman, E.H. & Ebell, L.F. (1965) Relation between cone production and diameter increment of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*), grand fir (*Abies grandis*), and western white pine (*Pinus monticola* Dougl.). *Canadian Journal of Botany*, **43**, 1553-1559.
- El-Kassaby, Y.A. & Barclay, H.J. (1992) Cost of reproduction in Douglas-fir. *Canadian Journal of Botany*, **70**, 1429-1432.
- Fenner, M. (1985) *Seed Ecology*. Edition Chapman and Hall, London.
- Gartner, B.L., Aloni, R., Funada, R., Lichtfuss-Gautier, A.N. & Roig, F.A. (2002) Clues for dendrochronology from studies of wood structure and function. *Dendrochronologia*, **20/1-2**, 53-61
- Gebler, A., Keitel, C., Kreuzwieser, J., Matyssek, R., Seiler, W. & Rennenberg, H. (2007) Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees*, **21**, 1-11.
- Greene, D.F., Messier, C., Asselin, H. & Fortin, M-J. (2002) The effect of light availability and basal area on cone production in *Abies balsamea* and *Picea glauca*. *Canadian Journal of Botany*, **80**, 370-377.
- Guehl, J.M. (1985) Etude comparée des potentialités hivernales d'assimilation carbonée de trois conifères de la zone tempérée (*Pseudotsuga menziesii* Mirb., *Abies alba* Mill. et *Picea excelsa* Link.). *Annals of Forest Science*, **42** (1), 23-38.
- Guicherd, P. (1984) Water relations of European silver fir (*Abies alba* Mill.) in 2 natural stands in the French Alps subject to contrasting climatic conditions. *Annals of Forest Science*, **51** (6), 599-611.
- Hibbs, D., Dreyfus, P. & Pichot, C. (*non publié*) Regeneration of *Abies alba* Mill. (silver fir) on Mont-Ventoux, southern France.

- Hofgaard, A. (1993) Seed rain quantity and quality, 1984-1992, in a high old-growth spruce forest, northern Sweden. *New Phytologist*, **125**, 635-640.
- Houle, G. (1999) Mast seeding in *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* in an old growth, cold temperate forest of north-eastern North America. *Journal of Ecology*, **87**, 413-422.
- Jump, A.S., Hunt, J.M. & Peñuelas, J. (2006) Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology*, **12**, 2163-2174
- Kantorowicz, W. (2000) Half a century of Seed Years in Major Tree Species of Poland. *Silvae Genetica*, **49** (6), 245-249.
- Kelly, D. & Sork, V.L. (2002) Mast seeding in perennial plants: Why, How, Where ? *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 427-447.
- Koenig, W.D. & Knops, J.M.H. (1998) Scale of mast-seeding and tree-ring growth. *Nature*, **396**, 225-226.
- Krouchi, F., Derridj, A. & Lefèvre, F. (2004) Year and tree effect on reproductive organisation of *Cedrus atlantica* in a natural forest. *Forest Ecology and Management*, **197**, 181-189
- Landmann, G., Bréda, N., Houllier, F., Dreyer, E. & Flot, J.L. (2003) Sécheresse et canicule de l'été 2003 : quelles conséquences pour les forêts françaises ? *Revue Forestière Française*, **55** (4), 299-308.
- Lebourgeois, F. (1997) RENECOFOR-Etude dendrochronologique des 102 peuplements du réseau. *Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques*, ISBN 2 - 84207 - 075 - 5.
- Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E. & Granier, A. (2005) Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees*, **19** (4), 385-401
- Lebourgeois, F. (2006) Réponse au climat du sapin (*Abies alba* Mill.) et de l'épicéa (*Picea abies* Karst.) dans le réseau RENECOFOR. *Revue Forestière Française*, **53** (6), 419-432.
- Lévy, G. & Becker, M. (1987) Le dépérissement du sapin dans les Vosges : rôle primordial de déficits d'alimentation en eau. *Annals of Forest Science*, **44** (4), 403-416.
- Macias, M., Andreu, L., Bosch, O., Camarero, J.J. & Gutiérrez E. (2006) Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* Mill.) in its south-western distribution limit. *Climatic Change*, **79**, 289-313
- Manetti, M.C. & Cutini, A. (2006) Tree-ring growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in two stands under different silvicultural systems in central Italy. *Dendrochronologia*, **23**, 145-150

- McDowell, S.C.L., McDowell, N.G., Marshall, J.D. & Hultine, K. (2000) Carbon and Nitrogen allocation to male and female reproduction in Rocky Mountain Douglas-fir (*Pseudotsuga Menziesii* var. *Glauca*) *American Journal of Botany*, **87** (4), 539-546.
- Morris, R.F. (1951) The effects of flowering on the foliage production and growth of Balsam Fir. *The Forestry Chronicle*. **27**. 40-57.
- Obeso, J.J. (2002) The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*. **155**. 321-348.
- Owens, J.N. & Morris, S.J. (1998). Factors affecting seed and cone development in Pacific silver fir (*Abies amabilis*). *Canadian Journal of Forest Research*, **28**, 1146-1163.
- Pardé, J. & Bouchon, J. (1988) *Dendrométrie*. ENGREF, Nancy
- Perrin, R. (1981) Dommages causés au hêtre et aux hêtraies. *Le Hêtre*, p470-496. Institut National de la Recherche Agronomique ; Département des Recherches Forestières, Paris, France
- Philipson, J.J. (1990) Prospects for enhancing flowering of conifers and broadleaves of potential silvicultural importance in Britain. *Forestry*, **63** (3), 223-240.
- Potočić, N., Čosić, T. & Pilaš, N. (2005) The influence of climate and soil properties on calcium and vitality of silver fir (*Abies alba* Mill.) *Environmental Pollution*, **137**, 596-602
- Rolland, C. (1993a) Tree-ring and Climate Relationships for *Abies alba* in the Internal Alps. *Tree-ring Bulletin*, **53**, 3-11
- Rolland, C. (1993b) Fonctionnement hydrique du Sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Alpes françaises. Dynamique des flux de sève, écophysiologie et dendroécologie. *Thèse de l'Université Joseph Fourier Grenoble I*.
- Rolland, C., Desplanque, C., Michalet, R. & Schweingruber F.H. (2000) Extreme tree-rings in Spruce (*Picea abies* Karst.) and Fir (*Abies alba* Mill.) stands in relation to climate, site, and space in the southern French and Italian Alps. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. **32** (1), 1-13.
- Sagnard, F. (2001) Dynamique de recolonisation des pinèdes pionnières par la hêtraie- sapinière. *Thèse de l'Université d'Aix-Marseille III*.
- Sagnard, F., Pichot, C., Dreyfus, P., Jordano, P. & Fady, B. (2007) Modelling seed dispersal to predict seedling recruitment: Recolonization dynamics in a plantation forest. *Ecological Modelling*, **203**, 464-474
- Sala, A. (2006) Hydraulic compensation in northern Rocky Mountain conifers : does successional position and life history matter ? *Oecologia*, **149**, 1-11.

- Schweingruber, F.H. (1988) *Tree Rings : Basics and Applications of Dendrochronology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland.
- Selås, V., Piovesan, G., Adams, J.M. & Bernabei, M. (2002) Climatic factors controlling reproduction and growth of Norway spruce in southern Norway. *Canadian Journal of Forest Research*, **32**, 217-225.
- Serre-Bachet, F. (1986) Une chronologie maîtresse du sapin (*Abies alba* Mill.) du Mont Ventoux. Données archivées au World Data Center for Paleoclimatology, Boulder, Colorado, USA.
- Szabadi, I. (2003) Quels sont les facteurs ecologiques responsables de la variabilité phénologique de la floraison mâle et femelle ? Analyse d'une série chronologique de 18 années chez le Sapin pectiné. *Mémoire de DEA. Université d'Aix Marseille III*.
- Tessier, L. (1989) Spatio-temporal analysis of climate-tree-ring relationships. *New Phytologist*, **111**. 517-529
- Thinon, M. (1978) Quelques aspects floristiques et pédologiques de l'incidence écologique des reboisements du Mont Ventoux. *La Terre et La Vie*, 32 suppl.1, p67-110. Société Nationale de la protection de la nature, Paris, France
- Van Mantgem, P.J., Stephenson, N.L. & Keeley, J.E. (2006) Forest reproduction along a climatic gradient in the Sierra Nevada, California. *Forest Ecology and Management*, **225**, 391-399.
- Woodward, A., Silsbee, D.G., Schreiner, E.G. & Means, J.E. (1994) Influence of climate on radial growth and cone production in subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) and mountain hemlock (*Tsuga mertensiana*). *Canadian Journal of Forest Research*, **24**. 1133-1143.

RESUME

Dans une optique de prévision des effets du changement global sur la croissance, la dynamique et la répartition du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) et du hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.), il est important de caractériser et comparer leur comportement vis-à-vis du climat. Une étude dendroclimatique a tout d'abord été menée sur le Mont Ventoux et met en évidence des réponses différentes aux conditions climatiques de la saison de végétation. Le sapin, même s'il est globalement moins sensible aux variations environnementales, dépend plus du bilan hydrique estivale que le hêtre. Celui-ci, par contre, ne tolère pas les gels tardifs, hypothèse confirmée par l'effet négatif d'un débourrement précoce sur sa croissance. La reconstitution des accroissements passés, d'individus localisés au niveau d'un gradient altitudinal, indique la présence d'optimums écologiques : 1000 – 1150 m pour le hêtre et 1200-1300m pour le sapin, dus à la présence de deux facteurs limitants : le manque d'eau à basse altitude et les basses températures à haute altitude. Ces dernières années, la hausse des températures a déjà entraîné un changement dans l'intensité de l'impact de ces facteurs, et donc une montée du maximum de croissance dans le cas du hêtre. Enfin l'analyse spatiale de la production de structures reproductives du sapin indique qu'elle est corrélée positivement avec la taille des arbres, et souligne la présence de cet optimum à moyenne altitude. La confrontation des variations temporelles de production de cônes avec celles des indices de croissance évoque l'existence d'un changement d'allocation des assimilats sans pour autant le certifier.