



HAL
open science

Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné en Provence

Maxime Cailleret

► **To cite this version:**

Maxime Cailleret. Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné en Provence. Sciences du Vivant [q-bio]. Université Paul Cézanne (Aix Marseille 3), 2011. Français. NNT: . tel-02811388

HAL Id: tel-02811388

<https://hal.inrae.fr/tel-02811388>

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.

UNIVERSITE PAUL-CEZANNE AIX-MARSEILLE III

N° attribué par la bibliothèque

THESE

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR de l'université Paul-Cézanne - Aix-Marseille III

préparée au laboratoire : **URFM – UR629 - INRA Avignon**

dans le cadre de l'Ecole Doctorale Sciences de l'Environnement

Spécialité : *Ecologie*

Par

Maxime Cailleret

**Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité
du sapin pectiné en Provence**

Soutenue publiquement le 13 Juillet 2011 devant la commission d'examen:

Directeur de thèse **Dr. Bruno FADY** - INRA Avignon

Co-directeur de thèse **Dr. Hendrik DAVI** - INRA Avignon

Rapporteurs **Dr. Paolo CHERUBINI** – WSL Birmensdorf

Dr. Sylvain DELZON – INRA, Université Bordeaux 1

Examineurs **Dr. Nathalie BREDA** – INRA Nancy

Dr. Claire DAMESIN – CNRS, Université Paris Sud

Dr. Joel GUIOT – CNRS Aix-En-Provence

Table des matières

CHAPITRE 1. INTRODUCTION

1.1 Contexte : Importance de l'écosystème forestier	7
1.2 Le phénomène de mortalité dans le contexte du changement global.....	8
1.3 La mortalité et le dépérissement.....	10
1.4 Les différents types de mortalité.....	12
1.5 Facteurs majeurs impliqués dans le processus de mortalité.....	16
1.6 Quels sont les processus impliqués dans la mortalité des arbres induite par la sécheresse ?.....	18
1.7 Variabilité intra-spécifique de la vulnérabilité.....	21
1.8 Apports des modèles de prédiction de mortalité.....	23
1.9 Objectif de la thèse.....	24

CHAPITRE 2. LES SITES ETUDIÉS

2.1 Caractéristiques générales.....	29
2.2 Caractérisation de l'effet de l'altitude sur les conditions climatiques.....	32
2.3 L'évolution des conditions environnementale : le changement global.....	41

CHAPITRE 3. CARACTERISTIQUES DU SAPIN PECTINE

3.1 Généralités	51
3.2 Le dépérissement du sapin en France.....	52
3.3 Traits écophysologiques.....	54

CHAPITRE 4. METHODES UTILISEES

4.1 Etude de la croissance radiale des arbres.....	68
4.2 Quantification de la variabilité interannuelle de la croissance.....	75
4.3 Estimation de l'état sanitaire du houppier d'un arbre.....	76
4.4 Estimation de la surface d'aubier.....	77
4.5 Estimation des capacités de rétention en eau du sol.....	79

4.6 Estimation du niveau de compétition subie.....	82
--	----

CHAPITRE 5. RESULTATS - DISCUSSION

5.1 Analyse des patrons de croissance intra-annuelle.....	91
5.2 Principaux facteurs limitant la croissance du sapin.....	94
5.3 Variabilité spatiale des potentialités de croissance.....	99
5.4 Vitalité des arbres : quel est le meilleur indicateur ?.....	103
5.5 Quels arbres et quelles zones sont les plus vulnérables ?	105
5.6 Analyse temporelle des processus de perte de vitalité et de mortalité.....	113
5.6 Causes probables des résultats inattendus ou contradictoires.....	116
5.7 Modélisation de la mortalité.....	119

CHAPITRE 6. MODIFICATIONS DE L'ECOSYSTEME PROVOQUEES PAR LE DEPERISSEMENT ET LA MORTALITE

6.1 Modification du fonctionnement d'une forêt et des cycles biogéochimiques.....	125
6.2 Modification de la dynamique forestière.....	127
6.3 L'avenir du sapin en Provence.....	128
6.4 Quelle gestion est à préconiser face au risque de dépérissement et de mortalité ?....	131
6.5 Quelles recherches doivent être favorisés dans les études portant sur la mortalité ?..	133

CONCLUSION.....135

Références.....	141
-----------------	-----

ANNEXES

Introduction

1.1 Contexte : Importance de l'écosystème forestier

Les forêts couvrent environ 42 millions de km² en zone boréale, tempérée et tropicale, soit 30% de la surface terrestre. Cette surface est de 1.55 millions de km² en Europe (Luyssaert *et al.* 2010) et de 161000km² en France métropolitaine soit 29% du territoire. Ces forêts rendent des services écologiques, sociaux, économiques, et esthétiques nécessaires à la vie et au bien être humain (Millenium Ecosystem Assessment 2005). D'un point de vue écologique, elles constituent des refuges pour la biodiversité, régulent le cycle hydrologique, et influencent le climat à travers les échanges d'énergie, d'eau, de dioxyde de carbone et d'autres composés chimiques vers l'atmosphère. Ainsi, les écosystèmes forestiers stockent 45% du carbone (C) de la biosphère et séquestrent chaque année 33% des émissions carbonées anthropiques causées par la combustion des énergies fossiles et le changement d'utilisation des terres (Millenium Ecosystem Assessment 2005). Ce puits de carbone est donc essentiel et doit être préservé dans la lutte contre l'augmentation du CO₂ dans l'atmosphère. De la même manière, les forêts contribuent à 50% de la production primaire nette au niveau mondial et 25% au niveau européen (Luyssaert *et al.* 2010). Par ailleurs, elles procurent des produits alimentaires, médicinaux et forestiers (biomasse pour la construction, la production d'énergie...) très importants d'un point de vue économique (>120 milliards de dollars par an ; FAO 2010).

La productivité d'une forêt, ainsi que sa variabilité interannuelle et inter-sites vont dépendre des contraintes biotiques et abiotiques subies par les arbres qui la composent. A cause de leur longévité, les écosystèmes forestiers sont soumis à de nombreux changements environnementaux, notamment climatiques, au cours de leur vie. La rapidité de ces changements tout comme l'occurrence d'extrêmes climatiques peut être fatale pour certains individus, certaines populations ou même certaines espèces (Thomas *et al.* 2004). Ainsi, la forte longévité des arbres peut les rendre vulnérables à cause des variations climatiques importantes qu'ils subissent durant leur vie. Par exemple, les arbres peuvent subir un ombrage prolongé, de basses températures, une accumulation de sécheresses sur plusieurs années (Bigler *et al.* 2006), un fort taux de salinité, des attaques de pathogène, ou une anoxie au niveau racinaire, autant de facteurs qui vont pouvoir affecter leur vitalité jusqu'à provoquer leur mort. Cependant, cette vulnérabilité est réduite du fait de la plasticité de leurs traits structuraux et fonctionnels qui leur permet de s'acclimater à de nouvelles conditions (Petit and Hampe 2006, Phillips *et al.* 2008). De même à l'échelle d'une population, la forte

diversité génétique permet à certains individus de survivre à une grande variété d'événements extrêmes. De plus, grâce à leur taille, les arbres ont de grandes capacités de stockage de réserves et peuvent accumuler des quantités considérables de nutriments, carbohydrates et d'eau. Ces ressources peuvent être mobilisées pendant les périodes de stress, afin de subvenir au bon fonctionnement de l'arbre, ou pour le rétablir suite à une destruction partielle d'organes.

Le cycle de vie des arbres comporte cinq processus majeurs, à savoir la fructification, la dispersion des graines, le recrutement des semis, la croissance et la mortalité. Au cours de ce travail, l'accent est mis sur ce dernier processus. La mortalité est un processus important dans le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes. Ce processus est complexe dans la mesure où il peut être provoqué par des causes multiples, qui interagissent entre elles. Il impacte durablement et profondément un écosystème par des réactions en chaîne. Tout d'abord, il entraîne des répercussions sur le fonctionnement des espèces qui ont survécu, mais aussi des changements sur les taux de régénération et de recrutement des nouveaux individus. La composition des espèces arborées est ainsi modifiée, tout comme les conditions microclimatiques et pédologiques, et toute la biodiversité herbacée et animale qui en dépend. La mortalité diminue la productivité forestière mais elle n'est aussi pas négligeable en ce qui concerne les autres services écosystémiques comme la séquestration de carbone (Dore *et al.* 2008), la régulation du bilan hydrologique (Wilcox *et al.* 2003), le risque d'incendies (Allen 2007) ou d'un point de vue économique (Kovacs *et al.* 2011).

1.2 Le phénomène de mortalité dans le contexte du changement global

Il est maintenant certain qu'un changement majeur des conditions environnementales, et notamment climatiques, est en train de se produire à l'échelle du globe depuis le début de l'ère industrielle. Celui-ci est indéniablement d'origine anthropique et est susceptible d'impacter fortement les processus fonctionnels de l'arbre tels que la photosynthèse ou la respiration de manière positive et négative à la fois. Tout d'abord l'augmentation des dépôts azotés durant la seconde moitié du 20^{ème} siècle a provoqué une augmentation de la productivité des forêts (Magnani *et al.* 2007 ; Bontemps *et al.* 2011). Les rendements photosynthétiques ont probablement aussi été améliorés grâce à l'augmentation de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère (Hyvönen *et al.* 2007). Cependant, les études

expérimentales d'enrichissement de l'air en CO₂ menées pour étudier cet effet notent que si l'augmentation de productivité est significative durant les premières années (~ 10 ans), celle-ci est beaucoup moins importante par la suite (Norby *et al.* 2010). En effet, cette augmentation de productivité entraîne inévitablement une augmentation de la séquestration de l'azote dans les parties aériennes de l'arbre et dans la matière organique du sol (Reich *et al.* 2006) et contribue donc indirectement à la diminution de la productivité future. L'impact de l'augmentation des températures est plus complexe. Celle-ci entraîne une augmentation de la cinétique des réactions biochimiques telles que la photosynthèse ou la respiration des tissus vivants. Dans les zones où la température est le principal facteur limitant la productivité (haute latitude ou altitude), l'augmentation de l'assimilation carbonée induite par celle des températures est plus importante que l'accroissement des pertes en C, d'où une augmentation de la productivité (Paulsen *et al.* 2000 ; Charru *et al.* 2010). Celle-ci est d'autant plus importante que l'augmentation des températures va aussi entraîner un allongement de la saison de végétation par un débourrement foliaire plus précoce et une chute foliaire plus tardive (Bronson *et al.* 2009; Delpierre *et al.* 2009). A contrario, dans les régions où la température n'est pas limitante, la productivité sera négativement affectée par l'augmentation du taux de respiration, et de la transpiration de l'arbre causant un accroissement des pertes en eau du sol. Cet impact est d'autant plus important dans les régions sèches et/ou chaudes (basse altitude/latitude), et amplifié si le niveau de précipitations lui-même diminue.

La communauté scientifique et les gestionnaires forestiers ont détecté cette dernière décennie une forte augmentation du nombre d'évènements de mortalité massive induits par des événements climatiques en interaction ou non avec des facteurs biotiques (Allen *et al.* 2010). Allen *et al.* (2010) ont d'ailleurs noté que le nombre d'articles scientifiques ayant traité de mortalité induite par la sécheresse ou les fortes températures et publiés sous « Isi Web of Knowledge » a augmenté depuis les années 1970. Ce phénomène de mortalité induite par le climat a été observé sur tous les continents, pour tous les biomes et tous les groupes fonctionnels, par exemple :

- Pacifique Sud : mortalité d'Eucalyptus en Australie (Rice *et al.* 2004) et des *Nothofagus* en Nouvelle-Zélande (Wardle et Allen 1983)
- Amérique du Sud : en Amazonie (Chao *et al.* 2008), et pour des *Nothofagus* en Patagonie (Suarez *et al.* 2004)
- Amérique du Nord : de nombreux travaux ont été réalisés sur la mortalité de *Pinus edulis* en Arizona (Adams *et al.* 2009 ; Breshears *et al.* 2009 ; McDowell *et al.*

2008 ; Mueller *et al.* 2005), de chênes (Pedersen 1998), et de nombreuses espèces des régions montagneuses de l'ouest des Etats-Unis (Bigler *et al.* 2007 ; Van Mantgem *et al.* 2009).

- Régions boréales : mortalité sur *Picea spp* (Liang *et al.* 2003 ; Berg *et al.* 2006).
- En Europe, si les taux de défoliation moyens des principales espèces forestières (*Pinus sylvestris*, *Pinus pinaster*, *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, *Quercus robur*, *Quercus petraea*, *Quercus ilex*) sont globalement constants depuis 1990 (Lorenz *et al.* 2007), ils augmentent dans sa partie méridionale (Carnicer *et al.* 2011), et des phénomènes de mortalité peuvent être observés, par exemple pour *Pinus sylvestris* (Bigler *et al.* 2006 ; Reich et Oleksyn 2008), *Quercus ilex* (Lloret *et al.* 2004) ou *Fagus sylvatica* (Innes 1992).

En France, le taux de mortalité moyen des espèces arborées est de 0.3% depuis 1989 mais a fortement augmenté depuis 2003 (Bréda et Badeau 2008). Cette augmentation est notamment importante pour les conifères (1.2% de mortalité en 2004) par exemple pour *Pseudotsuga menziesii* (Martinez-Meier *et al.* 2009), *Pinus sylvestris* (Thabeet *et al.* 2009) ou bien *Abies alba* Mill. (Pauly 2006). Ces taux de mortalité étant d'autant plus importants pour les populations situées en limite sud de répartition de l'espèce, ou implantées dans des situations peu favorables.

1.3 La mortalité et le dépérissement

Le phénomène de mortalité est à différencier de celui du dépérissement. On considère qu'un arbre dépérit lorsque sa vitalité diminue mais ce processus est réversible : l'arbre peut retrouver un état sanitaire normal plus ou moins rapidement. Mais lorsque cette perte de vitalité est trop importante, l'arbre meurt. A contrario, la mort peut se produire rapidement sans qu'elle soit précédée par une perte visible de vitalité. De plus, ce que recouvre la notion de vitalité d'un arbre est en débat. Les différences de vitalité entre arbres doivent être étudiées au sein d'un même site et non en comparant les arbres de régions différentes car les arbres peuvent s'adapter et s'acclimater à des conditions moins favorables en modifiant leur fonctionnement. Généralement on considère qu'un arbre sain est celui qui possède un houppier vert mieux développé que ses voisins, sans déficit foliaire et sans décoloration des feuilles. On peut aussi considérer que c'est un arbre qui possède un niveau élevé de réserves

en carbohydrates, une surface importante de xylème fonctionnel, ou une croissance maximale. Cependant, comme les causes de dépérissement diffèrent selon les sites, il est possible que le type d'indicateur à utiliser pour caractériser la vitalité d'un arbre soit aussi variable.

Un indicateur fiable serait de calculer le bilan de carbone à l'échelle de l'arbre en mesurant les gains et pertes en C pour les différents types d'organes (racines fines, racines moyennes et grosses, tronc, branches, réserves, feuilles, organes reproducteurs), et d'intégrer des paramètres hydrologiques tels que la surface de racines et de xylème fonctionnel, la surface foliaire, et la conductance hydraulique (Ryan 2011). Cependant ces variables physiologiques sont très difficiles à estimer sur un large échantillon. Des indicateurs plus simples doivent donc être utilisés pour déterminer les variations de vitalité dans l'espace et dans le temps d'un grand nombre d'arbres. De nombreux auteurs utilisent comme indicateur la croissance de l'arbre, notamment radiale, car c'est une variable intégrant l'ensemble des processus déterminant son fonctionnement (Dobbertin 2005). La croissance radiale dépend de la quantité de carbone allouée à la croissance, et donc de celle assimilée par photosynthèse, de celle perdue via la respiration et de celle utilisée pour la reproduction, la production de défenses et la mise en réserves. Ainsi pour une vitalité équivalente, une baisse de la croissance peut être observée simplement à cause d'un changement des règles d'allocation du carbone.

A plus large échelle, la méthode généralement utilisée pour estimer la vitalité d'un arbre est l'observation de l'état sanitaire du houppier (i.e. état sanitaire; De Vries 2000 ; Zierl 2004). Cette méthode a été utilisée par le réseau de suivi des forêts européennes (ICP 2006) pour réaliser des cartes de risque ou analyser l'évolution temporelle des stress. Deux variables sont généralement utilisées pour décrire l'état sanitaire du houppier : la coloration anormale des feuilles et le pourcentage de déficit foliaire. Les travaux portant sur l'étude de la santé des arbres utilisent le plus souvent le seul déficit foliaire comme indicateur. En effet, il intègre la chute foliaire « clairsemée » et la mortalité de branches. Ce déficit foliaire est généralement assimilé à une transparence du houppier (Mizoue et Dobbertin 2003). Cependant un allongement des tiges important entraîne aussi une forte transparence du houppier. Concernant la coloration anormale des feuilles (jaunissement, rougissement), elle peut être provoquée par une carence en minéraux, la pollution atmosphérique, la présence de pathogènes ou par des conditions climatiques défavorables, et correspond généralement à une étape précédant la chute foliaire.

La surface d'aubier peut aussi être utilisée comme indicateur de vitalité puisque c'est une variable importante du fonctionnement d'un arbre (Becker 1987). Tout d'abord la sève brute est conduite par le xylème fonctionnel qui se situe au niveau de l'aubier, qui est aussi

une zone du bois capable de stocker et de restituer une partie de l'eau lors de la journée (Stout et Sala 2003). Comme la masse transpirante globale d'un arbre est corrélée avec la surface conductrice d'aubier (Granier 1981), il est important de la caractériser pour estimer le flux transpiratoire de l'arbre. Concernant le bilan de carbone de l'arbre, les coûts de respiration de maintenance et de croissance de l'aubier sont très élevés (Pruyn *et al.* 2003) et sont donc fortement corrélés avec sa surface. De plus, les composés carbonés (hydrates de carbone) sont, entre autres, stockés dans les tissus vivants du bois situés dans l'aubier (Hoch *et al.* 2003). Or l'activité cambiale ainsi que celle des méristèmes primaires sont dépendantes du niveau de réserves notamment en sucres (Deslauriers *et al.* 2009). Celle-ci peut être importante en début de saison de végétation et pour les espèces dont l'activité cambiale débute avant la mise en place des premières feuilles de l'année (Zweifel *et al.* 2006). Pour ces raisons, les réserves carbonées peuvent être utilisées comme marqueur physiologique des capacités d'un arbre à surmonter un stress comme une sécheresse (Bréda *et al.* 2006), un froid (Morin *et al.* 2007), une défoliation, et à résister face à un pathogène (Marcais et Bréda 2006) et doivent être prises en compte dans les modèles fonctionnels (Ogle et Pacala 2009).

Principales définitions

Evènement climatique extrême (ECE) : Épisode ou période climatique statistiquement rare qui altère la structure et/ou le fonctionnement de l'écosystème en dehors des limites desquelles la variabilité climatique est considérée comme normale. Ces épisodes sont associés à des changements significatifs de communautés. Smith (2011)

Résistance : Le niveau de résistance d'un arbre est sa capacité à résister à un événement climatique. Celui-ci est important lorsque la baisse de vitalité engendrée par l'ECE est faible.

Résilience : La résilience d'un arbre va dépendre de ses capacités à retrouver un équilibre (stabilité) après un ECE. Cet équilibre n'est pas obligatoirement au même niveau que celui préalable à l'ECE (Gunderson 2000).

Vulnérabilité : La vulnérabilité d'un arbre intègre son niveau de résistance et de résilience à un ECE. Les arbres les moins résistants et les moins résilients sont les plus vulnérables et ont la plus grande probabilité de mortalité.

1.4 Les différents types de mortalité

Au sein d'un écosystème forestier, plusieurs types de mortalité peuvent être différenciés selon les facteurs qui la provoquent et l'échelle spatiale concernée (Botkin 1993 dans Keane 2001)

1. La mortalité intrinsèque (de fond) : Cette mortalité se produit dans un environnement favorable avec ou sans compétition. Elle est indépendante du statut de l'arbre, de sa santé ou de son âge, et est fonction de la longévité maximum de l'espèce. On considère qu'elle est provoquée par des événements aléatoires très localisés tels que le foudroiement, l'infection par des pathogènes non endémiques ou un chablis.
2. La mortalité dépendante de la croissance de l'arbre (régulière) : Elle est généralement induite par la compétition ou par la sénescence de l'arbre. C'est un processus qui va toucher les arbres dont la faible accessibilité à la ressource lumineuse, hydrique et minérale induit de faibles niveaux de croissance. Ce principe repose sur le fait que les arbres qui assimilent moins de carbone et poussent peu, ont moins de capacités à se défendre contre les infections biotiques et les événements abiotiques. Cette mortalité s'étudie à l'échelle de la placette forestière et est prédite à partir de la croissance de l'arbre. Selon Manion (1981), trois types de facteurs prennent part dans ce processus.
(1) Les facteurs prédisposant affaiblissent un arbre et le rendent vulnérable – le prédisposent – à un événement biotique ou abiotique extrême. Ces facteurs sont multiples. On considère généralement que les arbres qui ont une probabilité de mourir plus élevée sont âgés ; ils peuvent être mal adaptés au stress d'un point de vue génétique ; ils sont situés sur des sols secs (basse altitude, situation topographique convexe, sol peu profond avec beaucoup d'éléments grossiers), compactés, pauvres en nutriments, salés, anoxiques ; ils sont soumis à la présence de pathogènes (gui, scolytes, défoliateurs), à une pollution édaphique ou atmosphérique, ou à un changement climatique (e.g. augmentation du niveau de sécheresse). **(2)** Ensuite les **facteurs déclenchant** induisent le phénomène de mortalité. Ils agissent sur une période temporelle courte sur des arbres dont la vitalité n'est pas optimale et vont empêcher toute forme de résilience. Ils peuvent être d'ordre biotiques (insectes défoliateurs, ravageurs comme les scolytes) ou abiotiques (froid extrême, sécheresse ou canicule intense, concentration en sel ou en polluants trop élevée). **(3)** Enfin les **facteurs aggravants** – contribuant à la mortalité peuvent être climatiques (e.g.

sécheresses répétées), ou des agents biotiques qui attaquent les arbres stressés et causent leur mort prochaine. Ce sont les insectes ou les champignons opportunistes tels que les scolytes, l'armillaire, le fomès, les nématodes...

3. La mortalité exogène (irrégulière) : Celle-ci est provoquée par un événement aléatoire externe qui tue certains ou tous les arbres de la forêt sur de larges surfaces (surface supérieure à la parcelle forestière). Elle va dépendre de l'intensité et la sévérité des agents exogènes tels qu'un incendie, une invasion d'insectes pathogènes, une tempête, un éboulement ou une avalanche, et va concerner les arbres indépendamment de leur vitalité. Par exemple une tempête affectera les arbres les plus hauts, et un incendie ou une invasion importante de scolytes entraînera la mort de tous les arbres.

Cette classification est communément acceptée dans la littérature scientifique (Keane *et al.* 2001 ; Bigler et Bugmann 2004) mais est probablement trop réductrice puisque certains agents peuvent être des facteurs prédisposant, déclenchant et aggravant à la fois, et qu'il est quasiment impossible de différencier les trois lorsque la perte de vitalité est brutale.

1.5 Facteurs majeurs impliqués dans le processus de mortalité

1.5.1 Les conditions climatiques

Comme énoncé précédemment, l'augmentation des températures va entraîner une augmentation des pertes en C via la respiration des organes, qui ne seront pas toujours compensées par l'augmentation du rendement photosynthétique. Celle-ci sera préjudiciable pour tous les arbres, entraînant une augmentation globale des taux de défoliation et de mortalité (Van Mantgem *et al.* 2009). Mais les arbres pour lesquels l'eau est le facteur limitant majeur, c'est-à-dire ceux situés en limite sèche de répartition, en limite méridionale et altitudinale basse sont *a priori* les plus vulnérables à ces changements (Carnicer *et al.* 2011). En effet, l'évapotranspiration étant positivement liée à la température, les pertes en eau vers l'atmosphère seront plus importantes, ce qui augmentera la durée, l'intensité et la fréquence des sécheresses estivales. Ce phénomène est d'autant plus intense s'il est accompagné d'une baisse des précipitations. Dans les écosystèmes forestiers méditerranéens, de nombreuses

études ont récemment noté une augmentation des taux de mortalité, des taux de défoliation et une baisse de la croissance radiale en lien avec la baisse des précipitations estivales (Jump *et al.* 2006; Andreu *et al.* 2007; Sarris *et al.* 2007; Carnicer *et al.* 2011). Les écosystèmes forestiers du sud-ouest des Etats-Unis sont aussi fortement touchés par l'augmentation des températures (Adams *et al.* 2009 ; Breshears *et al.* 2009). Le même constat peut être fait plus spécifiquement sur le genre *Abies* (Linares *et al.* 2009a), et notamment chez *Abies alba* qui dépérit considérablement après une accumulation d'années sèches (Becker 1987 ; Bert et Becker 1990 ; Macias *et al.* 2006). Une augmentation de la sécheresse atmosphérique peut aussi causer le dépérissement de certaines espèces. C'est le cas du *Sequoia sempervirens* en Californie dont la croissance est positivement impactée par la présence des brouillards estivaux (Williams *et al.* 2008) dont la fréquence a diminuée depuis les années 1950 (Johnstone *et al.* 2010).

1.5.2 Les pathogènes

L'occurrence de phénomènes de mortalité provoqués par des pathogènes a aussi augmenté ces dernières années (Desprez-Loustau *et al.* 2006) à cause de deux phénomènes majeurs. Tout d'abord la démographie des populations de pathogènes indigènes a évolué de façon positive puisque l'augmentation des températures entraîne une accélération du développement des insectes ou champignons (Wallner 1987). A contrario, l'impact direct des sécheresses sur certains pathogènes (insectes notamment) peut être lui négatif sur leur dynamique (Rouault *et al.* 2006), sauf pour les champignons qui sont généralement plus plastiques et peuvent se développer à des potentiels hydriques inférieurs à ceux inhibant la croissance de leurs hôtes (Desprez-Loustau *et al.* 2006). Enfin, de nouvelles espèces ont été introduites involontairement à cause de l'augmentation des transports (phénomène de globalisation) (Liebhold *et al.* 1995). Les dégâts qu'elles occasionnent sont d'autant plus importants que les arbres hôtes n'ont pas de système de défense adapté à ces nouveaux pathogènes.

- Les **champignons** qui infectent les feuilles peuvent être considérés comme des facteurs prédisposant à la mortalité puisqu'ils entraînent une baisse de l'assimilation carbonée. Hajji *et al.* (2009) l'ont observé sur le chêne où la durée de vie des feuilles infectées est réduite par l'oïdium (*Erysiphe alphitoides*). De la même manière, les rouilles tel que *Melampsorella caryophyllacearum* causent un développement excessif de rameaux à partir

d'un même point sur une branche formant ainsi un « balai de sorcière » qui va induire un ralentissement de la croissance de l'arbre mais rarement sa mort (Solla *et al.* 2006) Au contraire les champignons se développant à l'intérieur du système conducteur d'eau (racines ou tronc) agissent en tant que facteur aggravant et sont considérés comme pathogènes opportunistes puisque leur présence n'est possible que si la vitalité de l'arbre est réduite. Ils vont se développer dans le bois vivant de l'arbre et provoquer un dysfonctionnement hydraulique majeur qui tue l'arbre plus ou moins rapidement. Un exemple commun est celui de *Phytophthora ramorum* qui occasionne des taux de mortalité importants sur *Quercus agrifolia* en Californie (Brown et Allen-Diaz 2009). La présence d'armillaires (*Armillaria sp.*) sur les arbres décidus et les conifères est souvent observée sur les individus dépérissants et morts (Desprez-Loustau *et al.* 2006 ; Marcais et Bréda 2006), notamment sur *Abies alba* (Oliva et Colinas 2007) qui peut aussi être infecté par le fomès (*Heterobasidion abietinum*; Puddu *et al.* 2003). Si le fomès et l'armillaire sont souvent associés, leur impact est probablement différent. Cherubini *et al.* (2002) ont en effet montré sur *Pinus mugo* que les arbres infectés par le *Heterobasidion sp.* meurent rapidement, alors que les arbres avec *Armillaria sp.* peuvent survivre longtemps.

- Les **Scolytes** sont des insectes ravageurs qui vont perforer l'écorce de l'arbre pour pondre leurs larves qui se développent dans l'aubier et consomment le phloème. De plus, ils sont souvent associés à un champignon, ce qui décuple leur impact et conduit à de graves dysfonctionnements hydrauliques (Guérard *et al.* 2007). Mais les arbres peuvent se défendre contre les scolytes en produisant de la résine. Chez *Pinus ponderosa* par exemple, la probabilité de mortalité est ainsi significativement reliée à la quantité et la taille des canaux résinifères (Kane et Kolb 2010). Cependant, cette quantité de résine étant dépendante de la quantité de réserves disponibles pour l'arbre, les arbres peu vigoureux sont très sensibles à ce ravageur surtout si sa population est importante. Chaque espèce hôte possède plusieurs espèces de scolytes associées, cinq pour le sapin au Mont Ventoux (Gillmann 2010), qui ont chacune leur préférence quant à l'état sanitaire et la hauteur de l'arbre hôte, l'épaisseur de l'écorce, et l'emplacement dans le houppier des branches parasitées (Negrón *et al.* 2009).

- Les **insectes défoliateurs** peuvent agir en tant que facteur prédisposant à la mortalité puisqu'ils provoquent une baisse importante de la croissance radiale lors de l'année épidémique mais aussi les années suivantes (Buntgen *et al.* 2009). L'exemple le plus couramment utilisé et dont la relation densité de la population – baisse de croissance est la

plus marquante, est celui de la tordeuse du mélèze sur *Larix decidua* (Buntgen *et al.* 2009). Sur *Abies alba*, Camarero *et al.* (2003) et Du Merle et Géraud (1988) ont pu noter un impact négatif sur la croissance de la défoliation induite par la chenille *Epinotia subsequana* et la tordeuse du sapin *Choristoneura murinana*.

- Le **Gui** (*Viscum album*): De nombreuses études ont montré que la probabilité de mortalité des arbres augmente avec le niveau d'infection par le gui (Tsopelas *et al.* 2004 ; Dobbertin et Rigling 2006). Cet hémiparasite prélève l'eau et les nutriments nécessaires à sa croissance à travers la sève brute de l'arbre hôte. En conséquence la vitalité de l'arbre est réduite : Rigling *et al.* (2010) ont noté chez le pin sylvestre une baisse du taux de ramification, de la longueur des aiguilles et du nombre d'années d'aiguilles portées par les branches infestées. Cette dégradation de l'état sanitaire du houppier entraîne une baisse de la quantité de C assimilé et en conséquence de la quantité de carbohydrates disponibles et de la croissance de l'arbre.

- De larges surfaces de pins ont été touchées ces dernières années, notamment au Portugal ou au Japon par l'introduction de **nématodes** exotiques très virulents et à propagation très rapide (références dans Rebetez et Dobbertin 2004). Certains **virus** s'attaquent aussi aux arbres et entraînent des modifications physiologiques, comme par exemple chez le genre *Prunus* (Pusey 1991).

L'impact des pathogènes sur la mortalité des arbres devrait s'intensifier puisque l'augmentation de leur sévérité et de leur occurrence va probablement se poursuivre. Un processus de « cercle vicieux » peut s'enclencher car l'augmentation de la population de pathogènes va se poursuivre à cause du réchauffement. Ainsi les arbres seront plus attaqués et devront plus allouer de C à leur défense, au détriment de leur croissance ou leur mise en réserve. Cet affaiblissement des arbres provoquera un accroissement de leur vulnérabilité aux pathogènes opportunistes et aux facteurs abiotiques.

1.5.3 Pollution atmosphérique

Les premiers grands projets européens menés pour étudier le dépérissement des forêts ont été créés au cours des années 1980 (par exemple ICP Forest Inventory). Durant cette période de nombreux phénomènes de dépérissement ont été notés notamment en Europe du

Nord. C'est le cas dans les Vosges où on a longtemps cru que le déclin des sapinières était causé par les pluies acides et les dépôts importants de SO₂ jusqu'à ce que les travaux de Lévy et Becker (1987) indiquent que ce déclin était enclenché vingt ans auparavant et dont le facteur déclenchant était l'accumulation de sécheresses estivales (périodes 1959-1965 et 1974-1976). Cependant, Elling *et al.* (2009) ont récemment montré que la forte concentration de SO₂ atmosphérique était directement responsable du déclin de la croissance radiale des sapins du sud de l'Allemagne. De même, l'acidité des précipitations provoque des dégâts au niveau de la cuticule foliaire et des stomates et cause une sécheresse physiologique (De Vries *et al.* 2000). Enfin, l'impact de l'ozone sur la vitalité des arbres a fait l'objet de nombreux travaux ces dernières années puisque c'est désormais le polluant majeur des forêts du sud de l'Europe (Bussotti et Ferretti 2009).

1.6 Quels sont les processus impliqués dans la mortalité des arbres induite par la sécheresse ?

Grâce à une amélioration des matériels de mesure et une meilleure prise en compte de l'impact d'une sécheresse et des fortes températures sur les flux hydrauliques et carbonés de l'arbre, de nombreuses théories ont été avancées ces dernières années sur les causes fonctionnelles de la mortalité. Les deux hypothèses généralement acceptées dans la communauté scientifique sont que la mortalité est induite par un dysfonctionnement hydraulique (hydraulic failure) ou bien par un épuisement des ressources en carbone (carbon starvation). Cependant aucune des deux hypothèses n'a été encore prouvée expérimentalement (Mc Dowell *et al.* 2008; Adams *et al.* 2009; Sala 2009; McDowell et Sevanto 2010; Sala *et al.* 2010), et de nouvelles théories voient le jour (McDowell 2011).

1.6.1 Dysfonctionnement hydraulique

La première théorie considère qu'une sécheresse atmosphérique et édaphique intense entraîne une rupture dans la colonne d'eau et des dégâts au niveau du système conducteur d'eau via une embolie du xylème fonctionnel (=cavitation). Lors d'une sécheresse édaphique, l'eau disponible dans le sol est seulement localisée au niveau des pores de faible diamètre (dans les argiles), et demande une forte tension pour être prélevée. Dans le cas où celle-ci est

trop importante, et que l'arbre ne peut plus absorber d'eau alors que la demande au niveau stomatique est toujours présente, certains trachéïdes du xylème se remplissent d'air, qui rentre à travers les ponctuations (Cochard 2006), et ne peuvent donc plus conduire la sève brute : c'est le phénomène d'embolie ou de cavitation. Ce phénomène peut impacter de larges surfaces de xylème fonctionnel et peut être réversible chez certaines espèces (Cochard *et al.* 2001). Cependant, le fonctionnement du système hydraulique peut être rétabli par la production de nouvelles trachéïdes par le cambium (Brodrigg *et al.* 2010). Et pour l'instant aucune étude en conditions naturelles n'a montré le lien direct entre cavitation d'un grand nombre de vaisseaux et mortalité (Mc Dowell et Sevanto 2010) alors que les modèles basés sur l'hydraulique de l'arbre la simulent (Martinez-Vilalta *et al.* 2002).

1.6.2 Épuisement des ressources en carbone

La seconde théorie est que la mortalité est causée par une baisse trop importante du ratio entre l'offre et la demande de carbone (C) au sein de l'arbre jusqu'à ce qu'il n'y ait plus assez de carbone disponible pour assurer les fonctions physiologiques vitales de la plante. En effet l'arbre a continuellement besoin de C pour subvenir à la respiration de maintenance de ces cellules, c'est-à-dire pour survivre.

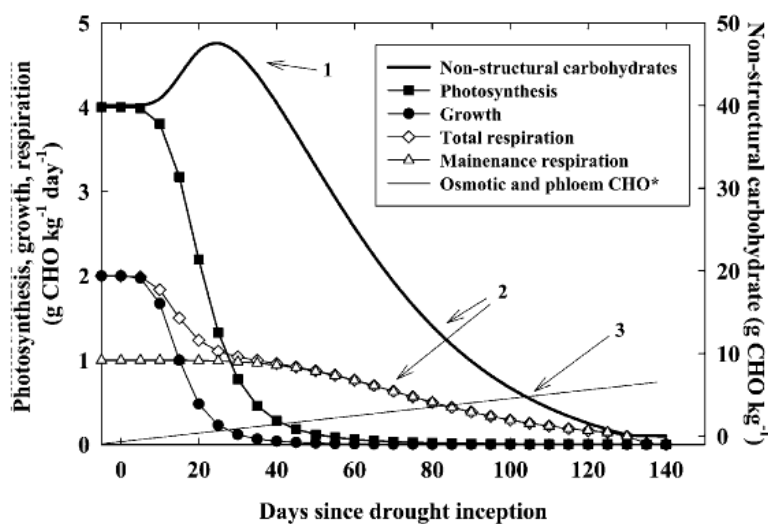


Fig 1.1: Effets simulés d'une sécheresse prolongée sur la quantité de réserves en carbohydrates (non-structural compounds NSC), sur les gains en C (Photosynthèse), et les pertes en C (respiration, croissance) pour un arbre générique. La quantité de NSC nécessaire à la maintenance d'une pression osmotique suffisante et d'un bon transport au niveau du phloème est supposée augmenter de linéairement. Source : Mc Dowell (2011).

Au cours d'une sécheresse ce ratio évolue en fonction des conditions climatiques et hydriques (Fig 1.1). La première fonction touchée par la sécheresse est la croissance.

L'activité cambiale est fortement impactée par le manque d'eau dans le sol et va être réduite avant le déclin de l'activité photosynthétique induit par la fermeture stomatique (Pinheiro et Chaves 2011). Au début d'une sécheresse, on observe donc une augmentation de l'allocation vers les réserves car la baisse de la respiration de croissance est plus importante que celle de la photosynthèse (Mc Dowell *et al.* 2010). Par la suite la seule demande en C provient de la respiration de maintenance (métabolisme des cellules vivantes), qui pendant un court laps de temps sera essentiellement pourvu par le C issu de la photosynthèse mais ensuite aussi par les réserves en carbohydrates (NSC pour non structural compounds). Lorsque la sécheresse est trop longue, seules les réserves en NSC assurent la distribution de C. La respiration de maintenance s'ajuste aussi lors de la sécheresse puisqu'elle diminue. Mais si la baisse en NSC est trop importante, les arbres ne peuvent plus créer de composés carbonés secondaires de défense contre l'herbivorie et les pathogènes. Ceci aura respectivement un effet négatif sur la surface foliaire et la quantité de carbone assimilé, et sur la conductance hydraulique de l'arbre puisque les pathogènes tels que les scolytes auront pu infecter le xylème fonctionnel, et aura donc un effet retour négatif sur le NSC (Desprez-Loustau *et al.* 2006). Enfin, l'arbre meurt puisque le métabolisme des cellules n'est plus assuré.

Cependant aucune tendance n'émerge quant à la relation entre le niveau de NSC et la mortalité (Mc Dowell et Sevanto 2010), un récent article de Sala *et al.* (2010) montre d'ailleurs que la mortalité peut se produire à des niveaux de NSC supérieurs à zéro. S'il est acquis que l'ombrage et l'élévation des températures entraîne une rapide baisse du niveau de réserves en amidon mais pas en sucres (Marshall et Waring 1985) ce qui peut provoquer une mortalité des arbres (voir Mc Dowell et Sevanto 2010), rien n'indique que ce processus est le même dans le cas d'une sécheresse (Barbaroux et Bréda 2002).

D'autres mécanismes peuvent donc intervenir dans ce processus. Par exemple, une partie des carbohydrates, excepté l'amidon inactif d'un point de vue osmotique (Chapin *et al.* 1990), est aussi utilisée pour maintenir la balance osmotique au sein du phloème pendant la sécheresse (Fig 1.1). Ainsi la mortalité des arbres proviendrait d'un manque en sucres car ceux-ci peuvent être utilisés pour réguler l'osmose du phloème et sont donc indisponibles pour les autres processus physiologiques (Chaves *et al.* 2003 ; Bartels et Sunkar 2005).

1.6.3 Autres hypothèses

Des problèmes au niveau du transport des carbohydrates en fin de sécheresse peuvent aussi entraîner la mort de l'arbre, tout comme une absence de remobilisation des réserves

causée par un mauvais chargement ou déchargement du phloème (Chaves *et al.* 2003 ; Hölttä *et al.* 2009). Même s'il est peu probable qu'un dysfonctionnement du phloème tue directement un arbre, cela peut jouer un rôle important dans le processus en impactant notamment le fonctionnement des organes sources et puits de C (Mc Dowell *et al.* 2011).

1.7 Variabilité intra-spécifique de la vulnérabilité

Le niveau de tolérance des arbres à un stress tel que le manque d'eau, dépend de la structure et du fonctionnement de chaque arbre. Comme il n'est pas possible d'étudier le fonctionnement exhaustif de tous les arbres. La variabilité intra-spécifique ne peut être appréhendée qu'à partir d'indicateurs. Les traits fonctionnels peuvent jouer ce rôle. Ce sont des caractéristiques de l'arbre qui résument sa structure en lien avec son fonctionnement. La variabilité de ces traits entre arbres est à la fois due à leur plasticité, car chaque arbre expérimente des conditions environnementales différentes, mais aussi à leur potentiel génétique. Ainsi la vulnérabilité d'un arbre va dépendre d'agents exogènes (environnement) et/ou endogènes (génotype). En d'autres termes, un arbre meurt car il est situé dans des conditions qui le rendent plus vulnérable et/ou bien parce qu'il est intrinsèquement plus vulnérable (mal adapté).

1.7.1 Variabilité inter-placettes

Les sites ou placettes (quelques centaines de m²) où le taux de mortalité et la baisse de vitalité provoquée par la sécheresse sont les plus importants, sont généralement les zones les plus sèches. Ainsi, les zones les plus vulnérables sont situées en marge basse ou sud de l'aire de répartition des espèces, c'est-à-dire la marge chaude et/ou sèche (Amm 2011). La topographie locale joue aussi un rôle important puisqu'elle conditionne fortement l'état hydrique du site : les situations convexes, de forte pente ou au sommet de massifs vont subir des pertes en eau par écoulement plus élevées que les apports. Les expositions sud seront aussi défavorisées puisque l'évapotranspiration y est plus intense. Enfin la vulnérabilité d'une placette forestière va aussi dépendre des capacités de rétention en eau du sol. Plus le sol sera superficiel, contiendra peu de matières fines ou peu de matières organiques, plus les ressources en eau seront réduites et les arbres vulnérables au manque d'eau.

D'autre part, les parcelles ayant une forte densité auront potentiellement un taux plus élevé de mortalité à cause d'un prélèvement plus intense de la ressource hydrique qui s'épuisera donc rapidement (Linares *et al.* 2009a), et d'un manque de lumière.

Au sein d'une espèce, le phénomène d'adaptation locale, lié à la dérive génétique et à la sélection naturelle, entraîne une différenciation génétique entre populations. Ce processus permet l'augmentation du nombre des individus présentant les traits fonctionnels les plus adaptés à leur environnement au sein de la population. Par exemple, Ramirez-Valiente *et al.* (2009) ont pu montrer que différentes populations de chêne liège plantées dans un même environnement présentent des caractères adaptatifs en lien avec la tolérance à la sécheresse due à leur provenance.

Enfin les sites les plus vulnérables sont aussi ceux pour lesquels les pathogènes de l'espèce étudiée sont présents en forte densité.

1.7.2 Variabilité intra-placette

Au sein d'une parcelle forestière, le niveau de vulnérabilité est globalement contrôlé par les mêmes processus.

Tout d'abord la tolérance d'un arbre à un stress intense va être fonction de ses caractéristiques. Les arbres qui ont la plus grande probabilité de mourir sont généralement dominés, de faible diamètre, et présentent généralement une croissance radiale faible à cause d'un niveau de compétition subi trop élevé (Mailly *et al.* 2008). Vieilledent *et al.* (2010) ont notamment pu observer cette tendance sur le sapin pectiné dans la partie Ouest des Alpes. Cependant les arbres âgés et grands sont aussi très vulnérables. En effet, il est généralement accepté que la croissance des arbres diminue avec l'âge des arbres pour deux raisons. Premièrement, l'augmentation de la hauteur d'un arbre provoque une baisse de sa conductance hydraulique et stomatique, entraînant donc une baisse de l'assimilation en carbone (hypothèse de la limitation hydraulique; Ryan et Yoder 1997; Mencuccini *et al.* 2005). Par contre, la sénescence des cellules semble n'avoir aucun effet sur la physiologie de l'arbre puisque ce processus est réversible, par exemple lorsque le niveau de compétition diminue (Mencuccini *et al.* 2005 ; Martinez-Vilalta *et al.* 2007). La seconde cause d'une plus faible productivité des arbres âgés est la possible baisse de la concentration en azote dans les feuilles avec l'âge (Niinemets 2002) entraînant une baisse de l'assimilation carboné par unité de masse. Mais Van Mantgem *et al.* (2009) ont démontré que ce processus peut toucher tous les arbres quelque soit leur taille ou leur âge.

Une forte hétérogénéité spatiale du sol à l'échelle micro-locale peut aussi être la cause de ces différences de vulnérabilité entre arbres, à savoir que les arbres qui ont le plus de probabilités de mourir ont généralement accès à un réservoir en eau plus réduit que les autres.

A l'échelle d'une population, la présence d'une diversité génétique élevée conduit à une grande variété de réponse au stress selon les arbres. Dans un environnement homogène, on considère aussi que les arbres qui possèdent un faible taux d'hétérozygotie pour les gènes liés à la tolérance à l'ombre ou au manque d'eau, selon le facteur limitant principal, devraient être les premiers à mourir. De plus, dès les premières années de vie, on assiste généralement à une purge de certains semis des individus les plus consanguins (Charlesworth et Charlesworth 1987). La consanguinité se définit comme la proportion d'allèles identiques par descendance au sein d'un individu. Elle résulte des croisements entre individus apparentés et de l'autofécondation. Les individus issus de ce mode de reproduction ont un plus fort risque de cumuler des gènes récessifs délétères et ont donc une valeur sélective réduite (Charlesworth et Charlesworth 1987; Koelewijn *et al.* 1999).

Cette variabilité inter- et intra-placette doit être caractérisée afin de déterminer quelles sont les zones et les arbres les plus sensibles à l'augmentation du niveau de sécheresse et dont la probabilité de mourir est la plus élevée. L'objectif est triple : (1) adapter la gestion forestière en conséquence, (2) améliorer nos connaissances sur le processus de dépérissement et de mortalité, (3) estimer l'évolution de la dynamique forestière.

1.8 Apports des modèles de prédiction de mortalité

Pour parvenir aux objectifs précédemment énoncés, des modèles statistiques et fonctionnels de prédiction de la mortalité peuvent être utilisés.

En utilisant les données de croissance radiale des arbres, la mortalité peut être facilement prédite en utilisant des modèles statistiques. De nombreux modèles de ce type ont été créés. Pour prédire la probabilité de mort d'un arbre, ils utilisent soit des estimateurs de la croissance absolue ou relative des dernières années, soit la tendance temporelle de la croissance passée (e.g. Bigler et Bugmann 2004 ; Wunder *et al.* 2006), soit des seuils de croissance sous lesquels la probabilité de mourir augmente (e.g. Wunder *et al.* 2006). En utilisant ces types de modèles, il est ainsi possible de déterminer les patrons de croissance pré-mortem et de les interpréter biologiquement.

Les modèles basés sur les processus simulent le fonctionnement des arbres, leur photosynthèse, leur respiration et leur croissance en fonction du bilan hydrique. Ils permettent quant à eux, de mieux comprendre les processus liés au phénomène de déclin de vitalité et de mortalité et de voir si les relations observées *in-situ* peuvent être reproduites en simulation. Leur intérêt est qu'ils permettent de quantifier l'impact de la modification des conditions environnementales sur chaque processus fonctionnel de l'arbre. En faisant varier les paramètres initiaux (réserve utile du sol, dimension de l'arbre...), ainsi que la façon de modéliser des processus clés comme l'allocation du carbone vers les différents organes de la plante, il est possible de hiérarchiser l'effet des différents facteurs sur la croissance. Ces modèles peuvent être évalués en les confrontant à la variabilité spatiale et temporelle de la croissance des arbres observée sur le terrain.

1.9 Objectif de la thèse

L'objectif de cette thèse est de répondre aux questions suivantes : **Quelles sont les caractéristiques des arbres qui ont la plus grande probabilité de mourir ? Sur quels sites sont-ils les plus vulnérables ? Quelles en sont les causes fonctionnelles ?**

Afin de répondre à ces questions, nous avons développé une étude qui couple une analyse empirique de la variabilité spatio-temporelle des processus de dépérissement et de mortalité, à une analyse fonctionnelle du phénomène (Fig 1.2). Ces deux parties sont intimement liées puisque les résultats de l'analyse empirique ont influencé les hypothèses fonctionnelles que nous avons testé dans la seconde partie. L'analyse fonctionnelle, elle, a éclairé les résultats empiriques et a permis d'expliquer les cas particuliers. Le niveau d'intégration des processus évolue en fonction de la variable étudiée. La croissance radiale ou les dégâts au niveau du houppier sont représentatifs du fonctionnement général de l'arbre, alors que les mesures effectuées sur les traits foliaires ou la photosynthèse n'intègrent que les processus à l'échelle de la feuille.

Nous avons choisi d'étudier le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) comme espèce modèle compte tenu des forts taux de mortalité observés en limite sèche/chaude de son aire de répartition à l'échelle de la France. Notre étude a été réalisée sur trois forêts de montagne en région méditerranéenne du sud-est de la France : la forêt domaniale du Mont Ventoux, celle de l'Issole, et la forêt de Turini (Vésubie). Comme indiqué par la suite, ces sites ont été

choisis à cause des variations de taux de mortalité et de dépérissement entre sites et de l'effet des différentes conditions climatiques et édaphiques qu'ils permettent d'étudier.

Pour l'analyse spatio-temporelle, nous avons choisi d'étudier au total 31 placettes situées sur 3 massifs différents afin d'extraire les effets inter-placettes (altitude, climat, sol, facteurs biotiques) et intra-placette (caractéristique de l'arbre, sol, facteurs biotiques) sur la croissance, le dépérissement et la mortalité du sapin pectiné. Pour parvenir au second objectif, nous avons utilisé des modèles statistiques de prédiction de mortalité et un modèle de fonctionnement de l'arbre basé sur les processus (CASTANEA ; Dufrêne et al. 2005) afin de mieux appréhender le processus de mortalité d'un point de vue temporel, et de mieux en cerner les causes. Cette étape a notamment nécessité des mesures importantes de croissance radiale des arbres, un suivi des traits écophysiologicals, et le développement de nouveaux modèles de prédiction de mortalité. En couplant les résultats issus des données expérimentales à une approche théorique via la modélisation, l'objectif final de cette thèse est d'améliorer nos connaissances sur les différents facteurs et étapes impliqués dans le processus mortalité.

Les sites étudiés

2.1 Caractéristiques générales

Le Mont Ventoux et la forêt domaniale de l'Issole sont localisés dans la partie occidentale des Alpes du Sud nommé les Pré-Alpes sèches. La forêt de Turini (Vésubie) est quant à elle située dans les Alpes ligures (Fig 2.1). Les massifs des Pré-Alpes sèches sont issus des phases tectoniques pyrénéo-provençale et alpine, ce qui explique leur orientation globalement est-ouest. Le substrat diffère cependant entre les sites. En Vésubie, la roche mère est calcaire à la base et surmontée d'une roche schisto-gréseuse (Nouals 2000 ; Quesney 2008). La quasi-totalité du massif du Mont Ventoux est formé de terrains crétacés qui vont de l'Hauterivien au Bédoulien et forment un karst. La majeure partie du substratum géologique est donc calcaire, qui se fracture plus ou moins selon son impureté (Du Merle et Guende 1978). La majeure partie de nos placettes sont plus précisément installées sur une assise calcaire urgonienne (calcaires bioclastiques, calcaires à rudistes). En Issole, les placettes sont sur des calcaires argileux à silex du Turonien (secondaire).

Comme dans l'ensemble de la région méditerranéenne, les sols sont généralement minces et peu évolués. Ils dépendent des caractéristiques des matériaux parentaux sur lesquels ils se forment. La faible épaisseur générale des sols dans les massifs méditerranéens est d'une part due à la faible productivité de la végétation et à la sécheresse hydrique marquée des sols, et d'autre part expliquée par l'histoire de ces sites. En effet une grande partie de ces massifs était déboisée au cours du 19^{ème} siècle. Plus retenus par la végétation, les sols ont été massivement érodés, jusqu'à ce qu'une politique de restauration des terrains de montagne (RTM) ait été adoptée en 1861. Au Mont Ventoux et en Issole, les sols sont donc principalement des altérites calcaires en place ou évoluées, recouvertes par endroit par des formations superficielles (éboulis), alors qu'en Vésubie ce sont des schistes gréseux qui affleurent sous les éboulis. Compte tenu de la forte fracturation des calcaires, de la forte pente (de 23% à 47%) et du taux élevé en éléments grossiers, la quantité d'eau retenue dans le sol est faible.

La plupart des peuplements étudiés sont des futaies jardinées. Au Mont Ventoux quelques placettes sont situées dans des peuplements de taillis (de hêtre) sous futaie. Les forêts du Mont Ventoux sont très peu gérées compte tenu de la faible valeur économique des sapins, alors que la sylviculture des forêts de Vésubie est assez intensive.

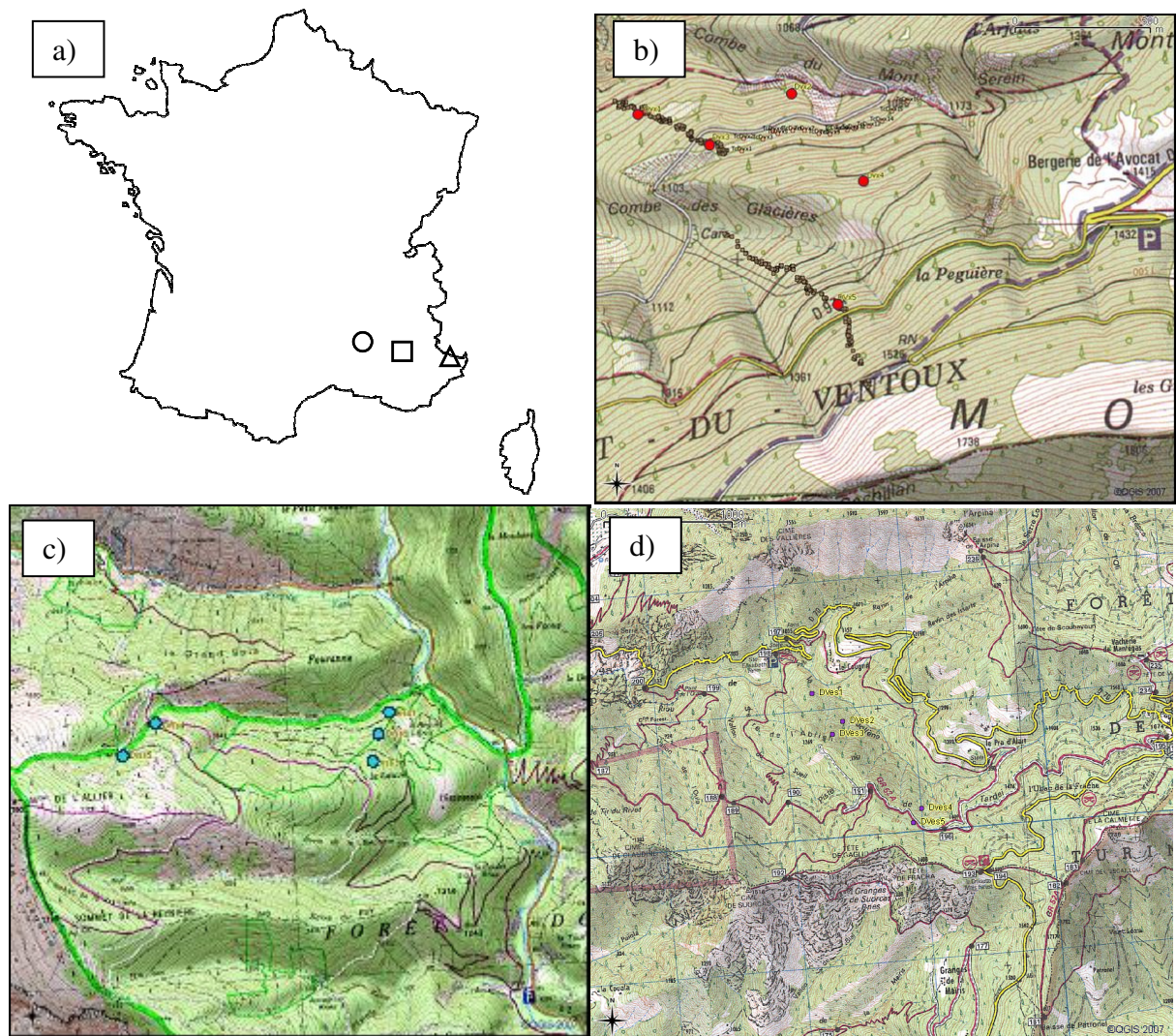


Figure 2.1 : Plan du dispositif expérimental : (a) localisation des trois sites, (b) emplacement des 5 placettes du gradient altitudinal discontinu (rouge), des 16 placettes du transect en courbe de niveau et des arbres du gradient altitudinal continu au Mont Ventoux, (c) l'Issole, (d) Vésubie

D'un point de vue climatique, les sites se situent entre la Provence et la montagne, dans un axe sud-ouest à nord-est le long duquel faiblit l'influence méditerranéenne et apparaît la continentalité de l'axe alpin (Ladier 2004). Une forte variabilité intra-annuelle des précipitations est observée avec une sécheresse estivale intense, le maximum des précipitations se produisant en automne puis au Printemps (Fig 2.2). Les précipitations pendant la saison de végétation sont très variables et dépendent des courants atmosphériques qui apportent les masses d'air humides provenant de Méditerranée. Elles sont généralement de type orageuse et sont d'autant plus importantes en fin d'été lorsque la mer Méditerranée est chaude et que l'évaporation y est intense (épisode Cévenol). Ainsi le déficit estival des précipitations est caractéristique de l'influence méditerranéenne, tandis que leur niveau relativement élevé en automne et au printemps s'explique par les reliefs montagneux qui

barrent la route des masses d'air humide venant du Sud-Est. Si l'on considère l'indice de Gauss (indice d'aridité), en moyenne les précipitations sont toujours supérieures à deux fois la température à partir de 1200m d'altitude.

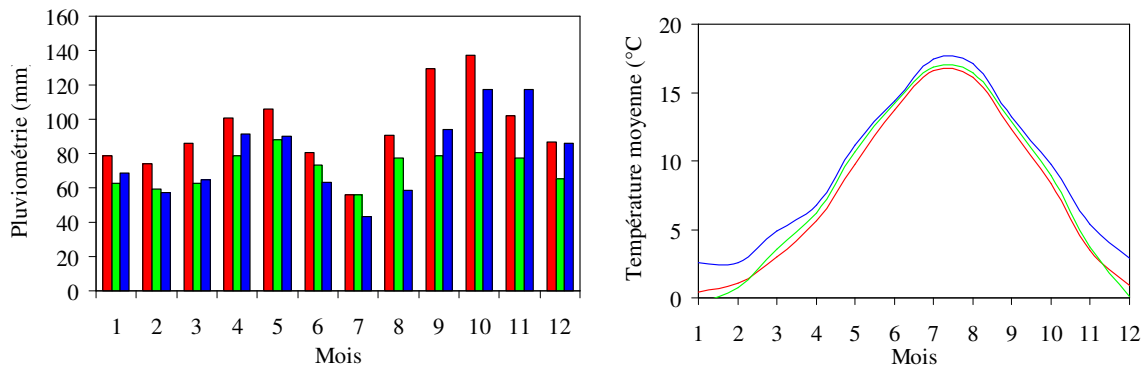


Figure 2.2: Evolution de la pluviométrie mensuelle (gauche) et des températures moyennes mensuelles (droite) au cours de l'année au Mont Ventoux (rouge), en Issole (vert) et en Vésubie (bleu) pour des altitudes comparables (respectivement 1225m, 1281m et 1242m) entre 1964 et 2009 (données reconstruites à partir de stations météorologiques Hobos et des stations Météo France les plus proches; voir [chapitre 2.3.4](#)).

Pour ces travaux de thèse, notre dispositif expérimental a été mis en place afin d'étudier la variabilité de la croissance et de la mortalité entre sites et selon l'altitude en maximisant ainsi la gamme des conditions environnementales (climat et sol notamment ; [Fig 2.1](#)). L'intérêt d'utiliser les gradients altitudinaux est que la descente en altitude (comme celle en latitude) est sensée mimer l'augmentation des températures et la baisse des précipitations estivales observées et prédites par les modèles climatiques. Toute l'aire de répartition du sapin est présente sur les sites étudiées (étage montagnard; environ 1000 à 1600m d'altitude), ce qui nous permet d'étudier son fonctionnement en conditions extrêmes (limites hautes et basses de répartition) et optimales (altitude intermédiaire). De plus, de cette manière, on réduit l'éloignement géographique entre les placettes, ce qui réduit la variabilité non climatique (différences génétique, de sols...), et facilite les mesures par rapport à un gradient latitudinal.

Au Mont Ventoux, 16 placettes ont été aussi installées le long d'un transect en courbe de niveau à 1200m d'altitude ([Fig 2.1b](#)) afin de réduire la variabilité climatique induit par l'altitude et d'étudier seulement l'impact de la topographie et des conditions édaphiques sur la croissance des sapins et le processus de mortalité. Ce transect allant d'une crête (TC1) à une combe (TC16), il était probable que les conditions météorologiques soient modifiés par la topographie et évoluent significativement d'un bout à l'autre du transect. La placette Dvx3 est située dans le prolongement du transect à proximité de TC1 ([Fig 2.1b](#)) et est donc généralement intégrée à ce dispositif. La température de l'air et l'humidité relative (RH) ont

donc été mesurées au niveau de quatre placettes du transect (Dvx3, TC5, TC11 et TC15) de Septembre 2007 à Avril 2008. Les relevés ont été effectués toutes les heures par des Hobos (stations météorologiques portables; Hobo ProV2; Prosensor) situés dans des abris climatiques, afin de ne pas induire de biais dus à la présence ou non de rayons lumineux. Ces hobos sont placés 1m au-dessus de la canopée pour estimer les conditions météorologiques subies par la partie haute du houppier des arbres dominants.

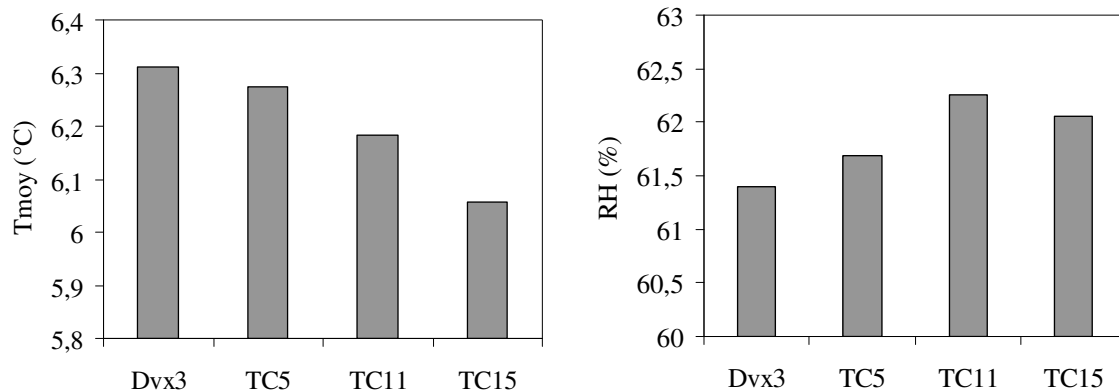


Figure 2.3: Evolution de la température (gauche) et de l'humidité relative (RH) moyenne de Septembre 2007 à Avril 2008 pour quatre placettes situées sur le transect en courbe de niveau : de la crête (Dvx3) à la combe (TC15). Aucune différence n'est significative ($p > 0.1$).

L'évolution de la température et de l'humidité relative moyenne le long du gradient n'est pas significative (Fig 2.3). Les résultats sont identiques lorsque les variables d'intérêt sont la température ou l'humidité relative minimale et maximale. Le climat des placettes situées sur le transect en courbe de niveau est donc équivalent, ce qui justifie l'utilisation d'un tel dispositif pour étudier l'impact des variations non-climatiques sur le fonctionnement du sapin.

2.2 Caractérisation de l'effet de l'altitude sur les conditions climatiques

Afin de caractériser l'effet de l'altitude sur le climat, une station météorologique a été installée dans une trouée à proximité de chaque placette étudiée depuis l'été 2007.

2.2.1 *Pluviométrie*

Des collecteurs de pluies (Hobo006), connectés à des enregistreurs d'évènements (pendant events Hobo 0212) ont été installés, mais de nombreuses erreurs de mesures ont été répertoriées :

- ils sont souvent obstrués par la présence de feuilles, de déjections d'oiseaux ou de sacs polliniques dans le réceptacle
- N'étant pas chauffés, les données hivernales sont biaisées puisque l'eau qui tombe est sous sa forme liquide à basse altitude et donc comptabilisée par le pluviomètre, alors qu'elle est sous forme de neige à haute altitude et va donc s'accumuler dans le pluviomètre jusqu'à saturation. En hiver une forte augmentation de la pluviométrie est ainsi observée avec la descente en altitude, ce qui ne correspond pas à la réalité.
- Enfin les enregistreurs d'évènements se sont révélés peu fiables et de nombreuses données ont ainsi été perdues

Le gradient de pluviométrie a donc été caractérisé seulement au Mont Ventoux en utilisant différentes stations de Météo-France. Comme indiqué dans l'[Annexe 1](#), les précipitations durant la période de végétation augmentent de l'ordre de 14mm avec une montée en altitude de 100m. Pour la suite de la thèse nous avons fait l'hypothèse que ce gradient était constant dans le temps et entre les sites. Même s'il n'y a aucune tendance à l'échelle du globe (Korner 2007), ni dans certains cas à l'échelle régionale ou locale (Sevruk 1997), le niveau des précipitations dans les zones alpines est généralement supérieur à celui en plaine.

2.2.2 *Température*

La température de l'air et l'humidité relative (RH) ont été mesurées toutes les heures par des Hobos (Hobo ProV2) situés dans des abris climatiques à environ 150 cm du sol.

Sachant que les gradients thermiques altitudinaux évoluent temporellement et diffèrent entre sites (Korner 2007), une quantification spatio-temporelle de leur variabilité a été réalisée. On considère généralement que la température moyenne annuelle baisse de l'ordre de 0.55°C/100m avec la montée en altitude (Barry 1992) mais avec une variabilité spatiale importante comme montré par Rolland (2003) dans les Alpes. En effet, le taux de refroidissement de l'air avec l'altitude va de -0.98°C tous les 100m pour l'air sec (gradient thermique adiabatique) à environ -0.4°C tous les 100m pour une atmosphère complètement

saturée en humidité (Dodson et Marks 1997). Nous avons ainsi étudié l'évolution temporelle des gradients thermiques sur la face Nord au niveau de l'étage montagnard du Mont Ventoux, en Issole, et en Vésubie. Dans cette étude nous nous focalisons seulement sur les données 2008-2009.

Site	Placette	Altitude (m)	Nb jours	BA (m ² /ha)	Tmoy 2008	Tmoy 2009	RH 2008	RH 2009	Nb jours de gel 08	Nb jours de gel 09
Ventoux - North	Dvx1	995	1236	IP	9.23	10.09	75.6	71.7	62	69
	Dvx2	1020	935	IP	8.47	9.35	77.4	73.5	72	81
	Dvx3	1117	1236	IP	8.45	9.25	75.8	72.2	74	84
	N3	1225	1236	IP	7.48	8.25	77.7	73.7	84	95
	Dvx4	1247	935	IP	7.41	8.17	76.5	72.7	88	93
	Dvx5	1340	1236	IP	6.68	7.43	77.0	73.0	96	108
	N5	1485	1236	IP	5.91	6.51	78.6	76.5	119	122
Issole - North	Diss1	1108	962	IP	7.74	8.05	77.1	75.7	129	118
	Diss2	1196	962	IP	8.62	9.03	68.8	66.4	84	92
	Diss3	1281	962	IP	7.95	8.33	72.4	70.2	100	100
	Diss4	1468	962	IP	7.11	7.47	71.7	70.2	104	110
	Diss5	1585	962	IP	6.64	6.90	73.2	72.6	109	118
Vesubie - North	Dves1	1078	964	IP	9.93	10.39	71.1	69.0	39	39
	Dves2	1130	964	IP	9.58	10.03	72.9	70.5	38	40
	Dves3	1242	838	IP	9.40	NA	69.7	NA	49	NA
	Dves4	1330	964	IP	7.77	8.15	77.0	75.0	75	82
	Dves5	1497	854	IP	7.15	7.53	75.8	73.6	93	95

Table 2.1: Paramètres climatiques moyens observés en 2008 et 2009 sur chaque placette possédant une station météorologique sur les faces Nord du Mont Ventoux, en Issole et en Vésubie. La température moyenne (Tmoy), l'humidité relative moyenne (RH) et le nombre de jours de gels sont représentés. L'estimation de la densité du peuplement (Surface terrière BA) environnant l'abri météorologique est actuellement en cours (IP= In Process) à l'aide de photos hémisphériques. Cependant la structure forestière peut être décrite à l'aide de l'Annexe 2.

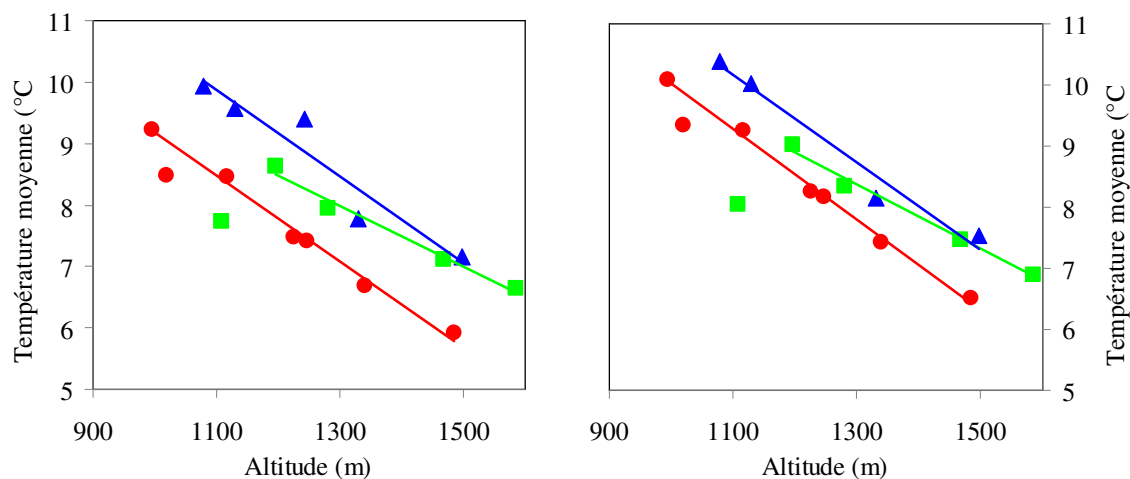


Figure 2.4: Effet de l'altitude sur la température moyenne annuelle (°C) de l'année 2008 (gauche) et 2009 (droite) au Mont Ventoux (rouge), en Issole (vert) et en Vésubie (bleu). Les données climatiques en Dves3 ne sont pas complètes en 2009, la placette n'a donc pas été représentée. Les coefficients des régressions sont indiqués dans la [Table 2.2](#).

Table 2.2: Paramètres des régressions linéaires calculées dans la [Figure 2.4](#).

	Ventoux		Issole		Vésubie	
	2008	2009	2008	2009	2008	2009
Intercept (°C)	16,13	17,48	14,42	15,24	17,58	18,03
slope (°C/100m)	-0,70	-0,74	-0,49	-0,53	-0,70	-0,72
R ²	0,99	1,00	0,98	0,99	0,91	0,97

Les paramètres climatiques moyens observés sur chaque placette permettent tout d'abord de noter que les placettes Dvx2 et Diss1 sont particulières puisque les températures moyennes de 2008 et 2009 sont plus faibles que celles prédites par un gradient altitudinal linéaire ([Fig 2.4](#)). Au niveau de ces deux placettes, un phénomène d'inversion thermique se produit: le climat est plus froid qu'il ne devrait l'être notamment à cause de la topographie locale. Elles sont situées dans des combes où des masses d'air froides peuvent s'insérer et rester en place pendant une grande partie de la journée. Compte tenu de leur position particulière Dvx2 et Diss1 ont donc été extraits de l'étude qui suit. Inversement, les températures relevées au niveau de la placette Dves3 sont supérieures à celles prédites par le modèle linéaire. Cependant, sa prise en compte modifie très peu les valeurs de pente Température-Altitude.

Évolution intra-journalière du gradient thermique

Sur tous les sites le gradient thermique est à son niveau minimal en fin de nuit (6-8h du matin) et maximal en milieu d'après-midi (12-15h; Fig 2.5). L'amplitude intra-journalière dépend du site étudié : elle est dans l'ordre plus importante en Issole, au Ventoux et en Vésubie. Elle est aussi plus forte certains mois (Avril, Juillet). Ainsi en Issole le gradient thermique en Juillet évolue au cours d'une journée de $+0.1^{\circ}\text{C}/100\text{m}$ à $-0.87^{\circ}\text{C}/100\text{m}$ alors qu'en Janvier au Mont Ventoux il va de $-0.5^{\circ}\text{C}/100\text{m}$ à $-0.63^{\circ}\text{C}/100\text{m}$). Sur ce site, mais aussi en Vésubie, le gradient thermique n'évolue quasiment pas au cours de la journée en Octobre et Janvier.

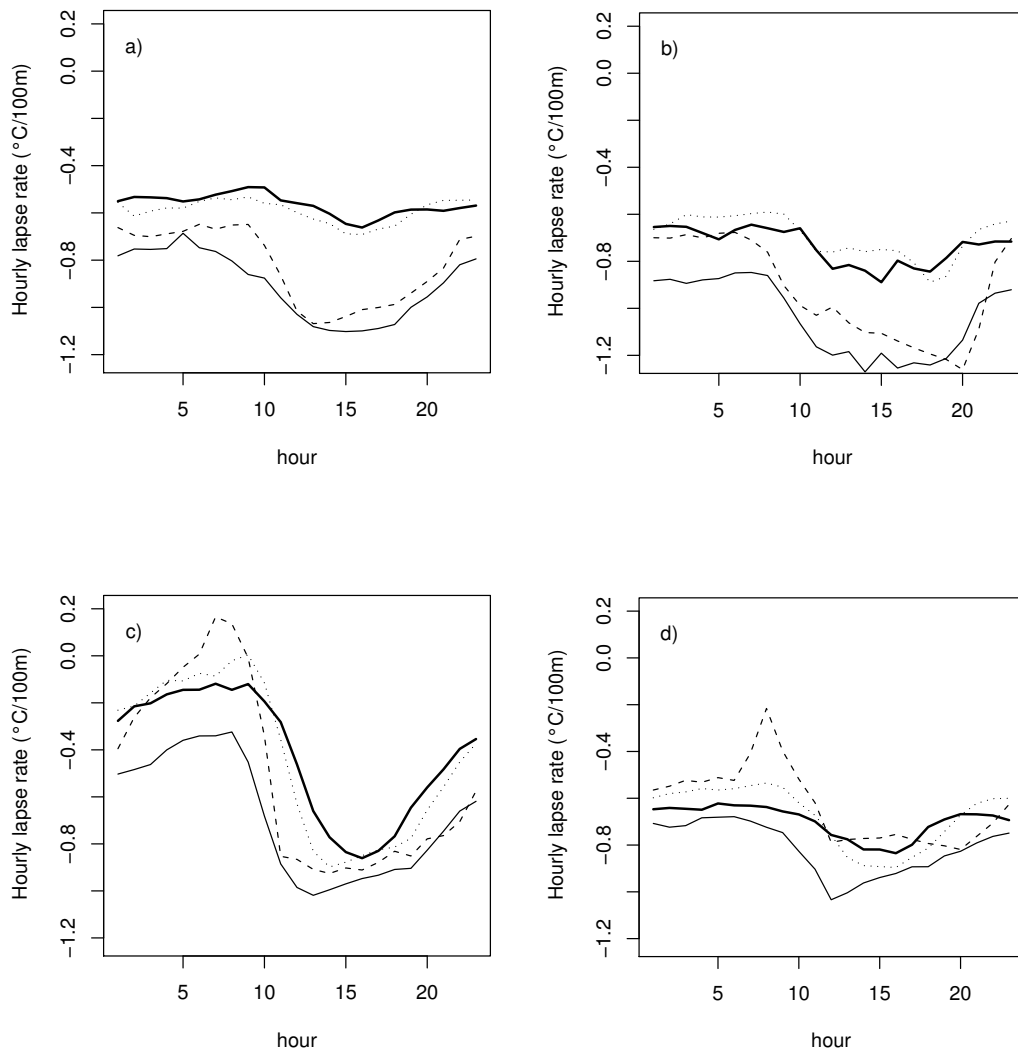


Figure 2.5: Evolution moyenne du gradient thermique (lapse rate en $^{\circ}\text{C}/100\text{m}$) au cours de la journée pendant les mois de Janvier (gras), Avril, Juillet (tirets) et d'Octobre (pointillés) sur la face Nord du Mont Ventoux (a) en Issole (c) et en Vésubie (d). Pour information les résultats observés sur le versant Sud du Mont Ventoux (b) sont aussi indiqués.

Ces évolutions journalières nous montrent aussi qu'une inversion thermique se produit en Issole lors de la période estivale lorsque le jour se lève. Entre 7 et 9h du matin, au mois de Juillet, la température à basse altitude est plus faible que celle à haute altitude. Ce phénomène est causé par une stagnation des masses froides dans la vallée de l'Issole située au Nord du massif étudié. En Vésubie, un phénomène qui peut paraître comme une erreur de mesure apparaît sur ces graphiques. En Juillet le gradient thermique est brusquement réduit entre 7h et 8h du matin et redevient ensuite « normal » à 9h. Cette brusque variation est causée par un effet masque du massif situé à l'Est des placettes étudiées.

Évolution intra-annuelle du gradient thermique

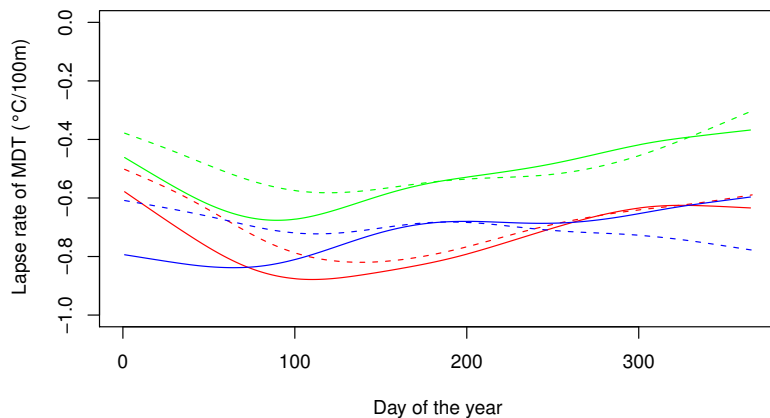


Figure 2.6: Evolution annuelle du gradient thermique (°C/100m) calculé avec les températures moyennes de la journée (MDT) sur la face Nord du Mont Ventoux (rouge), Issole (vert) et Vésubie (bleu) pour les années 2008 (tirets) et 2009 (plein). Seules les courbes de lissage sont représentées (paramètre de lissage $\text{spar}=0.8$).

Lorsqu'on étudie l'évolution intra-annuelle des gradients thermiques calculés avec les températures moyenne de la journée, on note qu'ils ne sont pas constants au cours de la saison (Fig 2.6), ce qui confirme les tendances observées sur la Figure 2.5. L'impact de la topographie particulière de la vallée de l'Issole est aussi visible puisque le gradient thermique est peu marqué. Au Mont Ventoux et en Issole, le gradient thermique est à son maximum au début du printemps (jours 80 à 120) et est le moins marqué en hiver, alors que cette tendance est moins claire en Vésubie. Si les tendances intra-annuelles semblent être identiques entre 2008 et 2009, des décalages importants sont néanmoins observés en hiver en Vésubie. Pendant les premiers mois de l'année, le gradient thermique de 2008 est beaucoup moins

marqué qu'en 2009 (0.2°C/100m de différence), et inversement en fin d'année. Une forte variation interannuelle des gradients thermiques est donc suspectée.

Afin de comprendre les processus qui causent cette variabilité spatio-temporelle, nous avons analysé l'impact des conditions climatiques journalières moyennes sur la valeur du gradient thermique à l'aide de modèles linéaires généralisés. Même si les relations ne sont pas linéaires, ce type d'analyse statistique permet d'analyser qualitativement l'impact de chaque variable étudiée (effet positif, négatif ou non significatif).

	Ventoux (AIC = -226.80)			Vésubie (AIC=-475.94)		
	Coefficient de Regression	Deviance	P-val	Coefficient de Regression	Deviance	P-val
Intercept	7.05.10 ²		***	2.28.10 ²		NS
Tmoy	-2.11.10 ⁻²	0.116	***	-1.64.10 ¹	0.136	**
RHmoy	-6.14	4.185	**	2.79	1.104	NS
T cumulé	8.36.10 ⁻⁵	1.886	.	-1.61.10 ⁻¹	0.256	*
RG jour	-2.46.10 ⁻¹	2.560	*	-5.09.10 ⁻⁴	0.946	***
Année	-3.51.10 ⁻¹	0.532	***	-1.14.10 ⁻¹	0.101	NS
Tmoy * RHmoy	-9.07.10 ⁻⁷	0.219	.			
Tmoy * T cumulé	8.65.10 ⁻⁶	1.215	***	3.62.10 ⁻⁶	0.013	**
Tmoy * RG jour	2.90.10 ⁻⁵	0.270	***	1.37.10 ⁻⁵	0.755	***
Tmoy * Année				8.16.10 ⁻³	0.403	**
RHmoy * T cumulé						
RHmoy * RG jour	1.22.10 ⁻⁵	1.425	***	2.00.10 ⁻⁶	0.451	***
RHmoy * Année	3.05.10 ⁻³	0.292	**	-1.39.10 ⁻³	0.008	NS
Tcumulé * RG jour	-6.37.10 ⁻⁸	0.113	NS	-1.64.10 ⁻⁸	0.054	NS
Tcumulé * Année				8.03.10 ⁻⁵	1.898	***
RG jour * Année	1.22.10 ⁻⁴	0.037	*			

Table 2.3: Coefficients du modèle linéaire généralisé (glm) et déviance calculée pour chaque variable: Température moyenne de la journée (MDT), Température moyenne cumulée depuis le 1er janvier (CumT), Humidité moyenne de la journée (MDRH) et quantité de radiations solaires journalière (DRG) sur la variation inter-journalière du gradient thermique de MDT. Une relation négative indique que l'augmentation de la variable entraîne une baisse des températures avec l'altitude de plus en plus importante. Le meilleur glm a été choisi par minimisation de l'AIC. L'analyse n'a pas été réalisée en Issolle puisque nous ne disposons pas des données de radiations sur ce site.

Au Mont Ventoux et en Vésubie, les journées où le gradient thermique est le plus marqué sont les journées chaudes et/ou ensoleillées (Tab 2.3). Étonnamment, une augmentation de l'humidité de l'air conduit aussi à une forte différenciation des températures entre haute et basse altitude, surtout en fin d'année et lorsque les journées sont ensoleillées. Un effet année semble aussi exister, qu'il soit pris seul ou en interaction avec d'autres variables climatiques (température, humidité de l'air, rayonnement global).

Causes probables des variations du gradient thermique.

Afin d'expliquer la variabilité intra- et inter-journalière des gradients thermiques, nous devons comprendre comment est utilisée l'énergie provenant des rayons du soleil. L'énergie est répartie vers différents compartiments (atmosphère, sol, eau) et va provoquer une augmentation de la température de l'air, du sol, et de l'eau. Ainsi lorsque le sol est enneigé ou humide, l'énergie solaire n'est pas seulement utilisée pour réchauffer la température du sol et de l'air, mais aussi pour réchauffer la neige qui passera en phase liquide, et pour transformer l'eau liquide en vapeur. A haute altitude, où la pluviométrie et la quantité de neige sont les plus importantes, les rayons du soleil provoquent une baisse de l'épaisseur de neige et son évaporation limitant ainsi l'augmentation des températures. De plus, l'albédo de la neige étant très élevé, la plupart de l'énergie est réfléchi, et "perdue" pour l'écosystème. Au contraire, à basse altitude le sol est moins humide et est moins enneigé, d'où un réchauffement bien plus rapide au cours de la matinée qu'à haute altitude. Ceci explique aussi le fait que le gradient thermique soit le plus marqué au début du printemps lorsque les sites à haute altitude sont enneigés contrairement à ceux basse altitude, et lorsque le niveau d'ensoleillement augmente (Rolland 2003). Le gradient diminue ensuite au cours de l'année en lien avec la baisse de la quantité d'eau dans l'air et dans le sol. Enfin, en automne et en hiver, même si la chute d'eau sous forme de pluie ou de neige devrait contribuer à une augmentation du gradient thermique, cette tendance n'est pas observée puisque la quantité de radiations solaires est faible. Les variations d'ordre interannuel peuvent être expliquées par des modifications des températures, de l'humidité, et de l'ensoleillement moyen, mais surtout par des niveaux de neige printaniers différents.

Toutes ces causes de variabilité temporelle du gradient thermique sont évidemment transposables à l'analyse de leur variabilité spatiale. Si les différences de température, d'humidité, d'ensoleillement moyen et de quantité de neige entre sites expliquent une partie de cette hétérogénéité, les majeures causes sont liées à la topographie qui modifie la

circulation atmosphérique et la nébulosité. Par exemple, la stagnation de masses froides à basse altitude réduit l'importance des gradients thermiques, ce qui a été observé en Issole. De la même manière les situations convexes seront généralement plus sèches, ce qui modifie l'évolution temporelle des températures. Une réduction de l'ensoleillement *via* une exposition plus septentrionale, ou un effet masque des massifs voisins comme noté en Vésubie, peuvent aussi causer une diminution du gradient thermique, même si certaines études ne notent aucun effet de l'exposition (e.g. Moser *et al.* 2009).

Conséquences sur les "études altitudinales" en écologie.

En termes d'implications méthodologiques, il est nécessaire de prendre en compte la variabilité spatiale et temporelle des gradients thermiques et de l'interaction entre les deux, à savoir que les variations intra-journalières du gradient dépendent du site d'étude. Les gradients thermiques classiques, calculés à partir des températures moyennes annuelles, ne doivent pas être utilisés puisqu'ils sont très peu représentatifs des différences de conditions climatiques subies par la végétation. En effet, ces gradients thermiques moyens sous-estiment largement les différences de température entre altitudes pendant les mois où la végétation est la plus active. De plus, ils ne permettent pas de prendre en compte les inversions thermiques dont l'impact sur les processus clés, tels que les dégâts occasionnés par les gels tardifs, peuvent être importants.

Ces analyses montrent que les études écologiques menées sur des gradients altitudinaux doivent absolument tenir compte de l'évolution temporelle du gradient thermique puisqu'elle diffère entre sites et au cours de la saison. Par exemple, les travaux portants sur la phénologie du débourrement foliaire doivent considérer le gradient thermique pour la période hivernale et printanière jusqu'à la fin du débourrement (de Janvier à Mai dans le cas du sapin; Davi *et al.* 2011). Si l'objet de l'étude concerne la tolérance à la sécheresse estivale et aux fortes températures, alors il est nécessaire de calculer le gradient thermique seulement pour les températures maximales durant la période estivale. Malheureusement, de nombreuses études ne prennent pas cette précaution, ce qui peut occasionner des biais ou des erreurs d'interprétation (e.g. Massacessi *et al.* 2008). Enfin, il est fort probable que les variations interannuelles ne soient pas négligeables, ce qui implique qu'un suivi long terme de ces conditions météorologiques à différentes altitudes est nécessaire.

A partir de ces informations, on peut dire que la descente en altitude mime bien l'augmentation du niveau de sécheresse et de la température observée lorsqu'on se déplace

vers les régions méridionales, ce qui justifie le choix d'utiliser des gradients altitudinaux pour étudier l'impact des variations du niveau de sécheresse et des températures ([Annexe 1 et 2](#)).

2.2.3 *Autres facteurs physiques et climatiques*

Cependant, les gradients altitudinaux ne sont pas similaires aux gradients latitudinaux car d'autres facteurs physiques et climatiques présentent des variations différentes selon le type de gradient (Jump *et al.* 2009). Tout d'abord, comme la pression partielle de tous les gaz baisse de 11% quand on monte de 1000 m en altitude (Korner 2007), les concentrations en CO₂ and O₂ vont diminuer, ce qui va significativement modifier le fonctionnement des plantes (photosynthèse, respiration). Lorsque le ciel est bien dégagé, le niveau de radiations global augmente 0.8%/100m ($\pm 0.2\%$) avec la montée en altitude à cause de la baisse de la turbidité et de la densité atmosphérique (Blumthaler *et al.* 1992), induisant des modifications de la photosynthèse dont le rendement augmente avec la proportion de rayonnement diffus (Roderick *et al.* 2001).

2.3 L'évolution des conditions environnementales : le changement global

2.3.1 *Evolution observée du climat*

Une nette augmentation moyenne des températures de surface a été observée sur Terre depuis les années 1910 et cette augmentation n'a pas cessé de s'accélérer ces dernières années ([Fig 2.7](#)). Ce réchauffement est provoqué par l'activité humaine et notamment par les rejets de gaz à effet de serre comme le dioxyde de carbone (CO₂), le méthane (CH₄), le protoxyde d'azote (N₂O), ou l'ozone atmosphérique (O₃). L'augmentation du rayonnement solaire arrivant sur Terre renforce le phénomène mais elle est trop faible pour être la cause principale ([Fig 2.8](#)). Entre 1981 et 2005, ce réchauffement était de l'ordre de 1.8°C/siècle (± 0.5). Cette tendance est nette mais présente une forte variabilité interannuelle ainsi que des variations « moyenne fréquence » de l'ordre de la décennie. Par exemple, la forte pollution atmosphérique du début du XX^{ème} siècle (révolution industrielle) a entraînée une augmentation de la nébulosité qui en limitant le rayonnement solaire arrivant au sol a produit une stagnation des températures.

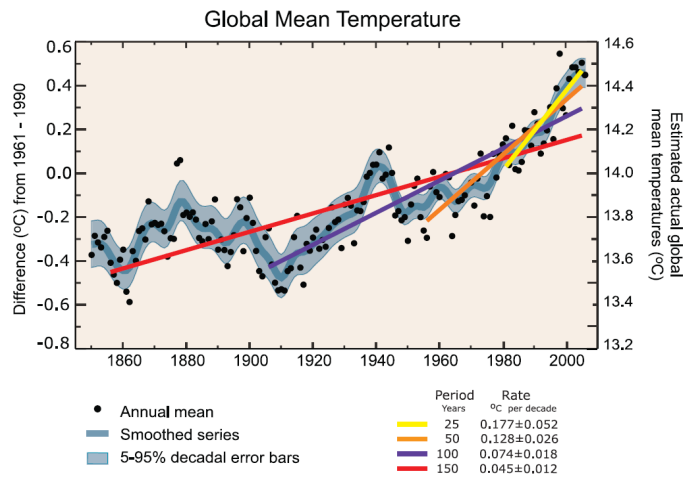


Figure 2.7: Évolution des températures moyennes annuelles (°C ; points noirs) depuis 1850. L'axe de gauche indique les différences de températures (anomalies) par rapport à la moyenne des températures de 1961 à 1990. Des modèles linéaires ont été ajustés aux données sur différentes plages temporelles: de 1981 à 2005 (jaune), 1956 à 2005 (orange), 1906 à 2005 (violet) et de 1856 à 2005 (rouge). L'augmentation de la valeur des pentes ces dernières années indique une accélération du réchauffement. Source : IPCC 2007

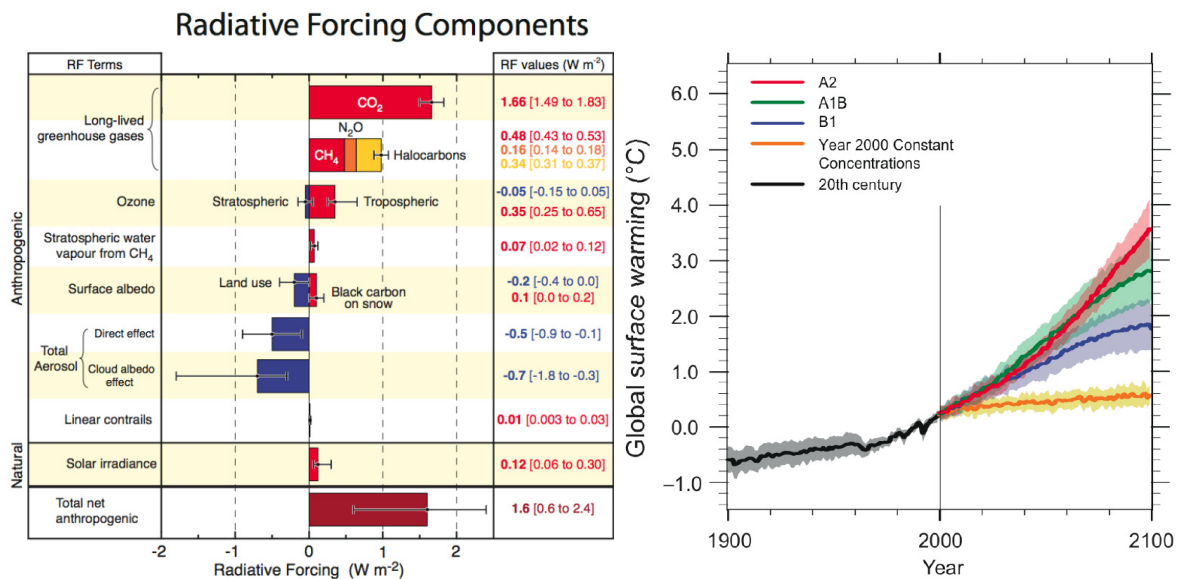


Figure 2.8 : *Gauche* : Impact des rejets anthropiques de dioxyde de carbone (CO₂), méthane (CH₄), protoxyde d'azote (N₂O) et d'autres agents et mécanismes d'origine humaine responsables de l'évolution des températures. Une valeur de forçage radiatif (W/m²) positif indique un impact positif de l'agent ou du processus sur les températures de surface ; une valeur négative indique que ce processus entraîne une baisse des températures. *Droite* : Evolution de la température moyenne observée de 1900 à 2000 (noir) et prédite dans l'avenir par différents modèles climatiques, selon différents scénarios de rejet de gaz à effets de serre (A1, A1B et B1, la courbe orange indique une concentration en gaz égale à celle en 2000). Source : IPCC 2007

Ce réchauffement général n'impacte cependant pas toutes les régions du monde de façon équivalente. Tout d'abord, il est plus marqué sur les continents qu'au niveau des océans et dans l'hémisphère nord que dans l'hémisphère sud (IPCC 2007). Pour la période 1979-2005, la température moyenne a augmenté de 3.2°C/siècle (± 0.8) au niveau des continents de

l'hémisphère nord, et $1.3^{\circ}\text{C}/\text{siècle}$ (± 0.7) pour ceux de l'hémisphère sud, alors qu'au niveau des océans les tendances étaient respectivement de $1.9^{\circ}\text{C}/\text{siècle}$ (± 1.0) et $0.9^{\circ}\text{C}/\text{siècle}$ (± 0.5). Cette forte variabilité spatiale se retrouve aussi au sein même des continents avec un réchauffement plus important au niveau des zones arctiques et des zones continentales asiatiques. En interaction avec cette hétérogénéité spatiale, une forte variabilité temporelle est aussi observée. Par exemple, l'augmentation des températures dans le sud de l'Europe est plus marquée l'été alors que dans le nord de l'Europe et de l'Amérique, elle est plus importante en hiver (IPCC 2007). En Europe de l'ouest, un triplement du nombre de jours chauds pendant l'été et un doublement de la durée des canicules a pu être observé depuis 1900 (Dalla-Marta *et al.* 2007)

L'augmentation de la température des mers et océans entraîne inévitablement une évaporation plus intense et donc une humidité de l'atmosphère plus élevée, ce qui a été vérifié (IPCC 2007). Cependant l'augmentation prévue des précipitations n'est pas si flagrante (-160 à $+130$ mm par siècle pour la période 1979-2005) et est fortement variable dans l'espace et le temps. Un accroissement de la sécheresse a pu être observé dans les régions arides telles que le Sahel ou la région méditerranéenne, alors que la pluviométrie augmente dans les zones méridionales de l'Amérique ou septentrionales de l'Europe (IPCC 2007). Ces pluies deviennent de plus en plus inégalement réparties au cours de la saison avec un accroissement de la durée de la saison sèche et de la fréquence des pluies intenses (IPCC 2007)

2.3.2 Evolution attendue du climat

Tous les modèles climatiques prédisent une poursuite du réchauffement climatique dont l'intensité dépendra de la quantité de gaz à effet de serre émis par les activités humaines (Fig 2.8). Même si leurs rejets cessent, le réchauffement se poursuivra à cause de l'inertie du système climatique et du temps de dégradation des composés (Solomon *et al.* 2009). En considérant différents scénarii de rejets (selon l'utilisation des énergies fossiles et du niveau de mondialisation de l'économie), l'augmentation de la température moyenne prévue pour le 21^{ème} siècle est comprise entre 1.8°C ($1.1 - 2.9$) et 4.0°C ($2.4 - 6.4$). Une forte hétérogénéité géographique et une augmentation moyenne des canicules sont prédites par les modèles climatiques, même si une forte incertitude réside encore dans leur prédiction (Meehl et Tebaldi 2004; Ganguly *et al.* 2009). Concernant les précipitations, celles-ci vont très

probablement augmenter mais surtout aux hautes latitudes, alors qu'une diminution est prédite dans les régions proches des tropiques (IPCC 2007).

2.3.3 L'évolution du climat dans la région méditerranéenne

La région méditerranéenne est un des « hotspots » où le changement climatique sera important (Giorgi 2006). Deux raisons majeures expliquent ce constat. Tout d'abord, le réchauffement y est déjà prononcé et les précipitations printanières et automnales déclinent (Giorgi et Bi 2005), ce qui induit une augmentation de l'aridité du climat. De plus, ces tendances vont probablement se poursuivre dans l'avenir. Les températures estivales vont probablement augmenter plus rapidement que les températures hivernales (Fig 2.9) accentuant ainsi la saisonnalité du climat. De plus, une augmentation de la variabilité inter-journalière est aussi attendue (Ficher et Schär 2009). La baisse des précipitations déjà constatée notamment en été, devrait se poursuivre dans l'avenir selon les différents modèles climatiques (Fig 2.9 ; IPCC 2007), associée avec l'augmentation des températures estivales et par conséquent de l'évapotranspiration, cela devrait conduire à une intensification de la sécheresse estivale.

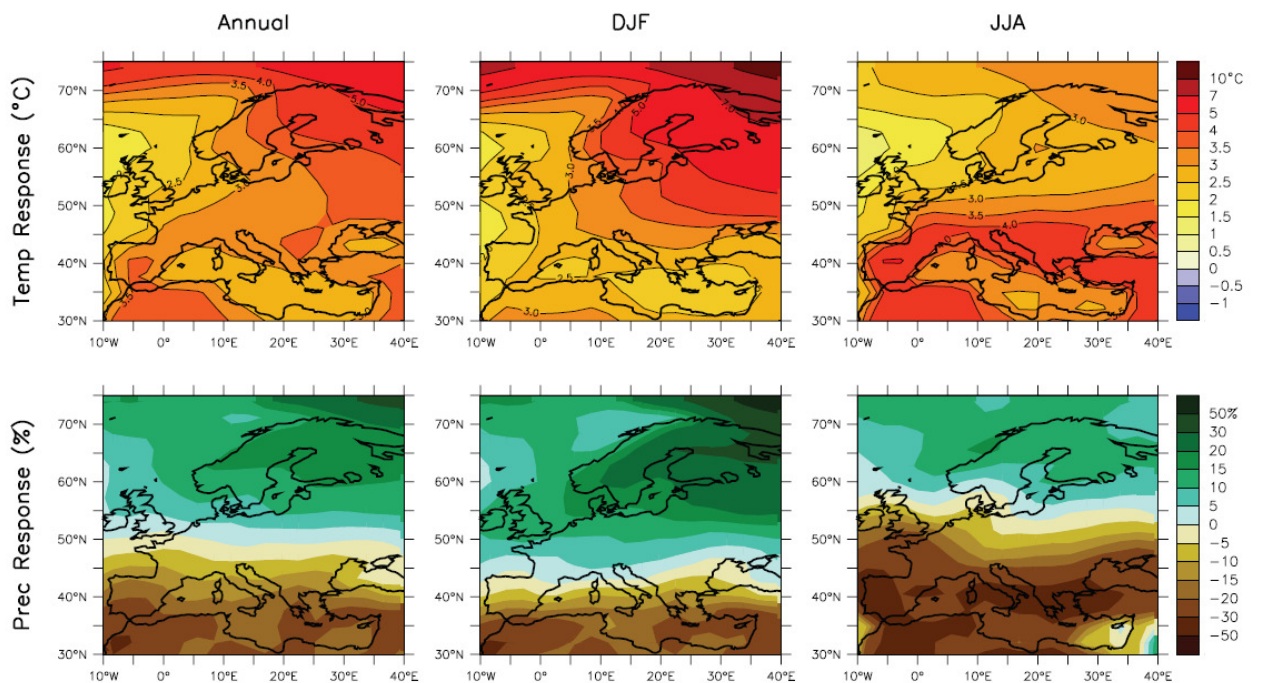


Figure 2.9: Evolution prédite des températures et précipitations en Europe selon le scénario A1B scenario. *Ligne du haut:* température moyenne, hivernales (Décembre, Janvier, Février) et estivales (Juin, Juillet, Août) entre 1980-1999 et 2080-2099. *Ligne du bas:* idem mais pour le pourcentage d'évolution des précipitations. Source : IPCC (2007)

2.3.4 L'évolution du climat au niveau des sites étudiés

En région montagneuse, le phénomène de changement climatique est caractérisé par un degré de complexité encore plus élevée à cause de l'orographie elle-même. De nombreuses données climatiques de montagne montrent que l'amplitude des changements de température est plus élevée en montagne (Beniston *et al.* 1997).

Pour chaque site, l'évolution du climat sur le long terme a été reconstruite en reliant les données des stations météorologiques Météo-France les plus proches et les hobos situés sur les placettes. Sur le Mont Ventoux, en Issole et en Vésubie, nous avons respectivement utilisé les stations de Carpentras (1964-2009; 99m d'altitude), St André (1964-2009; 890m), et Moulinet (1961-2009; 780m). Pour les comparer, le climat de nos trois sites ont été corrigé de l'effet altitude en utilisant 3 stations hobos situées à altitude proche: 1225m sur le Mont Ventoux, 1281m en Issole, et 1242m en Vésubie. Les mesures sur les stations hobos ont été réalisées en 2008 et 2009, et les données climatiques ont été reliées aux données à long terme grâce à des régressions linéaires obtenues mois par mois. Les corrélations entre les données long termes et celles issues des hobos sont élevées en ce qui concerne les températures (R^2 entre 0.95 et 0.99) et les précipitations estivales ($R^2 = 0.93$ à 0.98), mais pas plus faible pour les précipitations hivernales ($R^2=0.77$ sur le Mont Ventoux, 0.28 en Issole, et 0.84 en Vésubie).

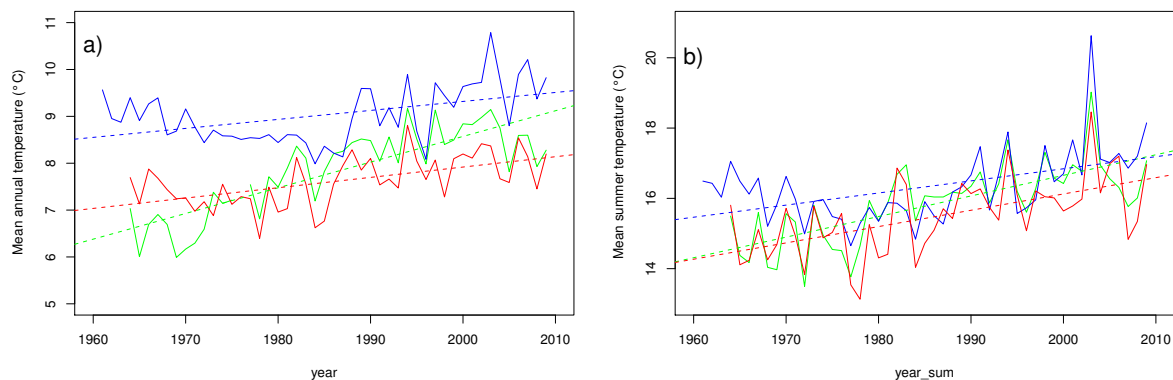


Figure 2.10: Evolution des températures annuelles (a) et estivales (b) pour la période 1960-2009 sur le Mont Ventoux (rouge), Issole (vert) et en Vésubie (bleu). Les coefficients des régressions linéaires sont dans la Table 2.4

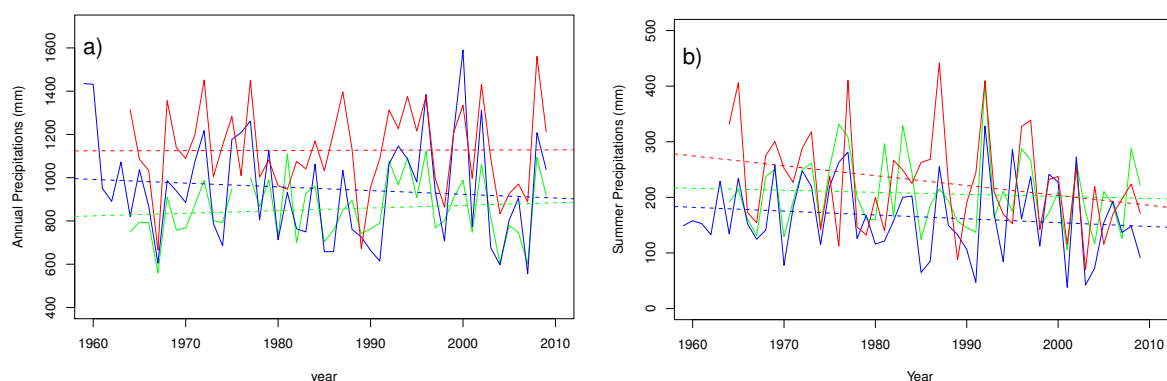


Figure 2.11: Evolution des précipitations annuelles (a) et estivales (b) pour la période 1960-2009 sur le Mont Ventoux (rouge), Issole (vert) et en Vésubie (bleu). Les coefficients des régressions linéaires sont dans la [Table 2.4](#)

Table 2.4: Coefficients des modèles linéaires ajustés sur l'évolution de la température moyenne et des précipitations annuelles et estivales entre 1960 et 2009

	T moyenne annuelle			T moyenne été		
	Vtx	Iss	Ves	Vtx	Iss	Ves
Int	-36.2	101	-29.1	-76.7	-100	-52.1
Pente	0.022	0.055	0.019	0.046	0.059	0.034
R ²	0.292	0.683	0.183	0.322	0.502	0.215
p-val	***	***	**	***	***	***

	Précipitations annuelles			Précipitations estivales		
	Vtx	Iss	Ves	Vtx	Iss	Ves
Int	1.10^3	-2.10^3	4.10^3	4.10^3	1.10^3	2.10^3
Pente	0.092	1.209	-1.720	-1.777	-0.367	-0.690
R ²	-0.023	-0.009	-0.006	0.052	-0.017	0.004
p-val	NS	NS	NS	.	NS	NS

Le climat a fortement évolué sur les trois sites d'étude lors de ces 50 dernières années. L'augmentation des températures moyennes est significative sur chaque site et est très marquée l'été : de l'ordre de 4.6°C/siècle au Mont Ventoux, 5.9°C/siècle en Issole et 3.4°C/siècle en Vésubie ([Fig 2.10](#) ; [Tab 2.4](#)). La somme annuelle des précipitations n'évolue pas significativement, contrairement à leur variabilité inter-saisonnière. En effet les précipitations estivales diminuent significativement au Mont Ventoux ($p < 0.1$) de l'ordre de 177.7mm/siècle, et non significativement en Issole (-36.7mm/siècle) et en Vésubie (-69.0mm/siècle) ([Fig 2.11](#) ; [Tab 2.4](#)). L'augmentation du niveau de sécheresse sur les sites d'étude est donc très marquée.

2.3.5 *Autres changements environnementaux*

Le changement global d'origine anthropique ne concerne pas que le climat. Le fonctionnement des plantes va aussi être modifié par l'augmentation de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère (En Avril 2011: 393ppm, en augmentation moyenne de 2ppm/an ces quatre dernières années; <http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/>). La combustion des énergies fossiles, la déforestation et l'utilisation massive d'engrais chimiques ont aussi entraîné une augmentation du taux d'oxydes d'azote dans l'atmosphère. Cet azote s'est dissous dans l'eau des pluies et s'est déposé sur les océans et continents à des taux importants, notamment dans les régions industrielles du Nord de l'Europe et des Etats-Unis, et actuellement en Asie du Sud-Est (Galloway *et al.* 2008). En région méditerranéenne, les apports d'azote sont moins importants mais cependant non négligeables (5-10 kgN/ha/an; Galloway *et al.* 2008). Cet accroissement du taux d'oxydes atmosphériques (azote et soufre notamment) provoque aussi une acidification de l'atmosphère, et donc des pluies acides dont l'impact sur les plantes n'est pas négligeable.

Enfin l'usage des sols a profondément changé ces dernières décennies notamment en méditerranée qui a connu une forte déprise agricole (pastorale) et un déclin de l'utilisation des ressources forestières en région montagneuse. La réduction de l'impact anthropique sur les écosystèmes forestiers et l'arrêt de l'usage intensif des prairies ont provoqué une montée en altitude de la limite haute de la forêt (treeline ; Chauchard *et al.* 2010).

Caractéristiques du sapin pectiné

3.1 Généralités

Le sapin pectiné (*Abies alba* Miller) est un gymnosperme appartenant à la famille des Pinaceae. Cette espèce est très importante en France et en Europe d'un point de vue écologique et économique. En effet c'est une espèce clé de voute, présente à l'état naturel uniquement en Europe (Fig 3.1) dont la répartition actuelle résulterait d'une expansion à partir de refuges localisés dans le nord des Apennins, les Balkans, l'est des Carpates et des Alpes dinariques (Liepelt *et al.* 2009). On la trouve dans la plupart des massifs montagneux européens, généralement à une altitude comprises entre 400 et 1800 m d'altitude, c'est-à-dire à l'étage montagnard et à l'étage subalpin inférieur. Cette essence est en expansion depuis environ 150 ans grâce à un changement d'usage des terres, notamment dans les Alpes du Sud (Chauchard *et al.* 2010). Le sapin est une essence sensible à la sécheresse (Macias *et al.* 2006, Lebourgeois *et al.* 2010) et qui tolère bien l'ombrage (Valladeres et Niinemets 2008) que l'on retrouvera principalement en versant nord et en fin de succession végétale. Cet arbre peut atteindre jusqu'à 60-65 m de hauteur dans les conditions les plus favorables. Il a une très longue durée de vie, pouvant atteindre 600 ans (Wolf 2003). En France, 50% des peuplements de sapin sont monospécifiques, mais il est aussi souvent associé avec l'épicéa (*Picea abies*) et/ou le hêtre commun (*Fagus sylvatica*) dans l'étage montagnard (Hêtraie-sapinière-pessière).

Les populations marginales « chaudes » (localisées en périphérie sud de l'aire de répartition) présentent généralement une plus faible diversité génétique intra-populationnelle que les populations centrales, due à leur isolement géographique (Hampe et Petit 2005). Malgré la présence d'un goulot d'étranglement démographique ("*population bottle-neck*") qui a eu lieu lors du 19^{ème} siècle – déforestation induisant un recul du sapin dans des refuges et une chute drastique de sa population - la diversité génétique au sein des populations étudiées est assez élevée et comparable à celle de populations dans les Alpes ou le Massif-Central (Fady *et al.* 1999). Ceci pouvant être causé par une purge plus importante des individus délétères (consanguins) dont la présence augmente avec la diminution de la densité du peuplement (Restoux *et al.* 2008). Les trois populations que nous avons étudiées présentent cependant un potentiel génétique différent. Une étude précédente menée sur 16 populations de sapin du sud-est de la France a montré que les populations du Mont Ventoux, de l'Issole (nommé Lambruisse dans l'article), et de Vésubie (nommé Turini) divergent lorsqu'on étudie certains traits adaptatifs, des isozymes et la composition en monoterpènes (Sagnard *et al.* 2002). Dans le reste de la thèse, on supposera que la diversité génétique du sapin en Provence

est réduite par rapport à la variabilité des conditions environnementales et que les différences de vulnérabilité entre arbres ne sont pas expliquées par des potentiels génétiques différents.

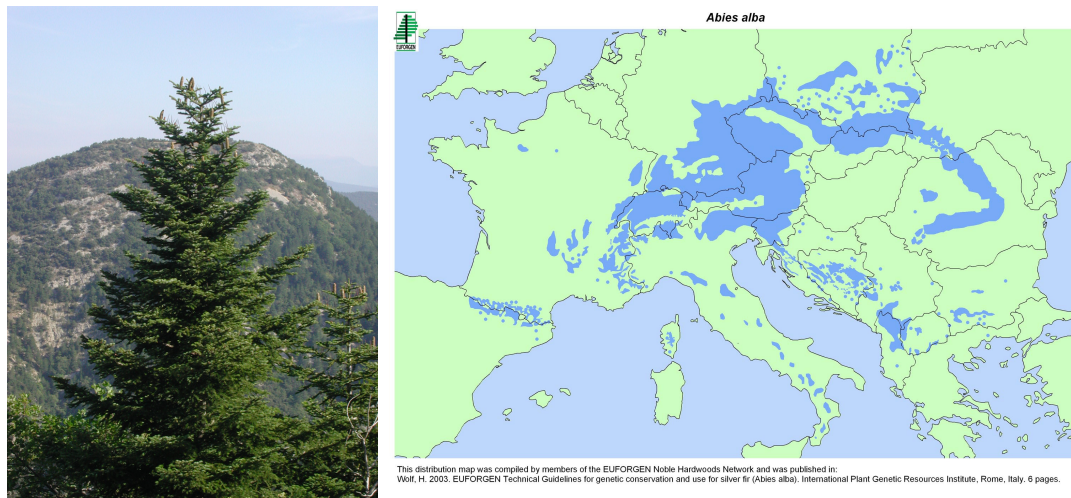


Fig 3.1 *Gauche* : Sapin pectiné situé sur le transect en courbe de niveau au Mont Ventoux. *Droite* : Aire de répartition du sapin pectiné en Europe (Wolf 2003)

Cette essence présente aussi un fort intérêt sylvicole, ce qui explique que sa croissance et son dépérissement aient largement été étudiés dans le nord-est de la France (Becker 1987 ; Bert et Becker 1990 ; Lévy et Becker 1987). En France, 175 millions de m³ de sapin sont actuellement sur pied, ce qui correspond à la 2^{ème} espèce de conifères après l'épicéa en termes de biomasse, et représente environ 13% du volume total de bois en France (IFN 2009). 75% du volume sur pied est constitué de bois de qualité intermédiaire utilisé pour les charpentes ou la menuiserie courante et 24% correspond au bois d'industrie ou de chauffage, et les 1% restants à l'ébénisterie et la menuiserie fine. Son bois est donc de bonne qualité comparé aux autres conifères et à certains feuillus. Cependant plus de la moitié du volume de Sapin est difficile à exploiter car il est souvent localisé en zone montagneuse sur des pentes pouvant être très importantes.

3.2 Le dépérissement du sapin en France

Depuis 1989, les correspondants du Département Santé des Forêts (DSF) ont opéré 2773 signalements de dépérissement sur le sapin pectiné. L'analyse de la base de données permet l'observation de deux pics de signalements : le premier après 1990, le second après 2003 (Fig 3.2). Une première catégorisation de ces signalements a été faite à partir des problèmes

principaux signalés. Les scolytes y représentent plus de 39% des signalements (mais en fait ils sont souvent la conséquence et non la cause d'un dépérissement en cours), le chermès arrive ensuite avec près de 27% (Fig 3.2) mais infecte plus particulièrement la régénération. Les dépérissements liés à la sécheresse et la présence de scolytes sont en moyenne plus souvent signalés sur forte pente et à faible altitude (Davi 2010).

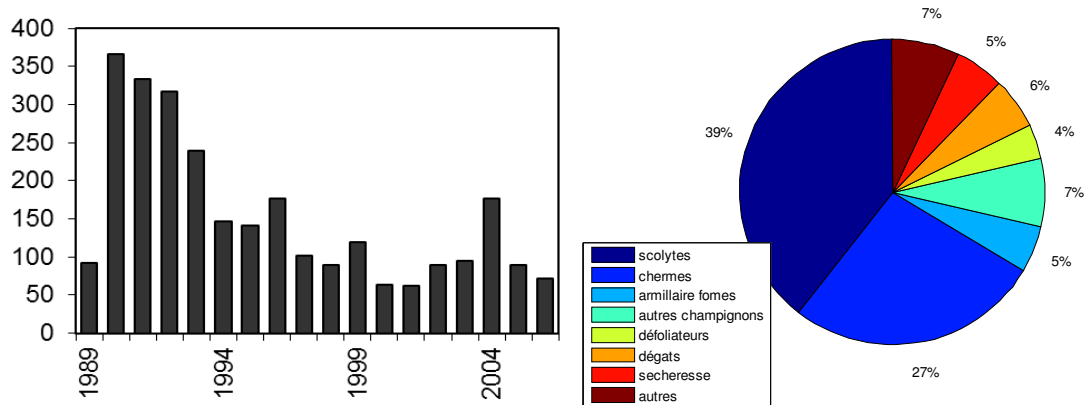


Fig 3.2 : *Gauche* : Evolution temporelle du nombre total de signalements sanitaires pour le Sapin. *Droite* : Répartition des différents types de signalements sanitaires pour le Sapin. Données issues du Département Santé des Forêts

Avant la mise en place cet observatoire, le programme de recherche DEFORPA (Dépérissement des forêts attribué à la pollution atmosphérique) a été créé pour étudier les causes du dépérissement des sapinières des Vosges et du Jura au début des années 1980. Il a permis, de montrer le rôle important joué par le climat dans les phénomènes étudiés, notamment l'impact des sécheresses estivales (Becker 1987 ; Bert et Becker 1990), et de minimiser celui de la pollution atmosphérique.

Dans les Alpes du Sud, l'état sanitaire de la plupart des sapinières s'est dégradé durant la dernière décennie, notamment depuis 2003-2004. De nombreux phénomènes de mortalité ont été signalés, notamment au Mont Ventoux (Fig 3.3) et dans le Mercantour (Vésubie). La forêt étudiée en Issole a été choisie puisqu'elle ne présentait pas de mortalité en 2007, mais le houppier des arbres était très endommagé. Compte tenu de sa forte sensibilité à la sécheresse (Guicherd 1984) et de la fragmentation de son aire de répartition, le sapin pectiné est une des espèces arborées qui présente le plus de risques dans le contexte du changement global (Ohlemüller *et al.* 2006).

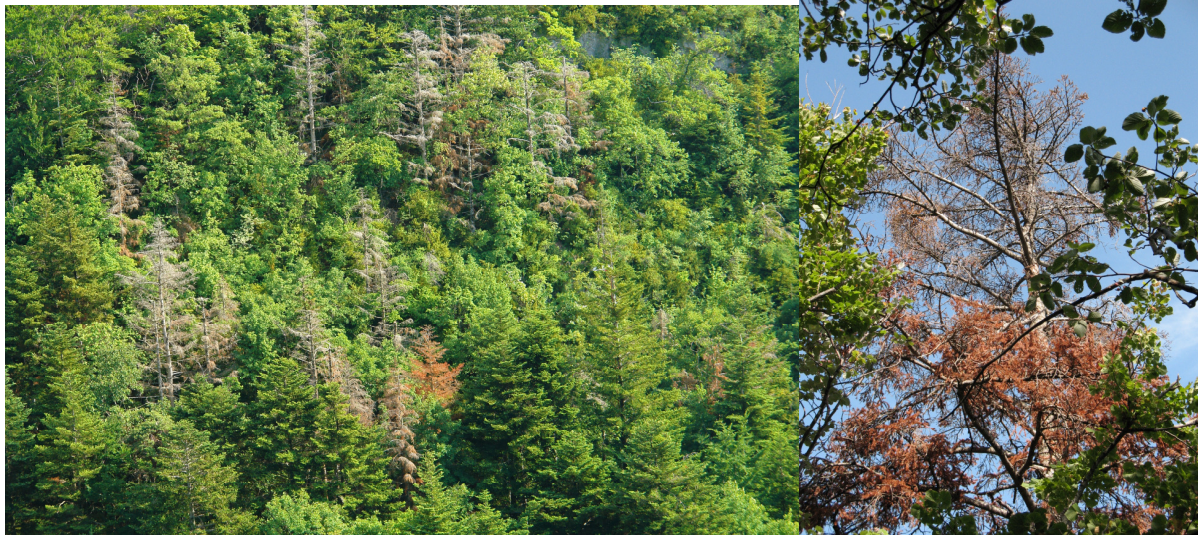


Fig 3.3 *Gauche* : Photo d'une placette caractéristique du transect en courbe de niveau au Mont Ventoux qui souligne la forte hétérogénéité des espèces arborées, la faible densité du peuplement, la mortalité par patches et les différentes dates de mort (arbres totalement défoliés / houppier encore rouge). *Droite* : Exemple d'un sapin mort récemment.

3.3 Traits écophysologiques

Une partie des travaux menée pendant cette thèse ont concerné l'estimation des traits et paramètres écophysologiques du sapin afin de mieux comprendre le fonctionnement de cette espèce. De nombreuses mesures ont été indispensables afin d'estimer l'impact de la sécheresse sur son fonctionnement hydrique et carboné pour mieux appréhender les processus fonctionnels liés au phénomène de dépérissement et de mortalité, et afin de paramétrer CASTANEA pour le sapin. Les mesures de vulnérabilité à la cavitation ont été réalisées par Guillaume Carton (2008) au niveau des branches, et Marie Nourtier ([Annexe 5](#)) pour les racines, alors que les traits foliaires du sapin ont été étudiés en collaboration avec Olivier Taugourdeau ([Annexe 6](#)).

3.3.1 Vulnérabilité à la cavitation

Le sapin est une espèce de climat océanique montagnard qui tolère très peu la sécheresse atmosphérique et édaphique. En effet, cette espèce possède un xylème très vulnérable à l'embolie et régule donc intensément la tension en eau par l'ouverture et la fermeture des stomates (Guicherd 1994). En limitant les pertes en eau par transpiration, le sapin va préserver autant que possible la ressource en eau du sol. Comme chez de nombreux conifères du genre

Abies ou vivant dans les mêmes conditions environnementales, des pertes de conductivité (PLC) se produisent à des potentiels très faibles (très peu négatifs). Les valeurs de potentiels où 50% de la conductivité du xylème est perdue sont assez négatives : -4.77 MPa sur les branches (Carton 2008), et -3.8 MPa au niveau des racines ([Annexe 5](#)). Ces dernières sont plus vulnérables à la cavitation que le bois au niveau du tronc et des branches (Jackson et al. 2000). Cependant ces valeurs ne sont jamais atteintes pour le sapin pectiné puisque le potentiel minimum foliaire des sapins du Mont Ventoux se situe autour de -2 MPa ([Annexe 5](#)), dans la gamme des valeurs de -1.8 MPa et -1.6 MPa respectivement obtenues par Guicherd (1994) et Robakowski *et al.* (2003). Cependant, une perte de conductivité de 16% se produit tout de même à ce potentiel au niveau des racines ([Annexe 5](#)).

Même si les sapins étudiés sont situés en limite sud de l'aire répartition, il n'est pas si étonnant qu'ils soient autant vulnérables à la cavitation que les autres. En effet, en étudiant un gradient latitudinal en France, Herbette *et al.* (2010) ont montré chez le hêtre commun (*Fagus sylvatica*) que les populations du Mont Ventoux étaient plus sensibles à la cavitation que celles du Nord-Est de la France. Ce fait peut être expliqué par une adaptation au manque d'eau plutôt par un ajustement de paramètres structurels tel que le ratio Root/shoot, mais aussi par des froids moins intenses, ceux-ci provoquant aussi une embolie du xylème (Mayr *et al.* 2007)

3.3.2 Traits foliaires

La variabilité inter- et intra-individuelle des traits foliaires a été analysée compte tenu du l'important rôle fonctionnel des aiguilles dans la photosynthèse et la régulation de la transpiration. Dans un premier temps, nous nous sommes focalisés sur la surface d'une aiguille (Leaf Area : LA) et le rapport entre sa masse et sa surface (Leaf Mass per Area : LMA) ([Annexe 6](#)). Ces deux traits fonctionnels sont indicateurs de nombreux processus puisqu'ils sont intimement reliés à la capacité photosynthétique de la feuille, et à son évapotranspiration (conductance stomatique et conductance de couche limite). Une approche originale couplant une analyse diachronique et synchronique a permis de hiérarchiser l'importance des facteurs ontogéniques, architecturaux et environnementaux sur leur variabilité. Les conclusions de cette étude sont : (1) Le LMA et LA des aiguilles augmentent respectivement selon une fonction asymptotique et linéairement avec le vieillissement des aiguilles, ce qui explique plus de 50% de la variabilité du LMA mais seulement 8% du LA pour les arbres adultes. (2) L'effet des conditions climatiques de l'année de formation de

l'aiguille n'est visible que sur LA qui semble diminuer avec l'accumulation de sécheresses estivales. (3) Le LMA est plus faible lorsque l'aiguille est éloignée de la cime et de la partie externe du houppier. Ces modifications d'environnement lumineux entraînent un changement du LMA de l'aiguille de l'année en cours mais aussi des patrons de vieillissement. (4) Les deux traits augmentent avec le développement des semis et sont affectés par la position architecturale du rameau (pseudo-verticillaire ou inter-verticillaire) et l'ordre de ramification, indiquant un effet de la fonction du rameau sur les aiguilles portées. Les causes et les interprétations biologiques de ces observations sont décrites dans l'article ([Annexe 6](#)).

La quantité d'azote contenue dans les feuilles a aussi été étudiée puisqu'elle est reliée à leur rendement photosynthétique. En effet, l'enzyme responsable de la carboxylation du CO₂ (la rubisco) contient environ 30% de l'azote foliaire. Seuls les effets du vieillissement des aiguilles, de l'altitude et du site d'étude ont été analysés. L'analyse diachronique a été effectuée sur un sous-échantillonnage de l'échantillon utilisé pour l'étude du LMA ([Annexe 6](#)) et révèle une baisse non significative de la concentration en azote pour les aiguilles de 2007 entre 2007 et 2009 de l'ordre de 0.013% par année ($p > 0.1$; [Fig 3.4](#)). Ceci est confirmé par les résultats de l'analyse synchronique ([Fig 3.4](#)) : les aiguilles âgées de 1, 2, 3 et 5 ans contiennent autant d'azote que celles de l'année en cours. Par contre, celles âgées de 7 ans ont moins d'azote ($p < 0.05$). Dans une étude similaire, Szymura (2009) a observé une décroissance de type asymptotique pour des aiguilles de 1 à 5 ans. Ces différences d'évolution avec l'âge peuvent être attribuées à des processus de remobilisation de l'azote différent entre les sites. Au Mont Ventoux, la remobilisation des nutriments est probablement réalisée juste avant la chute foliaire. Les concentrations en azote foliaire sont comparables entre l'Issole, le Mont Ventoux, et la Vésubie ($p > 0.1$), et sont positivement reliées avec l'altitude dans ces deux derniers sites ([Fig 3.5](#)). Les valeurs trouvées sur nos sites sont plus faibles que la moyenne de 1.3% obtenues à partir des mesures sur le réseau RENECOFOR (9 sapinières de 1993 à 2007).

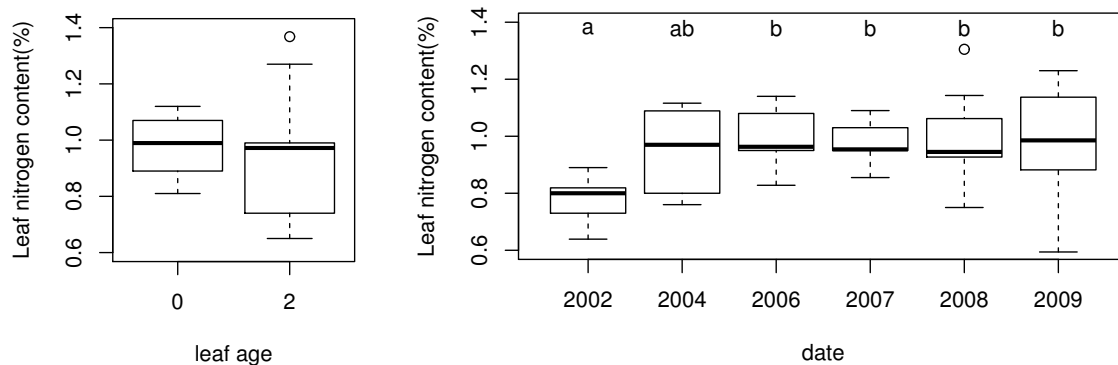


Fig 3.4: Effet du vieillissement de l'aiguille sur la concentration en azote (%) estimé par une analyse diachronique (gauche) et synchronique (droite) pour les sapins du Mont Ventoux. Gauche: Les aiguilles formées en 2007 ont été mesurées en 2007 et en 2009 ($n=14*2$). Droite: Aiguilles formées différentes années mesurées en 2009 ($n=10*6$). Les différences significatives sont indiquées par différentes lettres (Tukey HSD; $p<0.05$)

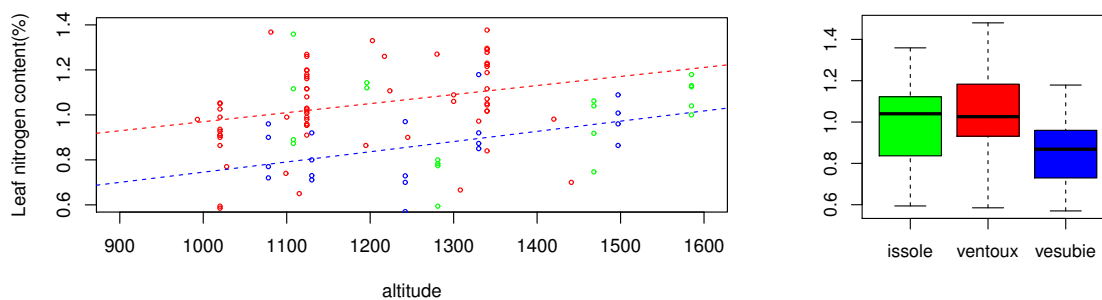


Fig 3.5: Effet de l'altitude sur la concentration en azote (%) des aiguilles 2007 mesurées en 2007 en Issole (vert), en Vésubie (bleu) et au Mont Ventoux (rouge) où les aiguilles 2009 sont aussi prises en compte. Les régressions linéaires pointillées indiquent une relation positive avec l'altitude (Ventoux: $y=0.567+ 4.02.10^{-4} N$; Vesubie: $y=0.292+ 4.54.10^{-4} N$; $p<0.05$)

3.3.3 Capacités photosynthétiques

Les capacités photosynthétiques des aiguilles, qui conditionnent leurs capacités d'absorption du CO_2 en fonction des conditions environnementales (humidité relative, température, stress édaphique et lumière), dépendent de leur structure, de leur composition chimique, et de l'espèce étudiée. La quantité de carbone assimilée (A) dépend aussi de la stratégie de l'espèce et notamment concernant sa régulation stomatique. Ces capacités photosynthétiques sont fonction de l'activité de l'enzyme responsable de la carboxylation du CO_2 : la rubisco. Le taux de carboxylation potentiel de la rubisco dépend de la quantité de CO_2 intra-cellulaire (C_i) et des conditions lumineuses (aussi de la quantité de triose-phosphate

[TPU], non prise en compte ici), et sera déterminé par le minimum de deux potentiels (Farquhar *et al.* 1980) : le potentiel lié au transport d'électron et limité par la lumière (W_j) et le potentiel qui dépend de la carboxylation et de l'activité de la rubisco (W_c) qui est limité par l'apport en CO_2 (lui même dépendant de l'ouverture stomatique). L'assimilation en carbone (A ; $\mu\text{mol } CO_2/m^2/s$) peut donc être calculée de cette manière :

$$A = \min\{w_c, w_j\} \left(1 - \frac{\Gamma^*}{C_i}\right) - R_d$$

$$w_c = \frac{V_{c \max} C_i}{C_i + K_c(1 + O / K_o)}$$

$$w_j = \frac{J C_i}{4.5 C_i + 10.5 \Gamma^*}$$

Avec, Γ^* le point de compensation photosynthétique, c'est-à-dire la concentration en CO_2 pour laquelle l'absorption de CO_2 par photosynthèse est égale au rejet de CO_2 par photorespiration ; R_d le taux de respiration des mitochondries à la lumière ; $V_{c \max}$ la vitesse de carboxylation maximale de la rubisco ($\mu\text{mol } CO_2/m^2/s$), K_c et K_o des constantes de Michaelis-Menten pour la carboxylation et l'oxygénation, O la concentration en oxygène et J la vitesse de transport des électrons. En conditions non limitantes de lumière, J est égal à J_{\max} qui correspond à la vitesse maximale de transport des électrons. Si les conditions lumineuses sont moindres, J est estimé à partir de la quantité de photons reçus par la feuille selon une relation hyperbolique (Bernacchi *et al.* 2003).

$V_{c \max}$ et J_{\max} peuvent être estimés de manière statistique à partir de courbes A/PAR ($PAR = \text{rayonnement photosynthétiquement actif}$), ou de courbes A/C_i en lumière saturante ($PAR > 1500$) où K_c , K_o et Γ^* sont fixés (valeurs à 25°C : $K_c = 404.9 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$; $K_o = 278.4 \text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$; $\Gamma^* = 42.75 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$; Bernacchi *et al.* 2001), et où la température et les concentrations en O_2 , CO_2 et H_2O sont mesurés (Bernacchi *et al.* 2001; Long et Bernacchi 2003). Lorsque la concentration en CO_2 interne augmente, l'assimilation carbonée est tout d'abord limitée par la carboxylation du CO_2 ($V_{c \max}$) via la rubisco. Ensuite, lorsque la concentration en CO_2 est suffisante, A est limité par le taux de transport des électrons (J_{\max}), puis enfin par la quantité de TPU qui va limiter la régénération de l'ATP et du NADPH (Fig 3.6).

Nous avons mesuré l'évolution de J_{\max} et $V_{c \max}$ au cours de la saison 2008 (7 dates) pour 3 arbres en Dvx2 et 3 en Dvx5 en réalisant ces courbes A/C_i à l'aide d'un LICOR 6400. Cet appareil mesure les échanges gazeux à l'échelle foliaire ou du rameau en permettant de contrôler la concentration en CO_2 , l'humidité de l'air, la température et la lumière. La

différence entre le CO₂ sortant (CO₂S) et entrant (CO₂R) de la chambre où sont situées les aiguilles, permet de calculer le taux de photosynthèse (différence positive) ou de respiration (différence négative). De la même manière, en utilisant ces données ainsi que les mesures entrantes et sortantes de H₂O, des valeurs de conductance stomatique peuvent être calculées. Afin de maximiser la surface d'aiguilles analysée, la chambre conifère a été utilisée. Celle-ci permet en effet de mesurer les échanges gazeux pour tout un rameau soit des surfaces foliaires allant de 9 à 40cm². Les mesures ont été réalisées sur des feuilles de lumière (branches prélevées par grimpage) en utilisant la même méthodologie que Michel Ducrey, et le même protocole que JM Limousin (CEFE CNRS ; Limousin *et al.* 2009).

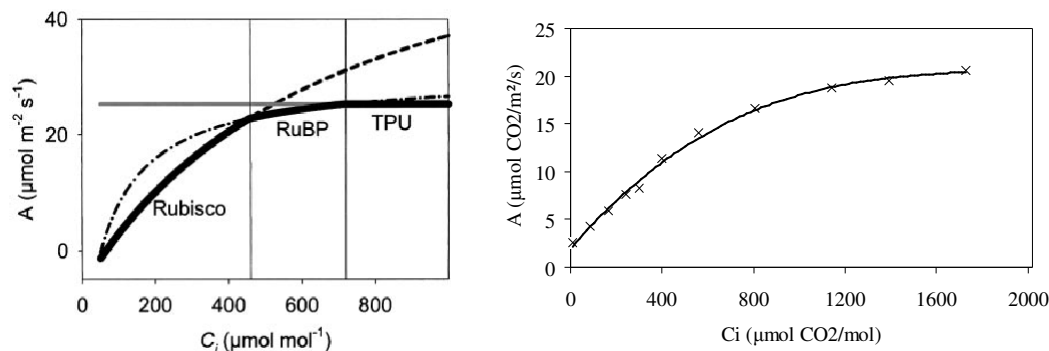


Fig 3.6 : Gauche : Courbe A/Ci idéale (ligne noire). Le taux de photosynthèse réalisé dépend du facteur limitant (Rubisco, RuBP ou TPU). Graphique dans Long et Bernacchi (2003). Droite : Exemple de courbe A/Ci obtenue pour des aiguilles 2008 de l'arbre Dvx2-P1 en juin 2008.

Quelques courbes A/Ci réalisées sont très proches de celles espérées (Fig 3.6). Cependant, la plupart ne sont pas très concluantes puisque les taux de photosynthèse sont très faibles (A_{max} proche de 2 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$), et ne montrent pas la présence un plafonnement de A aux fortes valeurs de C_i . Ce résultat est dû à de très faibles conductances stomatiques. Ces problèmes sont très probablement causés par la méthodologie employée. Tout d'abord, la fiabilité de la chambre à conifères pose question. Premièrement, elle ne permet pas de gérer la lumière incidente. En conditions extérieures, la qualité des résultats est trop dépendante de la nébulosité. En laboratoire, la lumière n'est jamais saturante, ce qui nécessite l'utilisation de projecteurs qui peuvent dans certains cas provoquer une forte augmentation des températures à l'intérieur de la chambre, ce qui requiert une augmentation du flux d'air et entraîne donc une baisse de RH. Lorsque RH devient trop faible (environ 50%), les stomates du sapin se ferment, d'où de faibles valeurs de A. Deuxièmement, lorsque la pousse annuelle en longueur est importante et que le diamètre du rameau étudié l'est aussi, le taux de fuites au niveau de la chambre est élevé, biaisant les résultats. Troisièmement, l'avantage de mesurer de nombreuses aiguilles à la fois peut être perçu comme un inconvénient puisqu'elles se font de

l'ombre. Ce phénomène d'auto-ombrage entraîne inévitablement une sous-estimation des capacités photosynthétiques du sapin, ce qui nécessiterait de l'estimer via un modèle d'interception lumineuse, mais peut être aussi vu comme une situation plus proche de la réalité. L'utilisation de branches coupées est aussi discutable. Même si toutes les précautions nécessaires ont été réalisées (branches mises dans l'eau immédiatement, et entreposées sous une bâche noire afin d'éviter la transpiration), la coupe a pu provoquer un traumatisme au niveau de la branche (cavitation, émission d'hormones pour induire la fermeture stomatique...), ce qui a induit des difficultés lors de la mesure.

Peu de données ont donc pu être directement traitées avec des procédures classiques (résolution analytique des équations en minimisant la somme des carrés des écarts). Cependant, il est possible de calculer V_{cmax} et J_{max} et G_1 en inversant le modèle de Farquhar couplé au modèle de régulation stomatique de Ball *et al.* (1987). G_1 correspond à la pente du modèle de conductance stomatique de Ball *et al.* (1987) qui permet de calculer C_i à partir des équations suivantes :

$$C_i = C_s - \frac{A}{g_{sCO_2}}$$

$$C_s = \frac{C_a - A}{g_{bCO_2}}$$

C_a étant le CO_2 atmosphérique, g_{bCO_2} la conductance de la couche de surface de la feuille qui nous permet de calculer le CO_2 au niveau de la feuille (C_s), et g_{sCO_2} la conductance stomatique pour le CO_2 qui est calculé en fonction de celle pour H_2O .

$$g_{sCO_2} = \frac{g_{SH2O}}{1.6}$$

$$g_{SH2O} = \frac{g_0 + g_1 * A * RH}{C_s}$$

Avec g_0 la conductance au niveau de la cuticule de la feuille et RH l'humidité relative. La valeur de pente g_1 dépend du niveau de stress hydrique dans le sol selon une relation négative supposée linéaire : plus le stress hydrique est important, plus g_1 est faible.

Cette partie a été réalisée par Hendrik Davi avec le module de photosynthèse de CASTANEA (Dufrêne *et al.* 2005), le principe de cette méthode consiste à estimer quelles sont les V_{cmax} , J_{max} et G_1 qui s'ajustent le mieux aux valeurs de photosynthèse et de conductance mesurées. Les paramètres d'entrée sont la température foliaire, le CO_2 entrant, H_2O entrant, RH , le PAR. Cette méthode présente l'avantage de directement prendre en compte la température et l'humidité relative mesurée au niveau des aiguilles et ainsi de

corriger les valeurs V_{cmax} des effets de la baisse d'humidité relative ou de la hausse de température.

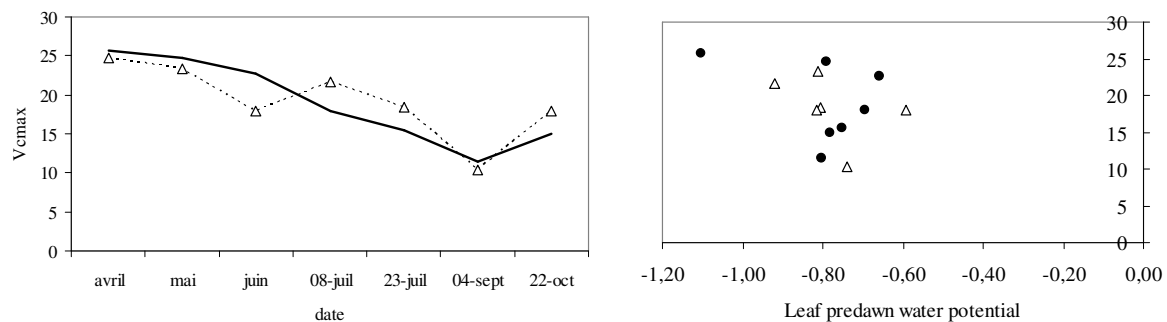


Fig 3.7: *Gauche* : Evolution des V_{cmax} calculés à partir de la méthode d'inversion de modèle au cours de la saison pour les arbres situés en Dvx5 (triangles, courbe pointillé) et en Dvx2 (courbe pleine). *Droite* : les V_{cmax} sont représentés en fonction de la valeur de potentiel de base foliaire mesuré lors de la date la plus proche

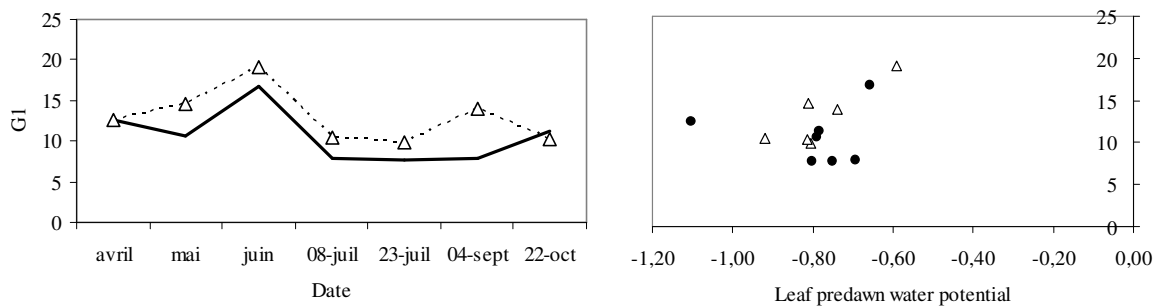


Fig 3.8: *Gauche* : Evolution des G_1 calculés à partir de la méthode d'inversion de modèle au cours de la saison pour les arbres situés en Dvx5 (triangles, courbe pointillé) et en Dvx2 (courbe pleine). La comparaison des valeurs de G_1 entre altitudes est peu fiable puisque seulement 3 arbres par placette ont été mesurés. *Droite* : les G_1 sont représentés en fonction de la valeur de potentiel de base foliaire mesuré lors de la date la plus proche

Compte tenu des problèmes précédemment décrits, les résultats obtenus par cette méthode ne donnent qu'une indication des capacités photosynthétiques du sapin et de son évolution dans le temps. On observe tout d'abord que les valeurs de V_{cmax} vont de 10 à 26 et diminuent au cours de la saison (Fig 3.7). Ces valeurs sont classiques pour *Abies alba* (Urban *et al.* 2007). La baisse de V_{cmax} au cours de la saison peut être induite par une remobilisation de l'azote foliaire (Xu et Baldocchi 2003) ou par une augmentation de la sécheresse et une baisse de la conductance stomatique (Limousin *et al.* 2009). De la même manière, G_1 peut être corrélé au contenu en eau du sol (Sala et Tenhunen 1996 ; Dufrêne *et al.* 2005). Cet effet n'est vérifié que pour la Dvx5 (Fig 3.8), la sécheresse ayant été faible en 2008.

Des courbes A/Ci ont aussi réalisées en 2009 à six différentes dates au cours de la saison, avec la chambre 6cm², mais les données n'ont pas encore été traitées. D'une part ces mesures sont censées être plus fiables puisque les fuites sont réduites et les conditions

microclimatiques mieux contrôlées. Mais d'autre part, l'incertitude liée à la faible surface foliaire prise en compte ($\approx 1\text{cm}^2$) est assez élevée.

Les courbes de réponse de A à la lumière ou à la température, ainsi que l'effet du vieillissement des aiguilles n'ont pas été étudiés au cours de cette thèse, nous donnons néanmoins ici quelques indications bibliographiques. L'impact des conditions lumineuses est bien connu. Plus la feuille reçoit de lumière, plus le taux de transport des électrons est élevé (J) suivant une hyperbole équilatère. Les aiguilles soumises aux forts rayonnements (aiguilles de lumière) présentent des acclimations largement décrites : forte valeur de J_{max} et V_{cmax} (Robakowski *et al.* 2003) et forts LMA (Annexe 6) afin d'optimiser l'assimilation carbonée par unité de surface et de réduire l'auto-ombrage.

Alors que la vitesse des réactions biochimiques augmente de façon continue avec la température, les capacités photosynthétiques des arbres augmentent jusqu'à un optimum thermique. L'assimilation diminue ensuite à cause de l'augmentation de la photorespiration, à un ralentissement de l'activité du photosystème II et une désactivation de la rubisco (Cornic 2007). Pour le sapin pectiné les optimums pour V_{cmax} et J_{max} sont respectivement proches de 37°C et 33°C (Medlyn *et al.* 2002 ; Robakowski *et al.* 2002). Des températures létales existent. Par exemple, le photosystème II est irréversiblement impacté par des températures supérieures à 47°C (Robakowski *et al.* 2002). Même s'il est peu probable que la température foliaire dépasse cette valeur de température, elle peut dépasser les optimums thermiques lorsque l'évapotranspiration est minimale.

Compte tenu du grand nombre d'années d'aiguilles présentes chez le sapin, et du fort taux d'évolution du LMA (Annexe 6), il existe un fort intérêt de mesurer les capacités photosynthétiques des aiguilles d'âge différent. Sachant que la concentration en azote foliaire (mg/g) est linéaire et ne décroît qu'à partir de 6-7 ans (Fig 3.4), et que le LMA augmente énormément (Annexe 6), il est fort probable que le taux d'assimilation carboné par surface de feuille décroît avec le vieillissement des aiguilles. Si Peguero-Pina *et al.* (2007) n'observent aucune tendance pour des aiguilles de 0, 1 et 3 ans chez le sapin pectiné, Niinemets *et al.* (2004, 2005) ont pu noter chez des espèces méditerranéennes une augmentation de la proportion d'azote allouée aux parois des cellules dans les vieilles aiguilles entraînant une baisse du V_{cmax} et de J_{max} .

3.3.4 *Efficienc e d'utilisation de l'eau*

L'efficience d'utilisation de l'eau (WUE ; $\text{gC/molH}_2\text{O}$) est le rapport entre l'assimilation carbonée nette (A) et la conductance stomatique (g_s), et correspond à la quantité d'eau transpirée pour obtenir une quantité donnée de C. Celle-ci peut être estimée de deux manières. Tout d'abord en utilisant les valeurs d'assimilation et de conductance stomatique mesurées lors de l'élaboration des courbes A/Ci ou en utilisant une mesure de la discrimination isotopique.

La discrimination isotopique du carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$; $\sigma^{13}\text{C}$) au niveau des feuilles a aussi été analysée puisqu'elle révèle différentes stratégies de la plante face à la contrainte hydrique et lumineuse. Deux mécanismes majeurs de discrimination du carbone se produisent durant la photosynthèse. Tout d'abord la diffusion de l'isotope lourd (^{13}C) à travers les parois du mésophylle est moindre par rapport à celle du ^{12}C . De plus, la rubisco utilise préférentiellement le carbone ^{12}C que le ^{13}C puisqu'il est plus léger. Une valeur de $\sigma^{13}\text{C}$ négative indique que l'organe contient moins de ^{13}C que la référence (une belemnite de la formation carbonatée PDB), c'est-à-dire que l'arbre préfère utiliser le ^{12}C et discrimine beaucoup le ^{13}C . Ce ratio évolue en fonction du degré d'ouverture stomatique. Plus les stomates sont fermés, plus la concentration en CO_2 de la chambre sous-stomatique est faible, et moins la rubisco discrimine le ^{13}C ($\sigma^{13}\text{C}$ moins négatif). C'est donc un estimateur de l'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque de la plante (Farquhar 1982 ; Dawson et al. 2002). Une bonne efficience de l'utilisation de l'eau est donc révélée par un $\sigma^{13}\text{C}$ moins négatif.

Au niveau inter- et intra-spécifique, $\sigma^{13}\text{C}$ dépend de la concentration en azote foliaire, des capacités photosynthétiques, de la conductance stomatique et de la conductivité hydraulique.

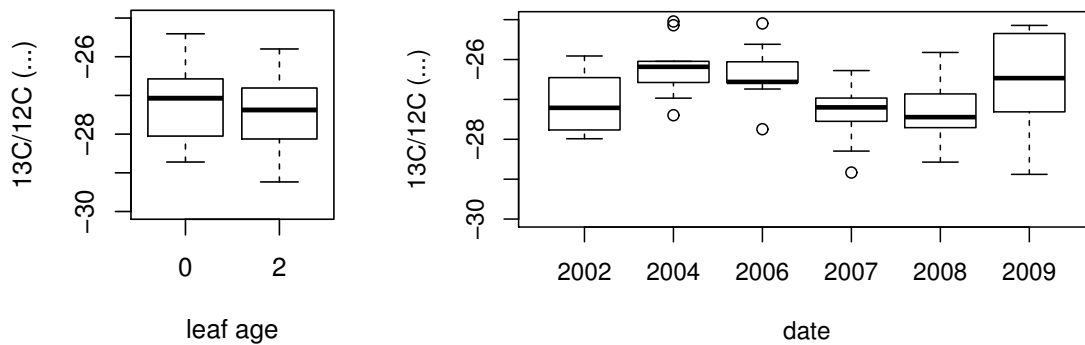


Fig 3.9: Effet du vieillissement de l'aiguille sur $\delta^{13}\text{C}$ (‰) estimé par une analyse diachronique (gauche) et synchronique (droite) pour les sapins du Mont Ventoux. Gauche: Les aiguilles formées en 2007 ont été mesurées en 2007 et en 2009 ($n=14*2$). Droite: Aiguilles formées différentes années mesurées en 2009 ($n=10*6$). Seules les aiguilles de 2004 sont faiblement statistiquement différentes de celles de 2007 (Tukey HSD; $p<0.1$)

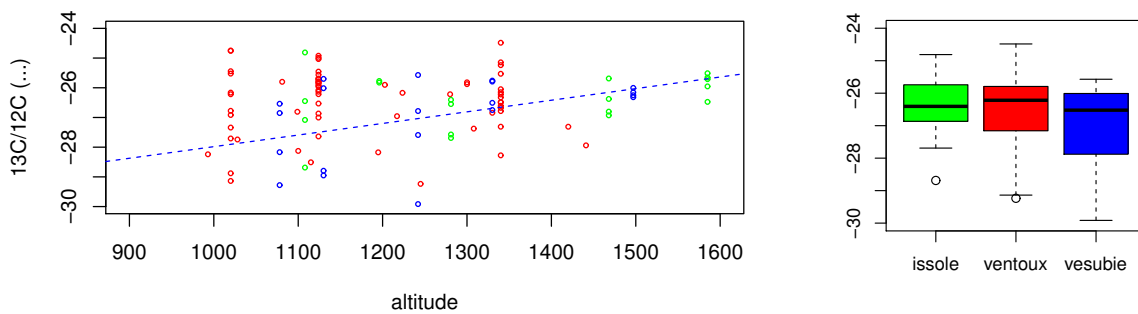


Fig 3.10: Effet de l'altitude sur $\delta^{13}\text{C}$ (‰) des aiguilles 2007 mesurées en 2007 en Issole (vert), en Vésubie (bleu) et au Mont Ventoux (rouge) où les aiguilles 2009 sont aussi prises en compte. Les régressions linéaires pointillées indiquent une relation positive avec l'altitude (Vesubie: $y = -31.89 + 0.0039 \delta^{13}\text{C}$; $p<0.05$)

Il est fort probable que le $\delta^{13}\text{C}$ évolue en fonction de la date de formation de l'aiguille (Fig 3.9). Les valeurs faiblement négatives de $\delta^{13}\text{C}$ en 2004 et 2006 au Mont Ventoux sont probablement liées à la sécheresse récurrente durant cette période. Les aiguilles sont formées à partir du carbone contenu dans les réserves qui est issu de la photosynthèse des années précédentes. Celles-ci sont probablement riches en ^{13}C compte tenu des faibles précipitations estivales durant la période 2003 et 2006. Ce résultat est conforté par la comparaison des courbes d'évolution du ^{13}C , de la surface des aiguilles (Annexe 6) et de la surface des cernes (Annexe 2). En 2004 et 2006 les aiguilles sont petites, riches en ^{13}C , les cernes peu épais, alors que l'inverse est observé en 2007 et 2008.

Entre 2007 et 2009, le $\delta^{13}\text{C}$ des aiguilles 2007 n'a pas significativement évolué avec leur vieillissement ($p>0.1$; Fig 3.9). L'analyse des aiguilles 2008 et 2009 montre que le $\delta^{13}\text{C}$

est équivalent à celui de 2007, et donc que le carbone utilisé pour former les aiguilles 2008 et 2009 a la même composition que celui utilisé pour l'accroissement en biomasse des aiguilles 2007 (+66% en deux ans ; [Annexe 6](#)).

L'effet de l'altitude sur le $\sigma^{13}\text{C}$ est réduit. De façon inattendue, seule une relation positive est observée en Vésubie, indiquant qu'une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau à haute altitude. La plupart des études menées sur un gradient altitudinal montrent une relation inverse liée à la baisse des précipitations avec la descente en altitude (Korner 2003). Cet effet positif peut être lié à une capacité de rétention en eau des sols différente (Fajardo *et al.* 2011), ou bien à un gradient de précipitations inversé.

Pour conclure, le sapin pectiné est une espèce sensible à la sécheresse atmosphérique mais surtout édaphique, ce qui explique l'augmentation des signalements de dépérissement et de mortalité à l'échelle de la France. Afin de réduire le phénomène de cavitation, il ferme ses stomates rapidement et complètement ce qui peut provoquer des dégâts au niveau des aiguilles à cause des fortes températures. Même si les populations du Mont Ventoux, de l'Issole et de Vésubie sont différenciées d'un point de vue génétique, leurs traits écophysologiques sont très proches, et l'effet de l'altitude sur les traits foliaires est très réduit pour chaque site. L'impact des conditions climatiques de l'année de formation des aiguilles est visible en étudiant LA et $\sigma^{13}\text{C}$ qui sont des traits qui évoluent peu avec le vieillissement de l'aiguille contrairement au LMA. Enfin, toutes ces variables ont servi à paramétrer le modèle de fonctionnement basé sur les processus.

Méthodes utilisées

Ce chapitre est consacré à la description des principales méthodes utilisées pour ces travaux de thèse. Le cœur de ma thèse étant consacré à l'étude de la variabilité spatiale de la vitalité des arbres, je ne décrirais ici que les méthodologies utilisées sur ce sujet. La première partie concerne l'estimation de la vitalité d'un arbre à travers sa croissance radiale, l'état sanitaire de son houppier et la surface d'aubier. La deuxième partie correspond aux méthodes utilisées pour caractériser le niveau et l'hétérogénéité spatiale des deux facteurs qui limitent le plus le bon fonctionnement d'un arbre : les capacités de rétention en eau du sol et la compétition pour les ressources hydriques et lumineuses. Les autres procédures utilisées sont décrites de façon plus succinctes dans les chapitres concernés (exemple : mesure de la photosynthèse dans la partie Ecophysiologie), ou dans les articles associés à la thèse.

4.1 Etude de la croissance radiale des arbres

L'accroissement radial d'un arbre est une mesure indirecte de l'activité du cambium et un indicateur facilement accessible de la croissance d'une forêt. L'information contenue dans les cernes annuels est ainsi une ressource précieuse pour étudier le fonctionnement des écosystèmes forestiers et l'impact des changements environnementaux. En effet, dans de nombreux cas le cambium répond fortement aux perturbations externes, c'est la base de la dendrochronologie. Si Leonard de Vinci avait déjà remarqué le lien entre le climat et la largeur des cernes, le domaine de la dendrochronologie a été développé par un astronome : Douglass (1909). La largeur annuelle des cernes et leur densité sont ainsi utilisées dans de nombreux domaines (Fritts 1976 ; Schweingruber 1988): elles permettent de reconstruire le climat passé, de dater des événements terrestres comme les glissements de terrain ou les séismes et les crues fluviales (en analysant quand les moraines ont été mises en place). La dendrochronologie révèle aussi l'existence de perturbations passées dans le peuplement forestier étudié ainsi que des changements environnementaux qu'il a pu subir (changement climatique, pollution). De nombreuses études archéologiques emploient aussi cette méthode pour dater leurs sites en analysant le bois servant à la construction. La liste des applications de la dendrochronologie est longue et nous ne pouvons pas toutes les énumérer ici.

La croissance radiale d'un arbre peut être analysée soit en mesurant chaque année sa circonférence, soit en mesurant la largeur de ses cernes annuels sur une rondelle. La première méthode nécessite un effort de terrain important mais la seconde est destructive. Il est

cependant possible d'avoir accès à cette croissance en carottant l'arbre au niveau du tronc avec une tarière de Pressler. Ceci permet de laisser l'arbre sur pied, mais en contrepartie la largeur des cernes est mesurée seulement sur une portion de l'arbre. Cette méthode est donc moins précise puisque d'autres facteurs aucunement liés à la réponse de l'arbre au climat vont impacter l'épaisseur des cernes. Ainsi, lorsque l'arbre pousse sur une pente abrupte ou dans une zone très ventée, l'arbre produit du bois de réaction pour maintenir sa position verticale. De plus, lorsqu'une partie du cambium est détruit par un évènement extérieur comme lors d'un éboulement, aucune cellule n'est fabriquée jusqu'à ce que le cambium se reconstruise. Le bois prélevé à cet endroit contient donc moins de cernes que prévu. Pour surmonter ces difficultés, il est préférable d'effectuer 2 voire 4 carottes au niveau de chaque azimut, ou une seule carotte mais prélevée perpendiculairement à la pente et en évitant les branches et défauts de forme. Nous avons préféré cette dernière possibilité pour réduire l'effort d'échantillonnage et augmenter le nombre d'arbres analysés. Chaque carotte a été prélevée à 1m30 (hauteur de poitrine), puis aplanie à l'aide d'un scalpel et scannée. Les limites de cernes ont ensuite été pointées visuellement à l'aide du logiciel CooRecorder et les distances entre ces points calculées avec CDendro (www.cybis.se/forfun/dendro/). On obtient une chronologie de largeurs de cernes pour chaque arbre que l'on doit interdater par rapport à une chronologie référence (moyenne de tous les arbres du même site) afin de visualiser les erreurs d'emplacement des limites de cerne, les faux cernes ou les cernes manquants. Cette phase d'interdatation a été réalisée à l'aide de CDendro en utilisant les années caractéristiques et les coefficients de corrélation entre la chronologie étudiée et la chronologie de référence calculée en moyennant tous les sapins du site.

Les largeurs de cernes mesurées (Ring Width; RW; en mm) sont ensuite transformées en surface de cernes (Basal Area Increment; BAI; en mm²) en supposant une circularité parfaite du tronc puisque cette variable est plus proche de l'accroissement en biomasse. Ce n'est cependant qu'une approximation de la croissance de l'arbre puisque nous n'avons pas accès à la croissance en hauteur et que l'activité du cambium n'est pas équitablement répartie au sein de l'arbre. En effet, lors des années de faible croissance, le cambium n'est activé que dans les parties hautes de l'arbre, au niveau de la partie du tronc où sont portées les branches vivantes. Si des cernes manquent dans les parties basses de l'arbre, cela n'implique pas que l'arbre n'ait pas du tout poussé car le carbone peut avoir été alloué à la croissance des parties sommitales. La présence de cernes manquants peut être utilisée comme indicateur de la baisse de vitalité d'un arbre puisque Becker (1990) a montré que les sapins dépérissants dans les Vosges en possédaient plus que les arbres sains. Cependant très peu de cernes manquants

(moins de dix) ont été observés sur nos carottes. Malgré les nombreux biais que nous venons de citer, l'accroissement radial en BAI est une approximation fiable de la croissance d'un arbre (Fritts 1976). Bouriaud *et al.* (2005) l'ont confirmé en confrontant des mesures d'accroissement en biomasse et en surface de cernes chez *Fagus sylvatica*.

Pour un arbre donné, une chronologie de largeur de cernes se décompose de plusieurs manières selon l'objectif de l'étude. En effet, plusieurs signaux se superposent au sein de cette chronologie : le signal basse fréquence qui correspond à des changements de croissance à l'échelle du siècle; le signal moyenne fréquence à l'échelle d'une ou de deux décennies; et le signal haute fréquence qui correspond aux variations de croissance interannuelles (Fig 4.1).

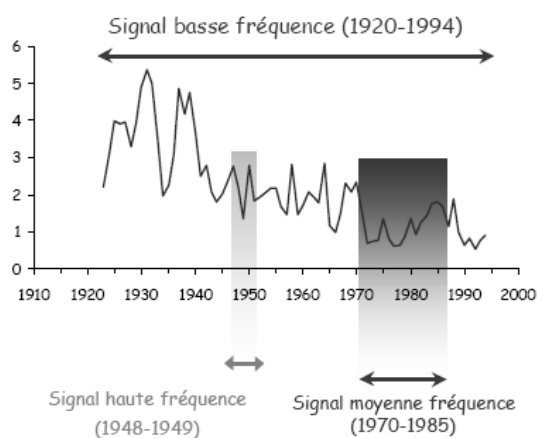


Fig 4.1: Décomposition d'une chronologie de largeurs de cernes selon 3 types de signaux. Source : Lebourgeois (1997)

L'évolution de la croissance à l'échelle du siècle correspond aux effets de l'âge et des changements climatiques à long-terme tels que l'augmentation des températures lors du dernier siècle ou les dépôts atmosphériques azotés. Les variations de moyenne fréquence vont être causées par des perturbations (coupe forestière, tempête...), une accumulation de conditions climatiques particulières (sécheresses répétées) ou l'impact de certains pathogènes (e.g. défoliateurs). Enfin les variations interannuelles de croissance sont soit d'origine climatique (la plus grande part), soit causées par les pathogènes.

Ainsi, différents moyens de standardisation des données existent selon l'objectif de l'étude. Par exemple dans le cas où l'on souhaite analyser les relations entre la croissance radiale et le climat, les variations moyennes et basses fréquences sont extraites afin de maximiser le signal haute fréquence et d'analyser seulement l'impact du climat sur les cernes. Pour comparer la croissance des arbres situés sur un même site, que ce soit à l'échelle du massif, de la parcelle ou de la placette, nous devons standardiser les données d'accroissement radial en enlevant l'effet de l'âge. Les modèles statistiques tels que les régressions linéaires,

les exponentielles négatives, ou fonctions de lissage (Cook et Peters 1981 ; Holmes 1994) ne peuvent être utilisés pour cet objectif puisqu'ils sont appliqués individuellement sur chaque chronologie. Or pour pouvoir comparer les individus, la même méthode de standardisation doit être utilisée pour tous. De la même manière, l'utilisation de la méthode ARGC (Nicault *et al.* 2010), qui contient des paramètres biologiques, n'est pas adaptée puisque les courbes sont ajustées pour chaque individu. La méthode généralement utilisée à ce but est donc la standardisation par la courbe âge régionale (méthode RCS; Esper *et al.* 2003).

$$GI_{i,y} = \frac{BAI_{i,y}}{BAI_{RC,y}}$$

Où $GI_{i,y}$ correspond à l'indice de croissance de l'arbre i à l'âge y , $BAI_{i,y}$ la croissance mesurée, et $BAI_{RC,y}$ la croissance moyenne des arbres du même site au même âge. Le calcul de la courbe âge régionale nécessite un échantillonnage régulier (âge des arbres répartis de façon homogène), et repose sur le principe que tous les arbres d'un même site devraient pousser de façon identique s'il n'y avait pas de variabilité spatiale de l'environnement (sol, microclimat et compétition identique), ni de variabilité génétique. Ainsi, seul l'effet du vieillissement est contenu dans cette courbe. A partir des indices calculés (GI), nous pouvons ensuite déterminer l'importance des autres facteurs dans l'évolution de la croissance des arbres. Cette méthode est généralement employée pour déterminer les relations entre la croissance et le climat dans les études de reconstruction climatique à large échelle et a l'intérêt de conserver les signaux moyennes et basses fréquences dans les courbes de GI (*e.g.* Büntgen *et al.* 2008). Cela permet aussi d'utiliser les signaux basses fréquences pour étudier l'évolution de l'accroissement radial des arbres au cours du temps (effet date), afin notamment repérer l'impact des changements globaux sur la productivité forestière (Bert 1992 ; Spiecker 1996).

Cependant, lorsque l'échantillonnage n'est pas suffisant, par exemple par manque d'individus aux âges avancés (Fig 4.2), des variations de croissance de l'ordre des décennies (moyenne fréquence) peuvent apparaître. Celles-ci ne reflètent pas un réel effet du vieillissement, mais un effet échantillonnage (exemple : courbe Dvx2 ; Fig 4.3). Les courbes de lissage vont aussi comporter ce « faux message biologique » et le transmettre aux indices de croissance postérieurement calculés.

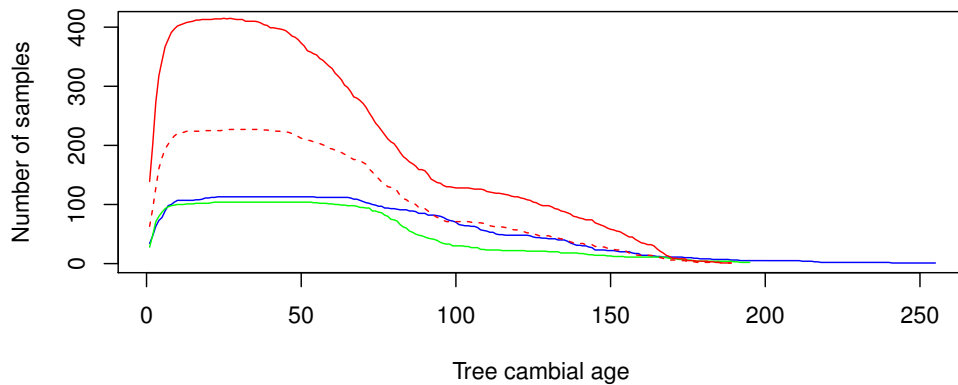


Fig 4.2: Nombre d'arbres à disposition pour chaque âge pour l'analyse dendrochronologique sur le Mont Ventoux (rouge), sur le transect en courbe de niveau (tirets rouge), et en Vésubie (bleu)

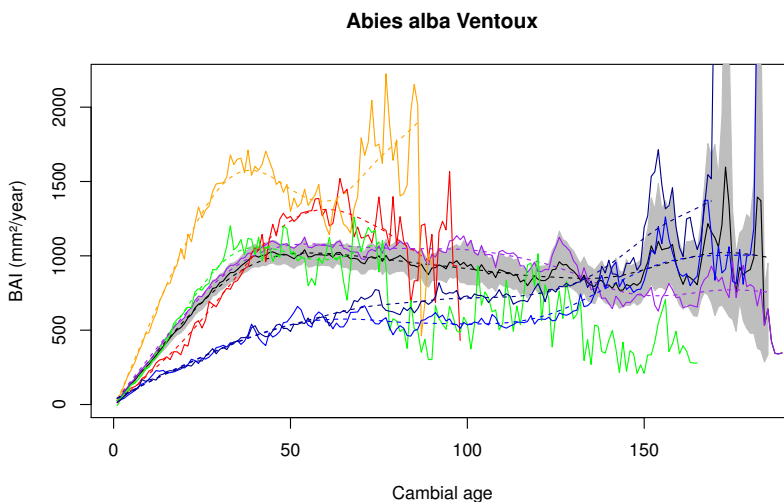


Fig 4.3: Evolution moyenne de la croissance radiale annuelle (BAI ; mm²/an) des sapins du Mont Ventoux (noir) et des 6 dispositifs (rouge: Dvx1 ; orange: Dvx2 ; vert: Dvx3 ; bleu: Dvx4 ; bleu foncé: Dvx5 ; violet: transect en courbe de niveau) avec l'âge. Pour chaque chronologie une courbe de lissage est aussi représentée (en tirets paramètre de lissage *spar* = 0.8)

Nous préférons donc utiliser des courbes moyennes d'évolution du BA (=BAI cumulé) qui contiennent moins de signaux hautes et moyennes fréquences (Fig 4.4). Sur chaque courbe, des fonctions de Gompertz sont ajustées, considérant que l'augmentation du BA est de moins en moins importante dans les âges avancés. Celles-ci s'ajustent très bien aux données (Tab 4.1). Les courbes d'évolution du BAI (mm²/an) avec l'âge sont ensuite déterminées à partir de ces courbes BA ;

$$BAI_y = BA_y - BA_{y-1}.$$

Tab 4.1: Coefficients de détermination (R^2) des régressions linéaires réalisées entre le BA moyen observé (mm^2) et prédit en utilisant la fonction de Gompertz pour chaque placette du Mont Ventoux (Dvx et TCn), d'Issole et de Vésubie.

	Dvx	TCn	Diss	Dves
N1	0,978	0,971	0,922	1,000
N2	0,990	0,996	0,986	0,996
N3	0,990	0,993	0,986	0,953
N4	0,994	0,990	0,993	0,866
N5	0,995	0,992	0,990	0,991
N6				0,997
TCn-Dvx3	0,993			

Compte tenu de notre faible échantillonnage (Fig 4.2), nous avons d'abord testé si la « courbe régionale » RC est fiable et représentative de notre site, ou si les patrons de croissance des arbres avec l'âge diffèrent entre altitudes et entre placettes localisées à même altitude.

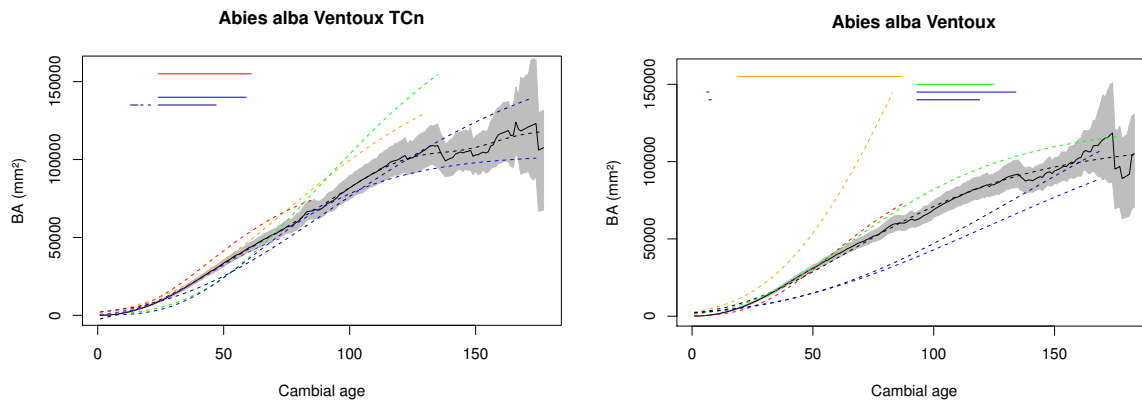


Fig 4.4: Gauche: Effet de l'âge sur la surface terrière (BA) des sapins situés sur le transect en courbe de niveau du Mont Ventoux (TCn; noir, n=217) en différenciant 6 zones (rouge: TCn1: TC1-TC4 n=45; orange: TCn2: TC5-TC6 n=44; vert: TCn3: TC7-TC9 n=43; bleu: TCn4: TC10-TC13 n=43; bleu foncé: TCn5: TC14-TC16 n=42; violet: Dvx3 n=25). Droite: Effet de l'âge sur la surface terrière (BA) des sapins poussant sur le Mont Ventoux (noir n=417) on Dvx1 (rouge; n=20); Dvx2 (orange n=30); Dvx3 et TCn (vert n=252); Dvx4 (bleu n=16); Dvx5 (bleu foncé n=25). Seules les fonctions de Gompertz sont représentées en pointillés. La partie grisée correspond à l'intervalle de confiance de 95% calculé par bootstrap. Les différences significatives entre chaque courbe et la moyenne sont représentées par les barres horizontales (TukeyHSD, $p < 0.05$).

Nous avons distingué, six zones sur le transect en courbe de niveau (Fig 4.4), de la crête (TCn1) à la combe (TCn6), les courbes Dvx3, TCn2 et TCn3 ne sont pas significativement différentes de la courbe moyenne (TCn). La courbe TCn1 est différente de TCn entre 20 et 60 ans, TCn4 entre 4 et 58 ans, et TCn5 entre 14 et 46 ans. Cependant, ces intervalles d'âges sont très peu représentés sur le transect en courbe de niveau, nous pouvons donc considérer que la courbe âge moyenne RC-TCn est représentative de la croissance des arbres situés sur ce dispositif et en Dvx3. Par contre, les courbes de croissance avec l'âge des différentes placettes

en altitude (Fig 4.4) diffèrent très significativement de la moyenne (de 3 à 86 ans pour Dvx2 ; 93 à 124 ans pour Dvx3-TCn; 19 à 133 ans pour Dvx4; 7 ans et 12 à 118 ans pour Dvx5). Seule la courbe en Dvx1 n'est pas différente de la moyenne.

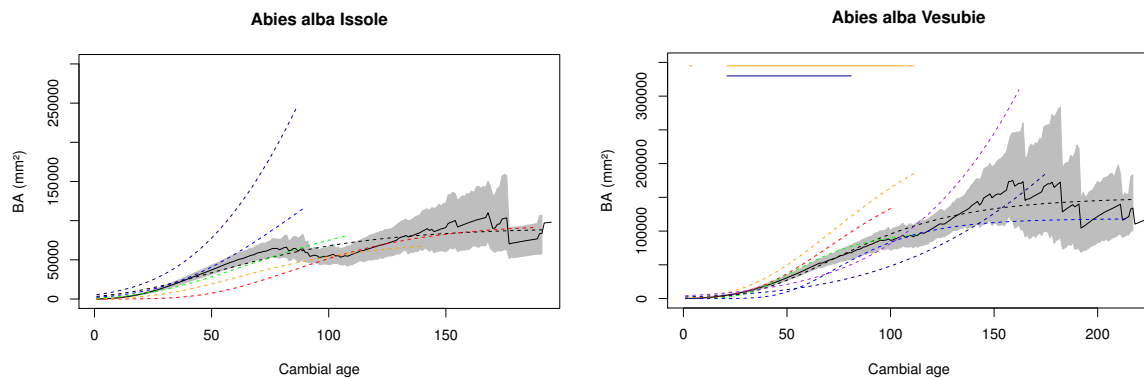


Fig 4.5: Gauche: Effet de l'âge sur la surface terrière (BA) des sapins situés en Issole (noir; n=104), en Diss1 (rouge; n=15); Diss2 (orange n=27); Diss3 (vert n=22); Diss4 (bleu n=21); Diss5 (bleu foncé n=19). Droite: Effet de l'âge sur la surface terrière (BA) des sapins de Vésubie (noir; n=114) en Dves1 (rouge; n=15); Dves2 (orange n=27); Dves3 (vert n=20); Dves4 (bleu n=21); Dves5 (bleu foncé n=16); Dves6 (violet n=13). Seules les fonctions de Gompertz sont représentées en pointillés. La partie grisée correspond à l'intervalle de confiance de la moyenne de 95% calculé par bootstrapp. Les différences significatives entre chaque courbe et la moyenne sont représentées par les barres horizontales (TukeyHSD, $p < 0.05$)

Les courbes de croissance des différentes placettes en Issole (Fig 4.5), divergent aussi très significativement de la moyenne (de 13 à 78 ans pour Diss1; 6 à 70ans pour Diss2; 83 et 92 à 94 ans pour Diss4; 3 à 91 ans pour Diss5). Seule la courbe Diss3 n'est pas différente de la moyenne. En Vésubie, seules les courbes Dves2 et Dves5 divergent très significativement de la moyenne (respectivement 3 ans et de 15 à 110 ans pour Dves2 ; et 21 à 80 ans pour Dves5 ; Fig 4.5).

Les courbes moyennes croissance-âge ne sont donc pas représentatives de chacune des placettes et ne peuvent donc pas être utilisées pour standardiser les données afin d'étudier la variabilité inter-placette et intra-placette de la croissance des arbres. L'impact des conditions stationnelles (micro-météorologie ; variabilité des conditions édaphiques) sur les patrons de croissance semble trop important. Si le long d'un gradient continu, nous pouvons faire l'hypothèse que les variations de sol n'évoluent pas significativement d'un bout du transect à l'autre (Annexe 1), ce n'est pas le cas pour des parcelles distinctes situées le long d'un gradient altitudinal. Pour cette raison, nous avons utilisé une courbe moyenne pour chacune des placettes situées sur les gradients altitudinaux (Annexe 2).

Les autres méthodes utilisées pour standardiser les données de croissance radiale sont décrites dans chacun des articles correspondants.

4.2 Quantification de la variabilité interannuelle de la croissance

La variabilité interannuelle (variations hautes fréquences ; Fig 4.1) de la croissance radiale évolue aussi dans le temps. Dans l'article en [Annexe 3](#), nous avons choisi d'étudier l'évolution temporelle de la sensibilité moyenne (MS), qui correspond au taux moyen de changement de croissance entre deux années, en différenciant les effets vieillissement et date. MS a été choisie puisque cette variable est communément utilisée dans les articles utilisant les méthodes classiques de dendrochronologie. Les variations de cette variable sont néanmoins parfois mal interprétées. Sachant que les variations de croissance entre deux années sont majoritairement causées par les variations climatiques – les variations de lumière provoquées par une perturbation agissent plutôt sur les variations moyenne fréquence et les variations causées par les pathogènes peuvent être négligées dans le cas du sapin – MS est considéré comme un bon indicateur de la sensibilité au climat des arbres. Lorsque le principal facteur limitant est la sécheresse, les arbres les plus sensibles au climat sont ceux dont la croissance est très favorablement influencée par un surplus de pluie pendant l'été mais aussi très négativement impactés par le manque d'eau. De nouvelles variables ont été récemment utilisées comme le coefficient de Gini (Biondi et Quedan 2008) qui prend en compte les différences entre toutes les paires d'observation, ce qui est plus représentatif lorsque l'on étudie des séries chronologiques longues. Cet indice sera intégré dans une nouvelle version de l'article, et est utilisé en priorité dans les analyses de la thèse.

L'analyse synchronique de l'évolution de MS indique que la variabilité interannuelle de la croissance augmente avec le vieillissement de l'arbre ([Annexe 3](#)) probablement du à l'augmentation des contraintes hydrauliques et la réduction de l'azote foliaire (Mencuccini *et al.* 2005 ; Niinemets 2002). La même tendance est obtenue dans les stations humides du Jura par une analyse comparative (diachronique) des MS d'arbres d'âges différents. Cependant, lorsque l'intensité des facteurs limitant la croissance augmente, comme au Mont Ventoux et dans les stations sèches du Jura, la relation MS - âge est négative. Dans ce cas, l'augmentation de MS des arbres âgés durant ces dernières décennies est plus faible que celle des arbres jeunes car la méthode de calcul de MS est cumulative. Plus le nombre de cernes utilisés dans le calcul de MS est important, plus son évolution interannuelle est faible. Un simple effet mathématique semble donc être à l'origine de cette contradiction très connue en dendrochronologie (Esper *et al.* 2008).

4.3 Estimation de l'état sanitaire du houppier d'un arbre

L'évaluation de l'état sanitaire a été réalisée au niveau du houppier d'arbres dominants ou codominants, afin d'éviter d'inclure dans l'analyse les effets d'une compétition pour la lumière trop élevée. Les observations portent sur des symptômes jugés anormaux par rapport à un arbre estimé en bonne santé en suivant le manuel des observateurs du Département Santé des Forêts (Nageleisen *et al.* 2005). Les variables étudiées sont : le pourcentage de coloration anormale, la mortalité de branches et la chute foliaire (e.g. nombre d'années d'aiguilles). Une notation de décoloration et de déficit foliaire est réalisée par rapport à un arbre de référence dont le houppier ne présente aucune perte d'aiguilles anormale. Cette notation est différente de l'estimation de la transparence du houppier qui est utilisée par de nombreux auteurs, estimation selon nous moins représentative de l'état sanitaire du sapin car elle est négativement reliée à l'allongement des tiges.

Les arbres ont été classés selon 4 catégories (Table 4.2) :

- 0 : arbre sain qui présente moins de 20% de décoloration des aiguilles et de déficit foliaire
- 1 : arbre dépérissant, dont le houppier est faiblement endommagé (décoloration et ou déficit foliaire entre 20 et 40%).
- 2 : arbre très dépérissant dont le niveau de décoloration et/ou de déficit foliaire est supérieur à 40%.
- 3 : arbre mort : totalement défolié ou 100% d'aiguilles rouges.

Lors de la notation sanitaire, la présence de facteurs pouvant être à l'origine des dommages (gui, insectes, coulées de résine...) susceptibles d'altérer la santé de l'arbre est aussi indiquée tout comme des symptômes secondaires comme la microphyllie, mais n'ont pas été analysés au cours de cette thèse.

Table 4.2 : Nombre d'arbres étudiés pour chaque classe de niveau de dégâts du houppier et de surface d'aubier résiduelle (ResSA).

Site	Dégâts du houppier				ResSA			
	0	1	2	3	<0.8	[0.8 – 1[[1 – 1.2[>1.2
Ventoux	286	28	5	98	44	50	50	49
Issole	70	18	8	8	14	18	26	13
Vésubie	82	17	6	10	3	5	6	3

4.4 Estimation de la surface d'aubier

Un test de coloration à l'aide d'acide perchlorique (Kutscha et Sachs 1962) nous a permis de différencier le bois d'aubier du bois de cœur. Cette méthode a été choisie puisqu'elle a été utilisée par Becker (1987) et donnait des résultats concluants. L'acide perchlorique réagit avec les composés chimiques situés dans le bois de cœur qui se colore en vert alors que l'aubier garde sa couleur initiale.

De la même manière que les données de croissance radiale, nous pouvons traiter les valeurs de surface d'aubier brutes (mm²) ou bien standardisées. Dans le cas où nous souhaitons étudier l'impact de la surface d'aubier sur l'évolution temporelle de la croissance d'un arbre, les effets âge, taille et altitude doivent être extraits de la valeur de surface d'aubier à étudier

4.4.1 Effet taille de l'arbre

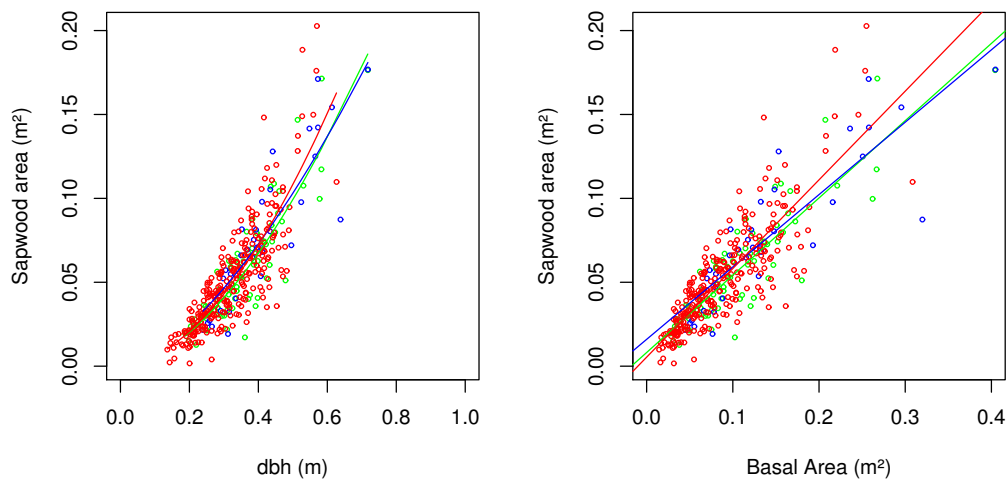


Fig 4.6: Effet du diamètre de l'arbre (dbh; gauche) et de sa surface terrière (droite) sur la surface d'aubier. Les coefficients des fonctions puissance et des régressions linéaires sont présentés dans la [table 4.3](#).

Tab 4.3: Paramètres de la fonction puissance entre la surface d'aubier et le diamètre de l'arbre (dbh) et de la régression linéaire entre surface d'aubier et surface terrière (basal area).

Site	N	SA0	q	R ²	a	b	R ²
Ventoux	278	0.331 ^{***}	1.740 ^{***}	0.981	0.005 ^{**}	0.528 ^{***}	0.706
Issole	74	0.303 ^{***}	1.557 ^{***}	0.979	0.008 [*]	0.461 ^{***}	0.783
Vesubie	36	0.379 ^{***}	1.805 ^{***}	0.993	0.016 [*]	0.431 ^{***}	0.753

Même si Meinzer *et al.* (2005) ont récemment évoqué qu'une trajectoire sigmoïdale serait plus appropriée d'un point de vue biologique, nous considérons que la surface d'aubier (SA) augmente avec le diamètre de l'arbre selon une fonction puissance ($SA = SA_0 \cdot DBH^q$; Fig 4.6). Dans le modèle de West, Brown and Enquist (WBE) la valeur du paramètre q est fixée à 2.33 (7/3 étant l'exposant universel selon eux; Enquist *et al.* 2000 ; Enquist 2002). Nos données indiquent que la valeur de q varie de 1.56 à 1.81 sur le sapin (Tab 4.3) et sont dans la tranche basse des gammes de variation habituelles. Elles vont de 1.42 à 1.90 pour des espèces tempérées et tropicales (Meinzer *et al.* 2005), de 1.32 à 2.19 pour des espèces tempérées chinoises (Wang *et al.* 2010), et de 1.56 à 2.67 pour des angiospermes des forêts européennes tempérées (Gebauer *et al.* 2008). Les différences entre les relations sont difficilement interprétables, et peuvent être dues à des différences d'efficacité du système de transport d'eau (surface foliaire, diamètre des trachéides...).

4.4.2 Analyse groupée des facteurs influençant la surface d'aubier

Sachant que les variables d'étude sont corrélées entre elles, nous utilisons un modèle linéaire généralisé pour déterminer le réel impact de chaque variable sur la surface d'aubier ainsi que de l'interaction entre celles-ci. L'indice de compétition (CI) ici utilisée est un simple ratio Diamètre de l'arbre voisin / Distance entre arbres, sans prise en compte de la taille de l'arbre étudié puisqu'elle rendrait ininterprétable l'interaction BA*CI.

Tab 4.4: Coefficients des meilleurs modèles linéaires généralisés entre la surface d'aubier et divers caractéristiques de l'arbre (Surface terrière, âge cambial, altitude, indice de compétition) pour les arbres du Mont Ventoux, Issole et en Vésubie. Les modèles ont été choisis par une procédure en stepwise qui minimise l'AIC.

	Ventoux (AIC=5698)			Issole (AIC=1576)			Vesubie (AIC=549)		
	Estimate	Std Error	p	Estimate	Std Error	p	Estimate	Std Error	p
Intercept	-1.18.10 ³	5.78.10 ³	NS	1.09.10 ⁵	6.44.10 ⁴	.	-1.95.10 ⁵	9.10.10 ⁴	*
BA	7.51.10 ⁻¹	7.66.10 ⁻²	***	2.91.10 ⁻¹	1.19.10 ⁻¹	*	5.39.10 ⁻¹	2.50.10 ⁻¹	*
age	2.94.10 ¹	6.29.10 ¹	NS	-6.95.10 ²	2.44.10 ²	**	-1.52.10 ³	8.23.10 ²	.
alt				-2.78.10 ¹	3.60.10 ¹	NS	2.30.10 ²	9.61.10 ¹	*
CI	-9.05.10 ⁻¹	6.24.10 ⁻¹	NS	-4.22.10 ¹	1.69.10 ¹	*	3.94.10 ¹	3.64.10 ¹	NS
BA*age	-1.51.10 ⁻³	6.18.10 ⁻⁴	*	1.59.10 ⁻³	1.13.10 ⁻³	NS	-9.57.10 ⁻³	1.83.10 ⁻³	***
BA*alt							9.32.10 ⁻⁴	3.39.10 ⁻⁴	*
age*CI				-2.36.10 ⁻¹	7.20.10 ⁻²	**	8.09.10 ⁻¹	3.21.10 ⁻¹	*
alt*CI				1.63.10 ⁻²	8.94.10 ⁻³	.	-8.24.10 ⁻²	3.62.10 ⁻²	*

L'impact positif de la taille de l'arbre ressort fortement du modèle et est beaucoup plus significatif au Ventoux ($p < 0.001$) qu'en Issole et en Vésubie ($p < 0.05$; Tab 4.4). Par contre, l'âge ne semble avoir un effet négatif sur la surface d'aubier qu'en Issole ($p < 0.01$) et en Vésubie ($p < 0.1$) alors qu'il n'existe pas de relation significative au Ventoux. Cet effet de l'âge est d'autant plus important que l'arbre est gros, en effet la relation entre l'interaction BA*age et la surface d'aubier est très significative en Vésubie ($p < 0.001$). Cette baisse de la surface d'aubier avec l'âge se fait au détriment du bois de cœur. Celle-ci débute à un certain âge et est ensuite de plus en plus rapide avec l'âge de l'arbre (Knapic et Pereira 2005) ou reste constante (Yang et Hazenberg 1991).

L'impact de l'altitude est nul au Ventoux et en Issole, et significatif en Vésubie. Mais sur ce site, la surface d'aubier est positivement corrélée avec l'altitude, et indiquerait une plus grande vitalité des arbres situés à haute altitude. Enfin le rôle de la compétition n'est significatif qu'en Issole où une forte densité du peuplement entraîne une baisse de la surface d'aubier.

4.5 Estimation des capacités de rétention en eau du sol

Le contenu en eau du sol est un paramètre primordial pour expliquer les différences de fonctionnement et de croissance des arbres puisqu'il affecte la quantité d'eau disponible pour la transpiration de l'arbre tout comme le niveau de précipitations. Ce contenu en eau du sol dépend du bilan hydrique et de la capacité de rétention du sol déterminée par la réserve utile en eau (RU). La RU est calculée comme la quantité d'eau à la capacité au champ moins celle au point de flétrissement permanent. En effet, toute l'eau contenue dans le sol n'est pas accessible pour l'arbre puisqu'une partie est retenue par capillarité dans les pores de diamètre très fin. La RU est dépendante de la granulométrie, de la texture de la matière fine, de la quantité de matière organique et de la profondeur du sol.

Ces trois premières variables sont généralement estimées en réalisant une fosse pédologique (Ladier 2004). Cette fosse est creusée jusqu'à la roche mère, ce qui permet de déduire la profondeur du sol. Dans chaque horizon de la fosse, le taux d'éléments grossiers

(EG; taille >2mm) est estimé de façon visuelle. La proportion d'argiles, de limons et de sables dans la matière fine du sol (<2mm), qui définissent sa texture, est définie par test tactile.

Cependant, l'utilisation d'une seule fosse pédologique par placette n'est fiable qu'en présence d'un sol spatialement homogène. La variabilité spatiale de la profondeur du sol peut être estimée à partir de simples sondages à la barre à mine en divers endroits de la placette étudiée. Sur les sols calcaires typiques de la région provençale, cette méthodologie révèle une forte hétérogénéité intra-placette quasiment aussi élevée que l'hétérogénéité inter-placette (Courdier *et al.* in prep). De la même manière, la fosse pédologique ne révèle pas les ressources en eau sous 1 mètre de profondeur (car il est difficile d'atteindre des profondeurs supérieures à cause du fort taux en EG), qui sont cependant accessibles aux arbres. En effet, Rambal (1984) a observé sur sol karstique la présence de racines de chêne vert (*Quercus ilex*) jusqu'à 5 mètres de profondeur. On suppose d'ailleurs que les stocks en eau situés en profondeur sont très utiles en période de sécheresse. Lorsque la partie superficielle du sol est sèche à cause du prélèvement intense des arbres, arbustes et herbacés, seules les zones profondes fournissent à l'arbre l'eau nécessaire à son fonctionnement (Rambal 1984).

Toute cette partie du sol n'étant pas accessible par les méthodes classiques pédologiques, et compte tenu de la forte hétérogénéité du sol dans toutes les dimensions de l'espace, nous avons aussi utilisé une méthode géophysique pour pallier à ces problèmes. Les données de tomographie par résistivité électrique (ER) issues de Yingge *et al.* (in prep) ont été utilisées. Le principe de cette méthode est basé sur la réponse des matériaux du sol au flux électrique. Plus le flux électrique passe difficilement dans le sol, plus ER est important. ER (Ω m) est donc une mesure de la capacité d'un corps à limiter le transfert d'un courant électrique. Cette méthode donne des résultats très probants pour estimer la variabilité spatiale de l'eau contenue dans les sols agricoles (Srayeddin et Doussan 2009) ou pour estimer la distribution racinaire (Amato *et al.* 2008), mais sa fiabilité pour les sols à fort taux d'EG n'avait pas encore été testée. Yingge *et al.* (in prep) ont montré que les sols calcaires du Mont Ventoux présentent une forte variabilité d'ER dans toutes les directions de l'espace avec des changements brutaux entre zones. L'ER d'un sol est faible lorsque le sol est humide, contient peu d'EG ou des EG de petite taille. Le lien entre ER et le taux d'EG est généralement fiable sauf pour certains sols avec un fort taux d'EG présentant des ER faibles. Dans ces conditions, le courant passe par des chemins préférentiels comme les fissures ou les racines des arbres. Le lien entre ER et RU est intuitif mais difficilement quantifiable. Seules des études qualitatives des propriétés du sol sont réalisables. Les sols à faible ER (<100 Ω m) ont probablement une

RU plus importante que ceux dont l'ER est proche de 1000 Ω m. Les sols dont l'ER est supérieure à 2000 Ω m contiennent très peu d'eau. Deux types d'estimation ont été réalisés:

- Estimation de l'ER le long d'un profil afin de prospector la variabilité horizontale et en profondeur du sol. Ces profils 2D sont intéressants puisqu'ils permettent de caractériser le sol à une grande profondeur. Celle-ci est d'autant plus importante lorsque les électrodes sont très espacées, mais ceci au détriment de la précision de la mesure. Ces profils 2D ont été largement utilisés ([Annexe 5](#)), même s'ils comportent une forte incertitude car ne permettent pas de prospector le sol autour de la ligne d'électrodes (3^{ème} dimension).
- Des profils 3D ont aussi été réalisés en agençant les électrodes de manière à effectuer un carré autour d'une zone étudiée. Ils permettent la prospection en longitude, latitude et en profondeur mais sont généralement moins précis, et n'ont pas été encore traités.

-

La disponibilité en eau pour un arbre peut aussi être estimée en mesurant la tension en eau à l'intérieur du xylème lorsque l'arbre est en équilibre avec le sol. En fin de nuit, lorsque les flux hydriques entre le sol, la plante et l'atmosphère sont réduits voir nuls, le potentiel hydrique mesuré au niveau de l'arbre est proche du potentiel hydrique du sol prospecté par les racines : c'est le potentiel de base. Il est mesuré dans une chambre de Scholander (Scholander 1965), en appliquant une pression au niveau d'un rameau ou d'une feuille. Lorsque la sève brute émerge du xylème, la valeur de la pression appliquée correspond à l'opposé du potentiel hydrique de l'arbre. L'intérêt de cette mesure intégratrice est qu'elle permet d'estimer la disponibilité en eau pour l'arbre sans directement mesurer les propriétés du sol, et le volume de sol exploré par les racines. De plus, lorsque ces mesures sont réalisées à différentes dates, l'évolution temporelle du stress hydrique auquel l'arbre est soumis est ainsi évaluée ([Annexe 5](#)).

Pour conclure, il est apparu qu'aucune des deux méthodologies basées sur l'estimation des propriétés du sol n'est parfaite. Elles comportent chacune des avantages et des inconvénients, leur utilisation conjointe pourrait donc s'avérer être une bonne voie pour optimiser la précision de la quantification du contenu en eau du sol sur une échelle spatiale la plus large possible. Les sondages et la fosse donnent une vision précise mais peu extrapolable des propriétés physiques du sol alors que la tomographie électrique possède l'intérêt d'analyser de vastes surfaces en profondeur mais donne des renseignements seulement qualitatifs. Pour un sous-échantillon ou pour les arbres étudiés intensivement (mesure de flux de sève par exemple), les mesures de potentiel de base se sont avérées très utiles.

4.6 Estimation du niveau de compétition subie

Dans chaque placette de 20m x 20m (400m²) étudiée, tous les arbres de diamètre (dbh) supérieur à 10cm ont été localisés et mesurés. Cependant, l'inventaire forestier a été élargi pour estimer la compétition subie pour chaque arbre dont la croissance a été étudiée. Tous les arbres situés dans un rayon de 20m autour de chaque arbre ont donc aussi été localisés et leur diamètre a été mesuré. Les arbres morts ainsi que les souches ont été pris en compte. Le diamètre des souches d'arbre a été transformé en diamètre à 1.30m par des régressions linéaires différentes selon l'espèce. Ces équations ont été fournies par Ph. Dreyfus.

Sapin: $Dbh = 0.74 + 0.76 * Diam_souche$ (n=2740; R²=0.97)

Hêtre: $Dbh = -0.95 + 0.81 * Diam_souche$ (n=2826; R²=0.96)

Pin sylvestre: $Dbh = -2.49 + 0.84 * Diam_souche$ (n=20630; R²=0.96)

De nombreux indices de compétition ont été développés pour estimer l'impact des arbres voisins sur la croissance des arbres (Stadt *et al.* 2007). Ceux-ci sont généralement utilisés dans les études de gestion sylvicole pour optimiser la production forestière mais aussi pour modéliser et prédire le fonctionnement et la dynamique forestière (Bugmann 2001). Des indices dépendants de la distance sont le plus souvent utilisés car ils prennent en compte l'arrangement spatial du voisinage. Les études comparatives menées en plantations ont trouvé peu de différences entre ces indices et ceux indépendants de la distance (Lorimer 1983), mais ils peuvent s'avérer plus performants lorsque les placettes étudiées sont irrégulières (taillis sous futaie ou futaie jardinée). Canham *et al.* (2004) ont introduit un coefficient de compétitivité dépendant de l'espèce ce qui améliore la significativité statistique de l'indice et

sa pertinence biologique (Stadt *et al.* 2007), mais il requiert de nombreuses données pour sa paramétrisation. Deux indices dépendants de la distance ont donc été utilisés (eq. 1 Hegyi 1974; eq. 2 Martin-Ek 1984). Le niveau de compétition subi par un arbre i (CI_i) a été calculé en fonction de son diamètre (dbh_i), celui du voisin j (dbh_j), et la distance les séparant (d_{ij}), en considérant tous les arbres (n) situés dans un rayon (r) autour de l'arbre i comme des compétiteurs.

$$CI_{Hegyi, i} = \sum_{j=1}^n \frac{dbh_j / dbh_i}{d_{ij}} \quad \text{Eq 1.}$$

$$CI_{MAEK, i} = \frac{1}{dbh_i} \sum_{j=1}^n \left(dbh_j * \exp \left[- \frac{16 * d_{ij}}{dbh_i + dbh_j} \right] \right) \quad \text{Eq 2.}$$

Le rayon d'influence des compétiteurs est généralement fixé à 8m (Martin-Ek 1984). Comme cette valeur dépend de l'espèce étudiée (niveau de tolérance à l'ombre), du type de facteur majoritaire qui limite la croissance (sécheresse ou ombre) et peut évoluer selon la taille de l'arbre, il est préférable que ce rayon soit variable. Il peut être fonction de la surface de la couronne de l'arbre (Lorimer 1983), de la couronne d'un arbre de même hauteur ayant poussé en milieu ouvert (Corral Rivas *et al.* 2005), ou être optimisé pour obtenir la meilleure relation possible entre la croissance et l'indice de compétition (Linares *et al.* 2009b). Cette dernière méthode a été utilisée. Comme la croissance des arbres peut fortement varier entre placettes pour des niveaux analogues de compétition, et que la densité diffère entre les placettes, l'impact de la compétition sur la croissance a été estimé à partir d'une analyse intra-parcellaire. Les CI obtenus en utilisant des rayons de 1 à 20m (pas de 1m) ont été ajustés pour trois types d'indices de croissance : (1) GI_{moy} , la moyenne des indices de croissance annuels de l'arbre (2) GI_{10} la moyenne des GI des 10 dernières années, et (3) GI_5 la moyenne des GI des 5 dernières années. Le rayon qui donne le meilleur R^2 est celui qui est utilisé dans les analyses du reste de la thèse. Comme les GI sont indépendants de l'altitude, contrairement aux CI, les valeurs de CI utilisées pour cette analyse ne sont pas absolues mais relatives (RCI) :

$$RCI_i = \frac{CI_i}{CI_{plot}}$$

Avec CI_{plot} le CI moyen des arbres d'une même placette. De plus, trois différents RCI sont calculés en prenant en compte tous les arbres et les souches (RCI_{tous}), les arbres encore sur pied (RCI_{sur_pied}), et seulement les arbres vivants ($RCI_{vivants}$).

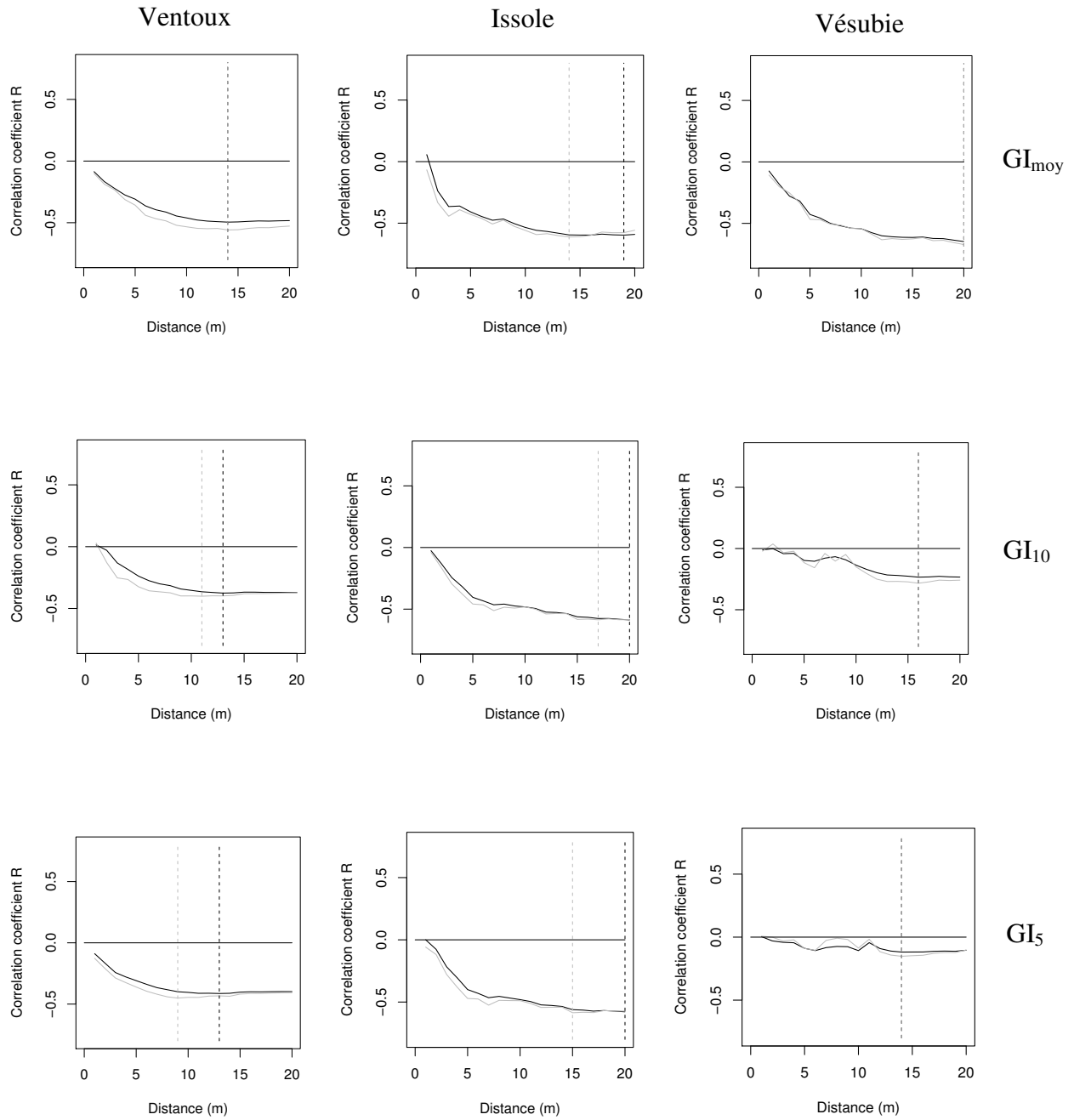


Fig 4.7: Coefficients de corrélation (R) obtenus entre GI_{moy} (Haut) avec RCI_{tous} , GI_{10} (Milieu) et GI_5 (Bas) avec RCI_{sur_pied} pour les arbres sur le Mont Ventoux (gauche), Issole (milieu) and Vésubie (droite), en utilisant deux indices de compétition (indice Heygi en noir et MAEK en gris) calculés en augmentant le rayon de choix des compétiteurs tous les 1m (1– 20 m). La distance pour laquelle le coefficient de corrélation est le plus bas est indiquée par des lignes pointillées verticales. Pour ces points, les corrélations sont très significatives ($p < 0.001$).

Tab 4.5: Significativité des résultats de l'analyse de variance (ANOVA) réalisée sur les coefficients de corrélation entre RGI and différents indices de compétition pour les 3 sites. Le type de RCI avec le meilleur R² pour chaque relation est aussi indiqué.

Variable	Site	Distance	Type_RCI	Distance*Type_RCI
GI _{moy}	Ventoux	***	sur_pied [*]	NS
GI _{moy}	Issole	***	tous ^{NS}	NS
GI _{moy}	Vésubie	***	tous ^{***}	NS
GI ₁₀	Ventoux	***	sur_pied [*]	NS
GI ₁₀	Issole	***	sur_pied ^{NS}	NS
GI ₁₀	Vésubie	***	sur_pied ^{NS}	NS
GI ₅	Ventoux	***	sur_pied [*]	NS
GI ₅	Issole	***	sur_pied ^{NS}	NS
GI ₅	Vésubie	***	sur_pied ^{***}	NS

Ces résultats indiquent que différents indices de compétition (RCI) doivent être utilisés selon la variable de croissance étudiée. Tout d'abord, les meilleures relations sont obtenues avec l'équation de Martin-Ek (Fig 4.7). Lorsque l'on étudie la croissance moyenne (GI_{moy}), RCI_{tous} est la variable qui obtient les coefficients de corrélation les plus significatifs en Vésubie (p<0.001) alors qu'en Issole et au Mont Ventoux le résultat est le même quel que soit le type de RCI utilisé (Tab 4.5). Au contraire, la croissance des dernières années (GI₁₀ ou GI₅) est surtout corrélée avec RCI_{sur_pied} (Tab 4.5). Pour chaque site et chaque indice de compétition, la relation entre RCI et GI est globalement de plus en plus significative avec l'augmentation du rayon de choix des compétiteurs (Tab 4.5; Fig 4.7). Lorsque la variable d'étude est la croissance moyenne (GI_{moy}), le maximum de significativité est atteint pour un rayon de 14m au Mont Ventoux et en Issole, et de 20m en Vésubie. Ces rayons sont plus faibles respectivement 9, 15 et 14m lorsqu'on étudie la croissance moyenne des 5 ou 10 dernières années. Ces derniers rayons seront utilisés par la suite, par exemple pour étudier l'impact de la compétition sur la vitalité d'un arbre.

D'autres indices de compétition peuvent être déterminés à partir des caractéristiques de l'arbre étudié. Le ratio Hauteur / Diamètre (HDR) permet de tester l'hypothèse selon laquelle les arbres poussant en forêt dense privilégient la croissance en hauteur au détriment de celle en largeur pour optimiser la surface foliaire à la lumière (Opio *et al.* 2000). Le pourcentage de houppier vert (%GC) peut aussi être utilisé (Beekuis 1965 dans Waghorn *et al.* 2007). Les indices HDR et %GC sont aussi significativement corrélés aux indices de compétition (Fig

4.8). Plus la densité est importante autour de l'arbre étudié, plus le ratio HDR est élevé, c'est-à-dire plus l'arbre favorise sa croissance en hauteur au détriment de celle en largeur, et plus le pourcentage de couronne verte est faible. En effet le phénomène de mortalité des branches basses est plus important en milieu dense.

Cependant, nous avons montré que ces deux indices ne sont pas plus corrélés à la croissance radiale de l'arbre que les indices de compétition précédemment calculés (Fig 4.9). Le rayon d'influence des compétiteurs sur le ratio HDR est plus réduit. Il est de 8m au Ventoux et en Issole et de 16m en Vésubie. Le pourcentage de houppier vert est lui dépendant de la densité à plus courte échelle spatiale (6 à 8m).

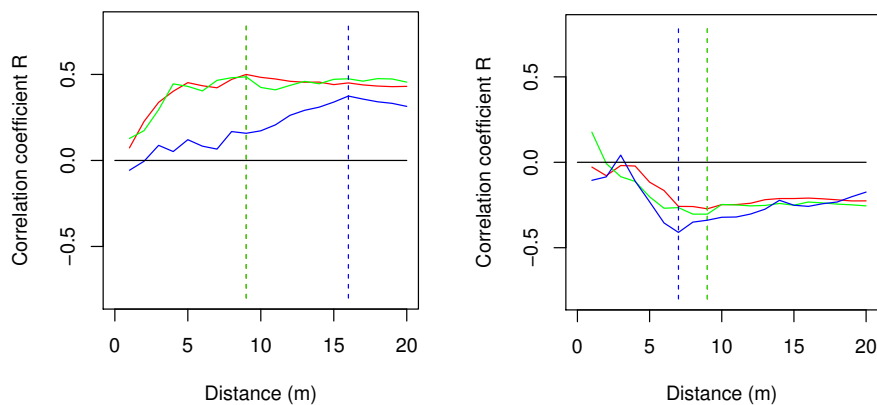


Fig 4.8: Coefficients de corrélation (R) obtenus entre ResHDR (Gauche) et %GC (Droite) avec RCI_tous_MAEK calculé pour les arbres du Mont Ventoux (rouge), Issole (vert) and Vésubie (bleu) en augmentant le rayon de prise ne compte des compétiteurs de 1m (1-20m)

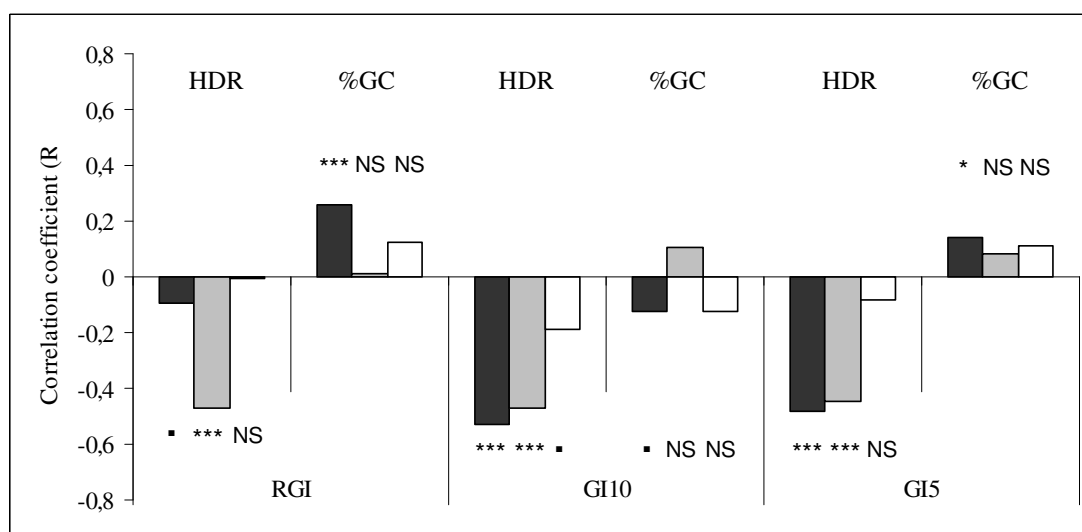


Fig 4.9: Coefficients de corrélation (R) obtenus entre ResHDR et %GC avec les trois variables de croissance pour les arbres du Mont Ventoux (noir), Issole (gris) and Vésubie (blanc).

Ces deux indices permettent de caractériser la compétition subie pour la ressource lumineuse alors que les indices de compétition calculés grâce aux inventaires intègrent aussi celle subie pour les ressources du sol.

Pour conclure cette partie concernant l'estimation du niveau de compétition subie par un arbre, nous pouvons dire que le choix de l'indice de compétition dépend de la variable étudiée. Si l'intérêt porte sur la croissance radiale des dernières années, les souches ne doivent pas être prises en compte dans le calcul de l'indice de compétition. Au contraire elles doivent être inventoriées et mesurées lorsque l'on étudie l'impact de la compétition sur la productivité moyenne. Ce dernier indice n'est cependant pas parfait puisqu'il n'est pas dynamique et ne tient pas compte des rythmes de croissance qui diffèrent entre arbres, ni des arbres morts dont la souche a disparue. La distance de prise en compte des compétiteurs doit être calculée pour chaque site puisqu'elle est fortement dépendante de la hauteur des arbres.

Résultats - Discussion

La plupart des résultats issus de cette thèse sont décrits dans les articles en [Annexes](#). Cette partie constitue donc un résumé de ces résultats et une discussion globale de ceux-ci

5.1 Analyse des patrons de croissance intra-annuelle

Des dendromicromètres manuels ont été installés en 2009 sur 7 sapins et 5 hêtres en Dvx2 (altitude = 1020m) et le même effectif a été disposé en Dvx5 (1340m) afin d'estimer la phénologie du cambium et l'impact des conditions météorologiques sur la croissance intra-annuelle des arbres. Les hêtres ont aussi été étudiés puisqu'ils occupent une niche écologique proche du sapin, leur croissance est donc a priori contrôlée par les mêmes paramètres climatiques que le sapin. L'accroissement en diamètre des arbres a été relevé hebdomadairement à la même heure (10h) afin de réduire les différents biais que l'on peut obtenir avec cette méthodologie. En effet, les valeurs relevées vont être très dépendantes du niveau de transpiration de l'arbre. Au cours de la journée, l'augmentation de la tension en eau à l'intérieur du tronc va entraîner une réduction du diamètre de l'arbre. Des relevés effectués à des heures différentes vont donc plus révéler des modifications de l'état hydrique de l'arbre que des variations de l'activité cambiale. De plus, ceci permet de réduire l'impact des températures sur la dilatation du dendromicromètre (ruban en acier inoxydable).

L'augmentation du diamètre de l'arbre suit une courbe de Gompertz, c'est-à-dire que l'accroissement radial n'est pas linéaire mais qu'il existe un optimum à une certaine date (Deslauriers *et al.* 2003). La fonction de Gompertz est définie comme :

$$y = a \exp\left(-e^{(\beta - kt)}\right)$$

Avec y l'accroissement cumulé, t le temps exprimé en nombre de jours où t=0 est le début de la saison de croissance, a est la valeur de l'asymptote, β la valeur de pente et k le taux de changement de β . Le diamètre des arbres étudiés étant différent entre les deux placettes et les deux espèces, les accroissements en diamètre ont été exprimés en pourcentage par rapport à l'accroissement de l'arbre final calculé en fin de saison de croissance. A partir de ces courbes de Gompertz, il est possible de calculer un accroissement journalier théorique considérant des conditions météorologiques constantes. L'écart entre l'accroissement mesuré et prédit par cette courbe peut ainsi être interprété comme étant provoqué par des modifications de température et de pluviométrie.

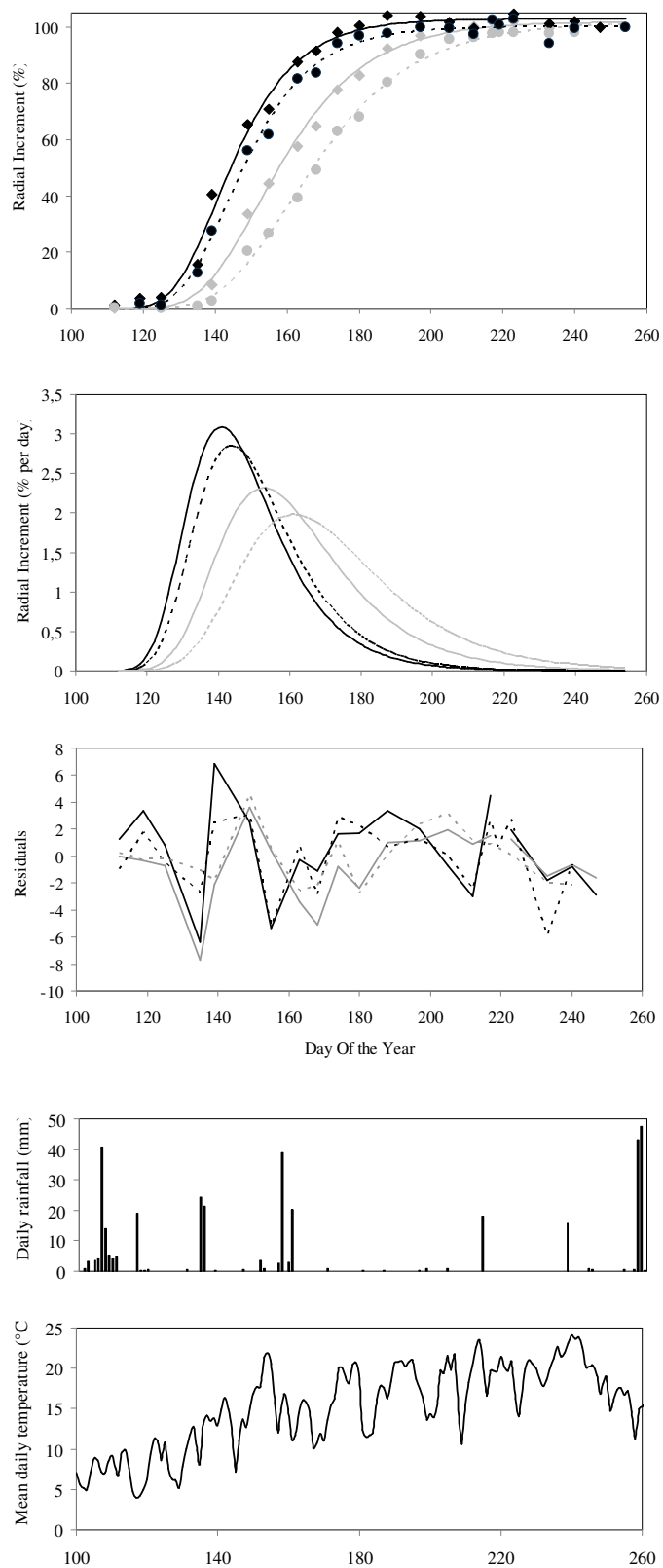


Figure 5.1: (a) Evolution au cours de l'année (nombre de jours) du diamètre des sapins (noir) et hêtres (gris) en Dvx2 (losange) et en Dvx5 (ronds) en pourcentage par rapport au diamètre atteint en fin de saison de croissance. Les fonctions de Gompertz ajustées sont aussi représentées en trait plein pour Dvx2 et en tirets pour Dvx5. (b) Evolution de l'accroissement du diamètre journalier calculé à partir des fonctions de Gompertz, (c) et écart entre les accroissements mesurés et prédits par cette courbe. (d) Précipitations journalières (mm) et (e) températures moyennes journalières

Les dynamiques d'accroissement radial sont très proches sur les deux sites (Fig 5.1). L'activité cambiale du sapin débute fin avril (jour 120), avant celle du hêtre, et sa cinétique est aussi plus rapide. Le pic de productivité est atteint les jours 141 (21 Mai) et 144 (24 Mai) respectivement pour Dvx2 et Dvx5. Dans le cas du hêtre, le pic de productivité est décalé et situé début juin (jours 153 et 161 soit le 2 et le 10 juin). L'accroissement radial du sapin se termine ensuite fin juillet (31 juillet = jour 212). Il n'y a plus de divisions ni d'élargissements cellulaires après cette date. Concernant l'impact des conditions climatiques sur la croissance radiale des sapins, on peut d'abord remarquer que le début de l'activité cambiale s'est fait après une période pluvieuse. Inversement, une baisse de la croissance radiale est observée pendant les périodes sèches (par exemple pendant les jours 120 à 136 ; 145 à 155). Ceci est causé par une réduction de la division et de l'élargissement des cellules lorsque l'eau manque (Zweifel *et al.* 2006). L'analyse de l'écart entre l'accroissement observé et celui prédit par la fonction de Gompertz, montre que les périodes de fort accroissement radial sont localisées après des pluies importantes. Par exemple les forts accroissements des jours 140 à 145 sont atteints une semaine après 2 jours pluvieux. Les relevés hebdomadaires effectués ici ne permettent pas de qualifier l'impact des températures, ceci nécessiterait des relevés journaliers. Les phases phénologiques à haute altitude sont retardées de quelques jours (2 à 3 jours), en lien avec les plus faibles températures, ce qui communément observé dans les études phénologiques menées à différentes altitudes (Deslauriers *et al.* 2007). Le décalage de la phénologie du débourrement est de 2.8°C/100m (Davi *et al.* 2011). En tenant compte de l'inversion thermique au niveau de Dvx2 (Table 2.1), les températures en Dvx2 correspondent à celles d'une placette à 1120m d'altitude. Le décalage potentiel du débourrement entre les deux placettes devrait être de 4.8 jours et donc un peu plus marqué que celui de l'activation du cambium.

Ces résultats sont préliminaires et ne donnent qu'une indication des dates d'activation du cambium (fin avril) et de fin de création du cerne (fin juillet).

Une analyse plus précise et continue de la croissance intra-annuelle est souhaitée afin de mieux déterminer le contrôle climatique et notamment l'impact de la pluviométrie. L'utilisation conjointe de dendromicromètres automatiques et des micro-carottes prélevées hebdomadairement est souhaitable pour différencier les stades de la fabrication du cerne (division, élargissement et lignification des cellules). La dernière étape consisterait à coupler ces observations de la formation du xylème avec des mesures de la densité du bois afin de

dater les différents changements de densité intra-cerne et de les relier au climat. Ceci permettrait de réduire l'effort d'échantillonnage par arbre pour étudier les différences de sensibilité au climat d'un large échantillon d'arbres.

5.2 Principaux facteurs limitant la croissance du sapin

5.2.1 Compétition

Même si le sapin est une des espèces qui tolère le mieux l'ombrage et survit longtemps à de faibles niveaux de lumière (Valladeres et Niinemets 2008), la croissance des semis est très affectée par le manque de lumière. En effet les arbres mettent de 7 à 78 ans pour atteindre 130cm de hauteur (Hibbs *et al.* non publié). En contrepartie le niveau de croissance du sapin pour des niveaux élevés de lumière est très faible comparé à d'autres espèces. Ce compromis croissance-survie est lié à une stratégie d'allocation du carbone qui va soit à la croissance soit aux réserves et aux mécanismes de défenses (Poorter et Kitajima 2007). Contrairement à la croissance des individus dominés, celle des arbres dont le houppier a atteint la canopée ne semble pas être très limitée par le manque de lumière (Annexe 2). En effet, même si l'impact de la compétition sur la croissance n'est pas négligeable puisque le R^2 obtenu entre la croissance moyenne et le meilleur indice de compétition approche 0.5 (Fig 4.7), les meilleurs indices de compétition sont obtenus pour des rayons élevés de choix des compétiteurs allant (9 à 15m). De plus, nous avons montré qu'un niveau élevé de compétition est aussi corrélé à une augmentation de la sensibilité des arbres aux variations environnementales interannuelles. Au sein d'une placette, les arbres soumis au niveau de compétition le plus élevé sont ainsi ceux dont le coefficient de gini (définition chapitre 4.2) est le plus élevé (Fig 5.2a). Ceci peut s'expliquer par une plus forte sensibilité au climat des arbres à faible croissance qui a pu être vérifiée au Mont Ventoux et en Issole, mais pas en Vésubie (Fig 5.2b). Les arbres les plus concurrencés sont donc probablement plus négativement affectés par le manque d'eau, qui est sensé se produire plus rapidement lorsque le peuplement est dense.

Ces résultats semblent indiquer que le manque de lumière n'est pas le facteur principal qui limite la croissance des arbres dominants ou codominants, mais que c'est la compétition pour la ressource en eau, qui affecte le plus les arbres via une baisse de leur croissance et une augmentation de leur sensibilité climatique.

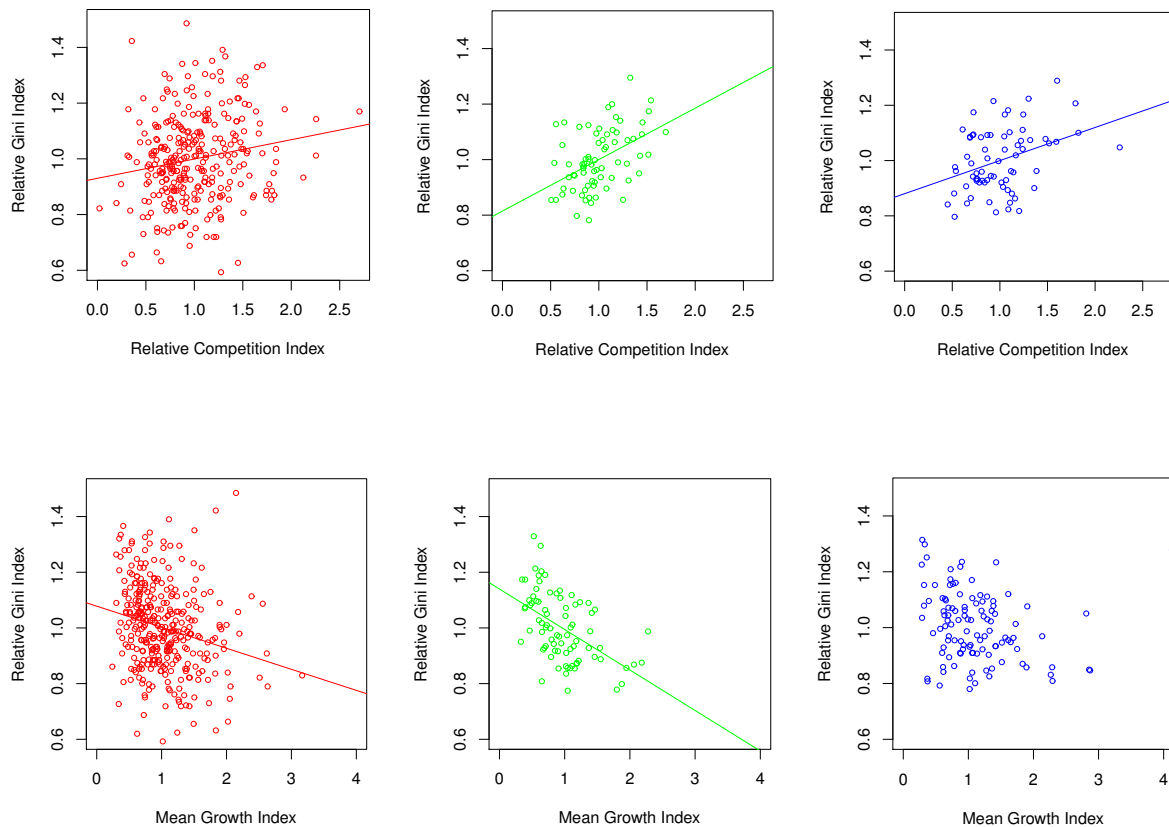


Figure 5.2a (haut) : Impact du niveau de compétition subi par un arbre sur le coefficient de Gini (estimateur de la variabilité de croissance) au Mont Ventoux (rouge), en Issole (vert) et en Vésubie (bleu). Comme la densité du peuplement diffère entre les placettes de chaque site, l'analyse a été réalisée à l'échelle intra-placette. Les indices de compétition relatifs sont calculés comme l'indice de compétition subi par l'arbre divisé par l'indice de compétition moyen des arbres de la même placette. Le coefficient de Gini relatif est calculé de la même manière. Les rayons de prise en compte des compétiteurs sont respectivement de 9m, 15m et 14m ([Chapitre 4.6](#)). **Fig 5.2b** (bas) : Relation entre le niveau de croissance moyen où l'effet âge a été extrait (Mean Growth Index) et le coefficient de Gini relatif. Les régressions linéaires indiquent que les relations sont significatives au seuil de 5%.

Comme indiqué par la [figure 4.7](#), la croissance radiale des sapins ces dernières années en Vésubie n'est pas influencée par le niveau de compétition subie. Il est fort probable que la gestion sur ce site soit plus intensive. Les sapins y sont plus grands et plus gros que sur les autres sites ([Fig 5.3](#)), et ont donc une valeur commerciale bien plus importante d'où une meilleure gestion. Ceci est confirmé par le fait qu'il n'y a aucun lien entre le pourcentage de houppier vert et le ratio hauteur/diamètre sur la croissance radiale des arbres ([Fig 4.9](#)). Enfin, les dates d'intervention sylvicole n'apparaissent pas clairement dans les cernes des chronologies étudiées. Des coupes ont eu lieu en 1990, 1994 et 1998 sur les placettes étudiées

en Issole (Lilian Micas ; comm. pers.). Au Mont Ventoux, elles ont lieu en 1987, de 1990 à 1992, et 1998 sur les dispositifs étudiés. Elles ont probablement contribué à l'augmentation de la croissance entre 1990 et 2000 mais compte tenu du fait qu'elles ne se sont pas produites sur toutes les placettes, il est difficile de quantifier leur impact.

5.2.2 Sécheresse estivale

Sachant que le manque d'eau pendant la saison de croissance entraîne une réduction de la taille du cerne, cet effet doit être retrouvé à l'échelle interannuelle. L'analyse dendroclimatique menée sur les arbres du gradient altitudinal continu sur le Mont Ventoux montre que la croissance radiale est très corrélée avec les conditions climatiques pendant la saison de végétation en cours ([Annexe 1](#)). La plupart des études dendroclimatiques menées sur le sapin parviennent au même constat (Macias *et al.* 2006; Carrer *et al.* 2010; Lebourgeois 2010). Un fort effet positif des précipitations de Mai à Juillet et un effet négatif des températures maximum de Juin et Juillet apparaissent à toutes les altitudes, et sont encore plus marqués pour les arbres à basse altitude. Cette sécheresse estivale provoque une réduction de la taille du cerne et notamment du bois final (Lebourgeois 2007) par les mécanismes précédemment énoncés : en premier lieu par l'arrêt de la division et l'élargissement des cellules du xylème puis (Chapitre 5.1) puis par une fermeture stomatique ([Annexe 5](#)). Les conditions climatiques d'Août n'ont aucun impact sur la variation interannuelle de la croissance radiale puisque tout le cerne est créé fin juillet ([Fig 5.1](#)). Cet effet positif de la quantité de pluies reçues pendant la période estivale est aussi observé en Issole et en Vésubie ([Annexe 2](#)). Au Mont Ventoux et en Issole, des températures élevées pendant la fin de l'été précédent ont aussi un fort impact négatif sur la croissance des arbres l'année suivante via une réduction de la quantité de réserves stockées ([Annexe 1 et 2](#)).

Ainsi, les années pour lesquelles la baisse de la croissance est la plus marquée sont généralement des années sèches ([Annexe 2](#)). Au Mont Ventoux, la pluviométrie des années 1942, 1974, 1976 et 2006 a été très réduite. Mais l'année 1986 est très négative alors qu'elle n'apparaît pas comme particulièrement sèche en ce qui concerne les précipitations estivales ([Fig 2.11](#)). Ceci peut s'expliquer par des mois de Mai à Juillet secs (58% de la pluviométrie moyenne) et un mois d'Août très pluvieux (130mm au lieu de 40mm en moyenne). Concernant l'année 2004, la croissance est très faible du fait d'une pluviométrie printanière peu élevée et d'un été précédent très chaud et sec (canicule de 2003). En Issole, le constat est similaire. 2004 est une année à forte réduction de croissance à cause d'une pluviométrie

printanière et estivale très faible (de Mars à Juillet : 190mm au lieu de 440mm). Les années 1942, 1965 et 2004 sont aussi très marquées ([Annexe 2](#)). Enfin, en Vésubie, la croissance des arbres est moins sensible aux changements interannuels de climat et notamment à la pluviométrie. Les années à forte réduction de croissance sont moins fréquentes et moins marquées ([Annexe 2](#)). En 1974, 1982 et notamment 1986, la pluviométrie estivale était inférieure à la moyenne, d'où les baisses de croissance radiale observées ([Fig 2.11](#)).

Des analyses de micro-densité ont été réalisées sur un sous-échantillon d'arbres afin d'évaluer l'impact des conditions climatiques sur la variabilité intra-cerne de la densité et de repérer différentes sensibilités entre arbres. Celles-ci sont encore en cours d'analyse, les résultats ne sont donc pas inclus dans la thèse.

5.2.3 Basses températures

De faibles températures limitent la croissance de l'arbre de plusieurs façons. Tout d'abord elles provoquent une baisse de la cinétique des réactions métaboliques ce qui réduit la quantité de carbone assimilé par photosynthèse, mais aussi perdue par respiration. Le sapin conservant ces aiguilles même pendant la période hivernale, les températures de toute la saison ont un impact sur le gain de carbone annuel. Miyazawa et Kikuzawa (2005) ont pu montrer par exemple chez des conifères tolérants l'ombrage que la photosynthèse hivernale contribuait à 50% de la photosynthèse annuelle. Les basses températures peuvent aussi provoquer aussi une embolie partielle du xylème (Cochard *et al.* 2001 ; Mayr *et al.* 2007) lorsque la sève gèle. Ces deux raisons permettent d'expliquer la corrélation positive entre le BAI et les températures de Novembre et Février observées au Mont Ventoux ([Annexe 1](#)). Les basses températures retardent aussi la phénologie de l'arbre, notamment le débourrement des bourgeons et la mise en place des aiguilles (Davi *et al.* 2011), d'où une moindre quantité de carbone assimilé pendant la saison puisque ces aiguilles ont un rendement photosynthétique plus élevé et un retard dans la phénologie du cambium. Ce phénomène peut contribuer à expliquer la corrélation positive entre les températures d'Avril et l'indice de croissance de l'année que nous avons observé sur toutes les parcelles du Mont Ventoux ([Annexe 1](#) ; [Annexe](#)), et sur celles à basse altitude en Issole ([Annexe 2](#)). Enfin, les gels tardifs printaniers, lorsque le débourrement a déjà eu lieu, entraînent une destruction partielle ou complète des aiguilles de l'année qui y sont très sensibles. Cependant, contrairement au hêtre, il semblerait que le sapin soit moins sensible à ces gels tardifs ([Annexe 1](#)).

5.2.4 Pathogènes

Les années globalement favorables à la tordeuse du sapin (*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 1986 qui est aussi une année sèche.



Fig 5.3 : Gauche : Photo de scolyte (*Pityokteines spinidens*), Milieu : Traces laissées par le développement des larves de scolytes sous l'écorce, Droite : Boule de gui sur une branche de sapin pectiné. Source : Gillmann (2010)

L'impact supposé négatif du gui (*Viscum album*) a été clairement mis en évidence sur des sapins où la biomasse totale du gui a été estimée (Gillmann 2010). Le gui colonise préférentiellement les arbres de grande taille et ceux qui sont isolés. Ces arbres sont en effet souvent utilisés comme perchoirs par les oiseaux qui vont disséminer les fruits du gui, ce qui augmente la probabilité d'infestation d'un arbre. Ensuite, la propagation du gui sur l'arbre se fait rapidement par chute gravitationnelle des fruits sur les branches inférieures.

L'impact négatif des scolytes sur la croissance est plus que probable puisqu'ils provoquent la mort de l'arbre assez rapidement (Gillmann 2010 ; Gillmann *et al.* in prep). Cependant ils infestent préférentiellement les arbres déjà affaiblis par d'autres facteurs biotiques ou abiotiques et dont les capacités de défense sont réduites. On les retrouve donc sur les arbres dont le houppier est endommagé et sur les arbres morts récemment (Fig 5.4). Chaque espèce de scolyte possède une niche écologique particulière, caractérisée par le niveau du dépérissement de l'arbre attaqué et la localisation de l'attaque (tronc ou branches) qui dépend notamment de l'épaisseur de l'écorce (Fig 5.4). Cependant, il est aussi fort probable qu'ils entraînent une baisse de la croissance sur des arbres considérés comme sains puisque leurs attaques répétées entraînent une augmentation de la production de défenses chez l'arbre.

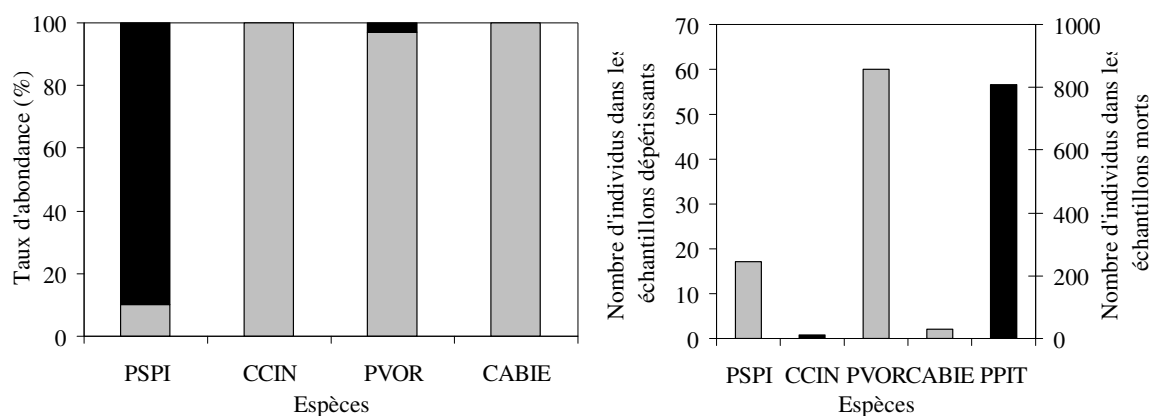


Fig 5.4 : *Gauche* : Taux d'abondance relatif d'espèces de scolytes selon leur emplacement dans l'arbre (tronc en noir ; branches en gris). *Droite* : Nombre d'individus de scolytes retrouvés dans les arbres dont le houppier est endommagé (gris) et dans les arbres morts (noir) (PSPI : *Pityokteines spinidens* ; CCIN: *Crypturgus cinereus* ; PPIT : *Pityophthorus pityographus* ; PVOR : *Pityokteines vorontzovi* ; CABIE : *Cryphalus abietis*). Source : Gillmann (2010).

5.2.5 Nutriments

Une carence minérale est possible sur les sols qui ont évolué sur roche mère acide dont le pH peut descendre très bas et notamment entraîner des carences en Ca^{2+} et Mg^{2+} , ce qui réduit les capacités photosynthétiques des feuilles (Dreyer *et al.* 1994). En effet le jaunissement des aiguilles du sapin dans les Vosges a été attribué à des carences en magnésium (Landmann *et al.* 1995). Sur sols calcaires, des carences en phosphore et azote peuvent apparaître en lien avec la présence de calcaire actif. Même si les taux d'azote mesurés dans les feuilles sont plus faibles que la moyenne : 1 % d'azote (Fig 3.5) contre une distribution des valeurs allant de 1,2% à 1,6% communément obtenue (Grassi et Bagnaresi 2001 ; Peguero-Pina *et al.* 2007 ; base de données RENECOFOR), il est fort probable qu'il n'y ait aucune carence. En effet les sapins de Vésubie atteignent 35m de hauteur avec ces faibles taux d'azote (Fig 5.5).

5.3 Variabilité spatiale des potentialités de croissance

La comparaison des niveaux de croissance entre sites a été réalisée à partir des mesures dendrométriques: diamètre, hauteur et âge. Concernant la croissance radiale, l'analyse couplée de l'âge et du diamètre moyen pour chaque placette nous indique que les sapins de Vésubie

présentent un diamètre et une hauteur plus élevés que ceux d'Issole et du Ventoux, différence qui n'est pas causée par l'âge (Annexe 2). Comme la croissance radiale est très influencée par la densité du peuplement, il est préférable de se baser sur les données de croissance en hauteur. La relation hauteur-âge est étudiée pour chaque site sans différencier les placettes à cause du faible nombre de points (Fig 5.5). Des courbes de Michaelis-Menten sont ajustées aux données pour reproduire l'évolution de la hauteur de l'arbre avec l'âge, considérant que la croissance en hauteur d'un arbre n'est pas indéfinie. L'utilisation d'un modèle de type Michaelis-Menten permet de déterminer la fertilité d'un site donné par le paramètre Hmax qui peut s'apparenter à l'indice classique H100.

$$H = \frac{H_{\max} * age}{a + age}$$

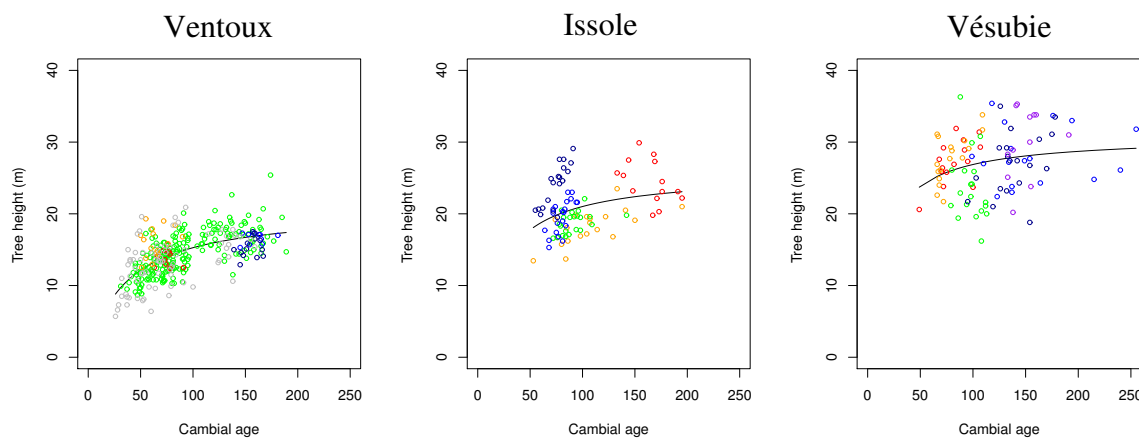


Fig 5.5: Evolution de la hauteur de l'arbre avec son âge cambial sur le Mont Ventoux (gauche), en Issole (milieu) et en Vésubie (droite). Les différentes couleurs sont indiquées dans les figures 4.4 et 4.5. Les modèles de Michaelis-Menten sont ajustés sur les données en considérant que la hauteur de l'arbre augmente jusqu'à un seuil maximum (Hmax; Table 5.1). Pour chaque site, la taille augmente significativement avec l'âge de l'arbre ($p < 0.05$). Les arbres situés à basse altitude sont représentés en couleurs chaudes (Dvx1, Diss1 et Dves1 en rouge) alors que ceux situés à haute altitude sont en couleurs froides.

Tab 5.1: Paramètres des courbes de Michaelis-Menten ajustés sur la taille de l'arbre pour chaque site et les coefficients de détermination obtenus entre les données prédites et observées.

Site	N	H _{max}	A	R ²
Ventoux	339	20.59***	34.80***	0.393
Issole	96	25.74***	22.48**	0.095
Vesubie	99	30.82***	14.69*	0.048

Les différences de Hmax, entre sites confirment que la productivité des sapins est bien plus élevée en Vésubie qu'en Issole et au Mont Ventoux (Table 5.1). Ceci est probablement dû à des températures moyennes plus élevées (notamment hivernale), car les précipitations estivales sont ordonnées de façon inverse, la Vésubie étant le site le plus sec (Fig 2.11). Mais

ces différences de productivité peuvent aussi être expliquées par des capacités de rétention en eau du sol différentes. Au Mont Ventoux, les sols sont calcaires et karstiques d'où une forte infiltration de l'eau. L'infiltration est peut être moindre en Issole où les calcaires contiennent aussi des marnes. Les horizons riches en marnes constituent des couches où l'eau s'infiltre moins et reste ainsi dans la partie supérieure du sol. En Vésubie, la roche mère est schisto-gréseuse, la quantité d'eau drainée en profondeur est négligeable par rapport aux autres sites, les sols ont donc une plus forte capacité de rétention en eau potentielle, ce qui est confirmé par une faible variabilité entre années de la croissance (coefficient de Gini = 0.120), qu'au Mont Ventoux (0.126) et qu'en Issole (0.138; $p < 0.01$). La plus grande sensibilité au climat des arbres situés en Issole par rapport au Mont Ventoux s'expliquerait par un plus fort niveau de compétition dans les placettes étudiées. En effet, la surface terrière moyenne en Issole est de 57.1 m²/ha contre 39.6 m²/ha au Mont Ventoux (t.test ; $p < 0.001$). Ces hypothèses doivent être confirmées par des analyses complémentaires de sols qui sont envisagées.

A l'échelle régionale, les conditions édaphiques, et notamment les capacités de rétention en eau du sol, semblent être le facteur principal qui contrôle la productivité du sapin. L'impact du niveau des précipitations annuelles ou estivales semble réduit. Ceci est confirmé par les simulations d'accroissement en biomasse réalisées par CASTANEA ([Annexe 7 Fig 3](#)).

La comparaison des niveaux de croissance entre altitudes au sein d'un même site est difficilement réalisable. Comme indiqué précédemment, l'évolution de la croissance radiale (BAI) avec l'âge de l'arbre ne suit pas du tout le même type de fonction entre les placettes d'un même site ([Fig 4.3](#)). Une courbe âge moyenne (RC) ne peut donc pas être utilisée afin de standardiser les données et d'extraire l'effet âge. Cependant, l'utilisation d'un gradient altitudinal continu nous a permis d'étudier l'effet de l'altitude sur la croissance puisque la variabilité du sol, de la densité du peuplement et de l'âge des arbres est homogénéisée le long du gradient. Au Mont Ventoux, nous avons ainsi pu déterminer la présence d'un optimum de croissance à altitude intermédiaire (entre 1140 et 1240m ; [Annexe 1](#)). Cet optimum est lié à la présence de deux principaux facteurs limitant la croissance des sapins dont l'intensité varie inversement avec l'altitude. A basse altitude la croissance est limitée par le manque d'eau pendant la période estivale, alors qu'à haute altitude elle est limitée par les basses températures qui entraînent une baisse de l'assimilation carbonée *via* des rendements photosynthétiques plus faibles et une phénologie décalée. Il est fort probable que les autres sites aient un optimum de croissance à altitude intermédiaire, qui ne sera cependant pas

équivalent à celui observé sur le Mont Ventoux, mais les gradients discontinus mis en place ici ne nous permettent pas de la déterminer car il existe aussi des variations de conditions édaphiques de densité et d'âge des arbres. Concernant la variabilité interannuelle de la croissance, une relation négative est observée entre le coefficient de Gini et l'altitude en Issole ($p < 0.001$) alors que ce n'est pas significatif au Mont Ventoux et en Vésubie ($p > 0.1$). Pour les mêmes raisons, il est difficile de conclure à partir de ces résultats même si un minimum de variabilité interannuelle à altitude intermédiaire est fort probable, en lien avec à l'optimum de productivité (Fig 5.2b). Un échantillonnage plus important le long de gradients altitudinaux continus est nécessaire afin de confirmer cette hypothèse.

L'altitude optimale pour la productivité du sapin n'est pas stable dans le temps. Lorsque l'on compare les niveaux de croissance entre les périodes 1964-2006 et 2000-2006, on note que l'optimum de croissance s'est déplacé vers de plus hautes altitudes (Annexe 1), ce qui est reproduit par CASTANEA (Annexe 7 Fig 1). Cette montée est probablement causée par une augmentation de l'importance du facteur limitant à basse altitude (sécheresses estivales) et une baisse de celui à haute altitude (contrainte thermique).

A l'échelle du massif, lorsque le sol est homogène ou lorsque le niveau de variabilité édaphique est constant, la productivité est structurée selon l'altitude et la présence d'un optimum à altitude intermédiaire peut être observée.

L'utilisation d'un gradient en transect de courbe de niveau est donc justifié afin d'analyser l'impact des conditions topographiques et édaphiques sur la productivité. Mais la comparaison du niveau de croissance moyen des sapins situés sur le profil de mesure de résistivité électrique (ER) ne révèle aucune différence entre les types de sols (TukeyHSD ; $p > 0.1$; Annexe 5). De plus, les coefficients de gini ne diffèrent pas non plus entre classes d'ER (TukeyHSD ; $p > 0.1$). Ceci est probablement dû à une mauvaise estimation de la résistivité électrique du sol accessible pour chaque arbre. En effet, les mesures de résistivité ne donnent qu'une indication qualitative de la capacité en eau du sol, le profil ne caractérise la résistivité en deux dimensions et ne permet pas de déterminer le volume de sol accessible par les racines de l'arbre.

A l'échelle de la placette, l'impact de la micro-hétérogénéité du sol sur la croissance des arbres est fortement probable mais n'a pas pu être quantifié.

5.4 Vitalité actuelle des arbres : Quel est le meilleur indicateur ?

La croissance de l'arbre est généralement utilisée comme indicateur de la vitalité d'un arbre et donc de sa vulnérabilité à la mortalité (Dobbertin 2005). En effet, dans tous les sites, la croissance pré-mortem des arbres morts est plus basse que celle des arbres sains (Annexe 2). Mais des différences apparaissent lorsqu'on étudie la temporalité du processus. Au Mont Ventoux cette différence de croissance n'est visible que depuis une trentaine d'années, alors qu'elle l'est depuis 60 ans en Issole et 70 ans en Vésubie. Mais un arbre présentant de faibles niveaux de croissance ne meurt pas automatiquement. En effet les arbres fortement dépérissant du Mont Ventoux et de Vésubie ont des niveaux de croissance actuels équivalents à ceux des sapins morts. Même si la plupart des études montrent que la croissance des arbres est reliée à leur taux de défoliation (Dobbertin et Brang 2001; Drobyshev *et al.* 2007), Becker (1987) a pu noter que cette relation est correcte seulement lorsque les taux de déficit foliaire sont supérieurs à 40%. Nos travaux indiquent que ce lien est encore plus complexe. En effet, en Issole, les arbres dont le houppier est très décoloré et défolié sont ceux qui ont la meilleure croissance. La défoliation peut ainsi révéler un processus de dépérissement à long terme (mortalité de branches induite depuis longtemps) comme à court terme (chute foliaire récente).

Les processus révélés par l'analyse de l'état sanitaire du houppier semblent être différents du processus de mortalité puisque les patrons de croissance diffèrent entre arbres morts et ceux dont le houppier est très endommagé. Le terme « dépérissant » est donc un abus de langage lorsqu'il est attribué aux arbres très défoliés.

L'état du houppier d'un arbre est probablement un bon indicateur du changement temporel de vitalité (Carnicer *et al.* 2011), mais nos résultats montrent qu'il ne peut pas être utilisé comme un indicateur spatial de la vitalité des arbres. Les arbres dont le houppier est endommagé n'ont pas nécessairement ni de faibles taux de croissance ni une forte probabilité de mourir par comparaison avec des arbres au houppier sain. De plus, l'appréciation de l'état sanitaire du houppier est subjective (Innes *et al.* 1993) et est probablement dépendante de l'historique du niveau de compétition subie par l'arbre ; cette estimation doit donc être traitée avec précaution. Un suivi à long terme de l'état sanitaire du houppier de ces arbres et de leur survie est néanmoins nécessaire afin de prouver nos résultats.

La surface d'aubier a aussi été estimée par test de colorimétrie en utilisant de l'acide perchlorique (Katuscha et Sachs 1962). Cet agent chimique réagit avec les composés du bois de cœur (qui se colore en vert) et on considère que le bois non coloré correspond à de l'aubier. Nous avons réalisé cette mesure sur les carottes de sapins avec différents niveaux de défoliation et des sapins morts. Or les arbres morts paraissent avoir autant d'aubier que les arbres vivants en utilisant cette méthode ([Annexe 2](#)). De même, les sapins dont le houppier est endommagé ont une surface d'aubier qui ne diffère pas significativement de celle des arbres sains. Mais il est possible que la proportion d'aubier estimée à partir de cette méthode soit biaisée. En effet, lorsque le processus de dépérissement et de mortalité est très rapide, l'aubier peut ne plus contenir de réserves en carbohydrates ou ne plus conduire de la sève sans être immédiatement transformé en bois de cœur. En effet la fabrication du bois de cœur est un processus qui ne peut pas se produire sur de grandes surfaces de bois. Pour cette raison, la relation entre mortalité et baisse de la proportion d'aubier n'est peut être pas observable dans le cas d'un déclin de vitalité très rapide, alors qu'elle est probablement vérifiée lorsque le processus est plus lent. Le niveau de croissance actuel (2006-2009) des sapins est d'ailleurs bien corrélé avec la surface d'aubier telle que nous l'avons estimée ([Annexe 2](#)). Cette tendance est claire au Mont Ventoux et en Vésubie, et un peu moins en Issole. La divergence entre les courbes de croissance moyenne des sapins des différentes classes de surface d'aubier prévue relative (ResSA ; Chapitre 4.4) a eu lieu en 1942 au Mont Ventoux, au début des années 1960 en Issole et en Vésubie. Ces résultats sont très proches de ceux obtenus sur le sapin par Becker (1987) dans les Vosges et par Bert et Becker (1990) dans le Jura.

Pour conclure, l'acide perchlorique peut être utilisé comme indicateur de vitalité des arbres mais seulement dans le cas où le déclin est lent et qu'il n'y a pas eu de rupture hydraulique et d'épuisement des réserves majeures. De même, les tests de colorimétrie qui révèlent réellement la surface d'aubier, par exemple le lugol qui réagit avec l'amidon, ne peuvent pas être utilisés pour estimer la surface de xylème qui conduit réellement la sève. Elles se basent sur l'hypothèse que la surface de xylème conducteur équivaut à celle de bois contenant les réserves. Pourtant de nombreuses études menées sur l'évaluation de la transpiration des arbres les utilisent (e.g. Simonin *et al.* 2006 ; Gebauer *et al.* 2008). Des méthodes physiques de différenciation bois d'aubier/de cœur doivent donc être utilisées comme la conductibilité électrique ou thermique (Polge 1964), ou bien une analyse visuelle de la longueur de la carotte humide lorsqu'elle est prélevée pendant la saison de végétation

(Mc Dowell *et al.* 2002). Concernant l'estimation de la surface de bois contenant des réserves, il est préférable de doser directement les sucres ou l'amidon dans des rondelles ou carottes.

5.5 Quels arbres et quelles zones sont les plus vulnérables ?

5.5.1 Allométrie/ontogénie de l'arbre

Lors d'un stress intense, comme une sécheresse, on considère que les arbres qui ont la plus grande probabilité de mourir sont ceux dont le taux de croissance est le plus faible. De multiples facteurs génétiques, biotiques et abiotiques induisent des faibles niveaux de croissance. C'est tout d'abord le cas des individus consanguins qui ont une plus grande probabilité de cumuler des gènes récessifs délétères (Koelewijn *et al.* 1999) et des semis qui possèdent peu de gènes impliqués dans la tolérance au manque de lumière. Les semis de sapin qui meurent dans les premiers stades de régénération peuvent être aussi ceux qui ont subi une intense pression induite par l'herbivorie. Ensuite, lorsque le niveau de compétition subie est trop élevé, la croissance des arbres est très faible. Le taux de mortalité est ainsi généralement plus élevé pour les arbres dominés que les autres (Mailly *et al.* 2008 ; Vieilledent *et al.* 2010).

Dans cette étude, seuls les sapins atteignant la canopée, c'est-à-dire les arbres dominants et co-dominants ont été analysés afin de réduire autant que possible cet effet compétition et pour se focaliser sur l'impact des conditions climatiques. Pour les arbres adultes, on considère généralement que la probabilité de mortalité augmente avec et la taille de l'arbre en lien avec la baisse de croissance associée (Manion 1981). La réduction de la conductivité hydraulique et celle de l'azote foliaire sont les causes majeures actuellement identifiées de cette baisse de productivité (Niinemets 2002 ; Mencuccini 2005). Cette hypothèse de limitation hydraulique n'est cependant pas vérifiée sur nos sites d'étude puisque les arbres les plus grands sont aussi ceux qui ont eu la meilleure croissance ces dernières années quelque soit le site (Fig 5.6). Une autre hypothèse est qu'au cours du vieillissement, les arbres allouent de plus en plus de carbone vers la reproduction ou vers les réserves (Genêt *et al.* 2010). Sur nos sites, nous avons montré que les arbres morts sont en moyenne plus les petits en Issole, plutôt de taille intermédiaire au Mont Ventoux et de toutes les catégories de taille en Vésubie (Annexe 2). Dans les cas où le processus de mortalité est induit par la sécheresse, il arrive souvent qu'aucune classe particulière ne soit affectée (e.g. Suarez *et al.* 2004).

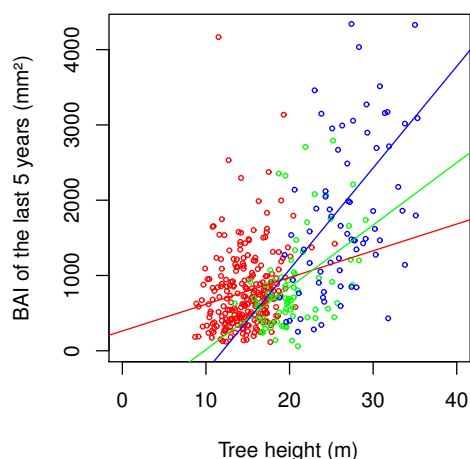


Fig 5.6: Impact de la hauteur de l'arbre sur la croissance radiale moyenne des 5 dernières années (BAI, mm²/an) au Mont Ventoux (rouge), en Issole (vert) et en Vésubie (bleu). Dans chaque site les arbres les plus grands sont ceux dont le BAI moyen des cinq dernières années est le plus élevé (régression linéaire ; $p < 0.05$).

Les conditions édaphiques et la densité du peuplement étant très variables entre les placettes, l'étude de l'évolution de G en fonction de la taille doit être réalisée au niveau intra-placette. Cependant, l'effet "âge" doit aussi être extrait, car MS (ou G) est dépendant du nombre de cernes utilisés pour le calculer ([Annexe 3](#)), ce qui ne peut pas être fait à l'échelle intra-placette puisque l'échantillonnage est trop faible. L'effet de la taille de l'arbre sur G n'a donc pas pu être étudié.

L'effet de la taille de l'arbre sur la probabilité de mortalité dépend du site étudié, n'est probablement pas unidirectionnel.

5.5.2 Densité du peuplement

L'effet du niveau de compétition subie par l'arbre sur la vulnérabilité d'un arbre a été étudié à l'échelle intra-placette. Pour les trois sites les arbres morts ne subissent statistiquement pas plus de compétition que les autres ([Annexe 2](#)). De la même manière le taux de mortalité des placettes en Issole est bien plus faible qu'au Mont Ventoux alors que la surface terrière y est bien plus importante.

Le taux de mortalité des sapins n'est pas dépendant du niveau de compétition pour la lumière et l'eau. Il est fort probable que les arbres s'ajustent au changement graduel des conditions environnementales associées à la variation de la densité du peuplement.

5.5.3 Effet de la quantité en eau disponible : rôle majeur du contenu en eau du sol ou du niveau des précipitations ?

A l'échelle régionale (Provence), la comparaison des trois sites permet d'indiquer que l'impact des caractéristiques du sol sur le taux de mortalité des sapins est probablement plus important que celui des conditions climatiques. En effet, les placettes étudiées au Mont Ventoux montrent un taux de mortalité moyen de 20% (jusqu'à 54% sur certaines placettes), alors qu'en Issole et Vésubie, où la pluviométrie est moindre, il est de 6% et 5%. Cependant, ce fort taux peut aussi être attribué à la rapidité du changement du niveau de précipitation estivale. Au Mont Ventoux, cette baisse est de l'ordre de 177mm par siècle ($p < 0.1$) alors qu'elle n'est pas significative dans les autres sites (Fig 2.11, Table 2.4).

Les simulations de l'accroissement en biomasse entre 1967 et 2007 montrent que les sapins situés sur un sol à forte RU (200mm) ne sont pas impactés par l'accumulation des sécheresses estivales depuis 2000, et que les courbes d'évolution du LAI diffèrent énormément pour des sols à RU proche (50mm et 30mm) (Annexe 7 Fig 3).

Au sein d'un massif où la roche mère est homogène, le taux de mortalité et de défoliation des sapins augmente en moyenne vers les basses altitudes. Cette tendance est observée en Issole (Fig 5.7), et dans les Alpes Maritimes (Quesney 2008). Avec la descente vers les plus basses altitudes, les températures augmentent (Fig 2.4) et les précipitations diminuent probablement, d'où une augmentation de la fréquence, de l'intensité et de la durée des sécheresses. Les dispositifs mis en place au cours de cette thèse n'ont pas permis d'obtenir ces résultats en Mont Ventoux et en Vésubie à cause de la forte hétérogénéité des sols. Encore une fois, l'utilisation d'un gradient continu devrait être privilégiée pour étudier l'effet de l'altitude sur l'état du houppier des arbres et la mortalité.

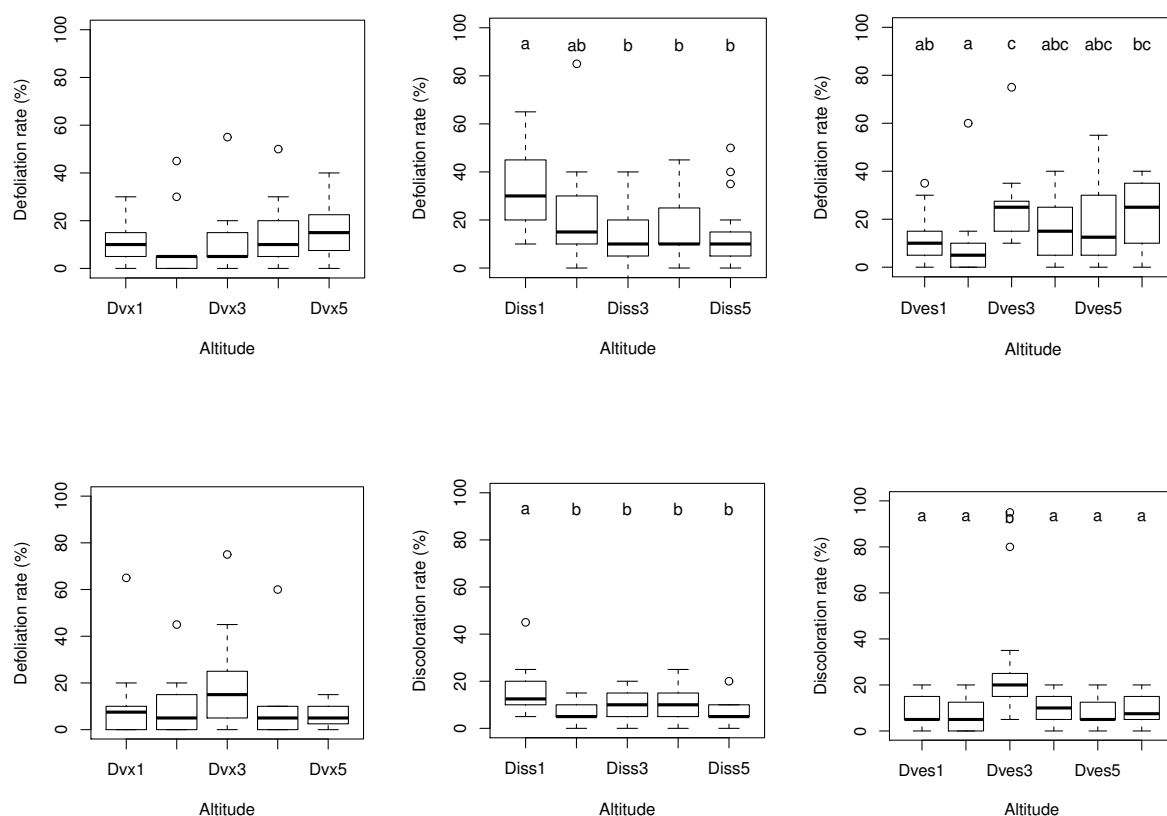


Fig 5.7: Evolution du taux de défoliation (haut) et de décoloration (bas) des arbres avec l'altitude sur le Mont Ventoux (gauche), en Issole (centre) et en Vésubie (droite).

En Vésubie et au Mont Ventoux il apparaît clairement que le taux de mortalité est le plus élevé dans les situations topographiques sèches, c'est-à-dire lorsque la pente est importante et la topographie convexe (e.g. Dves 3 ; TC10 ; [Annexe 2](#)). Les relevés effectués dans le cadre de l'observatoire du dépérissement dans les Alpes Maritimes parviennent au même constat (Quesney 2008). Les pertes en eau par ruissellement sont plus importantes dans ces situations et elles ne sont pas compensées par des arrivées en amont.

Par contre, la mortalité n'est pas plus importante pour les sols peu profonds et dont le taux d'éléments grossiers estimé à l'aide des fosses pédologiques est fort, ce qui est surtout visible sur le transect en courbe de niveau ([Annexe 2](#)). A partir de ce résultat, il semblerait que la capacité de rétention en eau du sol ait un impact limité dans le processus de mortalité, ce qui contredirait les hypothèses précédentes. Cependant, les valeurs de profondeur du sol ne sont qu'une moyenne de cinq estimations de profondeur sur une placette de 400m² et le taux d'éléments grossiers n'est estimé qu'au niveau de la fosse. Compte tenu de la forte hétérogénéité des sols au sein d'une placette, la fiabilité de ces mesures peut être remise en cause. De plus, la proportion élevée d'éléments grossiers, et notamment ceux de grosse taille,

empêche l'évaluation des propriétés du sol sous 70 cm de profondeur alors que le prélèvement en eau dans ces horizons profonds est réel. En effet, la prospection des racines peut atteindre 5m de profondeur dans les sols karstiques calcaires tels que ceux observés sur le Mont Ventoux (Rambal 1984). Cette ressource en eau profonde est probablement prépondérante dans le processus de mortalité puisque les horizons superficiels sont les premiers asséchés par le prélèvement intensif des herbacés, arbustes et arbres (Annexe 5). Ces résultats justifient l'utilisation de méthodes géophysiques afin d'estimer les propriétés physiques des horizons profonds. Des différences de résistivité électrique (ER) du sol sur un plan horizontal et en profondeur ont pu être observées le long du profil d'ER effectué sur le transect en courbe de niveau (Annexe 5). Si la croissance moyenne ne diffère pas entre les différentes classes de résistivité, nous pouvons noter que les classes ER1 et ER2, c'est-à-dire les sols à faible résistivité électrique en surface ont un taux de mortalité plus élevé (Annexe 5). Ceci confirme l'hypothèse précédente d'un faible impact positif de la capacité de rétention en eau des horizons de surface sur la probabilité de mortalité, et qu'il peut même être négatif dans certains cas.

Comme pour la productivité, la capacité de rétention en eau du sol est primordiale pour qualifier le niveau de vulnérabilité des sapins. 90% du niveau de stress hydrique simulé par CASTANEA est expliqué par des RU différentes et 10% par l'altitude (Annexe 7 Tableau 2). Cependant, si son estimation dans les horizons de surface est nécessaire afin d'évaluer la productivité potentielle, celles des réservoirs profonds semble indispensable pour déterminer la vulnérabilité d'un arbre à une sécheresse intense. Des variables plus intégratrices comme la convexité de la placette ou la pente peuvent aussi être très révélatrices de la quantité en eau disponible.

Lorsque les conditions stationnelles sont homogènes, le taux de mortalité augmente vers les basses altitudes ce qui indique la vulnérabilité des sapins augmente avec la baisse des précipitations et les fortes températures.

5.5.4 Effet des agents biotiques

La vulnérabilité d'un arbre est aussi dépendante des pathogènes qui affaiblissent l'arbre selon de multiples processus. Parmi ces pathogènes, le gui semble jouer un rôle important puisque son arrivée semble causer une baisse de la croissance (Gillmann *et al.* in prep). Mais à l'échelle du massif, la quantité de gui n'est pas corrélée avec les dégâts au niveau du

houppier, et les arbres morts n'ont statistiquement pas plus de gui que les vivants. Il est fort probable que les sapins infestés s'ajustent à la biomasse transpirante de gui, par exemple en réduisant leur surface foliaire pour éviter un épuisement du sol trop rapide, mais au détriment de la quantité de carbone assimilé. Le niveau de population de gui est élevé au Mont Ventoux et en Vésubie alors que moins d'une dizaine de jeunes individus a été répertoriée en Issole. De la même manière le niveau de population de scolytes semble être élevé au Mont Ventoux car des arbres sains sont touchés (présence de perforations dans l'écorce), alors que sa présence n'a pas été observée en Issole (elle n'a pas été étudiée en Vésubie). Les insectes sous corticaux étant considérés comme un facteur aggravant essentiel empêchant la résilience de l'arbre, leur forte présence au Mont Ventoux pourrait expliquer les forts taux de mortalité. Inversement, la forte démographie des scolytes est probablement causée par la présence d'un nombre élevé d'arbres affaiblis. Néanmoins, dans ce cercle vicieux, la quantification du rôle des scolytes demeure difficile.

5.5.5 Niveau et variabilité interannuelle de la croissance radiale

La croissance radiale est une variable souvent utilisée pour caractériser la vulnérabilité des arbres puisqu'elle intègre la plupart des processus fonctionnels de l'arbre (Dobbertin 2005). Une rapide analyse bibliographique révèle que la plupart des études portant sur la mortalité des arbres observent que les arbres morts sont aussi ceux qui ont une croissance radiale plus faible les années précédant leur mort (e.g. Pedersen 1998 ; Bigler *et al.* 2007). Ces arbres sont généralement plus vulnérables à un stress intense ou à un pathogène puisqu'ils sont déjà affaiblis et disposent de peu de réserves et de peu de défenses pour ces stress biotiques et abiotiques. Ce résultat a été retrouvé en Issole et Vésubie, et il est fort probable que certains arbres morts du Mont Ventoux aient eu une croissance bien plus faible que les vivants ([Annexe 2](#)).

Au Mont Ventoux, les arbres morts ont en moyenne une croissance plus élevée que les arbres vivants pendant les stades juvéniles ([Annexe 2 et 4](#)), ce qui montre que certains morts ont eu des niveaux de croissance très élevés par le passé. Un compromis entre vulnérabilité et productivité existe donc peut-être. Ce compromis est généralement observé à l'échelle interspécifique, mais a été récemment mis en évidence au sein d'une même espèce (Black *et al.* 2008; Bigler et Veblen 2009). Si ce compromis survie/croissance est très connu lorsqu'on étudie la tolérance à l'ombre des arbres (Valladeres et Niinemets 2008), il l'est moins en ce qui concerne la tolérance à la sécheresse. Des forts taux de croissance pendant les stades

juvéniles sont généralement liés à des ratios Surface foliaire / Surface racinaire (LA/RA) élevés ainsi qu'à des niveaux importants de transpiration et d'évapotranspiration, et à un investissement réduit dans les composés carbonés secondaires pour se défendre contre les pathogènes (Loehle 1988). Ces arbres à forte croissance juvénile ont des besoins en azote, en carbone, en eau et en nutriments plus importants, ce qui les rend plus vulnérables à un manque d'eau. Ces arbres ont probablement grandi dans des situations favorables, par exemple sur un sol à forte réserve utile en surface, ou dans un peuplement peu dense.

Deux types de mortalité ont été mis en évidence. Un est lié à une accumulation de stress induisant une faible croissance et probablement de faibles ressources internes pour la lutte contre les pathogènes. Le second est lié à un compromis vulnérabilité – croissance et à des structures inadaptées à la sécheresse (besoins en eau et carboné trop élevés).

L'hypothèse d'une plus grande sensibilité à la sécheresse de ces deux types d'arbres est confirmée par le fait que les arbres morts sont ceux qui ont une variabilité interannuelle de la croissance très marquée présentant un coefficient de Gini élevé ([Annexe 2 et 4](#)). Cette plus forte sensibilité au climat des arbres morts est souvent observée dans le cas de mortalité induite par la sécheresse (Suarez *et al.* 2004). Si Becker (1990) a montré pour les sapins des Vosges que les arbres morts avaient plus de cernes manquants (pas d'activation du cambium à 1m30 pendant une année) que les vivants, moins d'une dizaine de cernes manquants ont été observés sur les 634 sapins carottés durant ces travaux de thèse, et leur présence n'est pas reliée à la mortalité des arbres.

Les facteurs prédisposant la mortalité, c'est-à-dire qui rendent un arbre vulnérable à une sécheresse intense et augmentent sa probabilité de mourir sont multiples, complexes et peuvent différer entre les sites ([Fig 5.8](#)). Contrairement à la définition généralement utilisée (Landmann 1993), certains facteurs considérés comme prédisposant n'affaiblissent pas nécessairement l'arbre.

Au Mont Ventoux, les taux de mortalité importants peuvent être expliqués par une accumulation des facteurs prédisposant la mortalité : présence d'agents biotiques, très faible réserve utile en eau des sols, et aggravant la mortalité : forte baisse des précipitations durant les dernières décennies, présence de scolytes. Les deux types de mortalité sont observés dans

ce site : mortalité liée à de faibles niveaux de croissance et mortalité liée à une forte croissance juvénile.

5.5.6 Résumé

VENTOUX	Situation sèche	Basse Altitude	Forte compétition	Taille élevée	Faible Croissance	Sensibilité	Dégâts houppier	Mortalité
Situation sèche		+			(+)	(+)	NS	±
Basse Altitude					±	?	NS	+
Forte compétition								
Taille élevée					-	?	NS	±
Faible Croissance			-					
Sensibilité au climat			+		-		NS	+
Dégâts houppier			NS		-			?
Mortalité			NS		- +		?	

ISSOLE	Situation sèche	Basse Altitude	Forte compétition	Taille élevée	Faible Croissance	Sensibilité	Dégâts houppier	Mortalité
Situation sèche		+			(+)	(+)	(+)	+
Basse Altitude					?	?	+	(+)
Forte compétition								
Taille élevée					-	?	+	-
Faible Croissance			-					
Sensibilité au climat			+		-		NS	+
Dégâts houppier			+		+			?
Mortalité			NS		+		?	

VESUBIE	Situation sèche	Basse Altitude	Forte compétition	Taille élevée	Faible Croissance	Sensibilité	Dégâts houppier	Mortalité
Situation sèche		+			(+)	(+)	+	+
Basse Altitude					?	?	NS	+
Forte compétition								
Taille élevée					-	?	NS	NS
Faible Croissance			NS					
Sensibilité au climat			+		NS		NS	+
Dégâts houppier			NS		-			?
Mortalité			NS		+		?	

Fig 5.8: Synthèse des résultats majeurs des travaux menés sur l'étude des facteurs influençant la croissance, la vitalité et la mortalité des sapins sur le Mont Ventoux, la forêt domaniale de l'Issole et la forêt de Turini (Vésubie). Les 2 parties séparées par la diagonale noire correspondent aux deux échelles spatiales analysées : **En haut à droite : échelle du massif ; en bas à gauche : échelle de la placette**. Les relations observées sont en gris, celles qui sont fortement probables entre parenthèses. Les signes + et - indiquent respectivement une relation positive et négative entre les deux variables d'intérêt. ± indique la présence d'un optimum à altitude ou taille intermédiaire, et NS l'absence de relation significative. Les ? indiquent que le dispositif d'étude n'était pas adapté pour cette analyse.

5.6 Analyse temporelle des processus de perte de vitalité et de mortalité

Comme nous avons utilisé différentes courbes moyennes BA-âge (une pour chaque placette) pour corriger la croissance de l'effet âge, et que nous n'avons pas assez d'arbres par placette, il est impossible d'étudier l'effet date (notamment l'impact du changement global) sur la croissance des arbres. Cette méthode de standardisation à âge constant a été efficacement utilisée pour étudier l'effet date par Badeau (1995), Bert (1992) et Spiecker (1996). Ces travaux ont montré une augmentation de la croissance des arbres au cours du 20^{ème} siècle en lien avec l'augmentation du CO₂ atmosphérique et des dépôts azotés. Bert *et al.* (1997) ont noté par des mesures de $\delta^{13}C$ une augmentation de l'efficacité intrinsèque de l'eau pour des sapins du Jura de 1930 à 1980 probablement causée par ces changements environnementaux. Il est fort probable que la même tendance soit observée sur les 3 sites étudiés. Cependant, une forte augmentation la sensibilité des sapins au climat a été notée au cours de la seconde moitié du 20^{ème} siècle. Cette tendance a pu être observée sur les sapins du Mont Ventoux en utilisant MS comme mesure de la variabilité interannuelle de la croissance ([Annexe 3](#)), ou le coefficient de Gini au Ventoux ([Fig 5.9](#)), mais aussi en Issole et en Vésubie ([Fig 5.9](#)). L'analyse menée au Mont Ventoux révèle que l'augmentation de la sensibilité au climat semble être plus marquée pour les arbres d'âge intermédiaire ([Annexe 3](#)), ce qui doit être confirmé sur les autres sites. Ceci semble être provoqué par une augmentation de l'intensité du principal facteur limitant, le manque d'eau pendant la saison de croissance. En effet cette tendance a aussi été observée dans les stations sèches du Jura étudiées par Didier Bert (1992), alors que dans les stations humides la sensibilité au climat a diminué ces dernières années ([Annexe 3](#)). Il est intéressant de noter que l'augmentation du coefficient de gini est plus importante dans le cas des arbres morts que pour les vivants ([Fig 5.9](#)), indiquant que leur croissance est plus modifiée par l'augmentation de la contrainte hydrique.

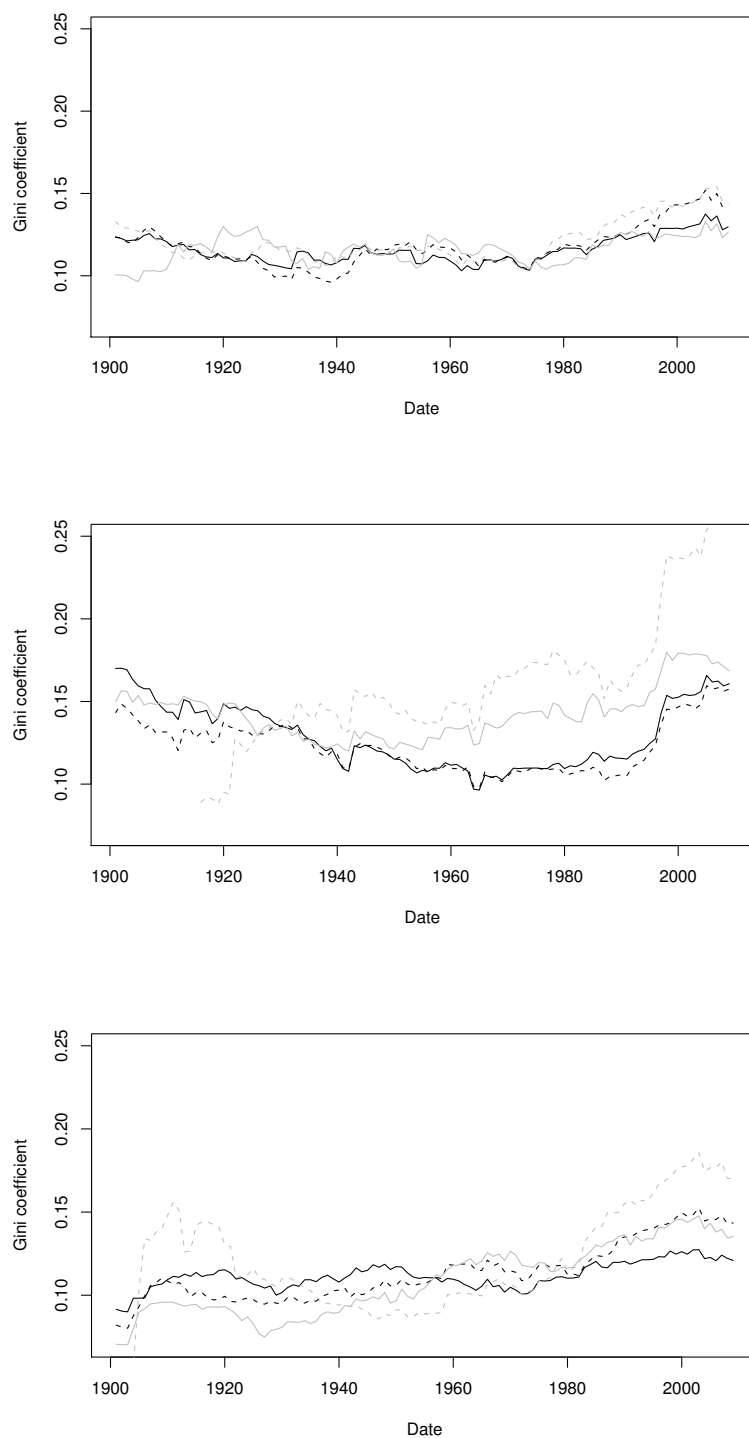


Fig 5.9: Evolution du coefficient de Gini calculé pour des fenêtres temporelles mobiles au cours du 20^{ème} siècle au Mont Ventoux (haut), en Issole (milieu), et en Vésubie (bas). Chaque point correspond au coefficient de Gini calculé avec les 20 derniers cerne.

Une baisse significative de la croissance radiale a eu lieu ces dernières années: de 1998 à 2006 au Mont Ventoux ([Annexe 1 et 2](#)), de 1996 à 2006 en Issole ([Annexe 2](#)), et de 1995 à 2006 en Vésubie ([Annexe 2](#)). Cette baisse de croissance semble être causée par la baisse de la

pluviométrie (Fig 2.11), notamment durant la période de végétation. L'impact de la canicule 2003 et des années sèches 2004 et 2006 est important dans ce processus. En effet, plus la baisse de croissance radiale est importante, plus la probabilité de mourir est élevée (Annexe 4; Keane *et al.* 2001 ; Bigler et Bugmann 2004 ; Das *et al.* 2007 ; Wunder *et al.* 2008). Ce déclin est observé à la fois à court terme mais aussi à long-terme indiquant que le processus de mortalité peut être enclenché de nombreuses années auparavant. La comparaison des courbes de croissance d'arbres d'état sanitaire différent (mort – houppier endommagé – sain), ou d'arbres de classe de surfaces d'aubier croissante sur tous les sites met en évidence des décalages majeurs apparus en 1942, 1965 et 1989 années dont la pluviométrie pendant la saison de végétation était très réduite (Annexe 2). En Issole, l'année 1958 ressort de ces comparaisons de courbe de croissance. Les arbres morts ont eu une plus grande réduction de croissance durant cette année que les sains (Annexe 2). Les arbres morts dont la croissance radiale a été étudiée sont situés majoritairement à basse altitude où le nombre de gels est important à cause du phénomène d'inversion thermique. L'analyse en composantes principales révèle que 1958 est probablement marquée par de fortes températures printanières d'où un probable débourrement précoce (Annexe 2). Les arbres qui ont subi une baisse de croissance cette année là ont peut-être été affectés par des gels tardifs, mais nous ne possédons malheureusement pas les données climatiques pour le prouver. Un modèle de phénologie du débourrement permettrait d'affirmer ou démentir cette hypothèse.

Le facteur majeur déclenchant le phénomène de déclin de vitalité et de mortalité est l'accumulation de sécheresses estivales. Cependant un effet des gels tardifs n'est pas à exclure en Issole.

Une forte baisse de croissance s'est produite depuis 2000, notamment pour les arbres morts. Elle est principalement causée par l'accumulation de sécheresses estivales et de canicules, mais la présence d'autres facteurs comme les pathogènes opportunistes tels que les scolytes (Gillmann 2010) semble l'avoir aggravé. Cependant, le niveau de croissance n'est pas automatiquement faible durant les années précédant la mort de l'arbre. En effet, les variables de croissance moyenne des dernières années prédisent mal la mortalité (Annexe 4). Il est préférable d'utiliser des valeurs relatives de croissance (e.g. BAI / BA) puisqu'elles sont moins dépendantes de la taille de l'arbre (Annexe 4 ; Bigler et Bugmann 2004 ; Chao *et al.* 2008). Compte tenu qu'il existe probablement deux types de mortalité, et que de nombreux

morts ont eu une croissance juvénile élevée (BAI^{juv}), il est nécessaire de la prendre en compte à travers des variables relatives telles que BAI / BAI^{juv} (Annexe 4).

L'évolution de la croissance des dernières années ainsi que les variables indicatrices de la sensibilité au climat des arbres sont des bons indicateurs de la probabilité de mortalité des arbres. Le niveau de croissance peut aussi être utilisé mais sous une forme relative. Le niveau de prédiction de mort ou de survie des arbres est très convenable lorsque l'on combine ces variables (84% de bonnes prédictions en utilisant un modèle logistique simple ; Annexe 4)

5.7 Causes probables des résultats inattendus ou contradictoires

5.7.1 Les arbres dont le houppier est endommagé ne meurent pas en premier

L'analyse des patrons de croissance d'arbres dont l'état sanitaire du houppier diffère montre que les arbres dont le houppier est endommagé peuvent avoir de faibles (Mont Ventoux, Vésubie) ou de forts (Issole) taux de croissance, et une probabilité de mourir pas nécessairement plus élevée par comparaison avec des arbres au houppier sain (Chapitre 5.4 ; Annexe 2).

Ces résultats contradictoires peuvent être expliqués d'un point de vue fonctionnel. La diminution de la masse foliaire *via* la chute directe des feuilles pendant la sécheresse (Bréda *et al.* 2006), ou la réduction de la masse foliaire (microphyllie, réduction du nombre de feuilles) postérieure à la sécheresse (Limousin *et al.* 2009), provoque trois conséquences majeures. La demande en eau est réduite, mais au détriment de l'assimilation carbonée, et les nutriments stockés dans les aiguilles sont perdus. Ainsi la réduction de la surface transpirante peut être vue comme un ajustement à la sécheresse chronique. La dépendance des arbres à la quantité d'eau disponible devrait logiquement être réduite, ce qui explique les patrons de croissance différents entre arbres défoliés et morts. La baisse de l'assimilation carbonée par perte foliaire explique les faibles taux de croissance au Mont Ventoux et en Vésubie. En Issole, les arbres dont le houppier est endommagé ont des taux de croissance plus élevés que les sains. Ceci peut s'expliquer par le caractère relatif de la mesure : la biomasse foliaire totale d'un arbre qui a 40% de déficit foliaire peut être plus élevée que celle d'un arbre sain.

Le compromis demande en eau – réserve en azote – absorption carboné ne peut pas être étudié à partir de ces mesures mais nécessite soit des expérimentations où la pluviométrie est

contrôlée et le fonctionnement des arbres suivi, soit un suivi d'arbres manuellement défoliés. Une autre possibilité consiste en modéliser le fonctionnement de sapins avec différentes surfaces foliaires.

5.7.2 Pourquoi les arbres meurent ?

Un arbre meurt parce qu'il est peu résistant à un événement climatique extrême et/ou peu résilient suite à cet événement (Fig 5.10). Le niveau de résistance d'un arbre à une sécheresse va probablement dépendre de l'accès aux réserves hydriques profondes (Annexe 5), de la vulnérabilité du xylème et du ratio entre la disponibilité en carbone durant la sécheresse et des besoins de la plante pour assurer la maintenance de ses fonctions vitales (Ratio Respiration sur PPB dans l'Annexe 7). Le niveau de résilience d'un arbre correspond lui à sa capacité à retrouver une vitalité proche de celle qu'il avait avant la sécheresse (en termes de surface foliaire, de biomasse racinaire, de surface d'aubier et de niveau de croissance équivalent). Cette résilience dépend probablement du niveau de ses réserves et de ses surfaces foliaire et racinaire. Indépendamment des conditions climatiques, les arbres les plus résilients sont ceux qui ont la capacité d'assimiler plus de carbone pendant les années post-sécheresse. Selon ce concept, les arbres avec un fort déficit foliaire sont probablement les moins résilients, mais leur niveau de résistance à une forte sécheresse est probablement plus élevé car ils ont une moindre vulnérabilité à l'embolie et des coûts respiratoires plus faibles (Fig 5.10).

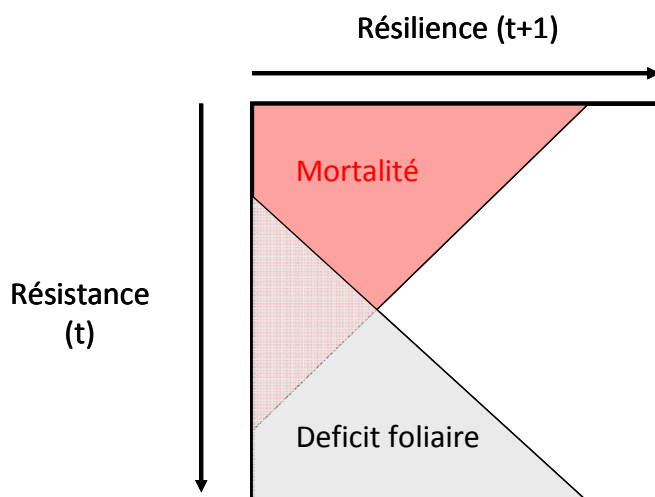


Fig 5.10: Schéma conceptuel qui présente l'emplacement des arbres morts et ceux dont le houppier présente un déficit foliaire dans un espace à deux dimensions Résilience / Résistance. Adapté des sciences économiques (Briguglio 2004).

Ainsi, la probabilité de mortalité des arbres dont le houppier est endommagé va surtout dépendre de la durée et de l'accumulation des stress au fil des années, et moins de l'intensité de la sécheresse.

Cependant, une seconde définition peut être attribuée au terme résilience. Un arbre est dit résilient lorsqu'il retrouve un équilibre (stabilité), mais celui-ci n'est pas obligatoirement le même niveau que celui existant avant l'évènement climatique (Gunderson 2000). En effet, les sapins dont le houppier est très endommagé au Mont Ventoux ont subi une forte baisse de croissance dans les années 1930 qui aurait pu induire de la mortalité (Annexe 2). Même si nous ne pouvons pas écarter le fait que de nombreux arbres sont morts pendant cette période, les arbres survivants ont apparemment trouvé un équilibre différent de l'état précédent (croissance radiale plus faible), qui leur a permis de vivre jusqu'à aujourd'hui. Ce changement d'équilibre est probablement causé par des modifications structurelles de l'arbre comme une mortalité de branches importante et une diminution de la branchaison. Cette baisse du taux de ramification est courante chez le sapin (Taugourdeau comm. pers.) ou d'autres espèces comme *Pinus sylvestris* (Thabeet *et al.* 2009).

Les arbres meurent probablement car leur perte de vitalité a été trop rapide, ils n'ont pas pu (ou pas assez rapidement) s'acclimater aux nouvelles conditions environnementales, par exemple en diminuant leur surface foliaire. Il existe probablement un seuil en dessous duquel l'arbre meurt inévitablement, dont la valeur devrait dépendre de la présence de facteurs aggravants tels que les scolytes.

Ce concept doit tout d'abord être validé avec d'autres données expérimentales et avec un modèle basé sur les processus fonctionnels. Il est aussi nécessaire de trouver des variables indicatrices du niveau de résistance et de résilience d'un arbre. Celles-ci peuvent être structurelles (ratio surface foliaire / racinaire, quantité de réserves disponibles...) ou plus intégratrices comme le coefficient de Gini qui révèle en partie la sensibilité à la sécheresse d'un arbre. Enfin les modifications du fonctionnement des arbres (changement des règles d'allocation du carbone) associées à une sécheresse doivent être mieux connues afin de mieux appréhender la notion d'équilibre.

5.8. Modélisation de la mortalité

Afin d'améliorer la prédiction de la mortalité dans le temps et dans l'espace, il est nécessaire de développer des modèles simulant la mortalité passée les plus fiables possibles, en faisant l'hypothèse forte que les processus de mortalité actuels seront similaires dans l'avenir. Deux types de modèles ont été utilisés à cet objectif. Le premier type correspond à des modèles statistiques qui utilisent les données de croissance radiale pour prédire la mortalité, ils sont paramétrés sur une matrice binaire mort-survie des sapins étudiés. Le second type de modèle se base sur les processus fonctionnels de l'arbre, et simule comment ces processus évoluent au cours du temps en fonction des conditions environnementales.

5.8.1 Modélisation statistique à base dendrochronologique ([Annexe 4](#))

De nombreux modèles statistiques basés sur la croissance radiale ont été développés ces dernières années afin de prédire la probabilité de mortalité d'un arbre une année donnée (Bigler et Bugmann 2004 ; Wunder *et al.* 2008). Ces modèles contiennent très peu de paramètres, sont facilement ajustables aux données observées, et sont donc généralement utilisés dans les modèles de dynamique forestière de type "gap model" (Keane *et al.* 2001; Bugmann 2001). De plus, lorsque les variables d'entrée ne sont pas choisies par l'utilisateur mais par un processus d'optimisation, l'interprétation biologique des variables qui prédisent le mieux la mortalité peut être d'un grand intérêt.

Dans notre étude, l'année de mort de l'arbre a pu être datée précisément grâce aux données de croissance radiale (entre 2002 et 2008), en considérant que le dernier cerne prélevé sur la carotte correspond réellement au dernier cerne fabriqué par l'arbre. Si cette date est fortement variable entre carottes chez certaines espèces (Bigler *et al.* 2007), les observations de rondelles montrent que cette méthode est fiable dans le cas du sapin sur nos sites.

Deux types de modèles ont été testés pour simuler la mortalité des sapins du transect en courbe de niveau du Mont Ventoux: des modèles logistiques et des modèles à seuil de croissance. Différentes variables de croissance ont été utilisées dans les modèles logistiques : croissance moyenne des dernières années en absolu, ou en relatif dépendant de la taille de l'arbre ou de la croissance juvénile, la pente de l'évolution de l'accroissement radial des

dernières années, le coefficient de gini (G), et la valeur d'autocorrélation des cernes de premier ordre (A1). Différents modèles à seuil ont aussi été testés :

- la valeur du seuil de croissance peut être absolue ou relative ;
- quand elle est relative, elle peut l'être soit à la taille de l'arbre soit niveau de croissance juvénile ;
- en prenant en compte ou non l'écart entre la croissance observée et le seuil (en positif et/ou en négatif) ;
- en faisant varier la durée de la mémoire de stress prise en compte

Le processus a été réalisé en considérant chaque année de la période 2002-2008 pour un arbre comme une donnée à part entière.

Le choix (i) des variables, (ii) des seuils de croissance, (iii) des paramètres retenus dans les modèles logistiques et les modèles à seuil, et (iv) le nombre d'années prises en compte dans le calcul de ces variables (mémoire de l'arbre), a été réalisé par optimisation de la performance des modèles. Celle-ci étant très dépendante du seuil qui différencie les arbres qui vont mourir de ceux qui vont survivre, l'AUC de chaque modèle a été calculé afin d'extraire cet effet (Fig 5.11)

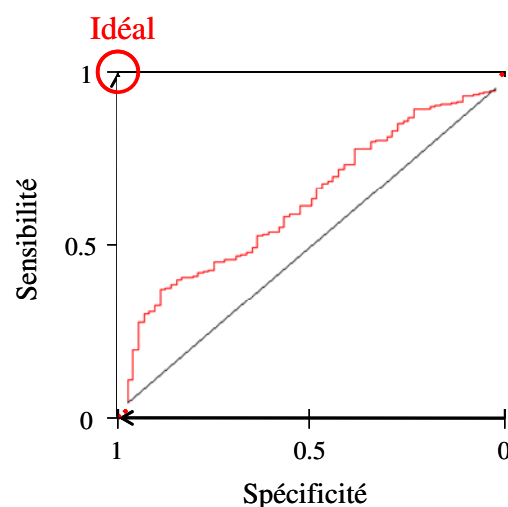


Fig 5.11 : Principe du calcul de la performance des modèles de mortalité *via* l'AUC. Evolution de la sensibilité et spécificité d'un modèle en fonction du seuil de choix de survie ou de mort de l'arbre (courbe ROC [Receiving Operator Curve] en rouge), chaque point rouge correspondant aux valeurs de spécificité et sensibilité obtenues pour un seuil. La sensibilité correspond aux taux de bonnes prédictions de survie, la spécificité au taux de bonnes prédictions de mortalité. La diagonale noire représente la courbe ROC d'un modèle neutre. L'idéal est obtenu lorsque la sensibilité et la spécificité sont égales à 1, soit 100% de bonnes prédictions. L'AUC correspond à l'aire sous la courbe ROC, et est donc indépendante de la valeur du seuil.

La fiabilité du calcul de performance a été estimée par ré-échantillonnage aléatoire avec remise des données d'entrée (bootstrap). La stabilité des modèles a été déterminée en calculant la performance des modèles calibrés avec le jeu de données initial en modifiant

spécifiquement les données d'entrée. Tout d'abord un échantillonnage équitable (autant de morts que de vivants) a été utilisé afin d'estimer si la performance du modèle était dépendante de la proportion de morts échantillonnés. Différentes plages temporelles ont aussi été utilisées afin d'évaluer si le paramétrage du modèle est dépendant d'une année particulière et si le modèle est stable dans le temps.

Les résultats issus de cette étude sont décrits dans l'[Annexe 4](#). Ce travail méthodologique a permis d'améliorer la performance des modèles à seuil de croissance grâce au développement d'un nouveau modèle qui prend en compte l'écart entre le seuil et croissance mesurée, qu'il soit positif ou négatif (Modèle avec Indice de Vitalité ST_{VI}). Cependant les paramètres de ces modèles sont très dépendants de l'échantillonnage et notamment de la proportion d'arbres morts par rapport aux vivants. Leur performance chute donc lorsque cette proportion devient déséquilibrée. Par contre, la prédiction des modèles logistiques est d'autant plus satisfaisante qu'ils sont plus stables d'un point de vue spatial et temporel.

5.8.2 Modélisation fonctionnelle basée sur les processus ([Annexe 7](#))

Le processus de mortalité peut aussi être simulé en utilisant des modèles de croissance de l'arbre basés sur les processus. Ces modèles simulent soit les flux hydriques (Martinez-Vilalta *et al.* 2002), ou les flux carbonés, ou bien les deux (Dufrêne *et al.* 2005 ; Ogle et Pacala 2009) à l'échelle de l'arbre (arbre centré) ou d'une placette (arbre moyen). Considérant que la mortalité est provoquée par un dysfonctionnement hydraulique majeur et/ou par un manque de carbone, le second type de modèle doit être privilégié. Ils prédisent l'impact des conditions environnementales sur la plupart des fonctions de l'arbre : la photosynthèse, respiration, les flux hydriques et l'allocation du carbone. Ils ont l'avantage d'être plus réalistes que les modèles statistiques et de prendre en compte l'évolution des conditions environnementales (e.g. augmentation du CO_2), mais nécessitent de nombreuses mesures afin d'évaluer les paramètres des équations qui sont souvent dépendant de l'espèce et du site étudié (Davi *et al.* in prep). Enfin ils doivent être validés en spatial et en temporel soit à partir de mesures de flux carbonés et hydriques à l'échelle de l'arbre ou de la placette, ou bien à partir de mesures de croissance.

Dans le cadre des travaux effectués durant cette thèse, le modèle CASTANEA (Dufrêne *et al.* 2005 ; Davi *et al.* 2005), a été utilisé et paramétré pour le sapin pectiné du Mont Ventoux en intégrant les différents paramètres écophysologiques, dendrométriques et

édaphiques mesurés ([Chapitre 3](#)) et en modifiant quelques fonctions comme le nombre d'années d'aiguilles.

Si l'évolution temporelle de l'accroissement en biomasse simulé par le modèle ne concorde pas parfaitement avec l'accroissement en surface de cerne mesuré, l'impact des évènements climatiques importants (sécheresse 1989, 2004 et 2006, et canicule 2003) et la variabilité spatiale (optimum de croissance à altitude intermédiaire) sont bien reconstituées. Le rapport entre Photosynthèse et Respiration semble être très important dans le processus de perte de vitalité puisqu'une chute sous une valeur proche de 1.1 entraîne une baisse de la production de surface foliaire qui réduit la résilience de l'arbre ([Annexe 7](#)).

Modifications de l'écosystème
provoquées par le
déperissement et la mortalité

6.1. Modification du fonctionnement des forêts et des cycles biogéochimiques

La mort de certains arbres entraîne une modification du fonctionnement de l'écosystème forestier. Tout d'abord, les conditions microclimatiques sont changées avec la baisse de la surface foliaire totale de la canopée. Le rayonnement solaire arrivant au sol augmente avec l'ouverture du milieu. Si cette modification est bénéfique quelque soit l'espèce étudiée (Rich *et al.* 2008), elle provoque aussi une baisse de l'humidité relative et augmentation de l'amplitude thermique, ce qui ne profite pas à toutes les espèces. Dans le cas de la sapinière, le sapin étant une espèce qui tolère peu la sécheresse atmosphérique et édaphique, il n'est pas certain que l'ouverture du milieu soit bénéfique à sa régénération. La température du sol est plus élevée ce qui implique aussi une augmentation du taux de décomposition de la matière organique.

D'autre part, avec la diminution de la densité en arbres au sein du peuplement, le niveau de compétition pour la lumière et pour l'eau va baisser, ce qui sera théoriquement profitable à tous les survivants (Suarez *et al.* 2004), mais avec un certain délai. En effet, les arbres ont développé leur système racinaire en fonction du voisinage pour optimiser l'absorption en eau et il est fort probable qu'un temps soit nécessaire à l'arbre pour recréer des racines et explorer les zones du sol qui ne sont plus exploitées par les arbres récemment morts. A long terme, il est cependant fort probable que la baisse de la densité entraînera une augmentation de la croissance des arbres grâce à l'augmentation de la disponibilité en eau.

L'analyse de l'impact potentiel du dépérissement et de la mortalité sur le bilan hydrique se révèle plus complexe. Tout d'abord, la réduction de la surface foliaire totale entraîne une baisse de l'interception et donc une augmentation de la quantité d'eau arrivant au sol (Bréda *et al.* 1995). Cette eau supplémentaire est stockée dans le sol, ou s'écoule sur le sol si les précipitations sont trop intenses, ce qui arrive fréquemment en fin de période estivale en Provence. La disparition d'arbres par mortalité peut s'apparenter à une éclaircie ou une coupe rase. En région montagneuse, une coupe rase est généralement reliée à une augmentation des écoulements de surface (Ziegler *et al.* 2004), du ravinement et des glissements de terrain (Ponette-Gonzalez *et al.* 2010). L'évolution de la quantité d'eau contenue dans le sol évolue aussi selon le taux de matière organique dans le sol (MO) après mortalité. Si la perte de MO entraîne une baisse de l'eau disponible dans le sol (Farley *et al.* 2004), l'impact de la mortalité des arbres sur celle-ci dépend de la gestion du site. Dans le cas où les arbres sont extraits du site, la quantité de MO diminue puisque la décomposition du C est accélérée et pas

compensée par les apports via la chute de feuilles ou de bois mort. Dans le cas inverse, il est difficile de déterminer si le bilan est positif ou négatif, et donc si les réserves en eau sont plus élevées ou non. Comme nous l'avons déjà indiqué, les pertes en eau vers l'atmosphère par transpiration de la strate arborée diminuent (Bréda *et al.* 1995), mais ceci peut être compensé par une plus forte transpiration de la strate herbacée et arbustive si elle est présente et une augmentation de l'évaporation directe de l'eau du sol. Aussenac et Granier (1988) ont en effet montré que l'évapotranspiration d'une parcelle de sapins douglas (*Pseudotsuga menziesii*) cinq ans après coupe était équivalente que celle des parcelles témoin. Si la transpiration de la couche arborée est toujours plus forte que celle de la strate herbacée, cette dernière peut beaucoup contribuer à l'évaporation totale (*e.g.* jusqu'à 33% dans une placette de pin maritime de 18 ans ; Loustau et Cochard 1991).

Concernant le bilan carboné, une sécheresse intense entraîne une baisse de l'assimilation en carbone (C) plus importante que les pertes en C qui peuvent même augmenté lorsque les températures sont élevées (exemple de la canicule 2003). A l'échelle de la placette ou du massif, la forêt peut devenir transitoirement une source de C alors qu'elle se comporte généralement comme un puits (Ciais *et al.* 2005; Granier *et al.* 2007). L'absorption de C par photosynthèse est très réduite comparée aux pertes en C par la respiration autotrophique, hétérotrophique et les départs latéraux du C dissous dans l'eau. En région méditerranéenne, en raison d'une forte sécheresse estivale, la forêt est souvent déficitaire en C pendant les mois de Juillet à Septembre (Allard *et al.* 2008). En forêt tempérée, cette inversion du bilan de C est seulement observée lors des années très sèches et des étés très chauds (Granier *et al.* 2007). Le bilan carboné d'une placette forestière est aussi impacté par l'herbivorie des insectes, les incendies, les coupes forestières, et la mortalité des arbres (Running 2008; Grote *et al.* 2011). Le C prélevé lors d'une coupe est séquestré dans le bois et ne rejoindra pas l'atmosphère sauf si la biomasse est utilisée pour la production d'énergie. En ce qui concerne les arbres morts, le bois se dégrade plus ou moins rapidement sous l'action des décomposeurs multiples (insectes, larves d'insectes et champignons). Le C est ensuite émis dans l'atmosphère après minéralisation microbienne dont l'activité est d'autant plus importante que le sol est chaud. Ainsi, si la croissance des individus survivants n'augmente pas, l'augmentation du taux de mortalité cause une baisse de l'assimilation carbonée et une augmentation des pertes en C. La forêt agit moins comme un puits de carbone que précédemment. Dans les cas les plus extrêmes où tous les arbres meurent comme dans le cas d'épidémies de scolytes, les pertes en carbone seront très importantes et durables (Kurz *et al.* 2008).

Enfin, la mortalité forestière peut aussi impacter durablement le cycle de l'azote (Hughes *et al.* 2006), l'activité des mycorhizes (Swaty *et al.* 2004) et les échanges d'énergie entre les écosystèmes terrestres et l'atmosphère (Dirmeyer *et al.* 2006).

Une analyse comparée des flux de carbone et d'eau au niveau d'une placette saine et une déperissante (e.g. mesures avec une tour à flux) est nécessaire afin de réellement étudier la contribution de la mortalité dans les bilans hydriques et de C. Actuellement l'impact de la mortalité est prédit en étudiant l'impact d'une coupe forestière. Cependant, les résultats sont probablement différents puisque le processus de perte de vitalité des arbres est long alors que l'évolution de la vitalité des arbres coupés n'est pas prise en compte lors d'une intervention sylvicole.

6.2. Modification de la dynamique forestière

De nombreux paramètres sont à prendre en compte pour étudier l'impact de la mortalité sur la dynamique d'une population. Tout d'abord, la baisse du nombre d'individus reproducteurs par mortalité devrait induire une baisse de la production de cônes et donc des modifications de la régénération. Ensuite, si une classe d'arbre est plus particulièrement vulnérable que les autres, une homogénéisation en âges et en tailles peut être une conséquence de la mortalité. Si les arbres âgés sont les plus touchés, la quantité totale de graines produites va baisser car ce sont les plus forts producteurs ce qui provoquera à moyen terme un manque de semis et une faible régénération de l'espèce. Cet effet est d'autant plus important que l'âge de première reproduction du sapin est élevé (20 ans à âge cambial voire plus si les conditions sont défavorables ; Amm 2011). Compte tenu de la forte hétérogénéité des sols, la mortalité du sapin pectiné en Provence n'est pas massive, et se produit plutôt en mosaïque. Cette impression d'une mortalité en mosaïque est augmentée puisque le processus de mortalité est graduel. Même si les attaques de scolytes provoquent une mortalité massive et soudaine (Worall *et al.* 2008), leur population et/ou la sévérité de leurs attaques est probablement trop réduite, pour que ce ne soit le cas au Mont Ventoux. L'hétérogénéité structurelle mais aussi fonctionnelle de la forêt va probablement augmenter. En effet l'ouverture du milieu induite par la mortalité favorise les espèces pionnières (e.g. *Pinus sylvestris*, *Pinus nigra*, *Sorbus aria*) qui tolèrent peu la compétition pour la lumière au détriment des espèces de fin de

succession dites dryades (e.g. *Fagus sylvatica*, *Picea abies*) qui sont négativement impactés par l'augmentation de la sécheresse atmosphérique.

Ainsi, si l'aire de distribution du sapin va probablement monter en altitude comme celle de nombreuses espèces alpines (Lenoir *et al.* 2009), la baisse du niveau de compétition interspécifique peut entraîner un changement de l'aire de distribution des espèces associées, qui peut dans certains cas descendre en altitude (Lenoir *et al.* 2010). De la même manière, ces modifications d'aires de répartition des espèces végétales, voir leurs disparitions ou l'arrivée de nouvelles vont aussi entraîner des changements de biodiversité animale (nombre d'espèces et type fonctionnel) puisque certaines espèces sont inféodées aux arbres vivants et d'autres au bois mort.

Pour pouvoir appréhender et prédire les modifications de la dynamique forestière causées par la mortalité, il est nécessaire de mieux quantifier la variabilité spatio-temporelle de la production d'organes reproducteurs, notamment de graines, et ses déterminants fonctionnels. L'impact de la taille de l'arbre et de l'altitude sur la production de cônes et le nombre de graines par cône est relativement bien connu (Amm 2011), cependant son évolution dans le temps l'est moins. Des suivis à long terme de la reproduction d'arbres de différentes tailles et situés dans différentes conditions stationnelles doivent être mis en place. Une étude de la sensibilité de la régénération à la sécheresse doit aussi être réalisée, celle-ci étant probablement plus élevée que les adultes à cause de leur faible prospection racinaire. Enfin, afin d'estimer l'évolution des capacités compétitives et du niveau de tolérance à la compétition intra- et inter-spécifique du sapin, des plantations expérimentales peuvent être réalisées avec différentes modalités de compétition intra- et inter-spécifique, et de niveau d'ombrage et de sécheresse.

6.3 L'avenir du sapin en Provence

S'il est probable que l'abondance du sapin en marge chaude/sèche de son aire de répartition c'est-à-dire à basse latitude ou altitude, se réduise dans les années à venir à cause du phénomène de mortalité et une baisse des taux de régénération, il est fort peu probable que cette espèce disparaisse compte tenu de la forte hétérogénéité du sol et des variations orographiques au sein des massifs. Ils devraient subsister dans les zones édaphiques

favorables quelque soit l'altitude, qui pourront s'apparenter à des microrefuges (Dobrowski 2011).

De plus, les traits structurels et fonctionnels de l'espèce peuvent évoluer grâce à la plasticité phénotypique, ou *via* une sélection des meilleurs génotypes (adaptation). Enfin l'espèce peut aussi modifier son aire de distribution en migrant à plus haute altitude/latitude.

La plasticité phénotypique est la capacité d'un organisme à exprimer différents phénotypes à partir d'un même génotype en réponse aux variations des conditions environnementales biotiques ou abiotiques. La variation de certains traits peut améliorer la valeur sélective des individus (= fitness = nombre de descendants produit par un certain génotype qui se reproduiront à leur tour) dans différents environnements. La plasticité constitue donc une réponse directe et rapide aux changements environnementaux. De nombreuses études ont montré la capacité des espèces à modifier leurs traits *via* ce mécanisme (Matesanz *et al.* 2011). Les traits fonctionnels sont généralement utilisés dans ce genre d'étude puisqu'ils sont plastiques et impactent fortement le fonctionnement de l'arbre, donc sa croissance, sa reproduction et sa survie. Les sapins pourraient ainsi changer leurs traits foliaires comme le LMA ou LA pour s'acclimater à la sécheresse compte tenu de la grande variabilité intra-individuelle de ce trait (Annexe 6), tout comme la vulnérabilité du xylème à la cavitation qui est aussi un trait plastique et évolue en fonction des conditions environnementales (Awad *et al.* 2010). De même, les arbres possèdent une grande plasticité de la phénologie foliaire, et sont capables de répondre à l'évolution du climat en la modifiant (Kramer 1995). Cette plasticité étant un caractère variable entre individus, elle peut donc évoluer au fil des générations comme cela a été mis en évidence chez le cèdre par Fallour-Rubio *et al.* (2009).

A une échelle spatiale et temporelle plus large, l'adaptation par sélection naturelle est une autre réponse possible à des changements environnementaux (Darwin 1859). L'adaptation par évolution génétique est d'autant plus importante que la diversité génétique au sein d'une espèce et/ou d'une population est élevée (Savolainen *et al.* 2007). Ainsi, la probabilité que les gènes qui seront efficaces au sein du nouvel environnement soient ainsi naturellement sélectionnés est plus importante. Cependant, si la vitesse à laquelle l'adaptation des populations est plus lente que celle à laquelle se déroule le changement, elles risquent de ne pas survivre (Petit *et al.* 2008). En ce qui concerne les espèces arborées, elles présentent une forte diversité génétique intra-spécifique (à cause de la longue dispersion du pollen et de leur forte dépression de consanguinité) qui leur permettrait de s'adapter rapidement, mais par

contre leurs longs cycles reproductifs diminuent ces capacités d'adaptation (Petit et Hampe 2006).

Si on se revient sur le cas du sapin pectiné en Provence, la mortalité induite par la sécheresse devrait éliminer les arbres les moins adaptés au manque d'eau, qui sera probablement amplifié dans l'avenir. Inversement, il est fort probable que les individus qui survivent à un évènement climatique extrême possèdent un patrimoine génétique qui leur confère cette résistance. La résistance à la sécheresse étant probablement un trait héritable (Sthultz *et al.* 2009), ces gènes devraient être transmis à la prochaine génération (Gutschick et BassiriRad 2003; Parmesan 2006) qui sera donc plus résistante à la sécheresse. L'héritabilité des traits liés à la tolérance à la sécheresse (LMA, $\sigma^{13}C$, vulnérabilité à la cavitation...) doit cependant être confirmée, soit à partir de mesures in-situ, comme celles réalisées par Aurore Bontemps sur le hêtre au Mont Ventoux ; ou à partir de mesures ex-situ en plantations comparatives.

Le dernier point concerne la migration. Afin de déterminer si le sapin va réussir à survivre à l'augmentation du niveau de sécheresse prédite grâce à la migration, il est nécessaire de déterminer si la vitesse de la montée en altitude des isothermes sera plus rapide que la montée de l'aire de répartition du sapin. Loarie *et al.* (2009) ont introduit la notion d'indice de vélocité des températures (km/an), qui correspond à la vitesse de déplacement des isothermes. Cet indice dépend de l'évolution spatiale des températures avec la latitude ou l'altitude (gradient thermique en °C/km) et temporelle (°C/an). Cet indice est plus faible en montagne (0.08 km/an) qu'en plaine (1.26 km/an) où le gradient thermique est faible. Un indice de vélocité du climat prédit a donc été calculé en utilisant les sorties de modèles climatiques.

		-0.7°C/100m ; 25°	-0.5°C/100m ; 25°	-0.7°C/100m ; 35°
Température	+2°C/100 ans	+6m / an	+9m / an	+4m / an
	+6°C/100 ans	+18m / an	+26m / an	+12m / an

Table 6.1 : Vélocité du climat (m/an) calculé selon 3 modalités (25° ou 35° de pente et -0.5°C/100m ou -0.7°C/100m). Pour rappel, le gradient estival au Mont Ventoux est de -0.76°C/100m, de -0.51°C/100m en Issole et de -0.67°C/100m en Vésubie.

La température se déplacera donc d'une dizaine de mètres par an en distance réelle (distance à parcourir par le sapin pour suivre la température favorable à sa présence ; [Table 6.1](#)). Cette distance sera d'autant plus importante que la pente et le gradient thermique seront faibles et

que la hausse des températures sera élevée. Les fortes pentes observées au niveau des massifs montagneux de Provence, constitueraient donc un avantage pour le maintien du sapin, tout comme les forts gradients thermiques observés au Mont Ventoux. Mais les mesures indirectes de dispersion des graines du sapin (basées sur le géotypage de graines et de mères) ont montré qu'il migre au maximum de 200m en 100 ans (en distance réelle sur une pente de 25° ; Amm 2011 ; cette distance étant probablement sous-estimée puisque la méthode utilisée n'est pas adaptée pour quantifier les événements de dispersion des graines à longue distance [supérieure au kilomètre]). Sachant que le déplacement du climat est de 600m pour une augmentation de la température de 2°C ou de 1.8 km pour une augmentation de 6 °C (Table 6.1), la migration du sapin ne semble pas être assez rapide. De plus, ces distances potentielles de déplacement de la niche observée du sapin sont sous-estimée car les isohyètes vont aussi monter en altitude, à une vitesse probablement plus rapide que celle des isoclines. De plus, pour migrer à plus haute altitude, il faut aussi que le terrain ne soit pas « bloqué » par d'autres espèces, que le sol soit favorable et que la pression d'herbivorie soit réduite (Chauchard *et al.* 2010). Enfin, l'impact des gels tardifs pourrait aussi limiter cette montée en altitude.

Pour conclure, sachant que les capacités de migration du sapin ne devraient pas être assez rapides par rapport à la vitesse du changement climatique, que les capacités d'adaptation par sélection naturelle sont probablement faibles compte tenu de l'âge élevé à la première reproduction, seules la plasticité phénotypique et la variabilité spatiale des conditions environnementales (édaphiques) peuvent empêcher sa probable disparition.

6.4 Quelle gestion est à préconiser face au risque de dépérissement et de mortalité ?

Dans les zones où le risque de mortalité est élevé (limite chaude/sèche de l'aire de répartition de l'espèce, ou conditions topographiques et édaphiques défavorables), de nombreux gestionnaires doutent de la viabilité de leur forêt. De plus amples études sont nécessaires afin de déterminer quelle sylviculture permettra aux arbres de survivre et de continuer de produire. L'objectif final de nos travaux n'étant pas d'élaborer un guide de conduite précis pour les gestionnaires, je me contenterai de donner quelques points de vue.

Contrairement à ce qui est actuellement réalisé, il n'est pas nécessaire de couper en priorité les arbres dont le houppier est endommagé. Même si leur vitalité a diminuée ces dernières années, ils peuvent avoir une meilleure croissance que leurs voisins et ne vont pas obligatoirement mourir. Ces arbres sont peut-être ceux qui se sont adaptés d'un point de vue morphologique (acclimatation) aux nouvelles conditions climatiques. Si nous avons pu observer un compromis entre vulnérabilité et croissance pour certains sapins, les individus poussant dans les meilleures conditions ne doivent pas non plus nécessairement être coupés en priorité puisque ce résultat n'a été observé que sur le Mont Ventoux. Le niveau de croissance radiale relatif et l'évolution temporelle de la croissance doivent être estimés pour qualifier la vitalité de l'arbre en mesurant par exemple sa circonférence à différentes dates, ou en mesurant l'épaisseur des dix derniers cernes par carottage.

Même si le taux de mortalité n'est pas relié au niveau de compétition dans nos sites d'étude, et que les sapins de Vésubie meurent malgré une sylviculture adaptée (peu d'effet de la compétition sur la croissance), la densité des peuplements ne doit pas être trop importante pour éviter un trop rapide épuisement du contenu hydrique du sol.

Même si l'intérêt progressif pour la biodiversité incite les gestionnaires forestiers ou ceux des milieux naturels à laisser les arbres morts sur place, pour conserver ou créer de la diversité chez les organismes décomposeurs du bois, ce choix ne nous semble pas recommandable. La présence de scolytes dans l'écosystème forestier implique une gestion différente. Comme nous l'avons précédemment indiqué, ces coléoptères pathogènes de l'arbre interviennent à tous les niveaux du phénomène de mortalité : ils provoquent une baisse de leur vitalité (facteurs prédisposant) et provoquent leur mort (facteur aggravant). Lorsqu'un insecte a colonisé un arbre, il va pondre des larves qui vont se développer en mangeant les protéines du phloème jusqu'à atteindre le stade adulte où ils partiront recoloniser un nouvel arbre. Ainsi, en laissant des rémanents sur le sol, les scolytes pourront les coloniser et s'y développer très facilement puisqu'ils n'y rencontreront aucune contrainte comme les composés carbonés de défense qui sont produits chez des arbres vivants.

Enfin, comme les possibilités d'adaptation du sapin sont probablement réduites, il est nécessaire d'estimer sa diversité génétique et de caractériser les gènes impliqués dans la tolérance à la sécheresse afin de déterminer quelles populations sont les plus adaptées aux nouvelles conditions environnementales. Des plantations de graines issues de ces populations pourront être réalisées afin de maintenir le sapin pectiné en Provence. Nous pouvons aussi étudier quelles sont les populations les plus adaptées au manque d'eau ou aux gelées tardives à l'aide de transplantations croisées, qui sont actuellement en cours en Issole, Vésubie et au

Mont Ventoux. Une autre possibilité est de remplacer cette espèce par d'autres sapins méditerranéens comme *Abies bornmulleriana* et *A. nordmanniana* dont le niveau de tolérance à la sécheresse est plus élevé (Aussenac 2002). *A. cephalonica*, *A. cilica*, *A. numidica* et *A. pinsapo* peuvent aussi être utilisés mais avec précaution puisqu'ils sont sensibles aux gels tardifs.

6.5 Quelles recherches doivent être favorisées lors des études sur la mortalité ?

D'un point de vue méthodologique, les résultats de ces travaux montrent qu'il est primordial d'estimer la RU du sol en profondeur lorsqu'on étudie les processus de dépérissement et de mortalité. Les méthodes géophysiques de caractérisation des propriétés du sol, comme la résistivité électrique, peuvent s'avérer utiles. Il est aussi intéressant de quantifier la part d'eau prélevée qui vient de profondeur à partir de mesures de la concentration en O¹⁸ dans l'eau transpirée.

Les analyses temporelles de la croissance radiale apportent énormément d'éléments et sont notamment intéressantes lorsqu'on dispose de différents indicateurs de vitalité. Cependant l'échantillonnage des arbres doit être effectué de manière précise selon la question posée. Si nous souhaitons mettre en évidence l'effet de l'altitude, des gradients continus doivent être mis en place dans le cas où le sol est très hétérogène. Ceci permettra aussi d'extraire l'effet de l'âge de manière plus fiable afin d'étudier l'évolution temporelle de la croissance. L'analyse temporelle et spatiale de la variabilité interannuelle de la croissance est aussi intéressante. Le coefficient de Gini, plus adapté que le MS, peut cependant être amélioré, par exemple en le calculant seulement sur les années où la croissance diminue, ce qui le rendrait plus représentatif de la sensibilité d'un arbre à la sécheresse (et moins dépendant de sa sensibilité au surplus d'eau).

A partir des mesures hydriques réalisées dans l'[Annexe 5](#), il est très peu probable que la mortalité du sapin soit provoquée par un dysfonctionnement massif du système conducteur d'eau. Cependant une baisse importante de conductance au niveau des racines probablement associée à de la mortalité racinaire réduit la résilience de l'arbre et augmente sa probabilité de mourir. L'hypothèse d'une "famine carbonée" est donc privilégiée, qu'elle soit causée par un épuisement ou par un mauvais transport des carbohydrates (McDowell 2011). Afin de mieux comprendre les processus qui causent la mortalité, il est nécessaire d'améliorer notre

connaissance sur les changements d'allocation du carbone pendant et après une sécheresse intense, et de connaître quelle stratégie adopte l'arbre.

- Reconstitue-t-il en premier lieu le système racinaire afin de réduire sa vulnérabilité au manque d'eau ?
- Utilise-t-il préférentiellement ses ressources pour se reproduire ? Même si le lien entre la quantité de fruits produits et l'état sanitaire d'un arbre n'a pas été prouvé (Innes 1994), il est probable qu'un arbre qui est proche de la mort alloue ces dernières réserves à la reproduction.
- Privilégie-t-il la croissance radiale afin de reconstituer une surface de xylème important comme l'ont montré Brodribb *et al.* (2010) ?
- Favorisera-t-il la reconstitution des réserves carbonées afin d'être plus résistant aux prochaines sécheresses ?
- Va-t-il augmenter la proportion de carbone alloué aux défenses contre les pathogènes, par exemple en augmentant la densité et la taille des canaux résinifères (Kane et Kolb 2010) ?
- Après une diminution initiale de surface foliaire, l'arbre augmentera-t-il sa production de feuilles afin d'augmenter sa résilience, ou bien restera-t-elle constante pour minimiser les pertes en eau ?

Afin de résoudre ces questions, des expérimentations couplant l'analyse des flux hydriques et de carbone et la croissance de chaque organe de l'arbre (racines, tronc, branches, feuilles, organes reproducteurs) sont indispensables (Ryan 2011).

Concernant la partie modélisation fonctionnelle, une bonne prédiction de la mortalité nécessite de prendre en compte la ressource en eau profonde en séparant le sol en 2 couches minimum ; d'intégrer plus finement l'architecture hydraulique de l'arbre et notamment des paramètres de vulnérabilité à la cavitation (Sperry *et al.* 1998) ; de mieux simuler les changements d'allocation induits par la sécheresse, notamment au niveau des organes ou fonctions mal connus (racines fines, reproduction, défense contre les pathogènes) ; d'intégrer la chute foliaire directement provoquée par la sécheresse...

Enfin, afin de définir des cartes de vulnérabilité à l'échelle du massif ou à celle de l'aire de distribution de l'espèce, la meilleure méthode serait de pouvoir détecter l'état hydrique des arbres par télédétection. Parmi les outils de télédétection existants, la thermographie infrarouge semble être une méthode à privilégier puisqu'elle permet de mesurer la température de surface (Ts) des aiguilles qui sera d'autant plus importante que le stress hydrique sera important (Nourtier *et al.* in prep).

Conclusion

Ce travail a eu pour objectif d'évaluer les facteurs impactant la croissance et la vulnérabilité du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) au dépérissement et à la mortalité. Pour ce faire, nous avons étudié l'évolution spatiale et temporelle de la vitalité à différentes échelles, de l'arbre au versant, en comparant la croissance et la mortalité sur des placettes situées le long de gradients altitudinaux dans trois massifs provençaux (le Mont Ventoux, la forêt domaniale de l'Issole et la forêt de Vésubie). Différentes variables plus ou moins intégratrices du fonctionnement de l'arbre ont été analysées à partir d'observations et de résultats de modélisation.

Tout d'abord nous avons montré que la croissance du sapin pectiné est peu impactée par le manque de lumière mais est par contre très sensible à la sécheresse atmosphérique et édaphique. La baisse de croissance durant les années sèches est liée à un l'arrêt de l'activité du cambium et à une réduction de l'activité photosynthétique par fermeture stomatique, celle-ci étant nécessaire pour éviter l'embolie d'une partie du xylème.

A l'échelle régionale, la productivité du sapin semble être majoritairement contrôlée par la réserve utile du sol alors que les effets de l'altitude et du niveau des précipitations annuelles ou estivales sont plus faibles. Lorsque la variabilité des conditions édaphiques est homogénéisée, un optimum de croissance a été trouvé au Mont Ventoux à altitude intermédiaire. Plus localement, les arbres soumis à un niveau de compétition pour la ressource hydrique élevé ont une croissance plus faible et plus variable.

Ensuite, nous avons trouvé que l'état du houppier d'un arbre n'est pas un bon indicateur spatial des différences de vitalité des arbres puisqu'il n'est pas nécessairement relié au niveau de croissance des arbres ni à leur probabilité de mortalité. L'estimation de la surface d'aubier des arbres par colorimétrie permet de bien différencier les arbres avec différents niveaux de croissance mais n'est pas fiable pour prédire la mortalité.

Nous avons montré que les facteurs reliés à la mortalité sont multiples et complexes. Comme pour la productivité, la capacité de rétention en eau du sol est primordiale pour qualifier le niveau de vulnérabilité des sapins, mais il semble impératif de prendre en compte les réservoirs profonds (jusqu'à 5m). Lorsque les conditions stationnelles sont homogènes, le taux de mortalité augmente vers les basses altitudes ce qui indique que la vulnérabilité des sapins augmente avec la baisse des précipitations et les fortes températures. Ces facteurs considérés comme prédisposant n'affaiblissent pas nécessairement l'arbre. En effet, deux types de mortalité ont été mis en évidence : un premier type concerne les sapins à faible croissance alors que le second rassemble ceux qui ont beaucoup poussé pendant leur jeunesse et dont les structures sont inadaptées à la sécheresse (besoins en eau et carboné trop élevés).

La probabilité de mortalité peut être relativement bien prédite à l'aide de modèles statistiques optimisés en utilisant des variables telles que l'évolution de la croissance des dernières années ou des indicateurs de la sensibilité au climat des arbres. Nous avons montré que le niveau de croissance actuel peut aussi être utilisé mais sous une forme relative. Nos travaux montrent l'intérêt de l'utilisation d'un modèle de fonctionnement de l'arbre basé sur les processus afin de confirmer ou non les résultats expérimentaux. Les simulations effectuées sous CASTANEA corroborent la plupart de nos résultats par exemple en termes de hiérarchisation des effets édaphiques et climatiques ou d'existence d'optimums de croissance. Une meilleure intégration des effets de la sécheresse à l'échelle de l'arbre (chute foliaire massive, changement des règles d'allocation, cavitation d'une partie du xylème...) et une meilleure prise en compte du sol profond devraient permettre d'améliorer leur capacité prédictive et de mieux comprendre les processus associés à la perte de vitalité et la mort de l'arbre.

Nos résultats montrent que même dans le cas d'une forte augmentation de l'intensité des sécheresses estivales le sapin pectiné devrait se maintenir en Provence dans certaines conditions topo-édaphiques, mais leur houppier sera probablement endommagé. Le taux de mortalité des sapins n'étant pas dépendant du niveau de compétition pour la lumière et l'eau, il est difficile de proposer une gestion adaptée à l'augmentation du risque de mortalité. Les arbres défoliés ou gütés ne doivent pas nécessairement être coupés en priorité. Nous pouvons seulement conseiller d'ôter les arbres morts et les rémanents de la placette afin de réduire les populations de scolytes.

Enfin d'un point de vue méthodologique, nous avons pu montrer que la variabilité spatio-temporelle de l'effet de l'altitude sur les conditions climatiques doit nécessairement être étudiée et que la quantification de son impact sur la croissance nécessite l'utilisation de gradients continus. Cependant, dans le cas de sols hétérogènes, l'estimation de l'impact potentiel du changement climatique sur la croissance et la vulnérabilité des arbres nécessiterait plutôt l'utilisation de gradients de réserve utile que de gradients altitudinaux. Il devient nécessaire d'accentuer les efforts de recherche sur l'estimation de la variabilité spatiale des sols, et les mesures expérimentales des flux hydriques et carbonés pour tous les organes de l'arbre afin d'améliorer notre compréhension du processus de mortalité.

References

- A** -----
- Adams HD, Guardiola-Claramonte M, Barron-Gafford GA, Villegas JC, Breshears DD, Zou CB, Troch PA, Huxman TE (2009) Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *PNAS*, 106, 7063–7066
- Allard V, Ourcival JM, Rambal S, Joffre R, Rocheteau A. (2008) Seasonal and annual variation of carbon exchange in an evergreen Mediterranean forest in southern France. *Global Change Biology*, 14, 714-725
- Allen CD (2007) Cross-scale interactions among forest dieback, fire, and erosion in northern New Mexico landscapes. *Ecosystems*, 10, 797–808.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Venetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim JH, Allard G, Running SW, Semerci A., Cobb N (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 660-684
- Amato M, Basso B, Celano G, Bitella G, Morelli G, Rossi R (2008) In situ detection of tree root distribution and biomass by multi-electrode resistivity imaging. *Tree Physiology*, 28, 1441-1448
- Amm A (2011) Contribution à l'estimation des potentialités de migration des essences forestières face au changement climatique: Le cas du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) sur le Mont Ventoux. Thèse de l'Université d'Aix Marseille III. 219pp
- Andreu L, Gutiérrez E, Macias M, Ribas M, Bosch O, Camarero JJ (2007) Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. *Global Change Biology*, 13, 804–815.
- Aussenac G (2002) Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Annals of Forest Science*, 59, 823-832
- Aussenac G, Granier A. (1988) Effects of thinning on water stress and growth in Douglas-fir, *Canadian Journal of Forest Research*, 18, 100–105.
- Awad H, Barigah T, Badel E, Cochard H, Herbette S (2010) Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions. *Physiologia Plantarum*, 139, 280-288
- B** -----
- Badeau V (1995) Etude dendroécologique du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) sur les plateaux calcaires de Lorraine. Influence de la gestion sylvicole. PhD thesis. Université de Nancy I Henry Poincaré, France
- Badeau V, Dupouey JL, Cluzeau C, Drapier J, Le Bas C (2004). Aires potentielles de répartition des essences forestières d'ici 2100. Rendez-vous techniques de l'ONF, hors série n°3 "Forêts et milieux naturels face au changement climatique": 62-66.
- Barbaroux X, Bréda N (2002) Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology*, 22, 1201-1210.
- Bartels D, Sunkar R (2005) Drought and salt tolerance in plants. *Critical Reviews in Plant Science*, 24, 23-58
- Barry RG (1992) Mountain weather and climate. Second edition, Routledge Physical Environment Series, London, 402 pp.
- Beckage B, Osborne B, Gavin DG, Pucko C, Siccama T, Perkins T (2008) A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the Green Mountains of Vermont. *PNAS*, 105, 4197–4202
- Becker M (1987) Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Etude écologique et dendrochronologique. *Annals of Forest Science*, 44, 379-402
- Beniston M, Diaz HF, Bradley RS (1997) Climatic change at high elevation sites: an overview. *Climatic Change*, 36, 233-251

- Berg EE, Henry JD, Fastie CL, De Volder AD, Matsuoka SM (2006) Spruce bark beetle outbreaks on the Kenai Peninsula, Alaska, and Kluane National Park and Reserve, Yukon Territory: relationship to summer temperatures and regional differences in disturbance regimes. *Forest Ecology and Management*, 227, 219-232
- Bernacchi CJ, Pimentel C, Long SP (2003) In vivo temperature response functions of parameters required to model RuBP-limited photosynthesis. *Plant Cell and Environment*, 26, 1419-1430.
- Bert 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. PhD thesis. Université de Nancy I Henry Poincaré, France.
- Bert D, Becker M (1990) Vitalité actuelle et passée du sapin (*Abies alba* Mill.) dans le Jura. Etude dendroécologique. *Annals of Forest Science*, 47, 395-412
- Bert D, Leavitt SW, Dupouey JL (1997) Variations of wood $\delta^{13}\text{C}$ and water-use efficiency of *Abies alba* during the last century. *Ecology*, 78, 1588-1596
- Bigler C, Bräker OU, Bugmann H, Dobbertin M, Rigling A (2006) Drought as an inciting mortality factor in scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems*, 9, 330-343
- Bigler C, Bugmann H (2004) Predicting the time of tree death using dendrochronological data. *Ecological Applications*, 14, 902-914
- Bigler C, Gavin DG, Gunning C, Veblen TT (2007) Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the Rocky mountains. *Oikos*, 116, 1983-1994
- Bigler C, Veblen TT (2009) Increased early growth rates decrease longevities of conifers in subalpine forests. *Oikos*, 118, 1130-1138
- Biondi F, Qeadan F (2008) Inequality in Paleorecords. *Ecology*, 89, 1056-1067
- Black BA, Colbert JJ, Pederson N (2008) Relationships between radial growth rates and lifespan within North American tree species. *Ecoscience*, 15, 349-357
- Blumthaler M, Ambach W, Rehwald W (1992) Solar UV-A and UV-B radiation fluxes at two Alpine stations at different altitudes. *Theoretical and Applied Climatology*, 46, 39-44
- Bontemps JD, Herve JC, Leban JM, Dhote JF (2011) Nitrogen footprint in a long-term observation of forest growth over the twentieth century. *Trees*, 25, 237-251
- Bouriaud O, Bréda N, Dupouey JL, Granier A (2005) Is ring-width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 2920-2933
- Bréda N, Badeau V (2008) Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? *Comptes Rendus Géosciences*, 340, 651-662
- Bréda N, Granier A, Aussenac G (1995) effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiology*, 15, 295-306
- Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63, 625-644.
- Breshears DD, Myers OB, Meyer CW, Barnes FJ, Zou CB, Allen CD, McDowell N, Pockman WT (2009) Tree die-off in response to global change-type drought: mortality insights from a decade of plant water potential measurements. *Frontiers in Ecology and Environment*, 7, 185-189
- Briguglio L (2004) Economic Vulnerability and Resilience: Concepts and Measurements. In Briguglio and Eliawony J Kisanga (eds) *Economic Vulnerability and Resilience of Small States, Islands and Small States Institute and Commonwealth Secretariat*. (2004).
- Brodribb TJ, Bowman DJMS, Nichols S, Delzon S, Burrett R (2010) Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytologist*, 188, 533-542
- Bronson DR, Gower ST, Tanner M, Van Herk I (2009) Effect of ecosystem warming on boreal black spruce bud burst and shoot growth. *Global Change Biology*, 15, 1534-1543.
- Brown LB, Allen-Diaz B (2009) Forest stand dynamics and sudden oak death: Mortality in mixed-evergreen forests dominated by coast live oak. *Forest Ecology and Management*, 257, 1271-1280

- Bugmann H (2001). A review of forest gap models. *Climatic Change*, 51, 259–305.
- Büntgen U, Frank D, Liebhold A, Johnson D, Carrer M, Urbinati C, Grabner M, Nicolussi K, Levanic T, Esper J (2009) Three centuries of insect outbreaks across the European Alps. *New Phytologist*, 182, 929-941
- Büntgen U, Frank D, Wilson R, Carrer M, Urbinati C, Esper J (2008) Testing for tree-ring divergence in the European Alps. *Global Change Biology*, 14, 2443-2453
- Bussotti F, Feretti M (2009) Visible injury, crown condition and growth responses of selected Italian forests in relation to ozone exposure. *Environmental Pollution*, 157, 1427-1437

C -----

- Camarero JJ, Martin E, Gil-Pelegrin E (2003) The impact of needleminer (*Epinotia subsequana*) outbreak on radial growth of silver fir (*Abies alba*) in the Aragón Pyrenees: A dendrochronological assessment. *Dendrochronologia*, 21, 3-12
- Canham CD, LePage PT, Coates KD (2004) A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 778-787.
- Carnicer J, Coll M, Ninyerola M, Pons X, Sanchez G, Peñuelas J (2011) Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *PNAS*, 108, 1474-1478.
- Carrer M, Nola P, Motta R, Urbinati C (2010) Contrasting tree-ring growth to climate responses of *Abies alba* toward the southern limit of its distribution area. *Oikos*, 119, 1515-1525.
- Carton G (2008) Vulnérabilité à l'embolie chez le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) du Mont Ventoux. Mémoire de Master 1 de l'Université de Bordeaux 1.16pp
- Caspersen JP, Kobe RK (2001) Interpecific variation in sapling mortality in relation to growth and soil moisture. *Oikos*, 92, 160-168
- Chapin FS, Schulze ED, Mooney HA (1990) The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, 423-447
- Charlesworth D, Charlesworth B (1987) Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 237-268.
- Charru M, Seynave I, Morneau F, Bontemps JD (2010) Recent changes in forest productivity. *Forest Ecology and Management*, 260, 864-874
- Chauchard S, Beilhe F, Denis N, Carcaillet C (2010) An increase in the upper tree-limit of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Alps since the mid-20th century: a land-use change phenomenon. *Forest Ecology and Management*, 259, 1406-1415
- Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS (2003) Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30, 239–264.
- Cherubini P, Fontana G, Rigling D, Dobbertin M, Brang P, Innes JL (2002) Tree-life history prior to death: two fungal pathogens affect tree-ring growth differently. *Journal of Ecology*, 90, 839-850
- Ciais P, Reichstein M, Viovy N, Granier A, Ogee J, Allard V, Aubinet M, Buchmann N, Bernhofer C, Carrara A, Chevallier F, De Noblet N, Friend AD, Friedlingstein P, Grunwald T, Heinesch B, Keronen P, Knohl A, Krinner G, Loustau D, Manca G, Matteucci G, Miglietta F, Ourcival JM, Papale D, Pilegaard K, Rambal S, Seufert G, Soussana JF, Sanz MJ, Schulze ED, Vesala T, Valentini R (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437, 529–533
- Cochard H (2006) Cavitation in trees. *Comptes Rendus de Physique*, 7, 1018-1026.
- Cochard H, Lemoine D, Améglio T, Granier A (2001) Mechanisms of xylem recovery from winter embolism in *Fagus sylvatica*. *Tree Physiology*, 21, 27-33
- Cook ER, Peters K (1981) The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior Tree-Ring widths series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bulletin*, 41, 45–53.
- Corral-Rivas JJ, Alvarez-Gonzalez JG, Aguirre O, Hernandez FJ (2005) The effect of competition on individual tree basal area growth in mature stands of *Pinus cooperi* Blanco in Durango (Mexico). *European Journal Forest Research*, 124, 133-142

Cornic G (2007) Effet de la température sur la photosynthèse. Cours. Université Paris-Sud.

Courdier F, Ladier J, Mariotte N, Dreyfus P (in prep) Quelle méthodologie utiliser pour approcher l'hétérogénéité des sols forestiers méditerranéen ?

D -----

Darwin C (1859) On the origin of species – By means of natural selection, Eds J. Murray, London, 502pp

Das AJ, Battles JJ, Stephenson NL, van Mantgem PJ (2007) The relationship between tree growth patterns and likelihood of mortality: a study of two tree species in the Sierra Nevada. *Canadian Journal of Forest Research*, 37, 580–597.

Davi H (2010) Rapport du projet DRYADE – Partie de l'unité Ecologie des Forêts Méditerranéennes. 10pp

Davi H, Dufrêne E, Granier A, Le Dantec V, Barbaroux C, François C, Bréda N (2005) Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part II: Validation of the main processes from organ to stand scale. *Ecological Modelling*, 185, 387-405.

Davi H, Gilmann M, Ibanez T, Cailleret M, Bontemps A, Fady B, Lefèvre F (2011) Diversity of leaf unfolding dynamics among tree species: new insights from a study along an altitudinal gradient. *Agricultural and Forest Meteorology* (accepted)

Dawson TE, Mambelli S, Plamboeck AH, Templer PH, Tu KP (2002) Stable isotopes in plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 507-559

Della-Marta PM, Haylock MR, Luterbacher J, Wanner H (2007) Doubled length of western European summer heat waves since 1880, *Journal of Geophysical Research*, 112, D15103.

Delpierre N (2009) Etude du déterminisme des variations interannuelles des échanges carbonés entre les écosystèmes forestiers européens et l'atmosphère: une approche basée sur la modélisation des processus. Thèse de doctorat de l'Université de Paris XI Orsay. 224pp

Delpierre N, Dufrêne E, Soudani K, Ulrich E, Cecchini S, Boé J, François C (2009) Modelling interannual and spatial variability of leaf senescence for three deciduous species in France. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149, 938–948.

Deslauriers A, Giovanelle A, Rossi S, Castro G, Fragnelli G, Traversi L (2009) Intra-annual cambial activity and carbon availability in stem of poplars. *Tree Physiology*, 29, 1223-1235

Deslauriers A, Morin H, Urbinati C, Carrer M (2003) Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Québec (Canada). *Trees*, 17, 477-484

Deslauriers A, Rossi S, Anfodillo T (2007) Dendrometer and intra-annual tree growth: What kind of information can be inferred ? *Dendrochronologia*, 25, 113-124

Desprez-Loustau ML, Marçais B, Nageleisen LM, Piou D, Vannini A (2006) Interactive effects of drought and pathogens in forest trees. *Annals of Forest Science*, 63, 597-612

De Vries W, Klap JM, Erisman JW (2000) Effects of environmental stress on forest crown condition in Europe. Part I. Hypotheses and approach to the study. *Water Air Soil Pollution*, 119, 317–333.

Dirmeyer PA, Koster RD, Guo Z (2006). So global models properly represent the feedback between land and atmosphere? *Journal of Hydrometeorology*, 7, 1177–1198.

Dobbertin M (2005) Tree growth as indicator of tree vitality and if tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research*, 124, 319–333

Dobbertin M, Brang P (2001) Crown defoliation improves tree mortality models. *Forest Ecology and Management*, 141, 271-284

Dobbertin M, Rigling A (2006) Pine mistletoe (*Viscum album ssp austriacum*) contributes to Scots pine (*Pinus sylvestris*) mortality in the Rhone valley of Switzerland. *Forest Pathology*, 36, 309–322.

Dobrowski SZ (2011) A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global Change Biology*, 17, 1022-1035

- Dodson R, Marks D (1997) Daily air temperature interpolated at high spatial resolution over a large mountainous region. *Climate Research*, 8, 1-20
- Dore S, Kolb TE, Montes-Helu M, Sullivan BW, Winslow WD, Hart SC, Kaye JP, Koch GW, Hungate BA. (2008) Long-term impact of a stand-replacing fire on ecosystem CO₂ exchange of a ponderosa pine forest. *Global Change Biology*, 14, 1801-1820
- Douglass AE (1909) Weather cycles in the growth of big trees. *Monthly weather review*
- Dreyer E, Fichter J, Bonneau M (1994) Nutrient content and photosynthesis of young yellowing Norway spruce trees (*Picea abies* L. Karst.) following calcium and magnesium fertilisation, *Plant Soil*, 160, 67–78.
- Drobyshev I, Linderson H, Sonesson K (2007) Relationship between crown condition and tree diameter growth in southern swedish oaks. *Environmental Monitoring Assessment*, 128, 61-73
- Dufrêne E, Davi H, François C, le Maire G, le Dantec V, Granier A (2005) Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecological Modelling*, 185, 407-436
- Du Merle P, Géraud D (1988) Estimation des niveaux d'infestation passés de la tordeuse du sapin *Choritonera murinana* par analyse retrospective des pertes de feuillage et de croissance des arbres. *Annals of Forest Science*, 45, 357-381
- Du Merle P, Guende G (1978). *Geographie du Mont Ventoux. La Terre et La Vie Supplément*, 32: 11-20.

E -----

- Elling W, Dittmar C, Pfaeffelmoser K, Rötzer T (2009) Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. *Forest Ecology and Management*, 257, 1175-1187.
- Enquist BJ (2002). Universal scaling in tree and vascular plant allometry toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Physiology*, 22, 1045–1064.
- Enquist BJ, West GB, Brown JH (2000) Quarter-power allometric scaling in vascular plants: functional basis and ecological consequences. *Scaling in Biology* (eds J.H. Brown & G.B. West), pp. 167–198. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Esper J, Cook ER, Krusic PJ, Peters K, Schweingruber FH (2003) Tests of the RCS method for preserving low-frequency variations in long tree-ring chronologies. *Tree Ring Research*, 59, 81–98
- Esper J, Niederer R, Bebi P, Frank D (2008) Climate signal age effects – Evidence from young and old trees in the Swiss Engaladin. *Forest Ecology and Management*, 255, 3783-3789

F -----

- Fady B, Forest I, Hochu I, Ribiollet A, de Beaulieu JL, Pastuszka P (1999) Genetic differentiation in *Abies alba* Mill. Populations from southeastern France. *Forest Genetics*, 6, 129-138
- Fajardo A, Piper FI, Cavieres LA (2011) Distinguishing local from climate influences in the variation of carbon status with altitude in a tree line species. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 307-318
- Fallour-Rubio D, Guibal F, Klein EK, Bariteau M, Lefevre F (2009). Rapid changes in plasticity across generations within an expanding cedar forest. *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 553-563.
- FAO: Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (2010) Evaluation des ressources forestières mondiales 2010. Rapport principal.
- Farley KA, Kelly EF, Hofstede RGM (2004) Soil organic carbon and water retention following conversion of grasslands to pine plantations in the Ecuadorian Andes. *Ecosystems*, 7, 729–739.
- Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA. (1980) A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149, 78-90.
- Farquhar GD, O'Leary MH, Berry JA. (1982) On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 9:121–37

- Fischer EM, Schär C (2009) Future changes in daily summer temperature variability: driving processes and role for temperatures extremes. *Climate Dynamics*, 33, 917-935
- Fritts HC (1976) Tree-ring and climate. Academic Press, London

G -----

- Galloway JN, Townsend AR, Erisman JW, Bekunda M, Cai Z, Freney JR, Martinelli LA, Seitzinger SP, Sutton MA (2008) Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 320, 889-892
- Ganguly AR, Steinhäuser K, Erikson DJ, Branstetter M, Parish ES, Singh N, Drake JB, Buja L (2009) Higher trends but larger uncertainty and geographic variability in 21st century temperature and heat waves. *PNAS*, 106, 15555-15559
- Gao X, Giorgi F (2008) Increased aridity in the Mediterranean region under greenhouse gas forcing estimated from high resolution simulations with a regional climate model. *Global and Planetary Change*, 62, 195-209
- Gebauer T, Horna V, Leuschner C (2008) Variability in radial sap flux density patterns and sapwood area among seven co-occurring temperate broad-leaved species. *Tree Physiology*, 28, 1821-1830
- Genet H, Bréda N, Dufrêne E (2010) Age-related decline in carbon allocation at tree and stand scales in beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) using a chronosequence approach. *Tree Physiology*, 30, 177-192
- Gillmann M (2010) Influence et rôle de deux facteurs biotiques (*Viscum album* L. et *Scolytidae*) impliqués dans le processus de dépérissement et de mortalité du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) Mémoire de Master de l'Université de Rennes 1. 42pp
- Gillmann M, Cailleret M, Boivin T, Nageleisen LM, Davi H (in prep) Contrasting effects of mistletoe and bark beetles on silver fir growth during decline process.
- Giorgi F (2006) Climate change hot-spots. *Geophysical Research Letters*, 33, L08707.
- Giorgi F, Bi X (2005) Updated regional precipitation and temperature changes for the 21st century from ensembles of recent AOGCM simulations. *Geophysical Research Letters*, 32, L21715.
- Granier A (1981) Etude des relations entre la section du bois d'aubier et la masse foliaire chez le Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco). *Annals of Forest Science*, 38, 503-512
- Granier A., Reichstein M, Bréda N, Janssens IA, Falge E, Ciais P, Grunwald T, Aubinet M, Berbigier P, Bernhofer C, Buchmann N, Facini O, Grassi G, Heinesch B, Ilvesniemi H, Keronen P, Knohl A, Kostner B, Lagergren F, Lindroth A, Longdoz B, Loustau D, Mateus J, Montagnani L, Nys C, Moors E, Papale D, Peiffer M, Pilegaard K, Pita G, Pumpanen J, Rambal S, Rebmann C, Rodrigues A, Seufert G, Tenhunen J, Vesala I, Wang Q (2007). Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agricultural and Forest Meteorology*, 143, 123-145.
- Grassi G, Bagnaresi U (2001) Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* saplings along a natural light gradient. *Tree Physiology*, 21, 959-967
- Grassi G, Vicinelli E, Ponti F, Cantoni L, Magnani F (2005) Seasonal and interannual variability of photosynthetic capacity in relation to leaf nitrogen in a deciduous forest plantation in northern Italy. *Tree Physiology*, 25, 349-360.
- Grote R, Kiese R, Grünwald T, Ourcival JM, Granier A (2011) Modelling forest carbon balances considering tree mortality and removal. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151, 179-190
- Guérard N, Maillard P, Bréchet C, Lieutier F, Dreyer E (2007) Do trees use reserve or newly assimilated carbon for their defence reactions? A ¹³C labelling approach with young Scots pines inoculated with a bark-beetle-associated fungus (*Ophiostoma brunneo ciliatum*). *Annals of Forest Science*, 64, 601-608
- 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*, 6, 599-611.
- Gunderson LH (2000) Ecological resilience – In theory and application. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 31, 425-439

Gutschick VP, BassiriRad H (2003). Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: toward a unified definition and evaluation of their consequences. *New Phytologist*, 160, 21–42.

H -----

- Hajji M, Dreyer E, Marcais B (2009) Impact of *Erysiphe alphitoides* on transpiration and photosynthesis in *Quercus robur* leaves. *European Journal of Plant Pathology*, 125, 63–72
- Hegyí F (1974) A simulation model for managing jack pine stands, in: Fries J. (Ed.), Growth models for tree and stand simulation, Royal Coll. For., Stockholm, pp. 74–90.
- Herbette S, Wortemann R, Awad H, Huc R, Cochard H, Barigah TS (2010) Insights into xylem vulnerability to cavitation in *Fagus sylvatica* L.: phenotypic and environmental sources of variability. *Tree Physiology*, 30, 1448–1455
- Hibbs D, Dreyfus P, Pichot C (*non publié*) Regeneration of *Abies alba* Mill. (silver fir) on Mont-Ventoux, southern France.
- Hoch G, Richter A., Körner C (2003) Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant Cell and Environment*. 26, 1067–1081.
- Hölttä T, Mencuccini M, Nikinmaa E (2009) Linking phloem function to structure: analyses with a coupled xylem–phloem transport model. *Journal of Theoretical Biology*, 259, 325–337
- Hughes RF, Archer SR, Asner GP, Wessman CA, McMurtry C, Nelson J, Ansley RJ (2006) Changes in aboveground primary production and carbon and nitrogen pools accompanying woody plant encroachment in a temperate savanna. *Global Change Biology*, 12, 1733–1747
- Hyvönen R, Ågren GI, Linder S, Persson T, Cotrufo MF, Ekblad A, Freeman M, Grelle A, Janssens IA, Jarvis PG, Kellomäki S, Lindroth A, Loustau D, Lundmark T, Norby RJ, Oren R, Pilegaard K, Ryan MG, Sigurdsson BD, Strömberg M, van Oijen M, Wallin G (2007) The likely impact of elevated [CO₂] nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. *New Phytologist*, 173, 463–480

I -----

- ICP: International Cooperative Programme on Assessment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forests (2006) Manual on Methods and Criteria for Harmonized Sampling, Assessment, Monitoring and Analysis of the Effects of Air Pollution on Forests (Federal Research Center for Forestry and Forest Products, Hamburg, Germany).
- IPCC (2007) Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA., Cambridge.
- IFN (2009) La forêt française. Résultats issus des campagnes d’inventaire 2005 à 2009
- Innes JL (1992) Observation on the crown condition of beech (*Fagus sylvatica* L.) in Britain in 1990. *Forestry*, 65, 35–60.
- Innes JL, Landmann G, Mettendorf B (1993) Consistency of observations of forest tree defoliation in three European countries. *Environmental Monitoring and Assessment*, 25, 29–40.
- Innes JL (1994) The occurrence of flowering and fruiting on individual trees over 3 years and their effects on subsequent crown condition. *Trees*, 8, 139–150.

J -----

- Jackson RB, Sperry JS, Dawson TE (2000) Root water uptake and transport: using physiological processes in global prediction. *Trends in plant science*, 5, 482–488.
- Jandl R (2007) How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma*, 137, 253–268

- Johnstone JA, Dawson (2010) Climatic context and ecological implications of summer fog decline in the coast redwood region. *PNAS*, doi :10.1073/pnas.0915062107
- Jump AS, Hunt JM, Peñuelas J (2006) Rapid climate change related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology*, 12, 2163–2174.
- Jump AS, Matyas C, Peñuelas J (2009). The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 694-701.

K

- Kane JM, Kolb TE (2010) Importance of resin ducts in reducing ponderosa pine mortality from bark beetle attack. *Oecologia*, 164, 601-609
- Keane RE, Austin M, Field C, Huth A, Lexer MJ, Peters D, Solomon A, Wyckoff P (2001) Tree mortality in gap models: Application to climate change. *Climatic Change*, 51, 509-540
- Koelewijn HP, Koski V, Savolainen O (1999) Magnitude and timing of inbreeding depression in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Evolution*, 53, 758-768.
- Körner C (2003) *Alpine plant life*, 2nd edn. Springer, Berlin.
- Körner C (2007) The use of "altitude" in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 569-574.
- Köstner B, Falge E, Tenhunen JD (2002) Age-related effects on leaf area/sapwood area relationships, canopy transpiration and carbon gain of Norway spruce stands (*Picea abies*) in the Fichtelgebirge, Germany. *Tree Physiology*, 22, 567-574
- Kovacs K, Václavík T, Haight RG, Pang A, Cunniffe NJ, Gilligan CA, Meentemeyer RK (2011) Predicting the economic costs and property value losses attributed to sudden oak death damage in California (2010-2020). *Journal of Environmental Management*, 92, 1292-1302
- Kramer K (1995). Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. *Plant Cell and Environment*, 18, 93-104.
- Kurz WA, Dymond CC, Stinson G, Rampley GJ, Neilson ET, Carroll AL, Ebata T, Safranik L (2008) Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature*, 452, 987-990
- Kutscha NP, Sachs IB (1962) Color tests for differentiating heartwood and sapwood in certain softwood tree species. Report 2246, Forest Products Laboratory, Madison, WI, pp. 16.

L

- Ladier J (2004) Les stations forestières des Préalpes sèches : définition, répartition, dynamique, fertilité – ONF, Direction Territoriale Méditerranée, 124pp
- Landmann G (1993) Concepts, définition et caractéristiques générales des dépérissements forestiers. Département Santé des Forêts, 9pp
- Landmann G, Bonneau M, Bouhot-Delduc L, Fromard F, Chéret V, Dagnac J, Souchier B (1995) Crown damage in Norway Spruce and Silver Fir: relation to nutritional status and soil chemical characteristics in the French mountains, in: Landmann G., Bonneau M. (Eds.), Forest decline and atmospheric deposition effects in the French Mountains, Springer, Berlin Heidelberg, New York, pp. 41–81.
- Lebourgeois F (1997) RENECOFOR-Etude dendrochronologique des 102 peuplements du réseau. *Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques*, ISBN 2 – 84207 – 075 – 5, 307p.
- Lebourgeois F (2007) Climatic signal in annual growth variation of silver fir (*Abies alba* Mill.) and spruce (*Picea abies* Karst.) from the French permanent plot network (RENECOFOR). *Annals of Forest Science*, 64, 333–343
- Lebourgeois F, Rathgeber CBK, Ulrich E (2010) Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). *Journal of Vegetation Science*, 21, 364-376.

- Lenoir J, Gegout JC, Guisan A, Vittoz P, Wohlgemuth T, Zimmermann NE, Dullinger S, Pauli H, Willer W, Svenning JC (2010) Going against the flow: potential mechanisms for unexpected downslope range shifts in a warming climate. *Ecography*, 33, 295-303
- Lenoir J, Gegout JC, Marquet PA, de Ruffray P, Brisse H (2008) A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science*, 320, 1768-1771.
- Lévy G, Becker M (1987) Le dépérissement du sapin des Vosges: rôle primordial de déficits d'alimentation en eau. *Annals of Forest Science*, 44, 403-416
- Liang EY, Shao XM, Kong ZC, Lin JX (2003) The extreme drought in the 1920s and its effect on tree growth deduced from tree ring analysis: a case study in North China. *Annals of Forest Science*, 60, 145-152.
- Liebhold AM, Macdonald WL, Bergdahl D, Maestro VC (1995) Invasion by exotic forest pests: a threat to forest ecosystems. *Forest Science*, 41, 1-49.
- Liepelt S, Cheddadi R, de Beaulieu JL, Fady B, Gomory D, Hussendorfer E, Konnert M, Litt T, Longauer R, Terhurne-Berson R, Ziegenhagen B (2009) Postglacial range expansion and its genetic imprints in *Abies alba* (Mill.) - A synthesis from palaeobotanic and genetic data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 153, 139-149.
- Linares JC, Camarero JJ, Carreira JA (2009a) Interacting effects of changes in climate and forest cover on mortality and growth on the southernmost European fir forests. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 485-497
- Linares JC, Delgado-Huertas A, Camarero JJ, Merino J, Carreira JA (2009b) Competition and drought limit the response of water-use efficiency to rising atmospheric carbon dioxide in the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *Oecologia*, 161, 611-624
- Lloret F, Siscart D, Dalmaes C (2004) Canopy recovery after drought dieback in holm-oak Mediterranean forests of Catalonia (NE Spain). *Global Change Biology*, 10, 2092-2099
- Loarie SR, Duffy PB, Hamilton H, Asner GP, Field CB, Ackerly DD (2009) The velocity of climate change. *Nature*, 462, 1052-U111.
- Long SP, Bernacchi CJ (2003) Gas exchange measurements, what can tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany*, 54, 2393-2401.
- Lorenz M, Fischer R, Becher G, Granke O, Roskams P, Nagel HD, Kraft P (2007) Forest condition in Europe 2007. Technical report of ICP Forests. pp. 98
- Lorimer CG (1983) Tests of age-independent competition indices for individual trees in natural hardwood stands. *Forest Ecology and Management*, 6, 343-360.
- Loustau D, Cochard H (1991) Use of a portable transpiration chamber for estimating evapotranspiration in the *Molinia caerulea* understorey of a maritime pine stand. *Annals of Forest Science*, 48, 29-45.
- Luyssaert S, Ciais P, Piao SL, Schulze ED, Jung M, Zaehle S, Schelhaas MJ, Reichstein M, Churkina G, Papale D, Abril G, Beer C, Grace J, Loustau D, Matteucci G, Magnani F, Nabuurs GJ, Verbbeck H, Sulkava M, van der Werf GR, Janssens IA et al. (2010) The European carbon balance. Part 3: forests. *Global Change Biology*, 16, 1429-1450.

M -----

- Macias M, Andreu L, Bosch O, Camarero JJ, Gutiérrez E (2006) Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* Mill.) water stress in its south-western distribution limit. *Climatic Change*, 79, 289-313
- Magnani F, Mencuccini M, Borghetti M, Berbigier P, Berninger F, Delzon S, Grelle A, Hari P, Jarvis PG, Kolari P, Kowalski AS, Lankreijer H, Law BE, Lindroth A, Loustau D, Manca G, Moncrieff JB, Rayment M, Tedeschi V, Valentini R, Grace J (2007) The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature*, 447, 848-852
- Mailly D, Gaudreault M, Picher G, Auger I, Pothier D (2008) A comparison of mortality growth rates between top height trees and average site trees. *Annals of Forest Science*, 66, 202.
- Manion PD (1981) Tree Disease Concepts. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ, pp. 399.

- Marçais B, Bréda N (2006) Role of an opportunistic pathogen in the decline of stressed oak trees. *Journal of Ecology*, 94, 1214–1223
- Marshall JD, Waring RH (1985) Predicting fine root production and turnover by monitoring root starch and soil temperature. *Canadian Journal of Forest Research*, 15, 791-800
- Martin GL, Ek AR (1984) A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth. *Forest Science*, 30, 731–743
- Martinez-Vilalta J, Piñol J (2002) Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management*, 161, 247-256
- Martinez-Vilalta J, Vanderklein D, Mencuccini M (2007) Tree height and age-related decline in growth in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Oecologia*, 150, 529-544
- Martinez-Meier A, Sanchez L, Pastorino M, Gallo L, Rozenberg P (2008) What is hot in tree-rings? The wood density of surviving douglas firs to the 2003 drought and heat-wave. *Forest Ecology and Management*, 256, 837-843
- Massaccesi G, Roig FA, Martinez Pastur GJ, Barrera MC (2008) Growth patterns of *Nothofagus pumilio* trees along altitudinal gradients in Tierra del Fuego, Argentina. *Trees*, 22, 245-255.
- Matesanz S, Gianoli E, Valladeres F (2010) Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Science*, 1206, 35–55
- Mayr S, Cochard H, Améglio T, Kikuta SB (2007) Embolism formation during freezing in the wood of *Picea abies*. *Plant Physiology*, 143, 60–67.
- McDowell N (2011) Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, 155, 1051-1059
- McDowell N, Barnard H, Bond BJ, Hinckley T, Hubbard RM, Ishii H, Köstner B, Magnani F, Marshall JD, Meinzer FC, Phillips N, Ryan MG, Whitehead D (2002) The relationship between tree height and leaf area: sapwood area ratio. *Oecologia*, 132, 12-20
- McDowell N, Pockman WP, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A., Williams DG, Yepez EA (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178, 719-739.
- McDowell N, Sevanto S (2010) The mechanisms of carbon starvation: how, when, or does it even occur at all? *New Phytologist*, 186, 264-266.
- Medlyn BE, Dreyer E, Ellsworth D, Forstreuter M, Harley PC, Kirschbaum MUF, Le Roux X, Montpied P, Strassmeyer J, Walcroft A, Wang K, Loustau D (2002) Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant Cell and Environment*, 25, 1167-1179
- Meehl GA, Tebaldi C (2004) More intense, more frequent and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science*, 305, 994-997
- Meinzer FC, Bond BJ, Warren JM, Woodruff DR (2005) Does water transport scale universally with tree size? *Functional Ecology*, 19, 558–565.
- Mencuccini M, Martínez-Vilalta J, Hamid HA, Korakaki E, Vanderklein D, Lee S, Michiels B (2005) Size, not cellular senescence, explains reduced vigour in tall trees. *Ecology Letters*, 8, 1183–1190.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Miyazawa Y, Kikuzawa K (2005) Winter photosynthesis by saplings of evergreen broadleaved trees in a deciduous temperate forest. *New Phytologist*, 165, 857–66
- Mizoue N, Dobbertin M (2003) Detecting differences in crown transparency assessments between countries using the image analysis system CROCO. *Environmental Monitoring and Assessment*, 89, 179-2003
- Morin X, Améglio T, Ahas R, Kurz-Besson C, Lanta V, Lebourgeois F, Miglietta F, Chuine I (2007) Variation in cold hardiness and carbohydrate concentration from dormancy induction to bud burst among provenances of three European oak species. *Tree Physiology*, 27, 817–825.

Moser L, Fonti P, Büntgen U, Esper J, Luterbacher J, Franzen J, Frank D (2009) Timing and duration of European larch growing season along altitudinal gradients in the Swiss Alps. *Tree Physiology*, 30, 225-233.

Mueller RC, Scudder CM, Porter ME, Trotter T, Gehring CA, Whitham TG (2005) Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts. *Journal of Ecology*, 93, 1085-1093

N -----

Nageleisen LM *et al.* (2005) Manuel de notation des dommages forestiers (symptômes, causes, état des cimes). Département de la santé des forêts. 87pp.

Negrón JF, McMillin JD, Anhold JA, Coulson D (2009) Bark beetle-caused mortality in a drought-affected ponderosa pine landscape in Arizona, USA. *Forest Ecology and Management*, 257, 1353-1362

Nicault A, Guiot J, Edouard JL, Brewer S (2010) Preserving long-term fluctuations in standardisation of tree-ring series by the adaptative regional growth curve (ARGC), *Dendrochronologia*, 28, 1-12

Niinemets U (2002) Stomatal conductance alone does not explain the decline in foliar photosynthetic rates with increasing tree age and size in *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Tree Physiology*, 22, 515-535.

Niinemets U, Cescatti A, Rodeghiero M, Tosens T (2005) Leaf internal diffusion limits photosynthesis more strongly in older leaves of Mediterranean evergreen broad-leaved species. *Plant, Cell and Environment* 28, 1552-1566.

Niinemets U, Tenhunen JD, Beyschlag W (2004) Spatial and age-dependent modifications of photosynthetic capacity in four Mediterranean oak species. *Functional Plant Biology*, 31, 1179-1193.

Norby RJ, Warren JM, Iversen CM, Medlyn BE, McMurtrie RE (2010) CO₂ enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. *PNAS*, 107, 19368-19373

Nouals D (2000) Les Sapinières en région Provence Alpes-Côte d'Azur : Typologie des stations forestières Extension potentielle du sapin, 1. Les Alpes pré-ligures, ONF, Direction Régionale PACA, Cellule Régionale d'Appui Technique, 50 p.

Nourtier M, Chanzy A, Yingge X (in prep) The detection of water stress in forest: potentially of thermal infrared remote sensing.

O -----

Ogle K, Pacala SW (2009) A modeling framework for inferring tree growth and allocation from physiological, morphological and allometric traits. *Tree Physiology*, 29, 587-605.

Ohlemüller R, Gritti ES, Sykes MT, Thomas CD (2006) Quantifying components of risk for European woody species under climate change. *Global Change Biology*, 12, 1788-1799

Oliva J, Colinas C (2007) Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: Role of management, historic dynamics and pathogens. *Forest Ecology and Management*, 252, 84-97.

Opio C, Jacob N, Coopersmith D (2000) Height to diameter ratio as a competition index for young conifer plantations in northern British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management*, 137, 245-252

P -----

Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, 37, 637-669.

Paulsen J, Weber UM, Körner C (2000) Tree growth near treeline: abrupt or gradual reduction with altitude? *Arctic Antarctic Alpine Research*, 32, 14-20

Pauly H (2006) Bilan de la santé des forêts 2005 – Résultats 2005 du réseau complémentaire canicule. Département Santé des Forêts. 9pp.

- Pedersen BS (1998) The role of stress in the mortality of Midwestern oaks as indicated by growth prior to death. *Ecology*, 79, 79-93
- Peguero-Pina JJ, Camarero JJ, Abadía A, Martín E, González-Cascón R, Morales F, Gil-Pelegrín E (2007) Physiological performance of silver fir (*Abies alba* Mill.) populations under contrasting climates near the south-western distribution limit of the species. *Flora*, 202, 226-236
- Petit RJ, Hampe A. (2006) Some evolutionary consequences of being a tree. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, 37, 187–214
- Petit RJ, Hu FS, Dick CW (2008) Forests of the past: A window to future changes. *Science*, 320, 1450-1452.
- Phillips NG, Buckley TN, Tissue DT (2008). Capacity of old trees to respond to environmental change. *Journal of Integrative Plant Biology* 50, 1355–1364
- Polge H (1964) Délimitation de l'aubier et du bois de coeur par analyse densitométrique de clichés radiographiques. *Annals of Forest Science*, 21, 605-623
- Ponette-Gonzalez AG, Weathers KC, Curran LM (2010) Water inputs across a tropical montane landscape on Veracruz, Mexico: synergistic effects of land cover, rain and fog seasonality, and interannual precipitation variability. *Global Change Biology*, 16, 946-963
- Poorter L, Kitajima K (2007) Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology*, 88, 1000–1011
- Pruyn ML, Harmon ME, Gartner BL (2003) Stem respiratory potential in six softwood and four hardwood tree species in the central cascades of Oregon. *Oecologia*, 137, 10–21.
- Puddu A, Luisi N, Capretti P, Santini A (2003) Environmental factors related to damage by *Heterobasidion abietinum* in *Abies alba* forests in Southern Italy. *Forest Ecology and Management*, 180, 37-44.
- Pusey PL (1991) Influence of prunus necrotic ringspot virus on growth, productivity, and longevity of peach trees. *Plant Disease*, 75, 847-851

Q

- Quesney T (2008) Observatoire déperissement des forêts des Alpes-Maritimes ; rapport 2008-11-25, ONF DT Méditerranée, pôle RDSA

R

- Rambal S (1984) Water balance and pattern of root water uptake by *Quercus coccifera* L. evergreen scrub. *Oecologia*, 62, 18-25.
- Ramirez-Valiente JA, Lorenzo Z, Soto A, Valladeres F, Gil L, Aranda I (2009) Elucidating the role of genetic drift and natural selection on cork oak differentiation regarding drought tolerance. *Molecular Ecology*, 18, 3803-3815
- Rebetez M, Dobbertin M (2004) Climate change may already threaten Scots pine stands in the Swiss Alps. *Theoretical and Applied Climatology*, 79, 1-9
- Reich PB, Hobbie SE, Lee T, Ellsworth DS, West JB, Tilman D, Knops JMH, Naeem S, Trost J (2006) Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO₂. *Nature*, 440, 922–925.
- Reich PB, Oleksyn J (2008) Climate warming will reduce growth and survival of Scots pine except in the far North. *Ecology Letters*, 11, 588-597
- Restoux G, Silva DE, Sagnard F, Torre F, Klein E, Fady B (2008) Life at the margin: the mating system of Mediterranean conifers. *Web Ecology*, 8, 94–102.
- Rice KJ, Matzner SL, Byer W, Brown JR (2004) Patterns of tree dieback in Queensland, Australia: the importance of drought stress and the role of resistance to cavitation. *Oecologia*, 139, 190–198.
- Rich PM, Breshears DD, White AB (2008) Phenology of mixed woody herbaceous ecosystems following extreme events: net and differential responses. Special feature on phenology. *Ecology*, 89, 342–352.

- Rigling A, Eilmann B, Koechli R, Dobbertin M (2010) Mistletoe-induced crown degradation in Scots pine in a xeric environment. *Tree Physiology*, 30, 845-852
- Robakowski P, Monpied P, Dreyer E (2002) Temperature response of photosynthesis of silver fir (*Abies alba* Mill) seedlings. *Annals of Forest Science*, 59, 163-170
- Robakowski P, Monpied P, Dreyer E (2003) Plasticity of morphological and physiological traits in response to different levels of irradiance in seedlings of silver fir (*Abies alba* Mill). *Trees*, 17, 431-441.
- Robakowski P, Wyka T, Samardakiewicz S, Kierzkowski D (2004) Growth, photosynthesis, and needle structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) under different canopies. *Forest Ecology and Management*, 201, 211-227
- Roderick ML, Farquhar GD, Berry SL, Noble IR (2001) On the direct effect of clouds and atmospheric particles on the productivity and structure of vegetation. *Oecologia*, 129, 21-30
- Rolland C (2003) Spatial and seasonal variations of air temperature lapse rates in Alpine Regions. *Journal of Climate*, 16, 1032-1046
- Rouault G, Candau JN, Lieutier F, Nageleisen LM, Martin JC, Warzée N (2006) Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Annals of Forest Science*, 613-624.
- Running SW (2008) Ecosystem disturbance, Carbon, and Climate. *Science*, 321, 652-653
- Ryan MG, Yoder BJ (1997) Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience*, 47, 235-242
- Ryan MG (2011) Tree responses to drought. *Tree Physiology*, 31, 237-239

S -----

- Sagnard F, Barberot C, Fady B (2002) Structure of genetic diversity in *Abies alba* Mill. From southwestern Alps: multivariate analysis of adaptive and non-adaptive traits for conservation in France. *Forest Ecology and Management*, 157, 175-189
- Sala A (2009) Lack of direct evidence for the carbon-starvation hypothesis to explain drought-induced mortality in trees. *PNAS*, 106: E68; author reply E69
- Sala A, Piper F, Hoch G (2010) Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytologist*, 186, 274-281
- Sala A, Tenhunen JD (1996) Simulations of canopy net photosynthesis and transpiration in *Quercus ilex* L. under the influence of seasonal drought. *Agricultural and Forest Meteorology*, 78, 203-222.
- Sarris D, Christodoulakis D, Körner Ch (2007) Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. *Global Change Biology*, 13, 1187-1200.
- Savolainen O, Pyhäjärvi T, Knürr T (2007) Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology Evolution & Systematics*, 38, 595-619.
- Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet ED, Hemmingsen EA (1965). Sap pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*, 148, 339-346.
- Schweingruber FH (1988) *Tree Rings: Basics and Applications of Dendrochronology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland. 276p.
- Sevruk B (1997) Regional dependency of precipitation-altitude relationship in the Swiss alps. *Climatic Change*, 36, 355-369
- Simonin K, Kolb TE, Montes-Helu M, Koch GW (2006) Restoration thinning and influence of tree size and leaf area to sapwood area ratio on water relations of *Pinus ponderosa*. *Tree Physiology*, 26, 493-503
- Smith MD (2011) An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research. *Journal of Ecology*, 99, 656-663
- Solla A, Sánchez-Miranda A, Camarero JJ (2006) Radial-growth and wood anatomical changes in *Abies alba* infected by *Melampsorella caryophyllacearum*: a dendroecological assessment of fungal damage. *Annals of Forest Science*, 63, 293-300.
- Solomon S, Plattner GK, Knutti R, Friedlingstein P (2009) Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions. *PNAS*, 106, 1704-1709.

- Sperry JS, Adler FR, Campbell GS, Comstock JP (1998) Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model. *Plant Cell and Environment*, 21, 347-359
- Spiecker H (1996) Growth Trends in European Forests. European Forest Institute Research Report 5. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Srayeddin I, Doussan C (2009) Estimation of the spatial variability of root water uptake of maize and sorghum at the field scale by electrical resistivity tomography. *Plant Soil*, 319, 185-207
- Stadt KJ, Huston C, Coates KD, Feng Z, Dale MRT, Lieffers VJ (2007) Evaluation of competition and light estimation indices for predicting diameter growth in mature boreal mixed forests. *Annals of Forest Science*, 64, 477-490.
- Sthultz CM, Cehring CA, Whitham TG (2009) Deadly combination of genes and drought: increased mortality of herbivore-resistant trees in a foundation species. *Global Change Biology*, 15, 1949-1961
- Stout DL, Sala A. (2003) Xylem vulnerability to cavitation in *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus ponderosa* from contrasting habitats, *Tree Physiology*, 23, 43–50.
- Suarez ML, Ghermandi L, Kitzberger (2004) Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus* – site, climatic sensitivity and growth trends. *Journal of Ecology*, 92, 954-966
- Swaty RL, Deckert RJ, Whitham TG, Gehring CA. (2004) Ectomycorrhizal abundance and community composition shifts with drought: predictions from tree rings. *Ecology*, 85, 1072–1084.
- Szymura TH (2009) Concentration of elements in silver fir (*Abies alba* Mill.) needles as a function of needles' age. *Trees*, 23, 211-217

T -----

- Thabeet A, Vennetier M, Gadbin-Henry C, Denelle N, Roux M, Caraglio Y, Vila B (2009) Response of *Pinus sylvestris* L. to recent climate change in the French Mediterranean region. *Trees*, 23, 843–853.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, Ferreira de Siqueira M, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarsveld AS, Midgley GF, Miles L, Ortega-Huerta MA, Peterson AT, Phillips OL, Williams SE (2004) Extinction risk from climate change, *Nature*, 427, 145-148
- Tsopelas P, Angelopoulos A, Economou A, Soulioti N (2004) Misteltoe (*Viscum album*) in the forest of Mount Parnis, Greece. *Forest Ecology and Management*, 202, 59-65

U -----

- Urban O, Kosvancova M, Marek MV, Lichtenthaler HK (2007) Induction of photosynthesis and importance of limitations during the induction phase in sun and shade leaves of five ecologically contrasting tree species from the temperate zone. *Tree Physiology*, 27, 1207–1215

V -----

- Valladeres F, Niinemets U (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences, *Annual Review of Ecology Evolution & Systematics*, 39, 237-257
- van-Mantgem PJ, Stephenson NL, Byrne JC, Daniels LD, Franklin JF, Fulé PZ, Harmon ME, Larson AJ, Smith JM, Taylor AH, Veblen TT (2009) Widespread increase of tree mortality rates in the Western United States. *Science*, 323
- Vieilledent G, Courbaud B, Kunstler G, Dhôte JF (2010) Mortality of silver fir and Norway spruce in the Western Alps – a semi-parametric approach combining size-dependent and growth-dependent mortality. *Annals of Forest Science*, 67, 305.

W -----

- Waghorn MJ, Watt MS, Mason EG (2007) Influence of tree morphology, genetics, and initial stand density on outerwood modulus of elasticity of 71-year-old *Pinus radiata*. *Forest Ecology and Management*, 244, 86-92.
- Wallner W (1987) Factors affecting insect population dynamics: differences between outbreak and non-outbreak species, *Annual Review of Entomology*, 32, 317-340.
- Wang X, Wang C, Zhang Q, Quan X (2010) Heartwood and sapwood allometry of seven Chinese temperate tree species. *Annals of Forest Science*, 67, 410.
- Wardle JA, Allen RB (1983) Dieback in New Zealand *Nothofagus* forests. *Pacific Science*, 37, 397-404.
- Webster R, Rigling A, Walthert L (1996) An analysis of crown condition of *Picea*, *Fagus* and *Abies* in relation to environment in Switzerland. *Forestry*, 69, 347-355.
- Wilcox BP, Breshears DD, Allen CD (2003) Ecohydrology of a resource conserving semiarid woodland: temporal and spatial scaling and disturbance. *Ecological Monographs*, 73, 223-239.
- Williams AP, Still CJ, Fischer DT, Leavitt SL (2008) The influence of summertime fog and overcast clouds on the growth of a coastal California pine: A tree-ring study. *Oecologia*, 156, 601-611.
- Wolf H (2003) EUFORGEN technical guidelines for genetic conservation and use of silver fir (*Abies alba*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy
- Wunder J, Bigler C, Reineking B, Fahse L, Bugmann H (2006) Optimisation of tree mortality models based on growth patterns. *Ecological Modelling*, 197, 196-206
- Wunder J, Reineking B, Bigler C, Bugmann H (2008) Predicting tree mortality from growth data: how virtual ecologists can help real ecologists. *Journal of Ecology*, 96, 174-187

X -----

- Xu L, Baldocchi DD. 2003. Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature. *Tree Physiology*, 23, 865-877.

Y -----

- Yingge X, Chanzy A, Nourtier M (in prep) Evaluation of electrical tomography to estimate soil water storage capacity of rocky soils.

Z -----

- Ziegler AD, Giambelluca TW, Tran LT et al. (2004) Hydrological consequences of landscape fragmentation in mountainous northern Vietnam: evidence of accelerated overland flow generation. *Journal of Hydrology*, 287, 124-146.
- Zierl B (2004) A simulation study to analyse the relations between crown condition and drought in Switzerland. *Forest Ecology and Management*, 188, 25-38
- Zweifel R, Zimmermann L, Zeugin F, Newbery DM (2006) Intraannual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *Journal of Experimental Botany*, 57, 1445-1459.

Remerciements :

Je ne suis pas certain qu'il faille rappeler qu'une thèse n'est pas un travail personnel mais est le fruit d'une collaboration intense entre le doctorant, son directeur de thèse, l'équipe technique, les autres membres du laboratoire de recherche et certains chercheurs "externes".

Ainsi, je souhaite tout d'abord remercier Hendrik qui m'a fait confiance dans ce projet de thèse, et au cours des stages précédents. Grâce à l'indépendance qu'il m'a accordée, j'ai pu découvrir les mystères de la dendrochronologie, du LICOR, de CASTANEA, de la météorologie en montagne, et ... le Japon, la Hongrie, les Baléares, la Finlande... Ses larges connaissances scientifiques, son ouverture d'esprit et sa faculté de bien faire "des milliards de trucs à la fois" m'impressionneront toujours. Je le remercie donc pour ses conseils précieux et toujours judicieux.

Tout ce travail n'aurait pas été possible sans la "fine équipe" technique : Florence, Nicolas et William. Leur faculté d'adaptation aux nouveaux protocoles et nouvelles mesures est assez impressionnante. Leurs domaines de prédilection sont la dendrométrie et la pédologie, mais en parcourant la thèse on peut se rendre compte qu'une quantité importante de données sur les traits foliaires, l'état sanitaire des arbres, leur croissance... a été acquise, et qu'elle est (à mon avis) de qualité (cf AQR) ! Il est clair que vous êtes une ingénieure et des techniciens exceptionnels !

Mais à mes yeux leurs qualités professionnelles ne sont rien comparées à leurs qualités humaines. Je remercie Hendrik d'avoir suscité ma curiosité et amélioré mes connaissances culturelles, politiques, philosophiques et scientifiques lors de nombreuses soirées où alternaient les + et les -. Je remercie Florence pour sa disponibilité, le partage du panier bio et les nombreuses discussions sur la Drôme, l'ACA, l'environnement... Merci à Nicolas, l'humble, pour sa gentillesse, l'initiation en escalade, ses talents culinaires et ses connaissances naturalistes... Mon plus grand regret est de n'avoir pas pu grimper sur les glaciers alpins en ta compagnie. Enfin William, le bourreau des cœurs (d'arbre), la tête dans la lune mais le cœur sur terre et toujours prêt à rendre service et à partager ses compétences botaniques. Merci à vous quatre pour ces semaines de terrain inoubliables (Cordoeil, cime du Gélas, combe de FontFiolle...).

Je souhaite aussi remercier toutes les personnes avec qui j'ai travaillé durant cette thèse : Marie l'écologue physicienne picarde qui finira éthologue en Afrique, toujours posée et de bonne humeur au réveil comme en fin de soirée ; Gwen le dj stateux bayésien ; Annab, la joyeuse marseillaise – et fière de l'être – dont les talents d'agent

matrimoniale sont réels ; Olivier l'écologue architecte du sapin ; et Philippe, Bruno, Sylvie, Marion, Aurore, François... pour les discussions scientifiques très enrichissantes. Une pensée aussi aux collègues experts en dendro d'avoir répondu à mes nombreux questionnements (Nathalie, Vincent, François, Cyrille, Didier...) et aux membres du comité de thèse. Enfin un grand merci à tous les membres de l'équipe DFCV de l'IMEP qui m'ont permis d'enseigner cette dernière année et de terminer ma thèse dans un cadre très favorable.

Tout ceci n'aurait pas été possible sans moments de décompression et de vidange cérébrale. Un grand merci aux amis d'Avignon et notamment à mes colloques Jean-Marie : Julie, Julie, Marie et Mathieu pour les soirées apéros – jeux – débats – films où se mêlaient volontiers Bat, Carole, Céline, François, Jérem, Julien, Maïté, Myriam, Nico, Rémi, Servane, Zé...

Un grand merci en particulier à toi Julie pour avoir supporté mes récentes sautes d'humeur, et pour tous les moments passés ensemble durant cette dernière année.

Grazie mille à Annab, Flo, Gwen, Pat, Zit pour les soirées zik à rallonge et les missions jogging-bières.

Une pensée spéciale pour les amis de Clessé (79), expatriés ou non, qui ont toujours été présents dans les moments durs. Un grand merci au néo-cucullois Fab et Anne-Lise pour leur présence, les missions rando dans l'Hérault, raquettes au Ventoux et dans le Vercors et pour les semaines alpines où, faute d'avoir apprivoiser des bouquetins, d'autres clesséens nous accompagnaient. Il est assez aisé de retrouver les amis montagnards, ils ont ou auront tous une cicatrice sur le genou. Donc merci à Chacha, Dédé, Gast, Got, Jean, Lolotte, Marie, Marion et Nico pour ces grandes épopées. Je n'oublie pas non plus tous les autres, toujours présents autour d'une bonne tablée pour parler de tout et de rien, et d'en rire, dont la liste ne peut être énumérée ici. J'ai cependant une pensée spéciale pour Arno & Jess, Beauregard & July, Chacha, Dewey & Cathy, Djodj, Elsa, Flo & Mel, Gast, Got & Heïdi, Jean, Jonas, Juniors & Juniores, Lolotte & Sido, Marco & Karine, Pop, Rhum & Léa, Tag & Elo, Tsuts, Valet & Linette...

Enfin un grand merci à ma famille de m'avoir soutenu durant les années étudiantes et d'avoir toujours été présente à mes côtés.

Résumé : Ces dernières décennies, la baisse des précipitations estivales en région méditerranéenne associée à l'augmentation des températures a provoqué une diminution de la vitalité des espèces arborées. En raison de sa forte sensibilité à la sécheresse et de sa présence en limite sud de son aire de répartition, les taux de défoliation et de mortalité observés chez le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) en Provence sont importants. Mais la forte variabilité spatiale de la mortalité au sein et entre les placettes indique que les facteurs qui causent la mortalité sont multiples, complexes et peuvent différer selon l'échelle spatiale étudiée.

A partir de placettes situées le long de gradients altitudinaux et topographiques localisées dans trois massifs provençaux (Mont Ventoux, forêt domaniale de l'Issole et forêt de Vésubie), nous avons estimé la variabilité spatiale de la mortalité du sapin et l'avons relié aux variables environnementales et endogènes de l'arbre responsables de son mauvais état sanitaire. L'impact des conditions climatiques, édaphiques, biotiques et des caractéristiques de l'arbre et du peuplement a d'abord été estimé sur la croissance des sapins, puis sur la probabilité de mortalité. Les capacités de rétention en eau des sols semblent avoir un rôle prépondérant sur la croissance et sur la mortalité du sapin par comparaison avec les effets de l'altitude ou des conditions climatiques, ce qui est confirmé par les simulations d'un modèle de fonctionnement basé sur les processus. Les taux de mortalité sont d'autant plus élevés que différents agents biotiques sont présents et abondants. Contrairement aux hypothèses de départ, le processus de mortalité ne semble pas être complètement connecté à celui de dépérissement évalué par l'estimation des dommages au niveau du houppier. De plus si dans certaines conditions les arbres morts sont ceux dont la croissance radiale était la plus faible au cours de leur vie, dans d'autres cas ce sont ceux qui montrent une forte croissance dans les stades juvéniles. Des modèles statistiques de prédiction de mortalité ont été conçus et révèlent la nécessité de prendre en compte la pente de l'évolution de la croissance des dernières années et les variables de croissance relative. Si le sapin est mal adapté aux futures conditions environnementales, il est néanmoins peu probable qu'il disparaisse complètement des massifs provençaux.

Mots clés : Mortalité, sécheresse, croissance, fonctionnement, changement climatique, modélisation, Santé des arbres, sapin pectiné.

Summary : During last decades, the decrease in summer rainfalls and temperatures rising caused decline in vitality of several woody species in the Mediterranean area. Due to its high sensitivity to drought and its location at the southern part of its distribution range, high defoliation and mortality rates are observed on silver fir (*Abies alba* Mill.) in Provence. But the large spatial heterogeneity in mortality, within and between, plots indicates that the factors inducing tree mortality are numerous, complex and can differ between studied spatial scales.

Using several plots located along altitudinal and topographic gradients on three mountains in Provence (Mont Ventoux, forêt domaniale de l'Issole and forêt de Vésubie), we estimated the spatial variability of silver fir mortality and related it to environmental and endogenous variables which caused crown damages. The impact of climatic, edaphic and biotic conditions and of tree and stand characteristics was assessed on silver fir growth and on the probability of mortality. Soil water capacities seem to have predominant effect of growth and mortality compared with altitudinal or climatic variability effects. This was confirmed by simulations of silver fir functioning using a process-based model. Mortality rates are all the more important since numerous and diverse biotic agents are present. Contrary to initial hypotheses, the mortality process seems not to be always linked with the declining one which is assessed by crown damages estimations. In addition, if in some cases dead trees are those with the lowest growth rates during lifetime, in other cases, dead trees showed high growth rates during the juvenile phase. Statistical models were produced in order to predict mortality and highlight the need to use radial growth trends during last years and relative growth variables at this aim. If silver fir is maladapted to futures environmental conditions, its disappearance of the mountains in Provence is not likely.

Keywords : Mortality, drought, growth, functioning, climate change, modelling, tree health, silver fir.

THESE

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR de l'université Paul-Cézanne - Aix-Marseille III

préparée au laboratoire : **URFM – UR629 - INRA Avignon**

dans le cadre de l'Ecole Doctorale Sciences de l'Environnement

Spécialité : *Ecologie*

Par

Maxime Cailleret

<p>Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné en Provence</p>
--

ANNEXES

Table des matières

Annexe 1	5
Effects of climate on diameter growth of co-occurring <i>Fagus sylvatica</i> and <i>Abies alba</i> along an altitudinal gradient.	
Annexe 2	41
Comparison of drought-induced decline and mortality processes on silver fir among three sites in Provence, south-east France.	
Annexe 3	77
Global change induces contradictory age effects on tree-ring growth sensitivity to climate.	
Annexe 4	105
How to predict drought-induced tree mortality from radial growth data?	
Annexe 5	137
Regulation of silver fir (<i>Abies alba</i> Mill.) transpiration during drought in relation to soil characteristics.	
Annexe 6	175
Partitioning of silver fir Leaf Mass Area (LMA) and Leaf Area (LA) variations, from organs to populations.	
Annexe 7	205
Modélisation du fonctionnement des sapins du Mont Ventoux.	

Annexe 1

**Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and
Abies alba along an altitudinal gradient**

Cailleret M, Davi H.

INRA, URFM, UR 629, Domaine Saint Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon Cedex 9.

Publié dans *Trees, Structure and Functions*

Cailleret M, Davi H (2011)

Trees, 25, 265-276. DOI 10.1007/s00468-010-0503-0

Abstract

In high-elevation forests, growth is limited by low temperatures, while in Mediterranean climates drought and high temperatures are the main limiting factors. Consequently, the climate-growth relationships on Mont Ventoux, a mountain in the Mediterranean area, are influenced by both factors. Two co-occurring species were studied: silver fir (*Abies alba* Mill.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.), whose geographical distribution depends on their low tolerance to summer drought at low altitude/latitude, and low temperatures (late frost and short length of the growing season) at high altitude/latitude. Firs and beeches distributed along an elevational gradient were investigated using dendroecological methods. Silver fir growth was found to be more sensitive to summer water stress than beech. On the other hand, beech growth was more impacted by extreme events such as the 2003 heat wave, and negatively related to earlier budburst, which suggests a higher sensitivity to late frost. These results are confirmed by the different altitudinal effects observed in both species. Beech growth decreases with altitude whereas an optimum of growth potential was observed at intermediate elevations for silver fir. Recent global warming has caused a significant upward shift of these optima. As found for the period 2000-2006, rising temperatures and decreasing rainfall may restrain growth of silver fir. If these trends continue in the future beech might be favored at low altitudes. The species will have a reduced capacity to migrate to higher altitudes due to its sensitivity to late frosts, although an upward shift of silver fir is likely.

Keywords: Growth; Altitude; *Abies alba*; *Fagus sylvatica*; Climate change; Drought

Introduction

Tree growth will be modified in response to climate change. It is now well established that warmer temperatures (Christensen et al. 2007) would increase tree growth, due to a lengthening of the growing season (e.g., Menzel and Fabian 1999; Bronson et al. 2009; Delpierre et al. 2009) and higher metabolic rates during winter and spring (Paulsen et al. 2000), especially at high altitudes/latitudes (Theurillat and Guisan 2002). A positive impact of elevated CO₂ on tree growth is also expected due to higher photosynthesis rates (Hyvönen et al. 2007), even if some experimental studies did not confirm this hypothesis (Handa et al. 2006). On the other hand, these positive effects may be moderated by the likely increase in autotrophic respiration due to higher temperatures, and by the predicted decline in summer precipitation in the south of Europe (Christensen et al. 2007). First, tree water deficit negatively affects tree-ring formation by inhibiting cell division and enlargement (Zweifel et al. 2006). Second, it reduces carbon assimilation via a stomatal control of photosynthesis and transpiration (Breda et al. 2006). In addition, an earlier budburst may increase the probability of late frost impact in temperate, boreal or mountainous zones (Hanninen 2006). All these phenomena impact physiological processes and thus stem radial growth and tree vigor (Dobbertin 2005). But as some contradictory effects are expected, co-occurring species with different functional strategies can exhibit different responses to global change (Büntgen et al. 2007; Green 2007).

Silver fir (*Abies alba* Mill.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.) often co-occur in the mountain vegetation belt. In this paper we studied both species at their Southern Alps margin: on Mont Ventoux, a French mountain located in the Mediterranean area. In this ecosystem, silver fir and beech are recolonizing planted pine stands (Chauchard et al. 2007) and are undergoing rapid environmental changes because both warming and drought trends were considerable. During the twentieth century, warmer temperatures and nitrogen

deposition has led to an increase in radial growth of silver fir (Bert 1992; Pinto et al. 2007) and beech (Badeau 1995). However, in the Mediterranean region, with the accumulation of summer droughts, new forest decline have also been observed (Jump et al. 2006; Sarris et al. 2007; Piovesan et al. 2008). On Mont Ventoux observed trends could be the consequence of the contradictory effects of both reduced frost and increased drought. Consequently, a better understanding of the species-specific effects of climate is needed to determine costs and benefits for beech and silver fir in this context and to predict future competitive ability.

The assessment of climate-growth relationships provides understanding of the effect of averaged climate and extreme events. To our knowledge, climatic responses of silver fir and beech have been analyzed many times, but separately (Bert 1992; Badeau 1995; Desplanque et al. 1998; Rolland et al. 2000; Dittmar et al. 2003; Lebourgeois et al. 2005; Manetti and Cutini 2006; Di Filippo et al. 2007; Lebourgeois 2007). The impact of extreme events has also been studied alone, for example by focusing on the consequences of the summer 2003, which impacted forest productivity throughout Europe (Ciais et al. 2005; Granier et al. 2007; Pichler and Oberhuber 2007). Assessing the variability of tree-ring components of silver fir and beech along an elevational gradient can consequently be useful to reveal different growth responses to climate, and their sensitivity to frost and drought (Guehl 1985; Badeau 1995; Dittmar et al. 2006; Geßler et al. 2007). With increasing altitude, reduced temperatures, shorter growing season, increased exposure to wind and reduced nutrient supply should negatively impact growth rates (Coomes and Allen 2007; Körner 2007). However, in the Mediterranean region where summer drought is the main limiting factor, low elevation sites may also be affected by declining precipitation.

The aims of this study were: (1) to describe if these co-occurring species are impacted in a same way by monthly-averaged climate and climatic events, by respectively analyzing climate-growth relationships and the effects of the 2003 heat wave for both species; (2) to

examine the different altitudinal effects on tree growth and if the conclusion agrees with the first analysis; and (3) to investigate if recent climate change has differently impacted growth of both species according to altitude.

Materials and methods

Study site

The study was conducted on Mont Ventoux (44°11'N; 5°17'E), a calcareous mountain located in the southwestern Alps, 1909 m above sea level (a.s.l.). Originally forested, Mont Ventoux suffered massive deforestation from the 12th century onwards as the wood from the trees was used to serve the demands for shipbuilding, firewood and charcoal and because of grazing. In 1850, it was almost entirely deforested and mixed *Abies alba* – *Fagus sylvatica* forests were reduced to small forest islands. A decrease in grazing combined with reforestation efforts undertaken in the 20th century (using pines) made it possible for post-pioneers (*e.g.* *Sorbus aria*, *Acer opalus*) and shade-tolerant species (such as silver fir and beech) to gradually recolonize the planted stands. Substrates range between limestone lithosol to one meter deep colluvium. However, soil water content is probably low considering the percentage of coarse material (between 50 and 80%), high slope (25° on average) and water infiltration into the calcareous bedrock. On the north-facing slope of Mont Ventoux (weather station of Mont Serein, 1445 m a.s.l., 1993-2006), mean annual temperature has been 6.8°C. The distribution of rainfall (1300 mm on average) is characteristic of a Mediterranean climate: the driest season is summer and rainfall occurs mostly in autumn. The elevational effect on temperature on the studied gradient was assessed in 2007 and 2008 by five HOBO Pro V2 microloggers located at 995m, 1117m, 1225m, 1340m and 1485m. The number of late frost

days was calculated from April to June. As the altitudinal effect on rainfall varies between years, we used longer data (2000-2005) from seven meteorological stations distributed throughout Mont Ventoux (100m, 300m, 430m, 792m, 1100m, 1445m, 1455m).

Study species

Silver fir (*Abies alba* Mill.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.) are two shade-tolerant species which need high atmospheric humidity due to their weak tolerance to summer drought (Geßler et al. 2007; Lebourgeois 2007). In France, both species are distributed in mountainous regions (Pyrenees, Vosges, Jura, Massif-Central, Alps) while beech is found in plain in northern regions as well. Their ranges are currently expanding in mountainous regions due to pastoral abandonment and forest maturation (Chauchard et al. 2007). On Mont Ventoux, beech is present in the form of coppice or high forest, between 950 to 1500m a.s.l. on the north- and south- facing slopes (Ladier et al. 2007). On the northern slope fir is generally associated with beech. This affinity reveals that both species are generally influenced in the same way by environmental conditions. However, their wood production mechanisms belong to two different functional groups, and silver fir needles persist seven to nine years on the twig in contrast to deciduous beech. Concerning phenology, beech budburst on the study site generally begins two weeks earlier than silver fir.

Tree-ring processing

73 firs and 77 beeches were sampled along a continuous elevational transect from 970 to 1530m (a.s.l.) on the north-facing slope of Mont Ventoux. The continuous transect followed the same slope orientation (NNW) and was chosen to minimize non-climatic variations, such as soil heterogeneity and management. For the same goal, and to have a reasonable sample size for the dendroclimatic analysis, dominant and codominant trees were sampled, explaining

the variability in ages (Table 1). Suppressed trees were excluded from the study because of their high sensitivity to competition. For the analysis the individuals were ranged in five classes of increasing altitudes (F1-F5 for silver fir and B1-B5 for beech). Cores were extracted in autumn 2006 and 2007 with an increment borer, 1.3m above the ground and perpendicular to the slope to avoid compression wood (for silver fir) and tension wood (for beech). After preparation with a razor blade, cores were scanned at 1200dpi. Ring limits were pointed using the semi-automatical software CooRecorder v5.3 and coordinates were transcribed into the nearest 0.01mm ring-width using CDendro v5.3 (CDendro 5.3 & CooRecorder 5.3; Larsson L.A. et al. 2006; Cybis Elektronik & Data AB. Sweden). Individual series were checked for missing rings and dating errors and mean chronologies were calculated using CDendro v5.3. Classical dendrochronological parameters were respectively computed for all the individual series and for the mean chronologies (Fritts 1976). Mean sensitivity (MS) was calculated to characterize relative intensity of year-to-year changes in growth. Calculation of the first autocorrelation coefficient (A1) was made for each tree to assess the influence of the previous year's growth upon the current year.

To study growth trends, basal area increments (BAI, mm²) were calculated from ring widths (RW, mm) assuming a circular outline of stem cross-sections. When a core did not reach the pith, the total missing width was estimated using the curvature of the innermost rings of the sample. The number of years estimated to the pith is based on the growth rate after the missing segment (Esper et al. 2003). Age effect was removed using the mean regional age curve (RC) of BAI of both species. This theoretical growth curve is exclusively dependent on the cambial age of the tree and is assumed to be correct for a given species in a given area (Bert 1992; Esper et al. 2003). In addition to the study sampling, 227 firs cored in 2008 (Cailleret et al. submitted) and 84 beeches cored in 2007 close to the study site were used to process these curves. A mean radial growth index (GI) was calculated for each tree

$$GI = \sum_{t=1}^{t=n} \frac{BAI_{(x,t)}}{BAI_{(RC,t)}}$$

where $BAI_{(x,t)}$ and $BAI_{(RC,t)}$ are the BAI of the tree x at the cambial age t , and the corresponding theoretical value of BAI given by the regional curve. A GI superior to 1 indicates that the tree had a better growth than the average. The date effect, i.e. the effect of recent environmental changes, was also removed because RC was performed using both old and young trees, which have grown under different conditions, and not using old trees alone. This procedure makes it possible to test the effect of altitude but not to compare growth of both species.

Recent change of growth optima along the altitudinal gradient with date was assessed by comparing GI for the whole period (all years) and GI for the 2000-2006 period. Linear regressions between BAI and years were fitted for each individual and for the master chronology of both species to identify significant temporal growth trends between 2000 and 2006. Even though the regression included only seven points, a significant negative trend ($p < 0.1$) is a sound indication of decline in tree growth (Pedersen 1998; Dobbertin 2005; Piovesan et al. 2008).

Climate-growth relationships

Analyses of the climate-growth responses were conducted using detrended series. Ring widths were first detrended with a negative exponential or linear function and then with a cubic spline with 50% frequency response for 75 years using the ARSTAN software (Cook 1985). Autoregressive modelling of residuals (ARMA) and bi-weight robust estimation of the mean were used to calculate chronology indices for each ring component. Pearson correlation coefficients between annual growth indices and monthly precipitation and temperatures were then calculated separately using the statistical software R (R for Windows version 2.8.0; R

Development Core Team 2008). Climate-growth relationships were calculated using meteorological data from Carpentras (99m a.s.l.), the closest station with long-term meteorological time series (1964-2006). Carpentras and Mont Ventoux differ in altitude but they belong to the same climate sub-unit according to monthly precipitation patterns as defined by Guiot (1986). Each growth index was related to monthly mean, maximum and minimum temperatures and monthly rainfall from the previous July to August of the growth year (i.e 14*4 variables). Consequently, current climate and climate feedback due to the previous year were taken into account.

Effect of budburst date on growth was studied by matching spring phenological data with the increment index for the year 2006. First, as spring phenology varies with altitude (Dittmar and Elling 2006), a potential budburst date for each elevational level was estimated as the average of observed dates for trees located at this level. Secondly, a “phenological discrepancy” (ΔB_d) was calculated for each tree based on the difference between potential and observed date to determine which trees had an early budburst ($\Delta B_d < 0$) and which had a delayed one ($\Delta B_d > 0$). Finally, the difference between individual growth index and the average of indices of trees situated at the same level was calculated for each tree to extract elevational and current climate effects on growth. A growth index ratio superior to 0 indicated that this tree proportionally had a better increment in 2006 than its neighbours at the same elevational level. We then analysed if differences in growth between individuals are linked to differences in budburst dates and altitude using generalized linear models.

Results

Characteristics of the tree-ring chronologies

Numerical features of tree-ring chronologies are summarized in Table 1. Elevational levels were slightly different between silver fir and beech. For example, the range of F1 (silver fir of the lowest altitude class) was from 970 to 1040m a.s.l. whereas B1 (beech of the lowest altitude class) was from 1000 to 1100m a.s.l.. These differences do not reflect a differential distribution of each species on Mont Ventoux, but rather differences along the transect where trees were sampled. Ages were also heterogeneous, although beeches sampled were on average older than firs (88.2 to 72.6; $p=0.001$; unpaired t-test). Mean sensitivity (MS) was lower for silver fir (0.20 ± 0.04) than for beech (0.30 ± 0.05) and no statistical differences between elevational levels were found ($p>0.1$; unpaired t-test). First-order autocorrelation coefficients were high, not statistically different between silver fir and beech (0.63 and 0.67 respectively; $p=0.19$; $df=115$), and were also positively correlated with age ($r^2=0.47$ and $r^2=0.22$; $p<0.001$). The well-synchronization between chronologies of both species (RW; $r^2=0.41$), and the high mean series correlation ($r^2=0.58$ for silver fir; $r^2=0.52$ for common beech) indicated a common growth forcing.

Contrasting radial growth-climate relationships

Growth responses to climate showed species-specific differences (Table 2). While silver fir was only negatively affected by high temperatures during September of the previous year, negative correlations between beech growth and temperatures were significant for July and August. Moreover, a weak positive effect of rainfall was only found for beech at low altitudes, indicating a negative impact of previous summer drought. Winter conditions seemed to have no clear explanatory impact, except for beech with a negative effect of November temperatures at high altitude (B4 and B5), and a positive one at low altitude (B1). A positive effect of temperature was also found for silver fir in February of the current year. The effect

of maximum temperatures in April on radial growth differed between the two species. Particularly at high elevation and for codominant trees (data not shown), positive responses were observed for silver fir in contrast to beech, which was negatively influenced by high temperatures in April. This effect can be linked to budburst, which largely depends on spring meteorological conditions. In 2006, differences in radial growth between trees were related to differences in budburst date. Beech trees with delayed leaf-out had better growth than those whose budburst was earlier whatever altitude, ($p < 0.05$; Table 3). For silver fir, radial increment was slightly negatively related with a positive budburst discrepancy. This trend seemed to be stronger at low altitude (Table 3).

During the beginning of summer (May-June) beech radial growth was observed to be independent of rainfall except in B2; whereas a positive impact of May temperatures appeared at high altitude. For silver fir, growth was more dependent on summer drought, indicated by the positive correlations between growth indices and rainfall in June, July, and even in May for trees at low elevations. Silver fir growth was also negatively correlated with temperature, especially at low altitudinal sites.

Altitudinal effect on growth

In the years 2007 and 2008 mean temperatures decreased on the north-facing slope by 0.71°C for every 100m rise in altitude, and the mean number of spring frost days increased exponentially with up to 9.5 frost days per year at 1500m (a.s.l.) (Fig. 1a). For the period 2000-2005 spring and summer rainfall (March to August) increased in average 14mm per 100m (Fig. 1b). GI was used to analyze the altitudinal effect. Elevational effects on radial growth were different between species. For silver fir the maximum value was observed at an intermediate altitudinal level (F3) (mean GI = 1.60; Fig. 2a). Minima were observed for the low-elevational (F1) (0.74) and for the high-elevational level group (F5) (0.72). Growth

indices of beech trees located at B2 were significantly different from those growing at higher altitude (B3, B4 and B5), but not to those located at B1 (Fig. 2b) indicating a global negative relationship between altitude and tree-ring growth.

Climate change and growth trends

Since 1964 there was a clear warming trend in mean annual temperatures ($r^2=0.60$, $p<0.001$), which corresponds to an increase of 0.4°C per decade and was more pronounced during summer (0.6 to 0.7°C by decade; Fig. 3). Since the 1980s this warming has been associated with a decrease in summer rainfall (Fig. 4).

The effects of altitude on growth (GI) in the 2000-2006 period differed from the period studied as a whole (Fig. 2a-2b). When comparing present and past growth (grey and black lines), an upward shift of growth potentials appears. For beech, lower GI values were found for trees at level B1, while differences between B2 and B3, B4 and B5 were not significant anymore (Fig. 2b). The upward shift was more obvious for silver fir (Fig. 2a). Growth optimum was still located at F3. Even if not significant, trees located at higher altitudes (F4 and F5) seemed to show higher GI values compared with those at lower altitudes (F1 and F2).

As in most of Europe, weather conditions in the 2003 summer on Mont Ventoux were exceptional. At the weather station of Mont Serein (1445m a.s.l.) temperatures during June till August were 3.3°C above average (19.3°C compared to 16°C). Rainfall corresponded to 67% of the mean (92.8mm compared to 138.8mm) but could have been partly counterbalanced by high rainfall in April (172.4mm compared to 124.1mm). However, in 2003 BAI of beech and silver fir was close to the average of the 2000-2006 period (respectively 102% and 104% compared to the mean; Fig. 4). Nevertheless, an important decrease in BAI was found in 2004, where silver fir and beech growth were 16% and 29% respectively below average

compared to the reference period. A negative relationship between altitude and 2004 increment was observed for silver fir ($p < 0.001$; $r = -0.43$) but not for beech ($p > 0.1$). This growth decline does not only depend on a post-effect of 2003 drought, since meteorological conditions during the 2004 growing period were also particular. A dry period was recorded at the beginning of summer, with only 7.3mm of rainfall during June and July, instead of 86.7mm on average, but with normal temperatures.

Since the beginning of the 21st century there has been a significant decrease in BAI: 38 of the 73 firs (52%) had a negative slope over time, whereas only 5 trees had a positive slope (Table 4). This trend was also found for the master chronology whose slope was negative (BAI; $-65.5\text{mm}^2/\text{year}$; $p = 0.006$). No significant trend was observed for the growth of 70% of the beeches (54 of 77), and 25% had a negative slope. The non-significant slope of the average chronology ($p = 0.43$) emphasized these results.

Discussion

Growth of both co-occurring species

Values of mean sensitivity and of mean series correlation were high and in agreement with previous studies (Desplanque et al. 1998; Dittmar et al. 2003; Lebourgeois et al. 2005; Lebourgeois 2007), which demonstrated a high suitability for dendroclimatic analysis for both species (Table 1). Silver fir was observed to be less sensitive to environmental changes than beech, which is likely due to the persistence of needles in winter and to a higher maximal root depth (Stokes et al. 2007), yielding higher growth inertia.

High autocorrelation values indicated that the tree-ring width of both species was influenced by growth conditions of previous years (Table 1). High temperatures during July to

September of the previous year negatively impact wood production of the next year (Table 2), and more precisely earlywood production (Desplanque et al. 1998; Lebourgeois et al. 2005; Di Filippo et al. 2007), by changing the dynamic of carbohydrate storage, decreasing the root elongation and inducing leaf fall. Other mechanisms can also be envisaged such as delayed bud differentiation or abnormal losses of hydraulic conductivity (Selås et al. 2002; Lebourgeois 2007). No strong influence of winter conditions (January to March) was observed. Silver fir resists winter frosts well (Guehl 1985; Aussenac 2002), whereas beech develops mechanisms to recover hydraulic conductivity after winter cavitation (Cochard et al. 2001).

During the growing period, meteorological conditions differently impact the radial growth of both species. It is commonly accepted that high temperatures in April positively influence tree growth by causing earlier budburst and cambium activation, which lengthen the growing season and increase carbon assimilation (Davi et al. 2006; Delpierre et al. 2009). In this study, the same trend was observed for silver fir as in other dendroclimatic studies (Bert 1992; Manetti and Cutini 2006). However, for beech, whose budburst began two weeks before silver fir, a significant negative effect of maximal temperatures in April was observed for trees growing at high altitude. This report should not be attributed to different evolutionary adaptation along the altitudinal gradient due to the historical context of forests of Mont Ventoux. As silver fir and beech trees were reduced to small forest islands in 1850, due to large deforestation, genetic diversity should be reduced such as the adaptation processes since this period. The most convincing hypothesis to explain this result is that an earlier budburst increases the risk of late frost damage on open buds and young leaves. These spring frosts can kill leaves blocking carbon assimilation and thus provoking a decrease in radial growth (Dittmar et al. 2006; Awaya et al. 2009). Budburst could also be advanced due to high temperatures in autumn. According to Chuine and Cour (1999), the more chilling units are

accumulated, the less forcing units are subsequently needed for budburst, which can also explain the negative relationship between November temperatures and beech growth at high altitude. This explanation is confirmed by the results obtained by comparing radial growth of trees with different budburst date (Table 3). In 2006, beeches whose leaf-out was earlier had lower growth than those whose budburst was later. Analysis of minimal temperatures at the meteorological station located at 1445m strengthens this conclusion. Negative temperatures were indeed recorded during 2006 beech budburst: six in April, four in May and one in June. To conclude, beech seems to be more sensitive to spring frost than silver fir.

The beginning of the current summer (May-July) differently affects wood production of both species. Drought during the first half of summer (May-July) negatively influenced ring-width of silver fir, particularly latewood (Lebourgeois 2007). These results can be explained by a high vulnerability to drought-induced cavitation, which involves a rapid and complete stomatal closure to avoid xylem embolism (Guicherd 1994; Aussenac 2002), and by an inhibition of cell division and enlargement (Zweifel et al. 2006). In contrast, beech growth indices were not related to summer rainfall and a positive effect of May temperatures was found at high altitude. This correlation with temperature shows that the conditions at the beginning of the growing season are important for cambial activity and wood production (Skomarkova et al. 2006; Čufar et al. 2008).

Mean radial increment variations with altitude were consistent with previous dendroclimatic results. Until the end of the 20th century, silver fir growth optimum was at intermediate altitudes (between 1140 and 1240m a.s.l.) with lower values at lower and higher elevation. For beech, growth changes along the elevational gradient were less clear. Tree-ring growth analysis seemed to indicate that the optimum was between 1100 and 1230m a.s.l., with a mean radial growth between 1000 and 1100m not significantly different from the optimum, while height growth patterns seemed more confused. Below 1000m, beech trees are

very scattered. This under representation at lower elevations was probably due to low recolonization rates from upper refuge sites. Presence of beech down to an altitude of 800m is possible (Fig. 5). Coomes and Allen (2007) have recently reported a decrease in potential growth rate with altitude caused by reduced temperatures and shorter growing season. However, in their study water limitation at low elevations was not as important as on Mont Ventoux. In the Mediterranean region, where summer drought is the main growth limiting factor, trees located on low elevational sites may be more constrained than those on upper sites because of the positive effect of altitude on water availability: less evaporation and more precipitation (Fig. 1b).

Climate change effects

Climate in south-eastern France showed an increase in mean annual and especially summer temperatures since the 1960s, which was associated with a decrease in summer rainfall since the 1980s (Fig. 3). It is well known that global warming and nitrogen deposition have increased tree radial growth (Hyvönen et al. 2007). Constant age methods have demonstrated this increase for both species (Bert 1992; Badeau 1995). However, our results also show that the effect of altitude on radial growth has changed. For the 2000-2006 period, trees growing in high altitudinal sites showed a high increase in radial growth, whereas trees at lower elevations did not grow better. This shift in growth optima to higher altitudes is consistent with the upward shift of species range recently observed and attributed to global change (Beckage et al. 2008; Lenoir et al. 2008; Jump et al. 2009). The intensity of factors limiting growth at low elevation (drought) has increased, whereas those which restrict carbon assimilation at upper elevation sites (low temperatures) have decreased. However, this upward shift can be mitigated by species-specific effects. For example, at high elevations, changes in

budburst date could be connected with changes in late frosts damage probabilities and in competitiveness, which could alter beech vitality

Since the beginning of 21st century, with the increase in summer drought frequency and intensity, most of the silver firs showed a decline of their growth (Table 4) and vitality. In the worst cases this led to mortality. For beech no significant trend was evident in this study. Even if several authors have already found a decrease in beech growth at its southern range edge (Peñuelas and Boada 2003; Jump et al. 2006; Piovesan et al. 2008), beech is able to survive periods of reduced water availability (Dittmar et al. 2003), which also explains why other authors have found an increasing growth potential for beech (Geßler et al. 2007).

It is predicted that climate change will cause an increase in the frequency of extreme events, such as heat waves (Meehl and Tebaldi 2004). The 2003 summer was exceptional due to the intensity and duration of high temperatures (Schar et al. 2004; Rebetez et al. 2006). In France, the South-East was the region with the highest rainfall deficit (50 to 70% below average; Landmann et al. 2003). Nevertheless, no significant growth decrease was observed that year for both study species on Mont Ventoux. This result does not agree with studies on beech in Catalonia (Jump et al. 2006) or in north-eastern France (Granier et al. 2007) where tree growth was significantly reduced. The study of vegetative response to 2003 heat wave in the Swiss Alps revealed that trees located in the mountain zone (700m–1400m) showed a decrease in growth, whereas an increase was observed in the subalpine zone (1400m–2100m; Jolly et al. 2005). This demonstrates that the impact of these extreme events on radial growth depends on the site- and species-specific responses to climatic factors (Pichler and Oberhuber 2007). Lag-effects of this heat wave cannot be deduced in this study due to the occurrence of severe drought in spring 2004, in summer 2005 and 2006. Moreover post-drought growth reductions occurring the following year (2004) were more detectable in beech.

Probable modification of species' range

The elevational gradient can be schematized as a curve where the two major limiting factors progress exponentially with altitude (Fig. 5). The number of frost days and their intensity increase exponentially with the upward shift in altitude (Fig. 1a). As elevation decreases, the frequency, intensity and duration of summer drought increase exponentially due to the combination of rising temperatures and decreased rainfall (Fig. 1a and Fig. 1b). Therefore, the future distribution of both species can change. In Mediterranean area, rising temperatures and decreasing rainfall (4-27%) are predicted (Christensen et al. 2007). Along with these trends a growth decline is expected for silver fir, and the species could disappear at the lowest altitudes and on soils with low water content, replaced by more drought tolerant species such as *Fagus sylvatica*, *Quercus pubescens* or *Acer opalus* (Fig. 5). Beech vitality would probably be less effected, except if the expected increase in intensity, frequency and duration of heat-waves occur (Meehl and Tebaldi 2004). It is commonly accepted that both warming and a decrease in anthropogenic pressure may favor the upward expansion of species distribution. Although a rise of 70m in altitude has already been observed for beech in the Montseny Mountains (Peñuelas and Boada 2003), an upward shift of beech would be limited by the likely increase in late frost damage (Hanninen 2006; Augspurger 2009). At higher altitude silver fir could completely take advantage of higher carbon assimilation due to rising temperatures and lengthening of the growing season (winter and summer photosynthesis). Factors limiting its shift would be mainly seed dispersion, along with edaphic and topographic conditions. If climatic events are not taken into account silver fir is predicted to face higher risks than common beech (Ohlemüller et al. 2006). However, the probable increase in late frost and heat-wave frequency and intensity would put beech at a disadvantage. These results need to be completed by considering other dynamic processes (regeneration, herbivory, intra-

and interspecific competition, seed production and dispersion), and can be mitigated in some sites by changes in soil with altitude.

Co-occurring species can show quite divergent responses to climate despite occupying nearby niches and can be differently impacted by environmental changes such as those induced by global change. Using tree rings as proxy of tree growth give interesting results but further research is needed to investigate these relationships for different-aged trees, and under others environmental conditions (with different growth-limiting factors).

Acknowledgements

The authors wish to thank Nicolas Mariotte, William Brunetto and Florence Courdier for their support in the field. We would also like to thank Philippe Dreyfus and Bruno Fady for reading and comments on the paper. We are very grateful to Julia Fady-Welterlen and May Myklebust for the English revision of the whole manuscript. Thanks are also due to anonymous reviewers for their useful comments. This study was supported by the French National Institute for Agronomical Research (ECOGER Project).

References

- Augsburger CK (2009) Spring 2007 warmth and frost: phenology, damage and refoliation in a temperate deciduous forest. *Funct Eco* 23:1031-1039. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01587.x
- Aussenac G (2002) Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Ann For Sci* 59:823-832
- Awaya Y, Tanaka K, Kodani E, Nishizono T (2009) Responses of beech (*Fagus crenata* Blume) stand to late spring frost damage in Morioka, Japan. *For Ecol Manag* 257:2359-2369. doi:10.1016/j.foreco.2009.03.028
- Badeau V (1995) Etude dendroécologique du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) sur les plateaux calcaires de Lorraine. Influence de la gestion sylvicole. PhD Thesis. Université de Nancy I Henry Poincaré. France.
- Beckage B, Osborne B, Gavin DG, Pucko C, Siccama T, Perkins T (2008) A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the Green Mountains of Vermont. *PNAS* 105:4197-4202
- Bert GD (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. PhD Thesis. Université de Nancy I Henry Poincaré. France
- Breda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006) Temperate forests trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptations processes and long-term consequences. *Ann For Sci* 63:625-644. doi:10.1051/forest:2006042
- Bronson DR, Gower ST, Tanner M, Van Herk I (2009) Effect of ecosystem warming on boreal black spruce bud burst and shoot growth. *Glob Change Biol* 15:1534–1543. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01845.x
- Büntgen U, Franck CD, Kaczka RJ, Verstege A, Zwijacz-Kozica T, Esper J (2007) Growth responses to climate in a multi-species tree-ring network in the Western Carpathian Tatra Mountains, Poland and Slovakia. *Tree Physiol* 27:689-702
- Cailleret M, Bert D, Davi H (submitted in *Trees*) Global change induces contradictory age effects on tree-ring growth sensitivity to climate.
- Chauchard S, Carcaillet C, Guibal F (2007) Patterns of land-use abandonment control tree-recruitment and forest dynamics in Mediterranean mountains. *Ecosystems* 10:936-948
- Christensen JH, Hewitson B, Busuioc A, Chen A, Gao X, Held I, Jones R, Kolli RK, Kwon WT, Laprise R, Magaña Rueda V, Mearns L, Menéndez CG, Räisänen J, Rinke A, Sarr A, Whetton P (2007) Regional Climate Projections. In : Solomon S, Qin D, Manning M et al. (ed) *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Chuine I, Cour P (1999) Climatic determinants of budburst seasonality in four temperate-zone tree species. *New Phytol* 143:339-349
- Ciais P, Reichstein M, Viovy N, Granier A, Ogee J, Allard V, Aubinet M, Buchmann N, Bernhofer C, Carrara A, Chevallier F, De Noblet N, Friend AD, Friedlingstein P, Grunwald T, Heinesch B, Keronen P, Knohl A, Krinner G, Loustau D, Manca G, Matteucci G, Miglietta F, Ourcival JM, Papale D, Pilegaard K, Rambal S, Seufert G, Soussana JF, Sanz MJ, Schulze ED, Vesala T, Valentini R (2005). Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437:529-533
- Cochard H, Lemoine D, Améglio T, Granier A (2001) Mechanisms of xylem recovery from winter embolism in *Fagus sylvatica*. *Tree Physiol* 21:27-33

- Cook E (1985) A time series analysis approach to tree-ring standardization. PhD dissertation, University of Arizona, Tucson.
- Coomes DA, Allen RB (2007) Effects of size, competition and altitude on tree growth. *J Ecol* 95:1084-1097
- Čufar K, Prislan P, De Luis M, Gricar J (2008) Tree-ring variation, wood formation and phenology of beech (*Fagus sylvatica*) from a representative site in Slovenia, SE Central Europe. *Trees* 22:749–758. doi: 10.1007/s00468-008-0235-6
- Davi H, Dufrêne E, Francois C, Le Maire G, Loustau d, Bosc A, Rambal S, Granier A, Moors E (2006) Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems. *Agric For Meteorol* 141:35-56. doi:10.1016/j.agrformet.2006.09.003
- Delpierre N, Dufrêne E, Soudani K, Ulrich E, Cecchini S, Boé J, François C (2009) Modelling interannual and spatial variability of leaf senescence for three deciduous species in France. *Agric For Meteorol* 149:938-948. doi:10.1016/j.agrformet.2008.11.014
- Desplanque C, Rolland C, Michalet R (1998) Dendroécologie comparée du sapin blanc (*Abies alba*) et de l'épicéa commun (*Picea abies*) dans une vallée alpine de France. *Can J For Res* 28:737-748
- Di Filippo A, Biondi F, Čufar K, de Luis M, Grabner M, Maugeri M, Saba EP, Schirone B, Piovesan G (2007) Bioclimatology of beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Eastern Alps: spatial and altitudinal climatic signals identified through a tree-ring network. *J Biogeogr* 34:1873-1892. doi:10.1111/j.1365-2699.2007.01747.x
- Dittmar C, Elling W (2006) Phenological phases of common beech (*Fagus sylvatica* L.) and their dependence on region and altitude in Southern Germany. *Eur J For Res* 125:181-188
- Dittmar C, Fricke W, Elling W (2006) Impact of late frost events on radial growth of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Germany. *Eur J For Res* 125:249-259
- Dittmar C, Zech W, Elling W (2003) Growth variations of common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe – a dendroecological study. *For Ecol Manag* 173:63-78
- Dobbertin M (2005) Tree growth as indicator of tree vitality and if tree reaction to environmental stress: a review. *Eur J For Res* 124:319-333. doi:10.1007/s10342-005-0085-3
- Fritts HC (1976) Tree-ring and climate, Academic, London.
- Geßler 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. doi :10.1007/s00468-006-0107-x
- Granier A, Reichstein M, Bréda N, Janssens IA, Falge E, Ciais P, Grünwald T, Aubinet M, Berbigier P, Bernhofer C, Buchmann N, Facini O, Grassi G, Heinesch B, Ilvesniemi H, Keronen P, Knohl A, Köstner B, Lagergren F, Lindroth A, Longdoz B, Loustau D, Mateus J, Montagnani L, Nys C, Moors E, Papale D, Peiffer M, Pilegaard K, Pita G, Pumpanen J, Rambal S, Rebmann C, Rodrigues C, Seufert G, Tenhunen J, Vesala T, Wang Q (2007) Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agric For Meteorol* 143:123-145. doi:10.1016/j.agrformet.2006.12.004
- Green DS (2007) Controls of growth phenology vary in seedlings of three, co-occurring ecologically distinct northern conifers. *Tree Physiol* 27:1197-1205. doi:10.1093/treephys/27.8.1197
- Guehl JM (1985) Etude comparée des potentialités hivernales d'assimilation carbonée de trois conifères de la zone tempérée (*Pseudotsuga menziesii* Mirb., *Abies alba* Mill. et *Picea excelsa* Link.). *Ann For Sci* 42:23-38
- Guicherd P (1994) Water relations of European silver fir (*Abies alba* Mill.) in 2 natural stands in the French Alps subject to contrasting climatic conditions. *Ann For Sci* 51:599-611

- Guoit J. (1986) Sur la détermination de régions climatiques quasi-homogènes. *Revue de Statistiques Appliquées*. 34:15-34
- Handa T, Körner C, Hättenschwiler S (2006) Conifer stem growth at the altitudinal treeline in response to four years of CO₂ enrichment. *Glob Change Biol* 12:2417-2430. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01258.x
- Hanninen H (2006) Climate warming and the risk of frost damage to boreal forest trees: identification of critical ecophysiological traits. *Tree Physiol* 26:889-898
- Hyvönen R, Ågren GI, Linder S, Persson T, Cotrufo MF, Ekblad A, Freeman M, Grelle A, Janssens IA, Jarvis PG, Kellomäki S, Lindroth A, Loustau D, Lundmark T, Norby RJ, Oren R, Pilegaard K, Ryan MG, Sigurdsson BD, Strömberg M, van Oijen M, Wallin G (2007) The likely impact of elevated [CO₂], nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. *New Phytol* 173:463-480
- Jolly WM, Dobbertin M, Zimmermann NE, Reichstein M (2005) Divergent vegetation growth responses to the 2003 heat wave in the Swiss Alps. *Geophys Res Lett* 32:L18409. doi:10.1029/2005GL023252
- Jump AS, Hunt JM, Peñuelas J (2006) Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Glob Change Biol* 12:2163-2174. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01250.x
- Jump AS, Mátyás C, Peñuelas J (2009) The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends Ecol Evol* 24:694-701. doi:10.1016/j.tree.2009.06.007
- Körner C (2007) The use of 'altitude' in ecological research. *Trends Ecol Evol* 22:569-574
- Ladier J, Dreyfus P, Reboul D (2007) La place du hêtre en région méditerranéenne. *RDV techniques ONF HS* (2):105-111
- Landmann G, Bréda N, Houllier F, Dreyer E, Flot JL (2003) Sécheresse et canicule de l'été 2003 : quelles conséquences pour les forêts françaises ? *Rev For Fra* LV-4:299-308
- Lebourgeois F (2007) Climatic signal in annual growth variation of silver fir (*Abies alba* Mill.) and spruce (*Picea abies* Karst.) from the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Ann For Sci* 64:333-343
- 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* 19:385-401
- Lenoir J, Gégout JC, Marquet PA, de Ruffray P, Brisse H (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320:1768-1771
- Manetti MC, 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
- Meehl GA, Tebaldi C (2004) More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science* 305:994-997
- Menzel A, Fabian P (1999) Growing season extended in Europe. *Nature* 397:659-659
- Ohlemüller R, Gritti ES, Sykes MT, Thomas CD (2006) Quantifying components of risk for European woody species under climate change. *Glob Change Biol* 12:1788-1799. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01231.x
- Paulsen J, Weber UM, Körner C (2000) Tree growth near treeline: abrupt or gradual reduction with altitude? *Arc Ant Alpine Res* 32:14-20
- Pedersen BS (1998) The role of stress in the mortality of Midwestern oaks as indicated by growth prior to death. *Ecology* 79:79-93

- Peñuelas J, Boada M (2003) A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Glob Change Biol* 9:131-140. doi:10.1046/j.1365-2486.2003.00566.x
- Pichler P, Oberhuber W (2007) Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003. *For Ecol Manag* 242:688-699. doi:10.1016/j.foreco.2007.02.007
- Pinto PE, Gégout JC, Hervé JC, Dhôte JF (2007) Changes in environmental controls on the growth of *Abies alba* Mill. in the Vosges Mountains, north-eastern France, during the 20th century. *Glob Ecol Biogeogr* 16:472-484
- Piovesan G, Biondi F, Di Filippo A, Alessandrini A, Maugeri M (2008) Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica*) forests of the central Apennines, Italy. *Glob Change Biol* 14:1265-1281
- Rebetez M, Mayer H, Dupont O, Schindler D, Gartner K, Kropp JP, Menzel A (2006) Heat and drought 2003 in Europe : a climate synthesis. *Ann For Sci* 63:569-577. doi:10.1051/forest:2006043
- Rolland C, Desplanque C, Michalet R, Schweingruber FH (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. *Arct Ant Alpine Res* 32:1-13
- Sarris D, Christodoulakis D, Körner C (2007) Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. *Glob Change Biol* 13:1187-1200. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01348.x
- Schär C, Vidale PL, Lüthi D, Frei C, Häberli C, Liniger MA, Appenzeller C (2004) The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature* 427:332-336
- Selås V, Piovesan G, Adams JM, Bernabei M (2002) Climatic factors controlling reproduction and growth of Norway spruce in southern Norway. *Can J For Res* 32:217-225
- Skomarkova MV, Vaganov EA, Mund M, Knohl A, Linke P, Boerner A, Schulze ED (2006) Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios in tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) growing in Germany and Italy. *Trees* 20:571-586
- Stokes A, Ghani MA, Salin F, Danjon F, Jeannin H, Berthier S, Kokutse AD, Frochot H (2007). Root morphology and strain distribution during tree failure on mountain slopes. In: Stokes A (ed) *Eco- and ground bio-engineering: The use of vegetation to improve slope stability*. Development in Plant and Soil Sciences. Springer, Netherlands, pp165-173
- Theurillat JP, Guisan A (2002) Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Climatic Change* 50:77-109
- Zweifel R, Zimmermann L, Zeugin F, Newbery DM (2006) Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *J Exp Bot* 57:1445-1459. doi:10.1093/jxb/erj125

Figures

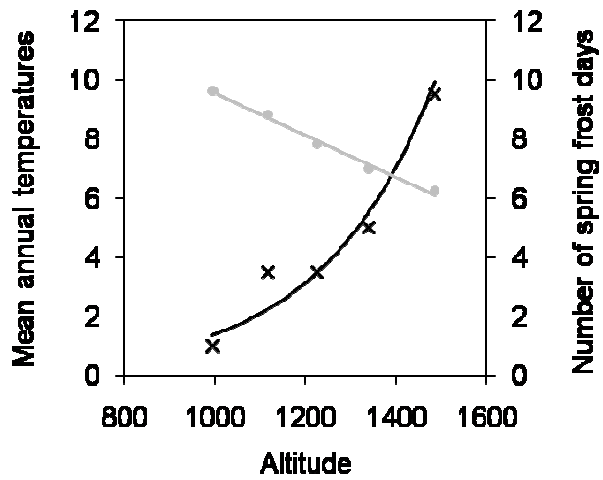


Fig. 1a: Altitudinal effect on mean annual temperature (grey circles) and on the number of spring frost days (black crosses) in 2007 and 2008 along the gradient studied on the north-facing slope of Mont Ventoux. The number of spring frost days was calculated as the average of the number of frost days between April and June for the years 2007 and 2008. The slope of the linear regression between mean temperature and altitude is $-0.71^{\circ}\text{C}/100\text{m}$.

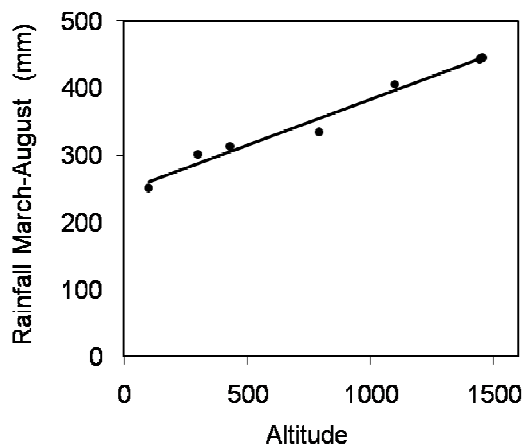


Fig. 1b: Elevational effect on spring and summer (March to August) rainfall on the Mont Ventoux for the period 2000-2005. The slope of the linear regression between rainfall and altitude is $+14\text{mm}/100\text{m}$.

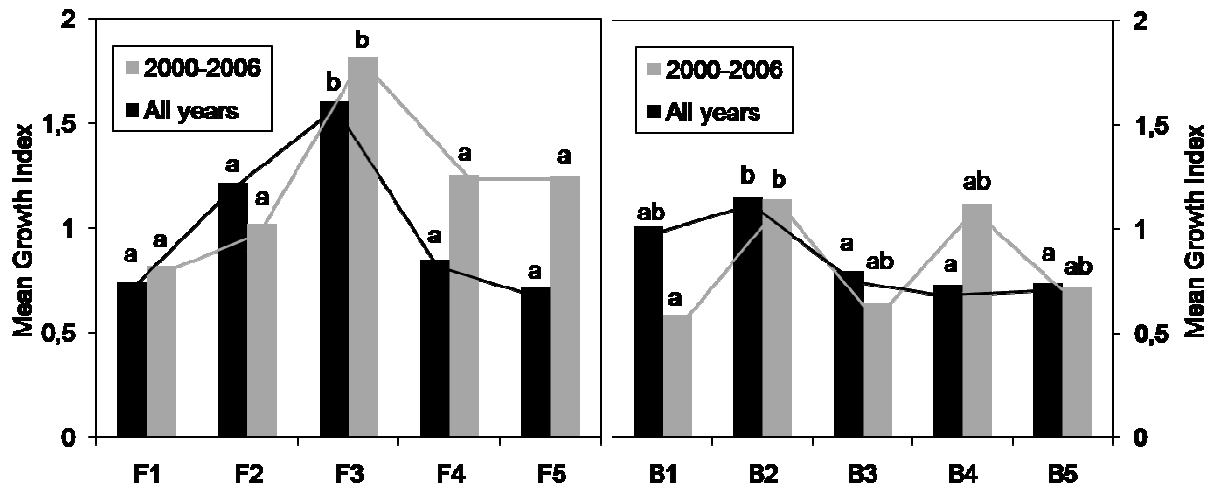


Fig. 2: Altitudinal effect on predicted mean annual growth index of *Abies alba* (a) and *Fagus sylvatica* (b) for the whole period studied (black histogram) and for the period 2000-2006 (grey histogram). Elevational levels are abbreviated as in Table 1. Different letters indicate significant differences between means for the same period ($p < 0.1$, Tukey's HSD).

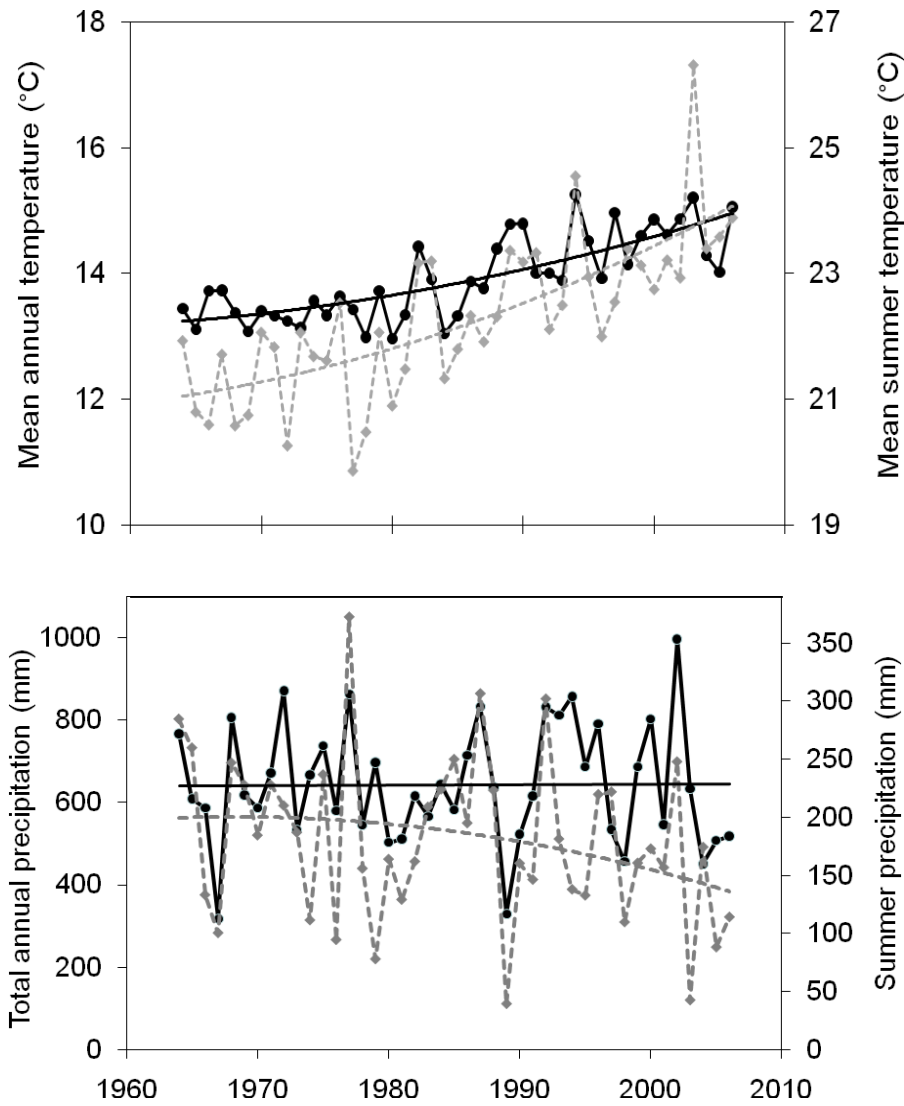


Fig. 3: Climate trends in the studied area (measured at the Carpentras meteorological station at 99 m) between 1964 and 2006. Mean annual (in black) and mean summer (June to August; in grey) temperature increases were statistically significant ($p < 0.1$). The decrease in summer rainfall (in grey) was significant at the $p < 0.1$, while no trend appeared for annual rainfall (in black).

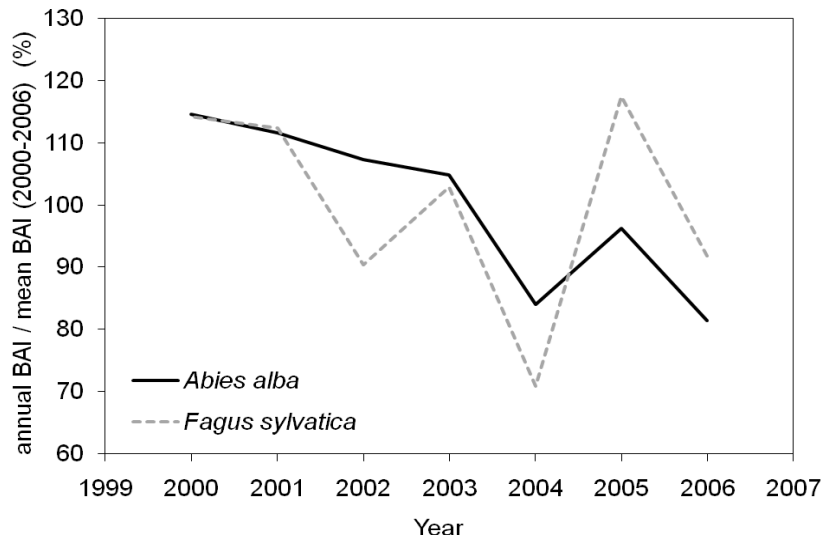


Fig. 4: Temporal trend in mean annual growth for *Abies alba* (solid line) and *Fagus sylvatica* (grey dashed line) between 2000 and 2006. To compare both species, basal area increment values were standardized by dividing them by mean basal area increment during this period.

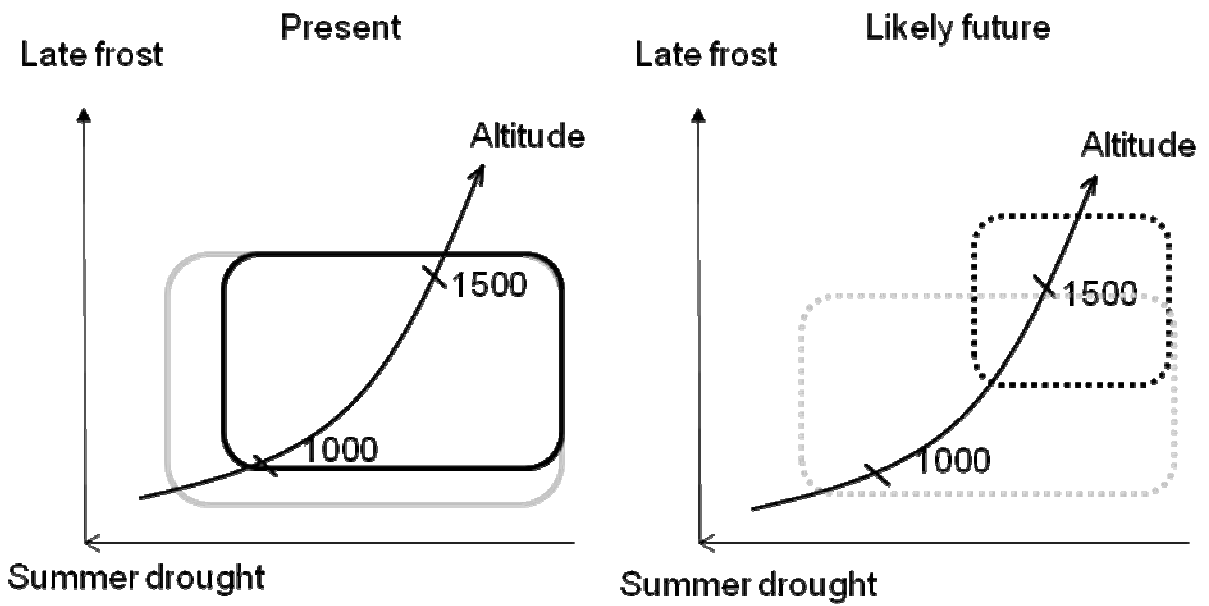


Fig. 5: Present (left: continuous rectangle) and likely future (right: dashed rectangle) distribution range of silver fir (black) and common beech (grey). The two major limiting factors are late frost (number and/or intensity), and summer drought (frequency, intensity and/or duration). The curve is the elevational gradient studied.

Table 1

Characteristics of selected elevational levels (F1 and B1: low-altitude to F5 and B5: high altitude) and statistics for tree-ring chronologies (mean followed by standard deviation in parentheses).

		Altitude (m)	Mean Altitude (m)	N	Age (years)	Height (m)	MS	A1	RW (mm)	BAI (mm ²)	GI
	TOTAL	970-1530	1214.5 (152.4)	73	72.6 (35.3)	13.1 (3.5)	0.20	0.63	1.84 (0.66)	767.4 (493.0)	1.06 (0.65)
Silver fir <i>Abies alba</i>	F1	970-1040	1005.8 (26.9)	13	56.1 (22.5)	10.9 (2.9)	0.21	0.54	1.71 (0.48)	511.4 (259.2)	0.74 (0.40)
	F2	1040-1140	1096.7 (28.2)	14	57.8 (13.0)	12.0 (2.5)	0.20	0.61	1.91 (0.55)	744.8 (378.2)	1.22 (0.66)
	F3	1140-1240	1193.2 (28.2)	13	54.5 (22.2)	14.9 (3.2)	0.19	0.56	2.59 (0.79)	1185.9 (724.1)	1.60 (0.83)
	F4	1240-1350	1285.9 (34.9)	16	80.5 (36.5)	14.1 (3.3)	0.20	0.63	1.76 (0.55)	787.9 (459.1)	0.85 (0.36)
	F5	1350-1530	1428.4 (50.2)	17	105 (41.2)	13.2 (4.3)	0.20	0.77	1.36 (0.26)	633.3 (340.7)	0.72 (0.30)
	TOTAL	1000-1520	1260.7 (149.5)	77	88.2 (19.1)	12.2 (2.2)	0.30	0.67	1.01 (0.32)	295.7 (154.1)	0.90 (0.42)
Common beech <i>Fagus sylvatica</i>	B1	1000-1100	1042.4 (30.0)	15	97.3 (8.1)	12.1 (1.2)	0.31	0.72	0.99 (0.24)	333.5 (157.8)	1.01 (0.43)
	B2	1100-1230	1177.1 (37.0)	18	68.2 (28.8)	10.7 (2.0)	0.30	0.58	1.32 (0.36)	360.8 (171.3)	1.15 (0.44)
	B3	1230-1330	1278.2 (26.5)	16	93.9 (8.1)	12.5 (2.9)	0.30	0.68	0.89 (0.29)	268.2 (157.3)	0.79 (0.42)
	B4	1330-1420	1375.1 (31.4)	13	94.1 (6.8)	13.3 (1.5)	0.30	0.68	0.89 (0.24)	265.9 (135.1)	0.73 (0.37)
	B5	1420-1520	1461.3 (38.6)	15	91.7 (10.6)	12.9 (1.9)	0.32	0.69	0.89 (0.24)	253.7 (112.4)	0.74 (0.31)

N: Number of trees selected; **MS** : Mean Sensitivity; **RW**: Mean Ring-Width; **BAI**: Mean Basal Area Increment; **GI**: Mean Radial Growth Index; **A1**: First-order Autocorrelation coefficient.

Table 2

Summary of the significant correlation between monthly meteorological data and annual growth index of the five elevational level chronologies. + expresses a positive relation; – indicates an inverse relation. Grey and white boxes indicate that the corresponding correlation coefficient attains 95% and 90% of probability respectively. N1 corresponds to the lowest elevational level, and N5 to the highest altitudinal level.

		<i>Abies alba</i>														<i>Fagus sylvatica</i>													
		Year n-1						Year n								Year n-1						Year 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	J	J	A
P	N5					+		-						+										+					
	N4					+							+	+										+					
	N3												+	+										+					
	N2					+						+	+	+		+				+							+		
	N1											+	+	+		+				+									
Tmean	N5			-				+			+				-	-			-					-	+				
	N4			-				+			+			-	-	-			-										
	N3			-				+						-	-	-			-										
	N2												-	-	-	-			-										
	N1			-									-	-	-	-			+				-						
Tmax	N5			-				+			+				-	-	+		-					-					
	N4			-				+			+			-	-	-			-					-					
	N3			-							+			-	-	-			-					-					
	N2			-									-	-	-	-			-							-			
	N1			-									-	-	-	-			-				-						
Tmin	N5		-	-				-							-	-			-						+				
	N4			-				+							-	-			-						+				
	N3			-										-	-	-			-										
	N2													-	-	-			-										
	N1													-	-	-			+	+									

Table 3

Coefficients of the best generalized linear models chosen by AIC in a stepwise algorithm. Models were fitted on individual Growth Index Difference for *Abies alba* and *Fagus sylvatica*.

Species	Variables	Estimate	Error	t value	Pr(> t)
<i>Abies alba</i> AIC=20.31	Intercept	-6.37e-2	0.268	-0.251	0.802
	Δ Bd	-0.131	7.12e-2	-1.842	0.071
	Altitude	4.97e-5	2.17e-4	0.228	0.820
	Δ Bd*Altitude	1.13e-4	6.19e-5	1.823	0.074
<i>Fagus sylvatica</i> AIC=-9.06	Intercept	-7.55e-17	2.77e-2	-2.73e-15	1.000
	Δ Bd	2.32e-2	1.04e-2	2.224	0.030

Table 4

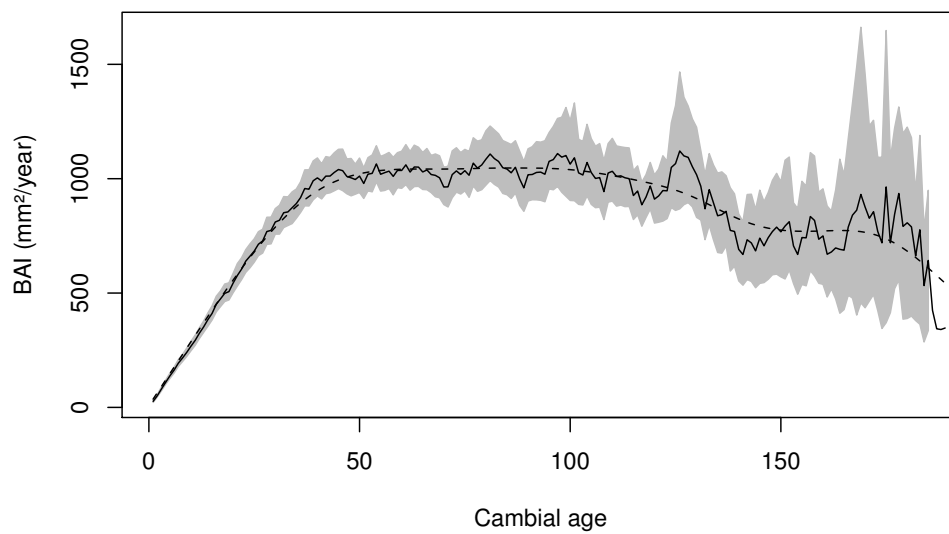
Comparison of linear Basal Area Increment trend for the 2000-2006 period.

Species	Individual chronologies		Master chronology	
	Range of slopes	Direction	Slope	P (linear regression)
<i>Abies alba</i>	-355 to +136	38 (-), 30 (=), 5 (+)	-65.5	0.006
<i>Fagus sylvatica</i>	-69 to +145	19 (-), 54 (=), 4 (+)	-10.7	0.43

Slope values are in mm²/year.

Direction of slopes: (-) / (+), significant negative / positive trend (p<0.1); (=), no significant trend.

Supplementary material



Fagus sylvatica

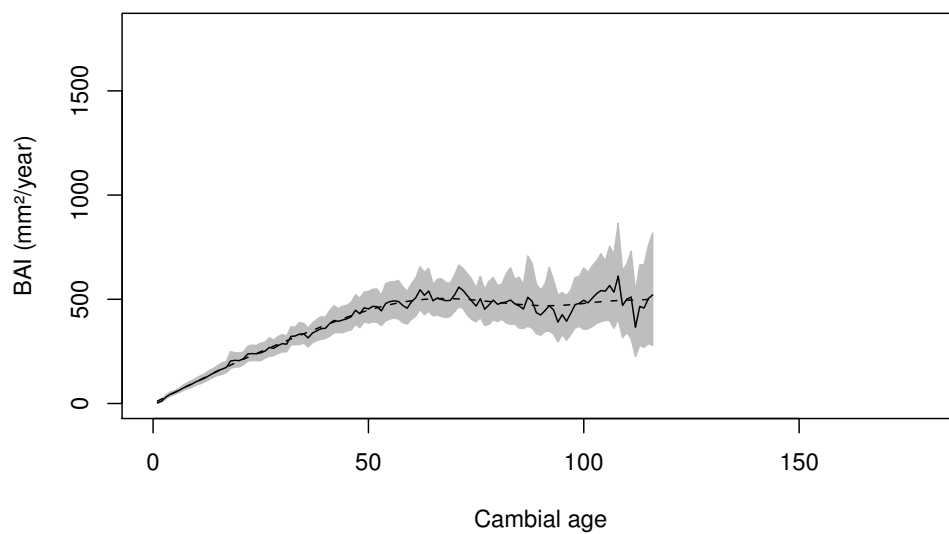


Figure S1: Mean regional age curve of silver fir (up; *Abies alba* Mill.) and common beech (bottom; *Fagus sylvatica* L.) on Mont Ventoux. The area in grey corresponds to the 95% confidence interval calculated with bootstrap methods.

Annexe 2

Comparison of drought-induced decline and mortality processes on silver fir among three sites in Provence, south-east France.

Cailleret M¹, Nourtier M², Amm A¹, Gillmann M¹, Davi H¹

¹INRA, URFM, UR 629, Domaine Saint Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon Cedex 9.

²INRA, EMMAH, UMR 114 Domaine Saint Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon Cedex 9.

En préparation pour *Annals of Forest Science*

Abstract

Tree decline and mortality are ones of the main processes which affect forest functioning and dynamics that explain their increasing interest in ecological studies. In the Mediterranean area many dieback phenomena were reported during last decades. They are likely due to increases in summer drought severity, and thus especially concern drought-sensitive species such as silver fir (*Abies alba* Mill.). Factors involved in determining this mortality were examined at plot and tree level using altitudinal gradients localized on three sites in the south-eastern part of France. Radial growth trends of dead and healthy trees and of trees with crown damages were compared by dendrochronological analysis.

At the tree scale, individuals with higher inter-annual variability in growth were more prone to die. On two sites, dead trees had lower growth rates all their life time. However, on the other site, their juvenile growth rate was higher on average. In the same way, trees with crown damages showed different trends in radial growth than dead trees and may had higher rates than healthy trees.

These results showed that tree mortality probability was not always related with crown damages and low growth rates, indicating a trade-off between vulnerability and growth. The patchy mortality and the slight effect of altitude on tree vulnerability underscore the importance of edaphic and topographic conditions on the mortality process, and highlight the need to use tree structural traits as indicators of vitality.

Introduction

Tree decline and mortality are main processes in forest functioning and dynamics. As it impacts forest regeneration, timber production, carbon sequestration and biodiversity, an increasing number of studies were done on this topic, but our knowledge on the processes leading to tree mortality is still limited (Allen *et al.* 2010). Decline in tree vitality can be reversible but in the worst cases, when the stress is too long, intense, or occurs too frequently, the process becomes irreversible leading to tree death. Natural tree mortality can be split into two categories: regular and irregular mortality (Hawkes 2000). The regular mortality results either from competition for light, water and soil nutrients; or from a decrease in hydraulic conductance due to tree height. In contrast, irregular mortality is caused by random events or hazards such as insect attacks, fire, wind, snow, rock falls, browsing and severe drought, all of them being able to interact. A strong increase in the number of mortality reports was observed since 40 years (Allen *et al.* 2010) which is mainly due to changes in climatic conditions. The increase in background mortality was recently assigned to temperatures rising (van Mantgem *et al.* 2009), but massive diebacks were usually directly or indirectly induced by drought (Peñuelas *et al.*, 2001; Bréda *et al.*, 2006).

As climatic change might increase the frequency and intensity of drought, water-limited areas were expected to be concerned by decline in tree vitality, and mortality events. Dry zones of North-America already experienced high mortality rates (Adams *et al.* 2009; McDowell *et al.* 2008). Similarly, die-off and decline of forests were reported after severe droughts in European Mediterranean bioclimate (Carnicer *et al.* 2011) linked with tree growth decrease (Jump *et al.* 2006; Sarris *et al.*, 2007; Cailleret and Davi, 2010). As climate is predicted to be hotter and dryer in the future (Somot *et al.*, 2008), we can expect that massive diebacks would occur more frequently and would affect more species and larger forest areas.

This decrease in water availability during the growing period strongly affects drought-sensitive species. The *Abies* genus is an interesting study case for mortality since this keystone species, economically important, is especially sensitive to drought. Since the beginning of the 21th century, high rates of mortality and crown defoliation have already been observed for this genus on the southernmost European forests. In Spain, the relict *A. pinsapo* species was declining (Linares *et al.* 2009b), while many *A. cephalonica* died in Greece due to a severe drought in 2000 (Tsopelas *et al.* 2004). Concerning silver fir (*Abies alba* Mill.), all its

xeric range was concerned by the phenomenon (Macias et al. 2006; Oliva and Colinas 2009; Ficko et al. 2010).

To better understand how interacts all the factors leading to decline and death, a first step is to achieve a reliable indicator of tree vitality. Radial growth was commonly used as it is very well related with carbon assimilation and the drought level experienced by the tree (Dobbertin 2005). As an example, tree mortality can be predicted by models using radial growth data with a respectable performance (Cailleret and Davi submitted, Wunder et al. 2006). Diameter increment was easily assessed with surveys of tree diameter or tree-ring width measurements. Considering radial growth as a reliable indicator, we compared the performance of two other variables commonly used: the sapwood area and the crown condition. Sapwood area (SA) can approximate tree vitality because it is the area of living wood which contains carbohydrates reserves, and the area of functional xylem conducting the sapflow. Higher is the SA, higher is the hydraulic conductance within the tree, and we commonly assumed that higher is the leaf area. Tree vigour can also be estimated by assessing crown damage (De Vries 2000; Zierl 2004). Defoliation, low needle retention and chlorosis were usually reported as common decline symptoms in coniferous trees (Breda et al. 2006). To our knowledge no comparative analysis was made between these three vitality indicators by gathering both spatial and temporal analysis. If sapwood area was very well related with growth trends for studies with long-term growth decline (Becker 1987; Bert and Becker 1990), the relationship can change for a quick decline in tree vitality due to multi-year droughts. Concerning crown condition, temporal surveys of defoliation gave suitable indications on changes in tree vitality (temporal analysis); but few studies compared the growth of trees with different crown damages (spatial analysis).

A second task is to use these indicators to get information on which areas or trees are more prone to decline or to die. Different biotic and abiotic factors predispose a tree to mortality. For drought-induced dieback, we commonly accept that higher risk was observed on dry stations, i.e. at low latitude, low altitude, on shallow or karstic soils, with high slope or located on south-facing slopes (Manion 1981). In the same way, depending on the infestation degree, a decrease in tree vitality can be provoked by pathogens such as fungi which induced a decrease in water uptake, by bark beetle which amplified hydraulic failure when water transport is interrupted by symbiotic fungi inoculated into trees and which fed phloem, or mistletoe which used tree sap flow for its own photosynthesis. Different relationships can be found between tree size and mortality rates. It was negative in an undisturbed environment (Coomes and Allen 2007), while big trees can be more affected by extreme events such as

storms. In the same way, it is commonly accepted that tree survival probability increase with large diameter increment (Cailleret and Davi submitted), but some studies recently showed a trade-off between tree growth rate and longevity (Black et al. 2008; Bigler et al. 2009). This trade-off is commonly found on coniferous species and is likely due to differences in tree structure (e.g. total leaf area; Kaufmann 1996) induced by current and previous spatial heterogeneity in water and light availabilities. Consequently, all these factors require being studied and organized into a hierarchy that strongly depends on the scale of interest. Indeed, different spatial scales can be studied: from the region to the grove, and a high issue concerned how and why there is a large spatial variability in tree vitality in the case of a patchy mortality.

Experiments carrying out tree mortality at several spatial scales will contribute in a better understanding of the complexion of causes determining tree decline. This knowledge might be useful to decide between the two main hypotheses in explaining the tree mortality: the carbon starvation versus hydraulic failure (see Mc Dowell 2011 for a review). It can also help for improving adapted management at stand (to decide which tree should be thinned) and at watershed levels (to choice where a species or a provenance might be planted).

In this paper we compared the decline and mortality processes of silver firs on three Mediterranean mountains located in Provence, south-eastern France, to assess: (1) what kind of indicator should be used to characterize tree vitality?, (2) which factors predispose and incite trees to decline or die?, (3) if mortality and decline processes are directly related.

Material and Methods

This study was conducted on three Mediterranean mountains in Provence, south-eastern France: Mont Ventoux, Issole forest and Vésubie (Fig 1). Sites were selected to represent contrasted climatic and edaphic conditions in order to study different temporal declining processes. At comparable altitudes, mean annual temperatures in Vésubie (1242m above sea level) were respectively above 1.2°C and 1.4°C than temperatures in Issole (1281m a.s.l.) and on Mont Ventoux (1225m a.s.l.) for the period 1964-2009. Even if the magnitude differed, this trend was constant whatever the season. Concerning annual rainfalls, climate was wetter on Mont Ventoux (1126mm) following by Vésubie (954mm) and Issole (856mm). But this order was reversed when considering summer rainfalls: 243mm for Mont Ventoux, 217mm in Issole and 194mm on Vésubie. In the same way, strong differences in soil properties induced inter-sites changes in the amount of water available during the growing season. In Vésubie the mother bedrock was a sandstone schist, while it was calcareous clay in Issole and entirely calcareous on Mont Ventoux. Soils on the last site were karstic, leading in a likely higher water infiltration than in Issole and Vésubie which was intensified by the high slope (between 23% and 47%).

On each site, respectively five, five and six plots located along an altitudinal gradient were studied considering that a downward shift in altitude approximates climate change, i.e. decreases in rainfalls and rising temperatures (Korner 2007; Cailleret and Davi 2011). Elevational transects were located on the northern slopes of the mountains following the same northern exposure (between ENE and WNW). The plots were installed to cover all the distribution range of silver fir from low (Dvx1, Diss1, Dves1) to high altitudes (Dvx5, Diss5, Dves5). Hobos meteorological stations were installed on the plots in 2008 and 2009, to assess the elevational effect on temperatures. On Mont Ventoux, two others stations were also used at 1225m and 1485m a.s.l. Firstly, Dvx2 and Diss1 were cooler than expected by linear regression models. Differences in topographic situations explained this inversion in thermal gradient (Cailleret 2011). Thus, these both measurements were not used to calculate the relationship between temperature and altitude. Dves3 was hotter than expected, but data from this plot were used as it had a slight impact on the slope of the relationship. Mean annual temperatures decrease in the order of 0.72°C/100m ($R^2=0.99$), 0.51°C/100m ($R^2=0.98$) and 0.71°C/100m ($R^2=0.94$) with the upward shift in altitude respectively for Mont Ventoux, Issole and Vésubie (Fig 2), but with a high temporal instability (Cailleret 2011). Thermal

gradients were stronger at midday than during the night, and during spring. The impact of local edaphic variations was also studied using 16 plots distributed along a transect in contour line between 1100 and 1140m on Mont Ventoux. Four hobo meteorological stations were installed from September 2007 to October 2009 at the top of trees to assess climate variations along this transect. Slight differences in mean temperatures (-0.25°C) and relative humidity ($+0.65\%$) were observed between the crest (TC1) and the valley (TC15) of this transect.

At each site a study plot was established ($20\times 20\text{m}$) and all the trees with a diameter breast height (dbh, diameter at 1.30m) of more than 10cm were identified, mapped and measured for dbh. Soil water storage capacity was assessed by measuring soil depth and the percentage of coarse elements on one pedological pit situated at the centre of the plot. As karstic soils are very variable in space, soil depth was also measured on the four corners of the plot using a heel bar. The impact of competition on radial growth was calculated for all the studied trees. As the forest inventory made within the 400m^2 plot is not sufficient to correctly assess impact of tree density, all the trees and stumps with dbh of more than 10cm were measured and mapped within a radius 20m around each studied tree. On Mont Ventoux, Issole and Vésubie, a previous study reveals that the highest determination coefficient between radial growth rate and competition was obtained using a distance dependent index (equation of Martin-Ek 1984), and considering all neighbouring trees respectively located within a radius of 9m, 15m and 14m around the tree as competitors (Cailleret 2011).

Climatic conditions

Long-term evolution of climatic conditions on study sites were reconstructed using closest long-term meteorological stations and hobo stations localised on the plots. Meteorological data was gathered from stations of the French National Climatic Network (Météo-France). On Mont Ventoux, Issole and Vésubie, stations in Carpentras (1964-2009; 99m a.s.l.), St André (1964-2009; 890m a.s.l.), and Moulinet (1961-2009; 780m a.s.l) were respectively used. To compare climate between sites, reconstruction was made for plots with close altitudes between sites: hobo stations located at 1225m on Mont Ventoux, 1281m on Issole and 1242m on Vésubie. A strong increase in temperatures was found since the 1960s on each site, especially during the summer, and was respectively in the order of $+4.6^{\circ}\text{C}$, $+5.9^{\circ}\text{C}$ and $+3.4^{\circ}\text{C}$ per century on Mont Ventoux, Issole and Vésubie (Cailleret 2011). No significant trends were found for annual rainfalls but the amount of water during summer was slightly reduced on Mont Ventoux (-177mm per century; $p<0.1$), while changes in Issole (-37mm per century) and Vésubie (-69mm per century) were not significant.

Measurements were done in 2008 and 2009 and monthly climatic data were related with long-term data using linear regression models. Relationships between both data were reliable concerning temperatures (R^2 ranged between 0.95 and 0.99) and summer rainfalls ($R^2 = 0.93$ to 0.98) but not for winter rainfalls ($R^2=0.77$ on Mont Ventoux, 0.28 in Issole, and 0.84 in Vésubie). These discrepancies were caused by the amount of snow which falls on the site. However as the amount of water which falls during the winter did not impact silver fir growth (Cailleret and Davi 2011), we can support that this climatic reconstruction is reliable in the case of tree-ring growth analysis.

Growth analysis

A total of 561 dominant or codominant firs were studied. Inter-annual and inter-tree variability of radial growth was analysed using classical tree-ring width analysis. Trees were sampled with an increment borer at dbh and the cores were then planned with a razor blade. Ring-widths (RW, mm/year) were measured at the precision of 0.01 mm using the softwares CDendro v5.3 & Coorecorder 5.3 (Larsson L.A. et al. 2006; Cybis Elektronik & Data AB, Sweden). When a core did not reach the pith, the total missing width was estimated using the curvature of the innermost rings of the sample which allow to calculate basal area increments (BAI, mm²/year) assuming a circular outline of stem cross-sections. The number of years estimated to the pith is based on the growth rate after the missing segment (Esper et al. 2003).

To analyze the impact of climate on inter-annual growth variability, individual RW series were standardized in a two-step procedure using the ARSTAN software (Holmes 1994). First, the best model between a negative exponential curve or a linear regression line was fitted to remove long-term trend. Second, a more flexible detrending was made by a cubic smoothing line with a 50% frequency response over 75 years. To obtain residual chronologies, autocorrelation was removed using autoregressive models for each individual series. Individual residual chronologies were introduced into principal component analysis (PCA) to elucidate the impact of climatic conditions on tree radial growth inter-annual variability and an ecological structure between trees. Relationships between climatic variables of current and previous year and interannual changes in PC scores for the first (PC1) and the second axes (PC2) were analyzed using linear models. Following results of a previous dendroclimatic analysis carried out on Mont Ventoux (Cailleret and Davi 2011), the selected input variables were the sum of rainfalls, maximum, and minimum temperatures of previous end of summer (August-September), current winter (October to February), current spring (March and April) and current summer (May to July). The effect of tree age, size and altitude

on inter-tree changes in PC1 and PC2 scores was also assessed. The sensitivity of each tree to environmental changes was assessed by calculating Gini indices (Biondi and Qaedan 2008). The package *ade4* of the statistical software R (R for Windows version 2.8.0; R Development Core Team 2008) was used for PCA analysis, MASS for the selection of models by AIC in a stepwise algorithm (*stepAIC*), and *dplR* for dendrochronological analyses (Bunn 2008).

The analysis of radial growth trends during 20th and 21st century was made after removing the age effect by using the RCS method (Esper et al. 2003). The mean regional age curve (RC) of BAI of the species (RC_{BAI}) was commonly used as reference. This theoretical growth curve is exclusively dependent on the cambial age of the tree and is assumed to be correct for a given species in a given area (Bert 1992; Esper et al. 2003). However, medium frequencies variations can emerge from RC_{BAI} curves when the sampling effort is not enough important (Cailleret 2011). These changes in growth are only due to a sampling effect, not to aging, and are therefore included in smoothing splines fitted on RC_{BAI} curves. Finally, an important bias is transmitted to annual growth indices calculated with this method. For these reasons, BA (cumulative BAI, in mm²) curves were preferred considering that they included less medium frequencies changes (Cailleret 2011). As the effect of tree age on radial growth strongly differs between altitudes, different mean plot age curves BA (PC_{BA}) were used. Gompertz functions were fitted on each PC_{BA} curve considering that the increase in BA is less and less important when the tree is very old. Finally, annual growth indices were calculated as:

$$GI_{i,t} = BAI_{i,t} / (BA_{PC,t} - BA_{PC,t-1})$$

With $GI_{i,t}$ the growth index of a tree i at the cambial age t , and $BA_{PC,t}$ and $BA_{PC,t-1}$ the Basal Area predicted by the plot curve (PC_{BA}) during current and previous age. A GI superior to 1 indicates that the tree had a better growth than the average at same age. The mean growth index ($GI_{i,mean}$) was calculated as the ratio $BA_{i,u} / BA_{PC,u}$ with u the age when the tree die or was cored.

Tree health status

Tree vitality was evaluated in 2008 using different methods. First, crown vitality was evaluated through the analysis of crown defoliation and chlorosis rates. Crown defoliation was preferred to crown transparency as trees with high shoot elongation rates usually showed high transparency level while they are vigorous. In this way, defoliation rate only depends on unexpected branch death and needle loss. Four vitality classes were used: healthy trees with crown defoliation and chlorosis less than 20% (class 0); moderately declining trees with

crown defoliation and/or chlorosis between 20% and 40% (class 1); severely declining trees with crown defoliation and/or chlorosis above 40%, typically with a large number dead branches in the crown (class 2); and dead trees (class 3).

Sapwood area was assessed on 281 trees by differentiating heartwood and sapwood on each core using perchloric acid. This chemical reagent identified living wood by reacting with chemical compounds in the heartwood and is the most adapted for firs (Kutscha and Sachs 1962, Becker 1987). For this study, sapwood area was analysed as it is, but we also used an index of sapwood area (ResSA) where tree age, size, altitude and competition effects were removed (Tab S1; Cailleret 2011). To compare GI trends of trees with different sapwood area, the “plot” effect should also be removed as GI was performed at the intra-plot scale. ResSA were calculated as individual ResSA divided by the mean sapwood area of the neighboring trees.

Results

Inter-annual variability of growth

The Principal Component analysis revealed that the inter-annual variability of tree-ring width was mostly explained by climatic conditions. PCA axes 1 and 2 explained more than 60% of the total variance of the growth indices (Table 2). The first axis differentiates years with high growth (positive PC1 scores) to those with low growth (negative PC1 scores) (Fig 3). On each site PC1 scores were negatively related with previous PC1 scores indicating that an increase in tree GI was mostly followed by a decrease in GI (Table 3). This inter-annual evolution was not due to biological changes but to the standardisation method which removed medium frequencies in order to highlight interannual growth variability. Summer rainfalls positively impacted current radial growth (Table 3). The amount of rainfalls in April and May seemed also to be positively related growth in Issole. Annual decrease in the growth rates also occurred due to particular climatic conditions during previous end of summer. High maximum temperatures negatively affect growth of the following year on Mont Ventoux and in Issole, while a lack of water during this period was slightly related with low growth rates in Vésubie. For some years low growth rate on Mont Ventoux was explained by low minimum temperatures during spring. On all sites, high ring-widths reductions were observed in 1942, 1974, 1986 (dry summers), and 2004 (dry spring and dry summer during previous year). To

the contrary, 1995 and 1996 were reported as “good” years for growth due to a high amount of water during spring and the beginning of summer (Fig 3). PC scores along the first axis (PC1) increased with tree size but decreased with tree age, and were not related with altitude (Table 2; Fig 3). The second axis discriminates years when growth trends strongly differed among altitudes. Positive PC2 scores indicated that trees at high altitude showed increases in growth rate during these years and the reverse at low altitude. Negative PC2 scores indicated increase in growth rate at low altitude but not at high altitude. PC2 scores were slightly related to climatic conditions. A negative impact of maximum temperatures in spring and a positive one of winter temperatures was observed on PC2 scores in Issole, and a positive impact of maximum temperatures during summer on Mont Ventoux.

Indicators of tree decline

The comparison of growth levels of trees with different sapwood area (ResSA = observed SA / theoretical SA given by the generalized linear model; Tab S1) indicated that differences in ResSA were related with differences in GI. Between trees, higher ResSA were mostly positively related with higher radial growth rates (GI). This trend was reported on on Mont Ventoux during the period 1950-2000 (Fig 4a, 4c), but was less clear in Issole where GI of trees with ResSA>1.2 was higher than GI of the others, and not significant in Vésubie (Fig 4b).

Sapwood area of dead trees was not significantly different to the one of living trees (Fig 7c; $p>0.1$). On Issole declining trees had larger sapwood than healthy trees but this trend was attributed to a tree size effect as declining trees are the biggest ones on this site.

Relationships between crown condition and current radial growth differed between sites (Fig 5). On Mont Ventoux and Vésubie, dead trees and severely damaged trees had lower growth rates than healthy and moderately damaged trees. Trees with severely crown damages (class 2) showed the lowest growth rates since many years while growth rate of dead trees was lower than the one of healthy trees twenty years before their death. Different patterns were observed in Issole. Dead trees had the lowest growth rates but unexpectedly trees with crown damages had higher growth than trees with a healthy crown.

Characteristics of declining trees

Silver fir mortality rate was important on Mont Ventoux (20% on average, until 54% on some plots). All tree sizes were affected but medium-size trees were more predisposed to die (Chi-square test: $p<0.001$; Tab 1; Fig 6). On the other sites, the dieback process affected less

than 10% of the firs which were principally small on Issole (Chi-square test: $p < 0.01$), while mortality rate was equally distributed with tree size in Vésubie (Chi-square test: $p > 0.1$). Our sampling was representative of this pattern, except a lack of big dead trees in Vésubie (Fig 6). Concerning tree crown condition, about 10%, 50% and 30% of the trees sampled in Ventoux, Issole and Vésubie had a crown whose defoliation rate and/or discoloration rate was superior to 20%. All sizes were affected by this phenomenon on Ventoux and Vésubie while the probability for a tree to have a damaged crown in Issole increased with its size (Fig 5).

No impact of the degree of competition on tree vitality was found on Mont Ventoux and Vésubie (Fig 7a). In Issole, dead trees experienced a higher competition degree than healthy trees, and declining trees showed the lowest competition indices. These differences were due to unequal distributions in declining and dead trees with tree size which biased the comparison of CI: for a same density, smaller is the tree, higher is CI.

Trees showed different growth trends during their juvenile phase according to their vitality assessed by crown condition and to the study site (Fig 8). On Ventoux, dead trees showed higher growth during the juvenile ages ($p < 0.05$ until 35 years old; unpaired t.test), while the reverse pattern was found in Issole ($p < 0.05$ since 12 years old) and Vésubie ($p < 0.05$ between 17 and 36 years old). On the contrary, differences in juvenile growth between living trees with different crown damages (healthy – declining – severely declining) were not important, except lower growth levels for severely declining trees on Mont Ventoux compared with the others. Tree sensitivity to inter-annual environmental changes was revealed by Gini index. On each site Gini indices were higher for dead trees than living trees (Fig 7b). This relationship was not biased by other explained variables such as altitude, tree age and size as the same result was obtained when removing all other effects (not shown).

On Mont Ventoux, mortality rate clearly increased with the downward shift in altitude (Table 1). But a high variability was also explained by variations in local edaphic conditions. The sixteen plots located on the transect in contour line on Mont Ventoux revealed that mortality rate ranged between 0 to 54% at same altitude, which was not related with the slope and with soil depth of the central pit of the plot (linear regression model; $p > 0.1$). On Vésubie, 25% of the firs located in Dves3 died while this rate is below 5% on the other sites (Table 1).

Growth trends during last century

Temporal drops between GI curves of trees with different ResSA were observed in Fig 4. On Mont Ventoux it occurred in 1942. Afterwards, differences in GI increased until the end of 90s where growth curves of trees with ResSA inferior to 1.2 began to converge (Fig 4a).

Whichever ResSA, a strong decrease in radial growth was observed during last decade. In Issole and Vésubie a drop seemed to occur during the first part of the 60s. If the divergence is clear in Issole (especially in 1965), the differences between trees of different sapwood class were not significant (Fig 4b, 4c).

Results were different when comparing growth trends of trees with different crown damage. On Mont Ventoux, growth of severely declining trees (class 2) is very low since the 30s (Fig 5a). Growth curves of dead and healthy trees converged in 1965. Previously, GI of dead trees was at a higher level than healthy trees. Two slight divergences occurred in 1979 and 1989 when decreases in GI of dead trees were stronger than for the other trees. In Issole, growth curves of dead and healthy trees converged in 1942 and then diverged in 1958 (Fig 5b) and since this date dead trees had a lower GI. In Vésubie, dead trees exhibited lower GI since the beginning of measurements although severely declining trees showed equivalent GI until 1974, after they strongly decline during the six following years and since 1980, became equal to those of dead trees.

These years were the strong negative pointer years revealed by PCA (Fig 3). On Mont Ventoux divergences between curves occurred in 1942, 1965, 1979 and 1989 whose PC1 scores were respectively the 8th, 3rd, 16th and 11th lowest values of the 20th and 21st century. In Issole, the years 1942, 1965 (2nd and 4th rank on PC1) and 1958 (2nd lowest value on PC2) emerged of the analysis, while the years 1965, 1974, 1979 (5th, 2nd, 13th on PC1) seemed to have an impact on tree decline on Vésubie.

Discussion

Main factors limiting growth

Optimized neighbouring radius used for the determination of competitors ranged between 9 and 15m, which is quite high comparing with several studies (e.g. 8m to 10m on *Pinus sylvestris*; Garcia-Abril *et al.* 2007). Linares *et al.* (2009b) recently showed on *Abies pinsapo* that maximum correlation between $\sigma^{13}\text{C}_{\text{wood}}$ and the degree of competition were obtained at short spatial scale (2-5m) was and this competition effect was attributed to competition for light. Competition for light arises between trees with overlapped crown. Silver fir of Mont Ventoux exhibits in average a diameter of crown projection near 5m (Nourtier *et al.*, submitted). Consequently, a larger radius, from 9 to 15m and a strong relationship between competition index and growth as in our case ($R > 0.45$), reveals a stronger

importance of competition for water than for light on tree growth. High radius values were also probably due to high slope. At same distance, neighbouring trees located above the studied trees (south azimuth) may have a stronger importance than those located below.

Results of the Principal Components Analysis also showed that drought is the main growth limiting factor. Inter-annual variability in radial growth was mainly explained by water availability during the vegetation period. This relationship was commonly found on silver fir, especially at its xeric range (Andreu 2007; Cailleret and Davi 2011; Lebourgeois 2007; Macias et al. 2006) and affects trees whatever their altitude. These results can be explained by high vulnerability to drought-induced cavitation which is counterbalanced by a rapid and complete stomatal closure when soil water potential decrease to avoid cavitation (Aussenac 2002; Nourtier et al. submitted), and by an inhibition of cell division and enlargement (Zweifel et al. 2006). Moreover, a lack of water during summer also negatively impacts growth of the following years by reducing the quantity of carbohydrates stored on the tree, by reducing fine root turnover and by inducing needle loss (Breda et al. 2006).

Variability in temperatures also induced changes in growth as indicated by PCA. On Mont Ventoux, increases in temperatures in spring lead to an increase in carbon assimilation by the tree due to an earlier budburst and higher photosynthesis rates (Davi et al. 2006; Delpierre et al. 2009) and an earlier cambium activation (ref). High maximum temperatures induced increase in growth increment at high altitude, but a decrease at low altitude, which was likely due to the thermal gradient. However these trends were not found on the other sites.

Indicators of tree vitality

Recent tree radial growth is commonly used as indicator of tree vitality and to predict tree mortality (Dobbertin 2005). On Mont Ventoux we recently showed that the performance of tree mortality models based on dendrochronological data was above 80% (Cailleret and Davi submitted). As the prediction of mortality models was improved using relative growth values, GIs were studied instead of BAI to remove the age effect. GIs before death were at lower levels than GIs of living trees but differences appeared concerning the periods since growth curves diverge. On Mont Ventoux, growth differences were observed since about 30 years while it was about 60 and 70 years in Issole and Vésubie. Moreover, even if growth levels were very low, silver fir can survive. This report was often made under dense canopies where young seedlings acclimate needle traits to tolerate shade (Robakowski et al. 2004), and is likely when a tree grows on a very shallow soil.

Tree vitality can also be approximated using sapwood area (SA) as it is the area of living wood which contains carbohydrates reserves, and the area of functional xylem conducting the sapflow. SA well discriminates tree with different current and past growth levels. But surprisingly, there were no differences in SA between dead and living trees, and between healthy and declining trees. As perchloric acid reveals heartwood, its use is reliable when the wood transformed in heartwood really contains carbohydrates and is conducting sap. However, in the case of rapid decline of carbon reserves and large xylem embolism, heartwood formation is maybe not enough important, and the sapwood area can have been overestimated by perchloric acid. If this method can be used in the case of long-term growth declines (Becker 1987), other methods can be preferred when rapid tree dieback occurred, depending on the aim of the study. For such as sapflow analysis, sapwood length i.e. the length of functional xylem should be measured using physical methods or visually. The area of wood which contains carbohydrates should be analyzed using specific reagents such as lugol for testing starch.

Crown damage was also commonly assessed to estimate tree vigour (De Vries 2000; Zierl 2004) and is often related with tree mortality probability (Dobbertin and Brang 2001). Two visible symptoms were recorded: chlorosis and defoliation. Needle chlorosis can be caused by several factors such as nutrient deficiency, atmospheric pollution (e.g. ozone), pathogens and drought (Landmann et al. 1995), and reduced the photosynthetic capacities of the leaves (Dreyer et al. 1994). Defoliation had a stronger impact on tree functioning especially for coniferous because needles act as storage organs for carbon and nitrogen (Hoch et al. 2003). Needle loss and branch mortality were usually due to pathogens such as budworm or to drought. Firstly, premature leaf shedding can occur during drought while leaves were still green likely, due to petiole cavitation (Breda et al. 2006). Secondly, the number and viability of leaf buds can also be reduced to limit water use but to the detriment of a quick recovering an efficient crown development after complete refilling of water resources (Le Dantec et al. 2000; Limousin et al. 2009). In our study, crown condition was not clearly related with tree radial growth. If GI decreases with increasing crown damages on Mont Ventoux, declining trees had higher GI than healthy trees on Vésubie, while GI curves of declining and severely declining trees were largely above GI curves of healthy trees in Issole. In the same way, dates of GI curves drops were changed when using different crown condition classes or different sapwood area classes.

Tree crown condition can be assumed as a good indicator of the evolution of tree vigour with time (temporal analysis). However, comparing trees with different crown damages did

not reveal differences in tree vitality and vulnerability to dieback (spatial analysis). However, crown damage assessment can be improved by focusing on the active part of the crown (1/3 upper part).

To conclude, as severely declining trees showed different GI evolution with time than dead trees what indicates that decline and mortality processes were dissociated. Dead trees would not be necessarily those which had highest crown damages. This hypothesis can be supported by the study of Kaufmann (1996) where *Pinus ponderosa* trees with the higher leaf areas had generally smaller growth efficiencies (per m² total leaf area), but should be confirmed by a temporal monitoring of the health of the studied trees.

Moreover, absolute growth rates were commonly used as indicator of tree vitality and predictor of mortality but relative ones should be preferred as they are closer to tree functioning (Chao et al. 2008; Cailleret et al. submitted). Tree size and juvenile growth rate can be used as references because they approximate the quantity of carbon needed to maintain metabolism. Tree vulnerability to decline and death should be assessed using structural functional traits such as xylem embolism vulnerability, ratio between leaf area and roots area, ratio between the carbon available and demand. For this aim, more experimental data is needed to better understand the functional processes during drought, by coupling whole-tree hydraulic and carbohydrate measurements (Ryan 2011).

Factors predisposing decline and mortality

Large areas of silver fir forests showed declining and dieback symptoms, but mortality was extremely patchy. The high heterogeneity in mortality rates within a site and within a plot was explained by a combination of numerous stress factors which predispose tree to dieback. Firstly, the process did not affect all size distribution of the trees. Smaller trees were affected in Issole which corresponds to a common trend in forest stands. On Mont Ventoux, medium-size trees seemed to be the most vulnerable. To our knowledge, this pattern was not yet observed, while Coomes and Allen (2007) showed the reverse in disturbed stands, where trees more prone to die are small and big ones. These differences can be due to changes in tree sensitivity to climate with tree size. Individuals with variable growth were more prone to die from drought than tree with more regular growth (Cailleret et al. submitted; Suarez et al. 2004).

Long-term stress factors are often expressed as reduced tree growth rates contributing to an increase in tree vulnerability to dieback (Manion 1981, Pedersen 1998). This pattern was

found on Issole and Vésubie where dead trees showed very low growth rates. This trend can be explained by higher competition degree experienced by dead trees in Issole, but not in Vésubie. It is commonly accepted that competition acts as a long-term predisposing mortality factor (Bigler and Bugmann 2003) due to the decrease in light availability which lead to a decrease in carbon assimilation. This effect can be important for pioneer species but lesser for shade-tolerant species such as silver fir.

In the Mediterranean area, the main predisposing factor is the water availability. Our study shows that silver fir at low altitude on Mont Ventoux or in high xeric condition due to specific topographic position in Vésubie (Dves3) are more prone to die. At a large spatial scale analysis, Quesney (2008) also revealed that silver fir mortality on south-east part of France was more important on dry plots, i.e. at low altitude, on south-facing slopes, and on dry edaphic conditions due to particular topographic conditions (high slope, convex).

In Issole and Vésubie, dead trees are those with the lowest growth rates since their birth which confirm previous results. However, we also found on Mont Ventoux that dead trees averaged higher growth rates during the juvenile phase than living trees (Cailleret et al. submitted). This trade-off between longevity and juvenile growth rates was already observed within a species (Black et al. 2008; Bigler and Veblen 2009). Fast growth rates during young ages can increase tree vulnerability to mortality as it is related with high ratios of above- to below-ground biomass, reduced investment in secondary carbon compounds used for defence against pathogens (Loehle 1988), and higher respiration and transpiration rates. It leads in higher water, carbon and nutrient needs which will cause troubles when these supplies fall short (McDowell et al. 2008). High differences in juvenile growth rates were found at the distribution range scale but also at same altitude which can be explained by differences in the water availability in the first layers of the soil (Nourtier et al. submitted). Herbivorous insects and pathogens may also contribute to loss of vigour and increase tree susceptibility to subsequent stress (e.g. drought). If no herbivorous insects were reported on study sites during last decade, infestations by mistletoe (*Viscum album*) and bark beetles were important especially on Mont Ventoux (Gillmann et al. submitted)

The concept of predisposing factors as described by Manion (1981) might be revised as they differ between sites and even within a site by assessing soil heterogeneity in depth using geophysical methods (Nourtier et al. submitted). Structural traits of the trees should also be integrated using allometric variables (total leaf area measurements using hemispherical photography, sapwood area) and xylem anatomy. Predisposing factors induced higher tree vulnerability to drought events which not necessarily include its weakening.

Impact of extreme events during last century

Estimating the climatic conditions during the years when the divergence of growth curves began allow determining the inciting factors (Becker 1987; Bigler et al. 2006). As revealed by the PCA analysis, these years were negative pointer years mainly characterized by a severe drought during the vegetation period. 1965 was identified as an important date, because most of the growth trajectories of trees with different vitality diverged on all sites. In Issole, temporal drops occurred in 1958 which was a strong negative year for trees located at low altitude, and this decrease was amplified by droughts during the beginning of the 1960s.

The negative impact of single drought years on the onset of declining growth was observed for a wide range of species (Pedersen 1998, Ogle et al. 2000). However an increasing number of studies showed that multi-year droughts had more adverse and decisive effects on tree growth (LeBlanc 1998; Bigler et al. 2006) which is supported by our study. Several drought events occurred during last decade (summer 2003, spring 2004, and summer 2006) in connection with a recent decline in tree radial growth (Cailleret and Davi 2011). At the same time, first dead trees were reported at the end of the year 2002 on Mont Ventoux and 2003 in Issole and Vésubie. The accumulation of summer drought between 2003 and 2006 seemed to be the main contributing stress factor.

To conclude, mortality and decline processes should be separated. As there was a huge of causes inducing mortality, many interactions between them, and which differ between sites, different vitality indicators should be used. Relative radial growth trends, crown damages and sapwood area should be analyzed as it allow to assess spatio-temporal changes in tree vitality, but were not sufficient to assess differences in tree vulnerability to dieback. An integration of functional processes is needed to understand the complex of causes for example by assessing the sensitivity of different carbon allocation rules to fine roots, growth, reproduction and defences, and of different hydraulic parameters on tree mortality probability (Davi et al. in prep).

References

- Aussenac G (2002) Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Ann For Sci* 59:823–832
- Becker M (1987) Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Etude écologique et dendrochronologique. *Ann. For. Sci.*, 44, 379-402
- Bigler C, Bräker OU, Bugmann H, Dobbertin M, Rigling A (2006) Drought as an inciting factor mortality factor in scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems*, 9, 330-343. DOI: 10.1007/s10021-005-0126-2
- Bigler C, Bugmann H (2003) Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Can J For Res* 33:210–21.
- Bigler C, Veblen TT (2009) Increased early growth rates decrease longevities of conifers in subalpine forests. *Oikos*, 118 (8), 1130-1138. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2009.17592.x
- Biondi F, Qeadan F (2008) Inequality in Paleorecords. *Ecology*, 89, 1056-1067
- Black BA, Colbert JJ, Pederson N (2008) Relationships between radial growth rates and lifespan within North American tree species. *Ecoscience*, 15, 349-357
- Breda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63, 625-644. doi:10.1051/forest:2006042
- Bunn A (2008) A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 26, 115-124. doi:10.1016/j.dendro.2008.01.002
- Bussotti F, Ferretti M (2009) Visible injury, crown condition, and growth responses of selected Italian forests in relation to ozone exposure. *Environmental Pollution*, 157, 1427-1437. doi:10.1016/j.envpol.2008.09.034
- Cailleret M (2011) Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné en Provence. Thèse de doctorat de l'Université d'Aix-Marseille III.
- Cailleret M, Davi H (2011) Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees*, 25, 265-276. DOI 10.1007/s00468-010-0503-0
- Cailleret M, Davi H (submitted) How to predict tree drought-induced tree mortality from radial growth data. *Journal of Ecology*.
- Canham CD, LePage PT, Coates KD (2004) A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Can J For Res*, 34, 778-787. doi: 10.1139/X03-232
- Chao KJ, Phillips OL, Gloor E, Monteagudo A, Torres-Lezama A, Vasquez-Martinez R (2008) Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *J Ecol*, 96, 281-292. doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01343.x
- Coomes DA, Allen R (2007) Mortality and tree-size distributions in natural mixed-age forests. *Journal of Ecology*, 95, 27-40
- Davi H, Simioni G, Marie G, Cailleret M, Delpierre N, Dufrêne E (in prep) Modelling forest functioning under climate change.
- Davi H, Dufrêne E, Francois C, Le Maire G, Loustau D, Bosc A, Rambal S, Granier A, Moors E (2006) Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems. *Agric For Meteorol* 141:35–56. doi:10.1016/j.agrformet.2006.09.003
- Delpierre N, Dufrêne E, Soudani K, Ulrich E, Cecchini S, Boé J, Francois C (2009) Modelling interannual and spatial variability of leaf senescence for three deciduous species in France. *Agric For Meteorol* 149:938–948. doi:10.1016/j.agrformet.2008. 11.014
- De Vries, W., Klap, J.M., Erisman, J.W., 2000. Effects of environmental stress on forest crown condition in Europe. Part I. Hypotheses and approach to the study. *Water Air Soil Pollut.* 119, 317–333.
- Dobbertin M, Brang P. (2001) Crown defoliation improves tree mortality models. *For. Eco. Manage.*, 141, 271-284

- Dobbertin M (2005) Tree growth as indicator of tree vitality and tree reaction to environmental stress: a review. *Eur J For Res*, 124, 319-333. doi:10.1007/s10342-005-0085-3
- Dreyer E., Fichter J., Bonneau M., (1994) Nutrient content and photosynthesis of young yellowing Norway spruce trees (*Picea abies* L. Karst.) following calcium and magnesium fertilisation, *Plant Soil* 160 67–78.
- Esper J, Cook ER, Krusic PJ, Peters K, Schweingruber FH (2003) Tests of the RCS method for preserving low-frequency variations in long tree-ring chronologies. *Tree Ring Res* 59:81–98
- Ficko A, Poljanec A, Boncina A (2011) Do changes in spatial distribution, structure and abundance of silver fir (*Abies alba* Mill.) indicate its decline? *For. Eco. Manage.* 261, 844-854. doi:10.1016/j.foreco.2010.12.014
- Garcia-Abril A, Martin-Fernandez S, Grande MA, Manzanera JA (2007) Stand structure, competition and growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in a Mediterranean mountainous environment. *Ann For Sci.*, 64, 825-830. DOI: 10.1051/forest:2007069.
- Gillmann et al. (submitted)
- Granier A (1981) Etude des relations entre la section du bois d'aubier et la masse foliaire chez le Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco). *Ann. For. Sci.*, 38, 503-512
- Hoch G, Richter A, and Körner C, (2003) Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant Cell Environ.* 26: 1067–1081.
- Holmes RL (1994) Dendrochronology program manual. Laboratory of Tree-Ring Research. Tucson, Arizona, U.S.A.
- Kaufmann MR (1996) To live fast or not: growth, vigor, longevity of old-growth ponderosa pine and lodgepole pines. *Tree Physiology*, 16, 139-144
- Knapic S and Pereira H (2005) Within-tree variation of heartwood and ring-width in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) *Forest Ecology and Management*, 210, 81-89
- Kutscha NP, Sachs IB (1962) Color tests for differentiating heartwood and sapwood in certain softwood tree species. Report 2246, Forest Products Laboratory, Madison, WI, pp. 16.
- Landmann G., Bonneau M., Bouhot-Delduc L., Fromard F., Chéret V., Dagnac J., Souchier B., Crown damage in Norway Spruce and Silver Fir: relation to nutritional status and soil chemical characteristics in the French mountains, in: Landmann G., Bonneau M. (Eds.), *Forest decline and atmospheric deposition effects in the French Mountains*, Springer, Berlin Heidelberg, New York, 1995, pp. 41–81.
- LeBlanc DC. 1998. Interactive effects of acidic deposition, drought, and insect attack on oak populations in the midwestern United States. *Can J Forest Res* 28:1184–97.
- Lebourgeois F (2007) Climatic signal in annual growth variation of silver fir (*Abies alba* Mill) and spruce (*Picea abies* Karst.) from the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Ann. For. Sci.*, 64, 333-343. DOI: 10.1051/forest:2007010
- Le Dantec V, Dufrêne E, Saugier B (2000) Interannual and spatial variation in maximum leaf area index of temperate deciduous stands, *For. Ecol. Manage.* 134 71–81.
- Leuzinger, S. et al. 2005. Responses of deciduous forest trees to severe drought in Central Europe. *Tree Physiol.* 25: 641_650.
- Limousin J.M., Rambal S., Ourcival J.M., Rocheteau A., Joffre R. and Rodriguez-Cortina R., (2009). Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Global Change Biol.* DOI: 10.1111/j.1365-2486.2009.01852.x.
- Linares JC, Camarero JJ, Carreira JA (2009a) Interacting effects of changes in climate and forest cover on mortality and growth of the southernmost European fir forests. *Global Ecol. Biogeogr.* 18, 485-497. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2009.00465.x
- Linares JC, Delgado-Huertas A, Camarero JJ, Merino J, Carreira JA (2009b) Competition and drought limit the response of water-use efficiency to rising atmospheric carbon dioxide in the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *Oecologia*, 161, 611-624. DOI 10.1007/s00442-009-1409-7
- Loehle C. 1988. Tree life history strategies: the role of defenses. *Can J For Res* 18:209–22.
- Macias M, Andreu L, Bosch O, Camarero JJ, Gutierrez E (2006) Increasing aridity is enhancing silver fir *Abies alba* (Mill.) water stress in its south-western distribution limit. *Clim Change* 79:289–313

- Manion PD (1981) Tree disease concepts. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey, 399p.
- Martin GL, Ek AR (1984) A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth, *For. Sci*, 30, 731–743.
- Martinez-Vilalta J, Cochard H, Mencuccini M, Sterck F, Herreo A, Korhonen JFJ, Llorens P, Nikinmaa E, Nolè A, Poyatos R, Ripullone F, Sass-Klaassen U, Zweifel R (2009) Hydraulic adjustment of Scots pine across Europe. *New Phytol.* 184, 353-364. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02954.x
- McDowell NG, Pockman W, Allen C, Breshears D, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams D et al. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb? *New Phytologist* 178: 719–739.
- Mc Dowell N (2011) Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, 155, 1051-1059
- Nourtier M, Cailleret M, Yingge X, Chanzy A, Davi H (submitted) Regulation of silver fir (*Abies alba* Mill.) transpiration during drought in relation to soil characteristics.
- Pedersen BS. 1998. The role of stress in the mortality of Midwestern oaks as indicated by growth prior to death. *Ecology* 79:79–93.
- Ogle K, Whitham TG, Cobb NS. 2000. Tree-ring variation in pinyon predicts likelihood of death following severe drought. *Ecology* 81:3237–43.
- Quesney T (2008) Observatoire déperissement des forêts des Alpes-Maritimes ; rapport 2008-11-25, ONF DT Méditerranée, pôle RDSA
- Robakowski P, Wyka T, Samardakiewicz S, Kierzkowski D (2004) Growth, photosynthesis, and needle structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) under different canopies. *For. Eco. Manage.*, 201, 211-227. doi:10.1016/j.foreco.2004.06.029
- Ryan MG (2011) Tree responses to drought. *Tree Physiology*, 31, 237-239. doi:10.1093/treephys/tpr022
- Suarez ML, Ghermandi L, Kitzberger (2004) Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus* – site, climatic sensitivity and growth trends. *Journal of Ecol.*, 92, 954-966
- Tsopelas P, Angelopoulos A, Economou A, Soulioti N (2004) Misteltoe (*Viscum album*) in the forest of Mount Parnis, Greece. *Forest Ecology and Management*, 202, 59-65
- Zierl B (2004) A simulation study to analyse the relations between crown condition and drought in Switzerland. *Forest Ecology Management*, 188, 25-38
- Zweifel R, Zimmermann L, Zeugin F, Newbery DM (2006) Intraannual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *J Exp Bot* 57:1445–1459. doi:10.1093/jxb/erj125

Table 1: Sampling

Plot	Altitude (m a.s.l.)	Slope (°)	Soil depth (cm)	Coarse elements (%)	BA (m ² /ha)	Fir proportion	Mortality rate	Number of trees cored	Mean tree sage	Mean Circ (mm)	Mean Gini index
Dvx1	995	25	35	50.0	42.5	0.11	0.39	20	75.4	497.8	0.120
Dvx2	1020	36	20	80.0	53.6	0.46	0.26	30	63.3	542.6	0.127
Dvx3	1117	22	65	82.5	50.8	0.28	0.13	25	62.9	428.0	0.119
Dvx4	1247	29	32	48.0	44.2	0.82	0.25	16	160.8	591.4	0.130
Dvx5	1340	27	60	58.3	32.6	0.62	0.07	25	156.0	626.8	0.120
TC1	1138	35	62	86.5	34	0.40	0.13	9	65.4	496.1	0.106
TC2	1108	37	67	81.9	19.5	0.27	0	7	57.1	312.8	0.095
TC3	1125	41	62	76.1	35.5	0.57	0.33	18	65.9	493.3	0.120
TC4	1110	41	72	72.8	28.4	0.34	0.20	11	73.7	519.1	0.124
TC5	1122	37	65	80.8	32.2	0.56	0.48	19	75.9	483.3	0.121
TC6	1128	39	67	61.2	40.2	0.53	0.54	22	75.0	496.9	0.130
TC7	1128	42	60	61.3	41.9	0.53	0.16	13	83.5	474.4	0.143
TC8	1123	45	20	60.0	31.1	0.66	0.23	15	73.7	405.0	0.136
TC9	1131	44	43	83.0	35.9	0.52	0.21	15	82.3	421.7	0.124
TC10	1124	47	45	40.0	40.2	0.48	0.46	12	104.9	595.4	0.134
TC11	1121	45	25	65.0	49.2	0.51	0.36	16	107.9	524.9	0.143
TC12	1134	42	58	79.7	35.3	0.36	0.12	11	108.6	614.9	0.136
TC13	1143	40	20	75.0	54.7	0.59	0.05	16	148.4	610.4	0.124
TC14	1137	47	16	40.0	29.0	0.67	0.06	10	102.9	551.7	0.131
TC15	1132	46	34	75.0	61.1	0.70	0.11	17	142.1	677.7	0.132
TC16	1128	45	50	71.0	48.3	0.55	0.16	16	106.3	598.4	0.131
Diss1	1108	38	34	30.0	54.6	0.95	0	15	167.1	658.1	0.144
Diss2	1196	39	30	43.5	56.9	0.93	0.08	27	101.3	492.0	0.165
Diss3	1281	23	33	52.4	65.5	0.94	0.01	22	91.5	507.5	0.121
Diss4	1468	25	36	56.9	44.7	0.79	0.06	21	79.8	578.7	0.130
Diss5	1585	35	67	57.1	63.6	0.83	0.09	19	74.4	759.2	0.125
Dves1	1078	43	NA	NA	55.9	0.23	0.01	17	78.6	699.4	0.112
Dves2	1130	42	NA	NA	45.4	0.44	0.03	19	77.8	688.8	0.114
Dves3	1242	47	NA	NA	43.9	0.52	0.25	26	96.8	637.9	0.128
Dves4	1330	40.5	NA	NA	42.1	0.81	0.02	18	153.2	760.8	0.123
Dves5	1497	39	NA	NA	49.9	0.87	0.02	21	138.7	726.7	0.122
Dves6	1585	27	NA	NA	NA	0.83	0.05	13	148.6	897.8	0.111

Table 2: Effect of altitude, tree age and tree size on PC1 (Axis 1) and PC2 (Axis 2) scores of each individual

	Ventoux		Issole		Vesubie	
	Axis 1 (60.9%)	Axis 2 (2.35%)	Axis 1 (65.7%)	Axis 2 (2.31%)	Axis 1 (57.8%)	Axis 2 (3.46%)
(Intercept)	9.79e-01 ***	-9.03e-01 ***	9.31e-01 ***	-2.22 ***	1.04 ***	-7.96E-01 ***
altitude	-2.38e-05 NS	6.77e-04 ***	1.79e-05 NS	1.54e-03 ***	-9.09e-05 *	-5.72e-04 ***
age	-2.14e-03 ***	2.05e-03 ***	-1.69e-03 ***	1.87e-03 ***	-1.77e-03 ***	3.45e-04 NS
BA (mm ²)	4.07e-07 ***	-6.81e-07 ***	2.17e-07 ·	-2.26e-07 NS	2.76e-07 ***	1.70e-07 NS

Table 3: Effect of rainfalls (P), maximum (Tmax) and minimum (Tmin) temperatures during winter, spring and summer, and of PC1 of previous year score on current PC1 and PC2 scores for each year. Variables from previous year were indicated using *n-1*. The best linear models were chosen by AIC in a stepwise algorithm.

	PC1 scores			PC2 scores		
	Ventoux (R ² =0.51)	Issole (R ² =0.43)	Vésubie (R ² =0.35)	Ventoux (R ² =0.18)	Issole (R ² =0.22)	Vésubie (R ² =0.04)
Intercept	21.56 ^{NS}	5.09 ^{NS}	-16.66 ^{***}	-16.01 ^{NS}	9.45 [*]	1.73 ^{NS}
PC1 score n-1	-0.19 [°]	-0.30 [*]	-0.35 ^{**}	-0.06 ^{NS}		
P end sum n-1		0.03 ^{NS}	0.03 [*]	-0.01 ^{NS}		
Tmax end sum n-1	-2.84 ^{**}	-2.43 [*]		-0.55 ^{NS}		
P winter		0.02 [°]				-0.01 [°]
Tmax winter				-1.34 ^{NS}	1.61 ^{**}	
P spring		0.06 [*]	0.02 ^{NS}			
Tmax spring					-1.78 ^{***}	
Tmin spring	3.80 [*]					
P sum	0.10 ^{***}	0.04 ^{**}	0.05 ^{**}			
Tmax sum		1.24 ^{NS}		1.41 ^{**}		

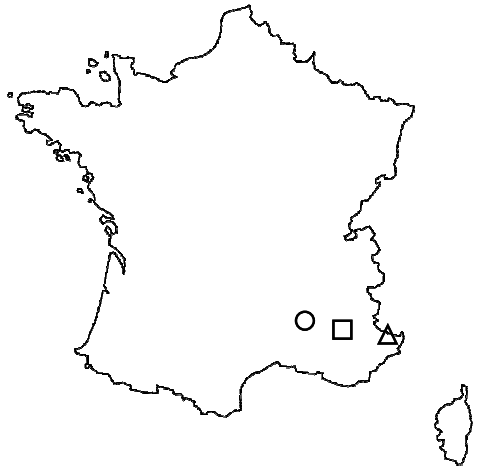


Fig1: Localization of the study sites: Mont Ventoux (circles), Issle (square) and Vésubie (triangle).

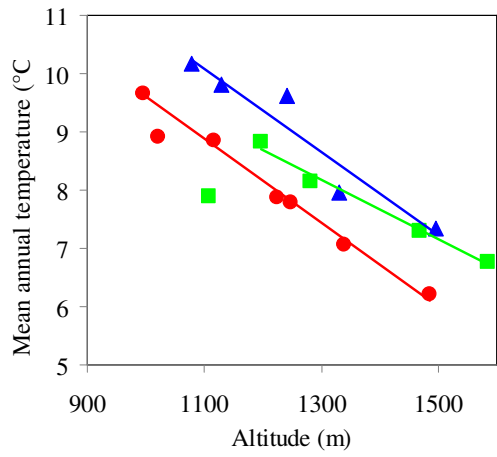


Fig2: Effect of altitude on mean annual temperatures on the North-facing slope of the Mont Ventoux (red), Issole (green) and Vésubie (blue).

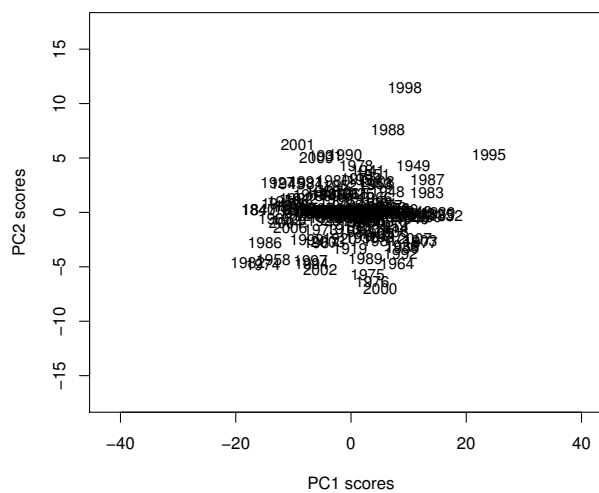
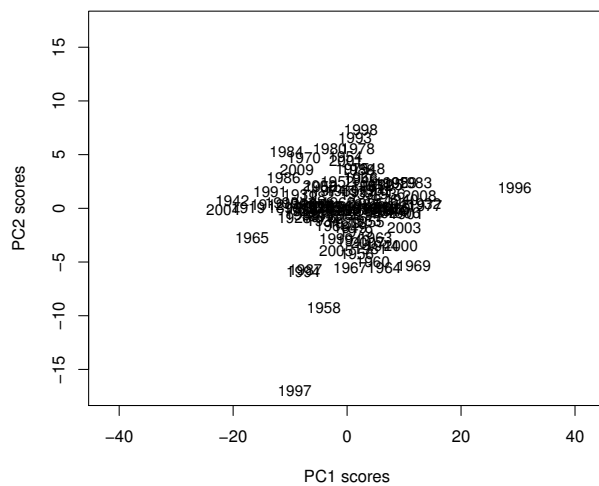
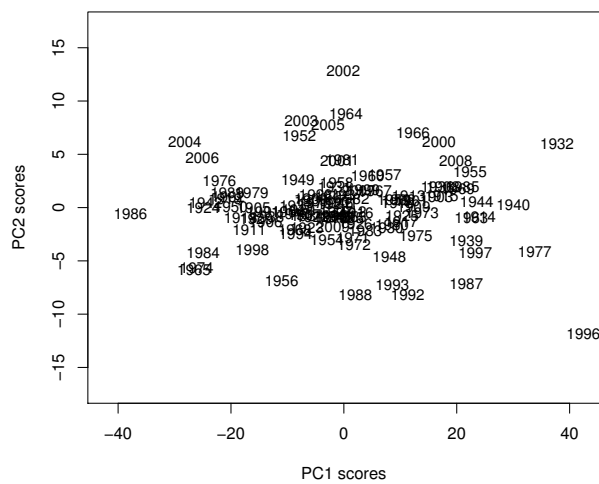


Fig 3: Results of the Principal Components Analysis (PCA) for the interannual variability in growth on Mont Ventoux (up), Issole (middle) and Vésubie (bottom)

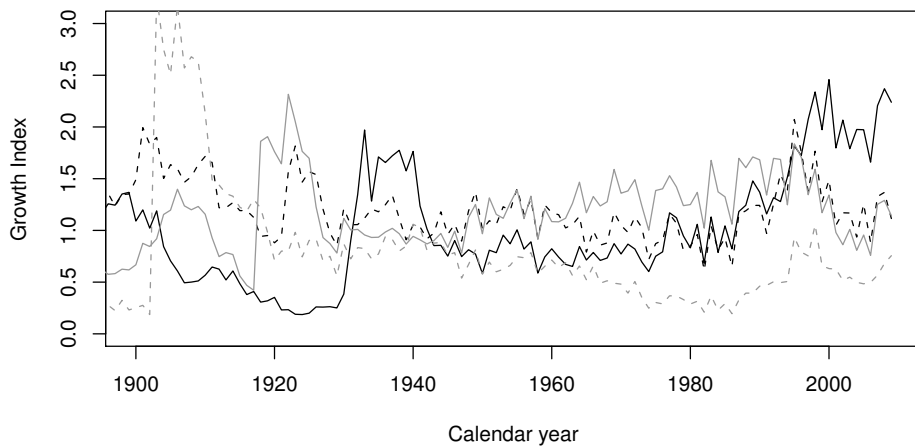
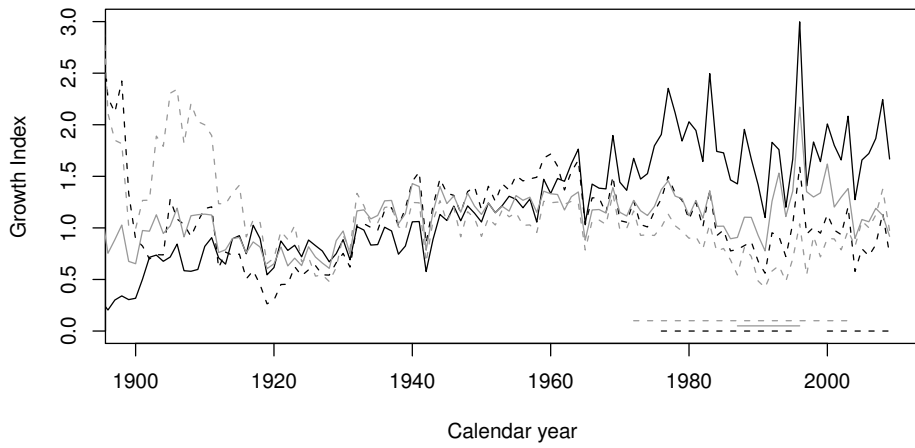
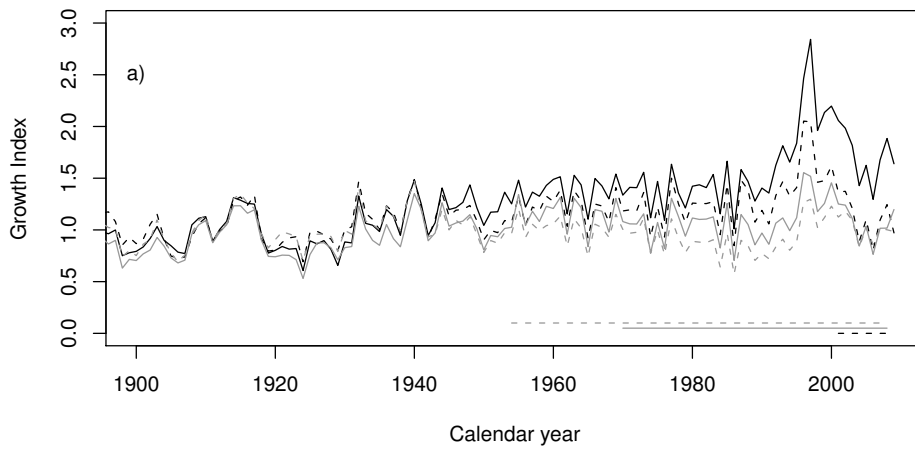


Fig 4: Evolution of growth indices with time of trees with different sapwood area on Mont Ventoux (a), Issole (b) and Vésubie (c). Empty black line: $ResSA > 1.2$; Dotted black line: $1 < ResSA < 1.2$; Grey line: $0.8 < ResSA < 1$; Grey dotted line: $ResSA < 0.8$. Horizontal bars indicates significant differences between each class of crown damage and healthy trees (unpaired t.test; $p < 0.1$)

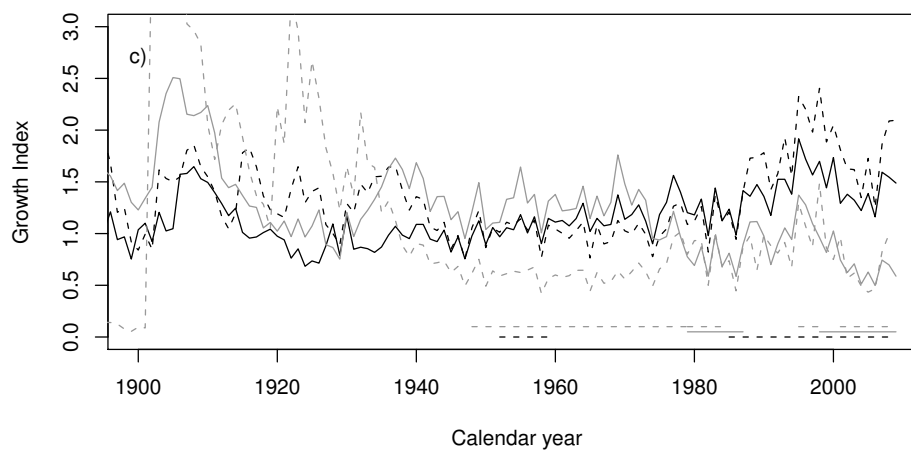
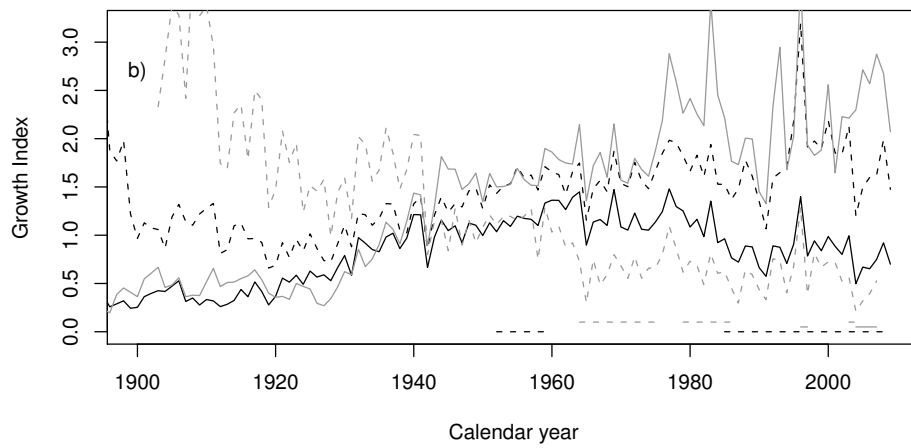
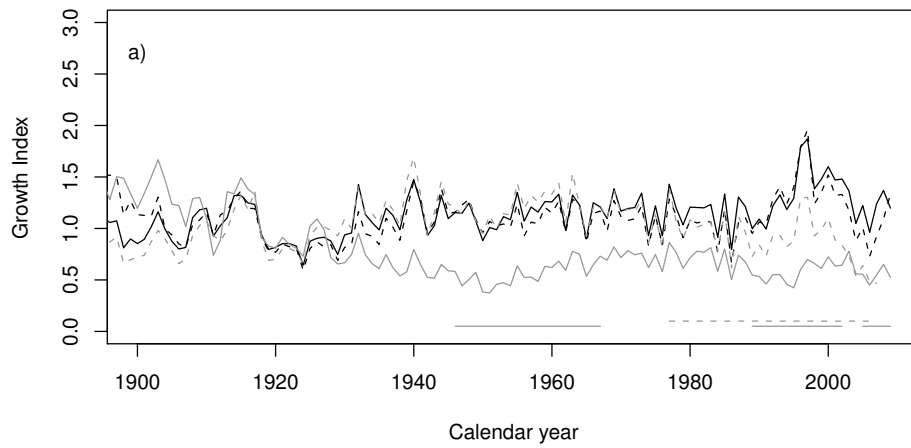


Fig 5: Evolution of growth indices with time of trees with different crown condition on Mont Ventoux (a), Issole (b) and Vésubie (c): Healthy trees (class 0; Empty black line); declining trees (class 1; Dotted black line); severely declining trees (class 2; Grey line) and dead trees (class 3; Grey dotted line). Horizontal bars indicates significant differences between each class of crown damage and healthy trees (unpaired t.test; $p < 0.1$)

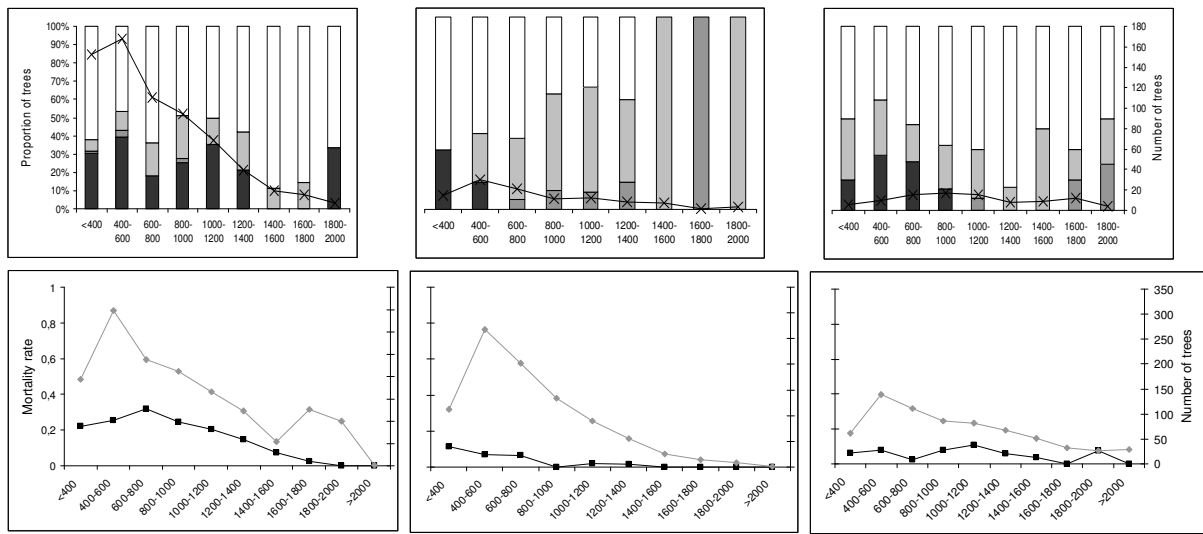


Fig 6a (up): Proportion of dead (black histogram), very declining (dark grey), declining (grey) and healthy (white) trees for each circumference class, and corresponding number of trees cored (black line with crosses) on Mont Ventoux (left), Issle (middle) and Vésubie (right). **Fig 6b (bottom):** Number of firs mapped and measured during the forest inventory per circumference class (mm; grey), and corresponding proportion of dead firs (black) on Mont Ventoux, Issle and Vésubie

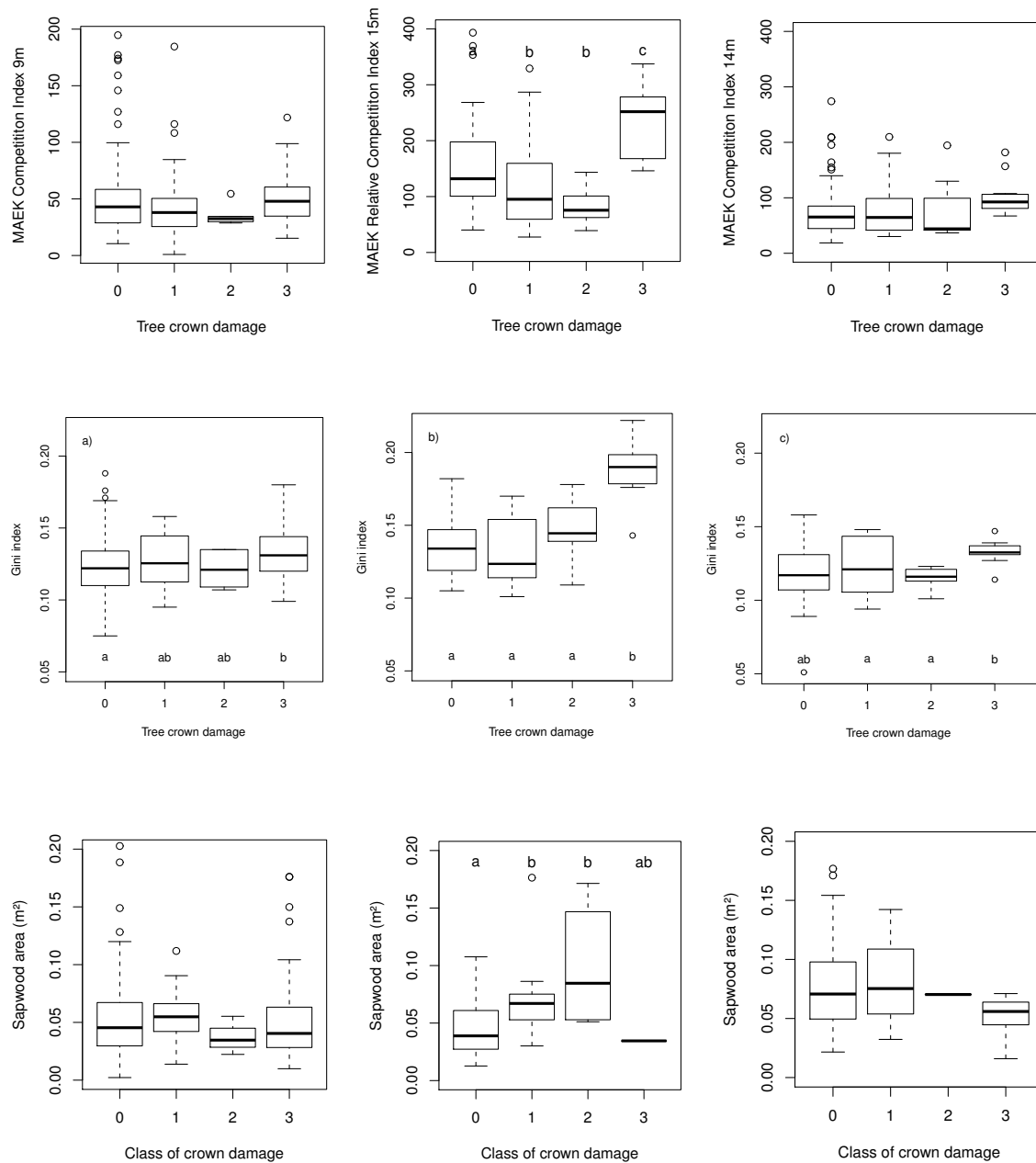


Fig 7a: Relationships between tree crown damage and the relative degree of competition experienced by these trees (RCI_{on_stumps} ; MAEK equation) on Mont Ventoux (left), Issole (middle) and Vésubie (right). Different letters indicates significant differences between classes (Tukey HSD, $p < 0.05$). **Fig 7b:** Relationships between tree crown damage (0, 1, 2...) and the Gini index on Mont Ventoux (left), Issole (middle) and Vésubie (right). Different letters indicates significant differences between classes (Tukey HSD, $p < 0.05$). **Fig 7c:** Relationship between tree crown damage and sapwood area on Mont Ventoux (red), Issole (green) and Vésubie (blue)

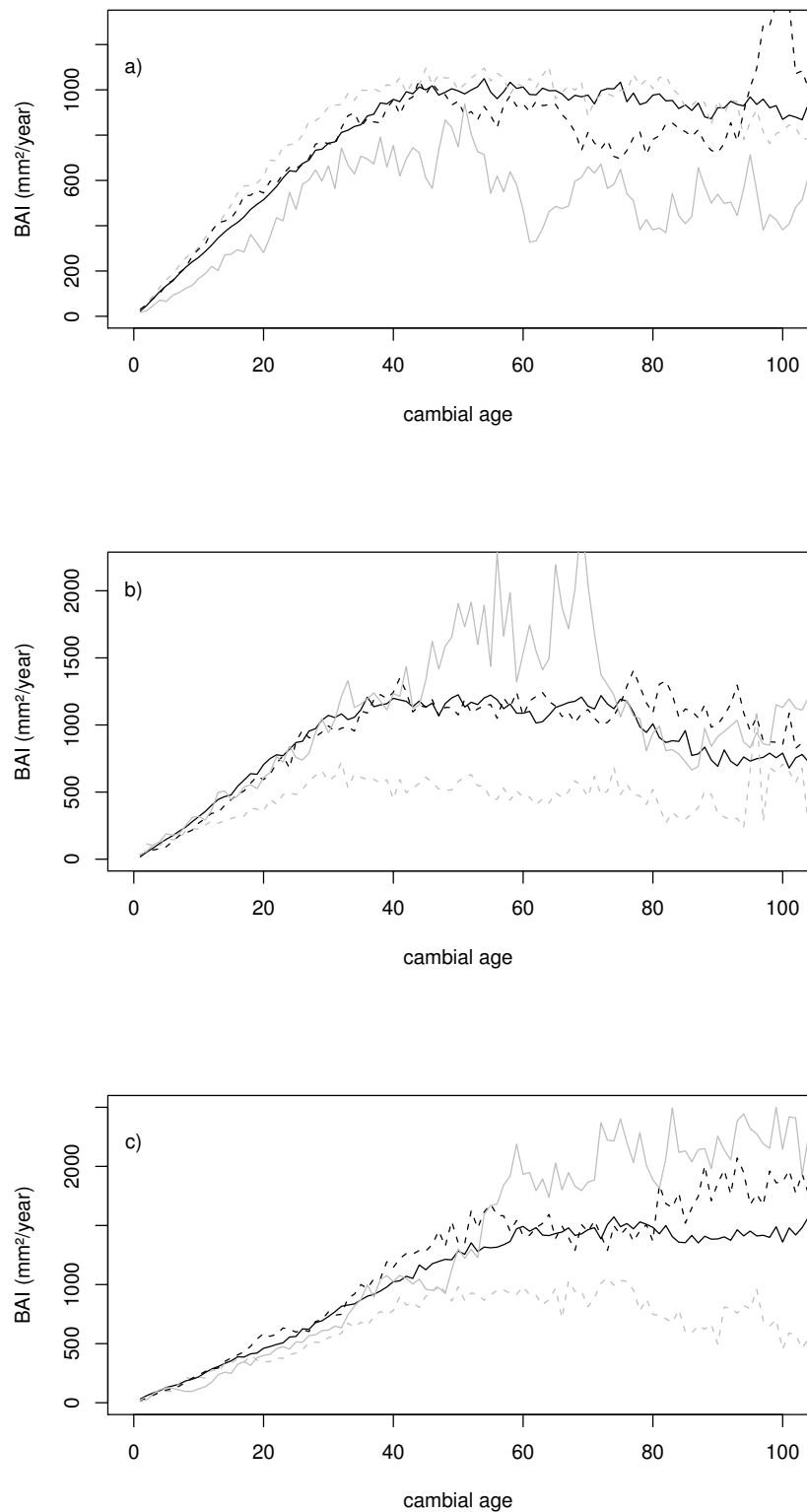


Fig 8: Evolution of tree basal area increment (BAI) with tree cambial age of trees with different crown condition: Healthy trees (class 0; Empty black line); declining trees (class 1; Dotted black line); severely declining trees (class 2; Grey line) and dead trees (class 3; Grey dotted line), on Mont Ventoux (a), Issole (b) and Vésubie (c).

Supplementary material

Tab S1: Coefficients of the best general linear models between sapwood area and diverse tree parameters (Basal Area, cambial age, altitude, Distance/Diameter Ratio competition index) for trees growing on Mont Ventoux, Issole and Vésubie. Models were chosen using a stepwise algorithm minimizing AIC (AIC Ventoux=5698; AIC Issole=1575.8; AIC Vesubie=548.9).

	Ventoux			Issole			Vesubie		
	Estimate	Std Error	p	Estimate	Std Error	p	Estimate	Std Error	p
Intercept	$-1.18.10^3$	$5.78.10^3$	NS	$1.09.10^5$	$6.44.10^4$.	$-1.95.10^5$	$9.10.10^4$	*
BA	$7.51.10^{-1}$	$7.66.10^{-2}$	***	$2.91.10^{-1}$	$1.19.10^{-1}$	*	$5.39.10^{-1}$	$2.50.10^{-1}$	*
age	$2.94.10^1$	$6.29.10^1$	NS	$-6.95.10^{-2}$	$2.44.10^{-2}$	**	$-1.52.10^{-3}$	$8.23.10^2$.
alt				$-2.78.10^1$	$3.60.10^1$	NS	$2.30.10^2$	$9.61.10^1$	*
CI	$-9.05.10^{-1}$	$6.24.10^{-1}$	NS	$-4.22.10^1$	$1.69.10^1$	*	$3.94.10^1$	$3.64.10^1$	NS
BA*age	$-1.51.10^{-3}$	$6.18.10^{-4}$	*	$1.59.10^{-3}$	$1.13.10^{-3}$	NS	$-9.57.10^{-3}$	$1.83.10^{-3}$	***
BA*alt							$9.32.10^{-4}$	$3.39.10^{-4}$	*
age*CI				$-2.36.10^{-1}$	$7.20.10^{-2}$	**	$8.09.10^{-1}$	$3.21.10^{-1}$	*
alt*CI				$1.63.10^{-2}$	$8.94.10^{-3}$.	$-8.24.10^{-2}$	$3.62.10^{-2}$	*

Annexe 3

Global change induces contradictory age effects on tree-ring growth sensitivity to climate

Cailleret M¹, Bert D², Davi H¹

¹INRA, URFM, UR 629, Domaine Saint Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon Cedex 9.

²INRA, BIOGECO, UMR 1202, F-33612 Cestas, France

En préparation pour *Trees, Structure and Function*

Abstract

Classical dendroclimatic studies generally assume that climate–growth relationships are age independent after removing the biological growth trend. However, as hydraulic conductivity, photosynthetic capacities and carbon allocation change with tree aging, this correction might be inadequate to quantify growth sensitivity to climate. Numerous studies have reported an age effect on sensitivity to climate, but there is no general agreement concerning the direction of this relationship. In some cases the climatic signal was maximized in older trees, while it is the reverse in others. This question is here addressed for *Abies alba* Mill. in two contrasting sites (north and south of France). The evolution with time of mean sensitivity (MS) was analyzed by separating the effects of tree aging and global change by categorizing trees in three age classes <60years (juvenile), 60-120y (adult), >120y (mature). MS increased with tree aging whatever tree age or study site. But the relationship between final MS (calculated from all the rings of the chronology) and tree age differs between sites, depending on how the main growth-limiting factors have evolved with global change. At both sites juvenile trees showed lower MS. When environmental constraints increased (southern site), the increase in MS was higher in adult trees than in mature trees which led to a negative relationship between final MS and tree age. In contrast, a decrease in environmental constraints (northern site) induced a positive relationship. Consequently, our study suggests that comparing final MS of different age-classes' trees is inappropriate for the analysis of the effect of tree aging on sensitivity to climate.

Keywords: Growth; Mean Sensitivity; Age effect; *Abies alba*; Global change; Tree rings.

Introduction

Individual tree growth is mainly dependent on climate, past year's growth, tree age, water availability, soil fertility and on the level of competition. Radial growth is characterized by its average value throughout a tree's life, but also by its inter-annual variability. To estimate this year-to-year variability, most dendrochronological studies have used tree mean sensitivity (MS) calculated either for each individual ring chronology or for the master chronology of a population. MS describes the mean percentage of change between each ring width and the next and is supposed to reflect tree sensitivity to environmental changes, especially inter-annual climatic variation (Fritts 1976). This index reveals the quantitative impact of stressful and also favourable conditions on tree growth. For example, if the main growth-limiting factor is soil water content during summer, a high MS value indicates that the tree is obviously sensitive to summer drought but also to water surplus. In contrast, complacent trees show a low degree of annual growth variation and consequently low MS values (Schweingruber 1989). MS index is also related to climate-growth relationships: the higher the MS value, the better the correlation value (or response function) between ring-widths and climatic variables. Thus, high MS values and uniformity in the biological responses to limiting conditions among individuals are advantageous characteristics for dendroclimatic studies and past climate reconstructions (Esper et al. 2008).

MS differs between species according to their functioning and strategies (Friedrichs et al. 2009). Within a species, site conditions (Szeicz and MacDonald 1994; Levanič et al. 2009), stand density (Gea-Izquierdo et al. 2009), tree suppression (Martín Benito et al. 2008), sex (Rozas et al. 2009) and genetic predisposition (Sánchez-Vargas et al. 2007) can effect tree sensitivity to climate.

Most dendroclimatic and dendroecological analyses have assumed that climate–growth relationships are age/size independent after removing the medium and low frequencies of the tree-ring chronologies (Szeicz and MacDonald 1994). But ecophysiological studies suggest that growth-related environmental signals are likely to evolve with tree age (size), especially due to the increase in hydraulic constraints (Mencuccini et al. 2005).

Studies that have investigated whether climate–growth response changes with tree age show contrasting results, e.g., (i) the climatic signal may be maximized in older trees (Szeicz and MacDonald 1994; Ettl and Peterson 1995; Carrer and Urbinati 2004; Rossi et al. 2008). Yu et al. (2008) have found that Qilian juniper trees (*Sabina przewalskii* Kom.) less than 200 years old were less sensitive than older trees. Wang et al. (2009) showed that for *Larix gmelinii* MS increased with age in the <150 years age class, whereas older trees showed no significant relationship between MS and age. (ii) Conversely, tree-ring widths of young trees may be more sensitive to climate influence (De Luis et al. 2009; Rozas et al. 2009; Vieira et al. 2009). (iii) Finally, there may be no significant change in climatic signal when young and old trees are compared (Fritts 1976; Esper et al. 2008). Esper et al. (2008) explained that these opposing conclusions are likely related to the number of samples analyzed, especially in the young age class.

These divergent responses may also be due to the technique used to determine the age effect on tree sensitivity to climate. It can be analyzed using the relationship between tree age and the final MS value calculated using all the ring chronology, or by comparing climate-growth relationships of different tree ages (synchronic analysis). However these inter-individual analyses do not separate the effects of tree aging and environmental changes, and the interaction between both effects. To our knowledge, few works have studied the evolution of MS with aging (diachronic analysis) and with calendar year, while growth patterns have changed during recent decades due to global change. Increases in radial growth were found

during the 20th century (Badeau et al. 1996; Boisvenue and Running 2006; Martinez Vilalta et al. 2008) likely due to increasing temperatures, CO₂ fertilization and nitrogen deposition; while some declines were reported in the Mediterranean region due to reduced precipitation (Sarris et al. 2007; Piovesan et al. 2008). High growth sensitivity to climate was found in water-limited zones (Macias et al. 2006; Andreu et al. 2007), whereas reduced sensitivity was reported for trees growing at high latitudes (Briffa et al. 1998, Linderholm and Linderholm 2004) or high altitude (Buntgen et al. 2008). These recent changes in radial growth sensitivity can also be function of tree age. Young trees are assumed to be more sensitive to changes in climate (Suarez et al. 2004) because they have less access to permanent ground water sources (Caspersen and Kobe 2001). Conversely, older trees have access to permanent ground water sources and may be less impacted by reduced precipitation.

The aims of the present study were to explain the contradictory age effects on tree sensitivity to climate observed in the literature by analyzing the evolution of MS of *Abies alba* (i) with tree aging, (ii) with time, and (iii) by study site. We have re-examined tree-ring data of silver firs from two study sites with different climatic conditions to disentangle all these effects on MS. One group of trees was sampled for a dendroecological study by Bert (1992, 1993) in the Jura Mountains, where the climate is typically semi-continental. The other study site was on Mont Ventoux, a Mediterranean mountain located in the xeric range of silver fir distribution (Cailleret and Davi in revision).

Materials and methods

Study species

Silver fir (*Abies alba* Mill.) is a shade-tolerant conifer distributed through the mountainous regions of France (Pyrénées, Vosges, Jura, Massif-Central, Alps), and currently expanding its range due to pastoral abandonment and forest maturation. This species requires high atmospheric humidity but does not tolerate waterlogged soils. Although silver fir needles persist for seven to nine years, which is usually linked to higher growth inertia and lower climatic sensitivity, MS values generally range between 0.15 and 0.25 (Desplanque et al. 1998; Lebourgeois 2007; Cailleret and Davi in revision). These high MS values indicate that the species is sensitive to resource availability, to variation in environmental conditions, including climate (Battipaglia et al. 2009), and is highly suitable for dendroclimatological analysis.

Study sites.

Analyses were carried out using cores collected for previous dendroecological studies on Mont Ventoux (44°11'N; 5°17'E), a calcareous mountain located in the southwestern Alps, 1909 m above sea level (a.s.l.), and in the Jura mountains on the border between France and Switzerland (Fig 1). The sampling in the Jura consists of 1235 trees from 208 plots located between 550 and 1350m a.s.l (described by Bert 1992; 1993). On Mont Ventoux 300 trees were sampled on the north slope: 73 along an altitudinal transect between 950 and 1500 m (Cailleret and Davi, in revision), and 227 located in 16 plots distributed between 1100 and 1140m. The study sites on Mont Ventoux are under selective forest management, whereas the study sites in the Jura mountains are either even-aged stands or under selective forest

management. To remove the effect of current social status, all trees studied were dominant or co-dominant.

Sampling and measurements

Each tree was bored to the pith at breast height (130cm) in 1989 in the Jura Mountains, and between 2006 and 2008 on Mont Ventoux. The cores were planed with a razor blade. Ring-widths were measured at the precision of 0.01 mm using a digitizing table coupled to a computer for the Jura data, and a scanner (1200 dpi) and the software CDendro v5.3 and CooRecorder 5.3 (Cybis Elektronik & Data AB, Sweden) for the Ventoux data. False and missing rings were detected by crossdating using pointer years and correlation values calculated between individual and mean chronologies. When a core did not reach the pith, the number of missing rings and the total missing width were estimated. Cores that were sampled far away from the pith (more than fifty missing rings to the pith) were excluded due to low reliability in estimating age. All estimated ages were cambial age at breast height.

Mean sensitivity calculation

Individual ring-width series were standardized in a two-step proceeding using the ARSTAN software (Holmes 1994). First, a negative exponential curve or a linear regression line was fitted to remove long-term trends. Second, more flexible detrending was undertaken using a cubic smoothing line with a 50% frequency response over 75 years. To obtain residual chronologies, autocorrelation was removed using autoregressive models of specific order for each individual series. For all residual series, Mean Sensitivities (MS) were calculated to characterize relative intensity of year-to-year changes in growth (Fritts 1976), using Visual Basic proceedings.

$$MS = \frac{1}{n-1} \sum_{t=1}^{t=n-1} \left| \frac{2(x_{t+1} - x_t)}{x_{t+1} + x_t} \right|$$

where x_t and x_{t+1} are the ring indices for the years t and $t+1$, and n is the number of tree-ring series. Two types of measurements were made. Firstly, the value of *final MS* (MSf) was calculated for each individual using all the tree rings of the chronology. Secondly, to estimate temporal evolution with tree aging for each individual, a *current MS* (MSc) was calculated at each cambial age in a cumulative way, using all previous and current ring indices. For example, only the ten first rings were used to determine the MSc value at nine years old. Thus, the real impact of tree aging may be revealed by analyzing the temporal evolution of MSc values calculated for each year. As this calculation is cumulative, the last (final) value of MSc corresponds to the MSf value; and the higher the number of tree rings used for the process, the lower the year-to-year change of MSc. Trees with extreme MS values, generally due to many missing years, were removed from the analysis.

The change in MSc with tree aging was quantified by the slope of the linear regression between MSc and tree age ($S_{\text{MSc-aging}}$). MSc for the five first years was not included in the calculation of $S_{\text{MSc-aging}}$ because the low number of ring-widths used for this five year calculation makes the value unreliable. MSc was considered to evolve with tree aging when $S_{\text{MSc-aging}}$ was statistically significant at the level of 95% (negative or positive).

The method applied to estimate the global change effect on MS was close to the constant age method. This method quantifies changes in the age-specific MS behaviour in a certain calendar year. This analysis was performed for three different age classes: juvenile trees younger than 60 years; adults between 60 and 120 years and mature trees older than 120 years. A tree that germinated in 1850 was successively considered a juvenile until 1910, adult between 1910 and 1970, and mature after 1970. These classes were defined according to physiological changes observed in the Jura Mountains: Basal Area Increment and $\delta^{13}\text{C}$ rise up to age 60, and respectively slightly decreased and kept constant afterwards (Bert et al. 1997).

To confirm that the differences in MSf trends between Mont Ventoux and the Jura Mountains were due to differences in site conditions, trees located on dry and wet stations in the Jura were studied separately. Dry stations correspond to Typical and Neutrophileous *Carici-Fagetum*, and wet stations to Mesophileous and Hygrophileous *Abieti-Fagetum* (Bert 1992). All statistical analyses were made using the statistical software R (R for Windows version 2.8.0; R Development Core Team 2008).

Results

Silver firs growing on Mont Ventoux were slightly younger than in those located in the Jura mountains (respectively 88.6 and 92.6 years old; $p=0.086$), but showed equivalent mean sensitivity to environmental changes on average (mean MSf = 0.253 for both; $p>0.1$).

MSc evolution with tree aging

The temporal analysis of the change in MSc (cumulative value calculated at each age) with aging was made for each tree. Young trees showed a stronger trend in MSc change during their life (more negative and more positive $S_{MSc-aging}$ values) compared to old trees, and higher inter-individual variability (Fig. 2a and 2b). For most trees, MS increased with aging. A significant positive slope was found for 72% and 61% of trees growing on Mont Ventoux and in the Jura Mountains respectively, while it was significantly negative for only 14% and 27%. Comparison of the three age classes indicated that juvenile trees showed a greater increase in MSc during their life than adult and mature trees (Table 1). This trend was apparent for both sites but was stronger on Mont Ventoux where juvenile trees showed a greater increase in MSc with aging than was found in the Jura Mountains ($S_{MSc-aging} = 10.9 \cdot 10^{-4}$ vs $5.98 \cdot 10^{-4}$).

MSc evolution with date

Using an approach close to the constant age method which removes the age effect, MSc was found to decrease on both sites until the 1940s, but has evolved differently afterwards. On Mont Ventoux MSc has increased since the 1960s, especially for adult trees (Fig. 3a). This change in MS was combined with an increase in mean annual temperatures on the order of 0.4°C per decade. This temperature trend was stronger during summer months and was associated with a decrease in summer rainfall since the 1980s (Cailleret and Davi in revision). In contrast, in the Jura Mountains there was no clear change in the MSc values and between 1940 and 1988 (Fig. 3b). In the Jura Mountains the increase in mean annual temperature was only 0.1°C per decade and was more pronounced in autumn and winter (Bert 1992; Lenoir et al. 2008). Moreover, no significant change has been reported for annual summer precipitation.

Age effect on MSf

The relationship between final MS (MSf) and tree age differs between sites. Growth during the juvenile phase (until 60 years old) was characterized by low MSf values on Mont Ventoux and at the dry stations in the Jura Mountains (Fig. 4a; low intercept value in Table 1), however this is not the case when all of the Jura sites were combined or for the wet stations alone (Fig 4b). For the adult and mature phases (after 60 years old) the relationship between tree age and MSf was negative on Mont Ventoux, but positive in the Jura Mountains (Fig. 4a, 4b and Table 1). Evidence of differences between site conditions was supported by the comparison of dry and wet stands in the Jura Mountains. In dry conditions the relationship between MSf and tree age was not significant for trees older than 60 years (slope = $1.14 \cdot 10^{-4}$; $p > 0.1$), while it was positive and significant in the wet stands (slope = $3.72 \cdot 10^{-4}$; $p < 0.001$).

Interaction between Age and Date effects on MSc and MSf

The interaction between age and date effects was observed in particular on Mont Ventoux by changes in the relationship between age and MSc over time (Fig 4a). Before 1960, MSc was observed to increase with tree age. However, as adult trees showed a stronger increase in MS than mature trees between 1960 and 1989 (Fig. 3a), the relationship was negative in 1989 and 2008 (if juvenile trees are excluded). In contrast, the relationship between MSc and age was positive throughout the study period in the Jura Mountains (Fig. 4b). This can be explained by the lack of variation between the age classes in their changes in MSc with time (Fig. 3b).

Discussion

This study provides a detailed analysis of the effect of tree age on the sensitivity of silver fir growth to environmental changes. Two sites with different climatic conditions and evolution were analyzed to separate the effects of tree aging and environmental changes on MS. The methodology used in this study was tested on silver fir because of its high sensitivity to climate and environmental changes but it may be applied to other species.

MS evolution with tree aging

Changes in MS can be caused directly by an increase in climate effects on growth, but may also be due to a higher intrinsic increase in growth variability not correlated with environmental conditions. MS change with tree aging was quantified by the calculation of MS year after year (MSc). This methodology was applied because it more effectively revealed the effect of tree aging than the classical relationship between MSf and tree age. Our results indicate that most individuals showed an increase in their sensitivity to climate with aging

(Table 1 and Fig 1a, 1b). The reason for an age-dependent response of growth sensitivity to climate is likely to be environmental and physiological changes during tree aging. First, for juvenile trees the main growth-limiting factors were not related to climate but to the level of competition for light and soil resources. Their importance changed with tree growth, and the correlation between inter-annual growth variability and climate increased. Aging is also associated with physiological changes (Bert et al. 1997; Mencuccini et al. 2005). Ryan and Yoder (1997) suggested that water transport is the main physiological challenge when trees grow in height. The total resistance of the hydraulic pathway increases as the tree approaches its maximum height due to many factors including gravity and a longer and more complex hydraulic path length through stems and branches. The increase in hydraulic resistance can also lower the supply of water for transpiration and directly induce earlier stomatal closure (Ryan and Yoder 1997), which in turn limits photosynthetic rates (Hubbard et al. 1999). This mechanism is not totally compensated for by a deeper root system, and may be exacerbated by an increase in nutrient limitation with tree age (Martinez Vivalta et al. 2007). Tree growth variability may also increase due to the investment in reproduction in certain years (Mencuccini et al. 2005), and because of the shorter window of the tree-ring production (Rossi et al. 2008).

Global change impact on MS

Global change has been shown to affect tree radial growth on average; and it may also impact its variability; i.e. tree mean sensitivity to environmental conditions. In the Jura Mountains water availability was the primary growth-limiting factor (Bert 1992). Radial growth mainly depended on water supply during early summer of the growing season (May to July) and at the end of the previous summer (August – September; Bert 1992). However, annual ring formation was also negatively influenced by low winter temperatures (January – February).

Consequently the increases in winter temperatures, atmospheric CO₂, and nitrogen deposition observed between 1880 and 1988 in the Jura Mountains have reduced the main growth-limiting factors, particularly because summer rainfalls have not declined. Constant age methods revealed that this has led to an increase in silver fir radial growth (Badeau et al. 1996). Silver fir's sensitivity to environmental conditions also decreased up to the 1940s and has not significantly changed since then (Fig. 3a). Growth of silver firs located on Mont Ventoux were mainly controlled by the same climatic variables (Cailleret and Davi in revision). However, as in all the Mediterranean region, there has been an increase in summer drought intensity, frequency and duration due to a rise in summer temperatures and decrease in summer rainfalls (Sarris et al. 2007; Piovesan et al. 2008; Cailleret and Davi in revision). This increase in importance of the main-growth limiting factor at the Mont Ventoux site has caused a decrease in tree radial growth (Cailleret and Davi in revision), but also an increase in MSc with date (Fig. 3b).

Interaction between age and date effects

The relationship between MSc and tree age was nearly constant over time in the Jura Mountains, whereas on Mont Ventoux juvenile and mature trees showed a lower increase in MSc than adult trees in the time since the 1960s (Fig. 3a). This result may be explained first because juvenile growth is mostly related to the degree of competition and therefore, changes in climate conditions did not significantly affect it, and changes in MSc should be low on average. The high variability in MSc changes among juvenile trees might be due to changes in available light caused by the harvest or the death of a neighbouring tree (Fig. 2a, 2b). Second, the low increase in MSc for adult trees is likely due to the method of MS calculation which is "cumulative" and thus the higher the number of tree rings used to calculate MSc the lower the year-per-year change (Fig. 2a, 2b).

On Mont Ventoux, MSc increased due to the increase in the main growth limiting factor, summer drought. As MSc of adult trees changed more quickly than for mature trees, the increase in MSc was greater, and led to a negative relationship between MSf and tree age (Table 1; Fig. 5, scenario a). The slightly positive relationship found at the dry stations in the Jura Mountains strengthens this hypothesis (Table 1). In these sites trees did not benefit from temperatures rising because there was also an increase in summer evapotranspiration and drought. In contrast, in the Jura Mountains, especially in the wet stations, the decrease in the main growth limiting factor, low temperatures, led to a decrease in MSc for all tree age classes. Thus, the relationship between MSf and tree age remained positive (Table 1; Fig. 5, scenario b).

Likely causes of the contradictory age effects on MSf

Previous studies focusing on age-dependent tree ring growth response to climate found various conclusions. These differing results can partially be related to the sampling method. According to Esper et al. (2008), climate signal age effects are replication-sensitive and require equal sampling of young and old trees to reach comparable signal strengths, which was not the case in previous studies. Equally, using age-stratified samples does not allow complete separation of the confounding effects of size and age due to environmental factors (De Luis et al. 2009). However, age-dependent responses may also be site-specific (Szeicz and MacDonald 1994; Levanič et al. 2009), and depend on variation in the strength of the main growth limiting factors (Fig. 5). Two possible scenarios emerge from our results:

1. Studies which have shown that younger trees are more sensitive to climate were carried out in the Mediterranean area: on *Pinus pinaster* in Portugal (Vieira et al. 2009) and *Juniperus thurifera* in Spain (Rozas et al. 2009). In these zones the main growth limiting factor is summer water stress. In central Spain, summer drought has

increased since 1961 due to the combination of decreases in summer rainfalls and rising temperatures (DelRio et al. 2005). In Portugal, climate is warming since 1976 and only March rainfalls are declining (Miranda et al. 2002). In these cases, the comparison of MSf values calculated on different age trees revealed a negative relationship between MSf and Age (Fig. 5, scenario a)

2. Studies where the climatic signal was maximized in older trees tended to be undertaken at high altitude or latitude. With rising temperatures and nitrogen deposition the intensity of the main growth limiting factor decreased. For example Carrer and Urbinati (2004) found an increase in MSf with age for *Larix decidua* until 200 years old in a high altitudinal site in Italy. This result was connected with rising temperatures, especially at the end of the 20th century (Brunetti et al. 2004). Equally, results found by Wang et al. (2009), and Yu et al. (2008) at high altitude sites were related to an increase in mean annual temperatures during the last century (Shi et al. 2007; Qian et al. 2001). Thus, the relationship between age and MSf was positive (Fig. 5, scenario b).

Our findings indicate that previous contradictory results on the effect of age on tree sensitivity to climate can be linked to the diverse growth limiting factors at different sites and changes in the strength from these factors. We show that the comparison of MSf calculated for the entire chronology for trees at different ages is an inappropriate method for analyzing the impact of tree aging on its sensitivity to climate. The calculation of MSc year per year seems to be preferable. Further research is needed to test our hypotheses, for example by analyzing a larger tree ring network (more species in contrasting environments) using the same methodology. In addition, studying the change in MS with tree aging in different situations

and under diverse climatic scenarios using process-based models can provide a better understanding of the physiological processes linked with tree aging.

Acknowledgements

The authors wish to thank Nicolas Mariotte, William Brunetto and Florence Courdier for their support in the field on Mont Ventoux, and are grateful to Tonya Lander for english correction. Thanks are also due to Michel Becker, Roger Schipfer, François Geremia, and to the International Tree Ring Data Bank for the tree ring data in the Jura Mountains. This study was supported by the French National Research Agency (ANR) in the framework of the DRYADE program.

References

- Andreu L, Gutiérrez E, Macias M, Ribas M, Bosch O, Camarero JJ (2007) Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. *Glob Change Biol* 13:804-815
- Badeau V, Becker M, Bert D, Dupouey JL, Lebourgeois F, Picard JF (1996) Long-term growth trends of trees : ten years of dendrochronological studies in France. In Spiecker H, Mielikänen K, Köhl M and Skovsgaard JP (ed) *Growth trends in European forests*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, European Forest Institute Research Report, pp 167-181
- Battipaglia G, Saurer M, Cherubini P, Siegwolf RTW, Cotrufo MF (2009) Tree rings indicate different drought resistance of a native (*Abies alba* Mill.) and a nonnative (*Picea abies* (L.) Karst.) species co-occurring at a dry site in Southern Italy. *For Eco Manag* 257:820-828. doi:10.1016/j.foreco.2008.10.015
- Bert 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. PhD Thesis. Université de Nancy I Henry Poincaré. France
- Bert D (1993) Impact of ecological factors, climatic stresses, and pollution on growth and health of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Jura Mountains: an ecological and dendrochronological study. *Acta Oecologica* 14:229-246
- Bert D, Becker M (1990) Vitalité actuelle et passée du sapin (*Abies alba* Mill.) dans le Jura. Etude dendroécologique. *Ann For Sci* 47:395-412
- Bert D, Leavitt SW, Dupouey JL (1997) Variations of wood $\delta^{13}\text{C}$ and water-use efficiency of *Abies alba* during the last century. *Ecology* 78:1588-1596
- Boisvenue C, Running SW (2006) Impacts of climate change on natural forest productivity – evidence since the middle of the 20th century. *Glob Change Biol* 12:862-882
- Briffa KR, Schweingruber FH, Jones PD, Osborn TJ, Shiyatov SG, Vaganov EA (1998) Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes. *Nature* 391:678-682
- Brunetti M, Buffoni L, Mangianti F, Maugeri M, Nanni T (2004) Temperature, precipitation and extreme events during the last century in Italy. *Glob Planet Change* 40:141-149
- Büntgen U, Frank D, Wilson R, Carrer M, Urbinati C, Esper J (2008) Testing for tree-ring divergence in the European Alps. *Glob Change Biol* 14:2443-2453. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01640.x
- Cailleret M, Davi H (in revision) How climate impacts the growth of two co-occurring species *Fagus sylvatica* and *Abies alba*: a case study along an altitudinal gradient. *Trees*
- Carrer M, Urbinati C (2004) Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra*. *Ecology* 85:730-740. doi:10.1890/02-0478

- Caspersen JP, Kobe RK (2001) Interspecific variation in sapling mortality in relation to growth and soil moisture. *Oikos* 92:160–168
- Del Río S, Penas A, Fraile R (2005) Analysis of recent climatic variations in Castile and Leon (Spain). *Atm Res* 73:69-85
- De Luis M, Novak K, Čufar K, Raventós J (2009) Size mediated climate-growth relationships in *Pinus halepensis* and *Pinus pinea*. *Trees*. doi :10.1007/s00468-009-0349-5
- Desplanque C, Rolland C, Michalet R (1998) Dendroécologie comparée du sapin blanc (*Abies alba*) et de l'épicéa commun (*Picea abies*) dans une vallée alpine de France. *Can J For Res* 28:737-748
- Esper J, Niederer R, Bebi P, Frank D (2008) Climate signal age effects – Evidence from young and old trees in the Swiss Engaladin. *For Eco Manag* 255:3783-3789
- Ettl GL, Peterson DL (1995) Extreme climate and variation in tree growth: individualistic response in subalpine fir (*Abies lasiocarpa*). *Glob Change Biol* 1:231–241.
- Friedrichs DA, Trouet V, Büntgen U, Frank DC, Esper J, Neuwirth B, Löffler J (2009) Species-specific climate sensitivity of tree growth in Central-West Germany. *Trees* 23:729-739. doi : 10.1007/s00468-009-0315-2
- Fritts HC (1976) *Tree Rings and Climate*. Academic Press, New York
- Gea-Izquierdo G, Martín-Benito D, Cherubini P, Cañellas L (2009) Climate-growth variability in *Quercus ilex* L. west Iberian open woodlands of different stand density. *Ann For Sci* 66:802. doi: 10.1051/forest/2009080
- Hubbard RM, Bond BJ, Ryan MG (1999) Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. *Tree Physiol* 19:165–172
- Lebourgeois F (2007) Climatic signal in annual growth variation of silver fir (*Abies alba* Mill.) and spruce (*Picea abies* Karst.) from the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Ann For Sci* 64:333-343
- Lenoir J, Gégout JC, Marquet PA, de Ruffray P, Brisse H (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320:1768-1771
- Levanič T, Gričar J, Gagen M, Jalkanen R, Loader NJ, McCarroll D, Oven P, Robertson I (2009) The climate sensitivity of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in the southeastern European Alps. *Trees* 23:169-180. doi: 10.1007/s00468-008-0265-0
- Linderholm HW, Linderholm K (2004) Age-dependent climate sensitivity of *Pinus sylvestris* L. in the central Scandinavian Mountains. *Boreal Environ Res* 9:307–317
- Macias M, Andreu L, Bosch O, Camarero JJ, Gutiérrez E (2006) Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* Mill.) in its south-western distribution limit. *Clim Change* 79:289-313

- Martín-Benito D, Cherubini P, Del Río M, Cañellas I (2008) Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes. *Trees* 22:363-373. doi:10.1007/s00468-007-0191-6
- Martínez-Vilalta, J, Vanderklein D, Mencuccini M (2007) Tree height and age-related decline in growth in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Oecologia* 150:529-544. doi:10.1007/s00442-006-0552-7
- Martínez-Vilalta J, López BC, Adell N, Badiella L, Ninyerola M (2008) Twentieth century increase of Scots pine radial growth in NE Spain shows strong climate interactions. *Glob Change Biol* 14:2868-2881. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01685.x
- Mencuccini M, Martinez-Vilalta J, Vanderklein D, Hamid HA, Korakaki E, Lee S, Michiels B (2005) Size mediated ageing reduces vigour in trees. *Ecol Lett* 8:1183–1190. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00819.x
- Miranda PMA, Coelho FES, Tomé AR, Valente MA, Carvalho A, Pires C, Pires HO, Pires VC, Ramalho C (2002) 20th century Portuguese Climate and Climate Scenarios. In Santos FD, Forbes K, Moita R (ed) *Climate Change in Portugal: Scenarios, Impacts and Adaptation Measures (SIAM Project)*, 23-83, Gradiva, 454 pp
- Piovesan G, Biondi F, Di Filippo A, Alessandrini A, Maugeri M (2008) Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica*) forests of the central Apennines, Italy. *Glob Change Biol* 14:1265-1281. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01570.x
- Qian W, Zhu Y (2001) Climate change in China from 1880 to 1998 and its impact on the environmental condition. *Clim Change* 50:419-444
- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Carrer M (2008) Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. *New Phytol* 177:199–208. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02235.x
- Rozas V, DeSoto L, Olano JM (2009) Sex-specific, age-dependent sensitivity of tree-ring growth to climate in the dioecious tree *Juniperus thurifera*. *New Phytol* 182:687-697. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02770.x
- Ryan MG, Yoder BJ (1997) Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience* 47:235–242. doi: 10.2307/1313077
- Sánchez-Vargas NM, Sánchez L, Rozenberg P (2007) Plastic and adaptative response to weather events : a pilot study in a maritime pine tree ring. *Can J For Res* 37:2090-2095. doi: 10.1139/X07-075
- Sarris, D, Christodoulakis, D, Körner, C (2007) Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. *Glob Change Biol* 13:1187-1200. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01348.x
- Schweingruber FH (1989) *Tree Rings – Basics and Applications of Dendrochronology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland.

- Shi Y, Shen Y, Kang E, Li D, Ding Y, Zhang G, Hu (2007) Recent and future climate change in northwest China. *Clim Change* 80:379-393
- Suarez ML, Ghermandi L, Kitzberger T (2004) Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus* – site, climatic sensitivity and growth trends. *J Ecol* 92:954-966
- Szeicz JM, MacDonald GM (1994) Age-dependent tree-ring growth responses of subarctic white spruce to climate. *Can J For Res* 24:120-132
- Vieira J, Campelo F, Nabais C (2009) Age-dependent responses of tree-ring growth and intra-annual density fluctuations of *Pinus pinaster* to Mediterranean climate. *Trees* 23:257-265. doi: 10.1007/s00468-008-0273-0
- Wang X, Zhang Y, McRae DJ (2009) Spatial and age-dependent tree-ring growth responses of *Larix gmelinii* to climate in northeastern China. *Trees* 23:875-885. doi:10.1007/s00468-009-0329-9
- Wolf H (2003) EUFORGEN technical guidelines for genetic conservation and use of silver fir (*Abies alba*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy
- Yu G, Liu Y, Wang X, Ma K (2008) Age-dependent tree-ring growth responses to climate in Qilian juniper (*Sabina przewalskii* Kom.). *Trees* 22:197-204. doi: 10.1007/s00468-007-0170-y

Figures



Fig. 1: Geographical location of the study sites : the Jura mountains, eastern France, and Mont Ventoux, South-East France. Silver fir distribution is in grey (from the EUFORGEN network; Wolf 2003)

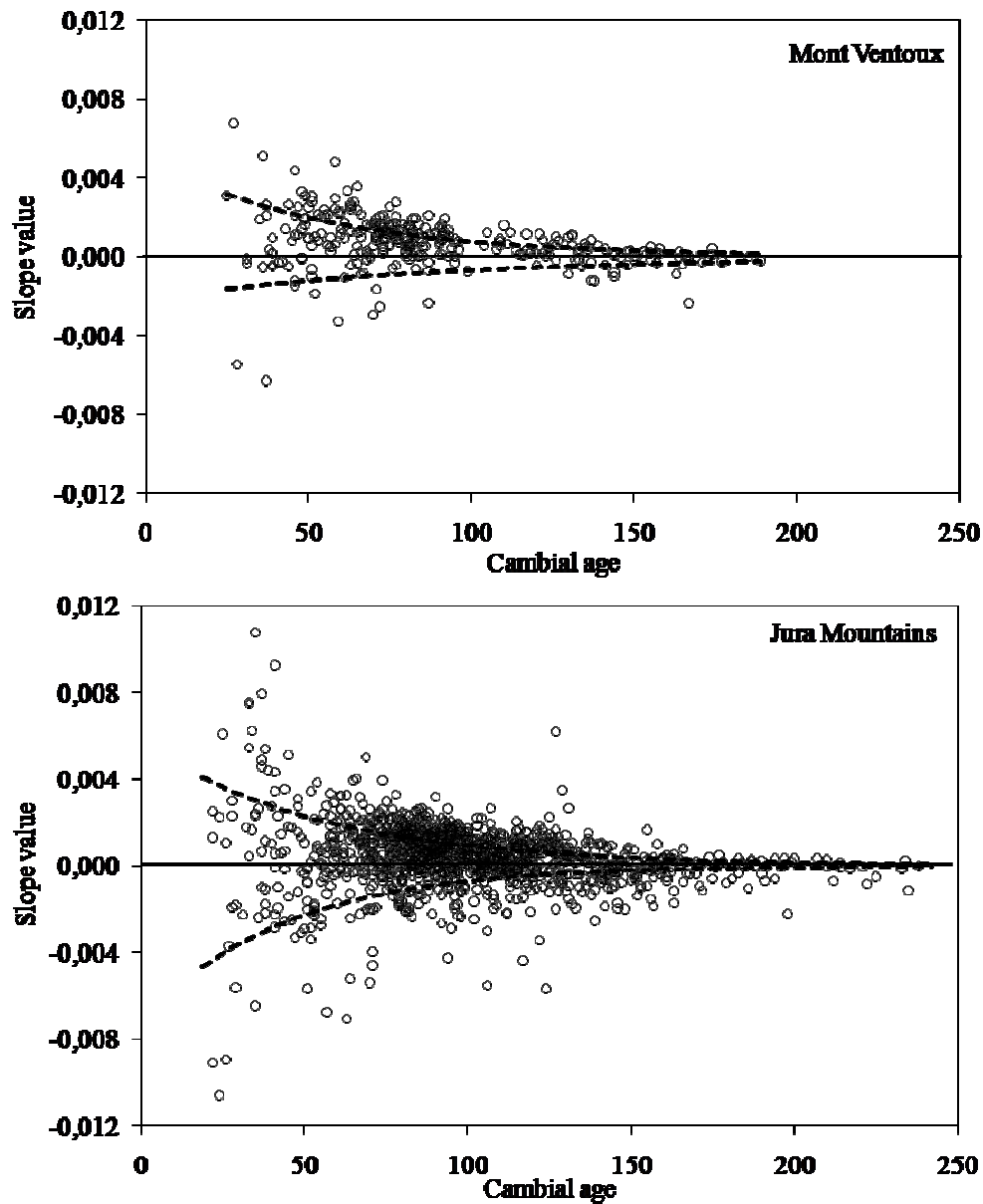


Fig. 2: Effect of tree age on the slope values (calculated on the entire chronology minus the first 5 MSc values) of the linear regression between MSc and tree aging ($S_{MSc-aging}$) for trees located on Mont Ventoux (2a, above) and in the Jura mountains (2b, below). On both sites, the slope value was significantly positive for 215 and 750 trees respectively, negative for 42 and 336 trees, and non-significant for 43 and 149 trees. Inverse exponential curves were fitted on both negative and positive values to highlight the decrease in the inter-individual variability in slope values with tree age

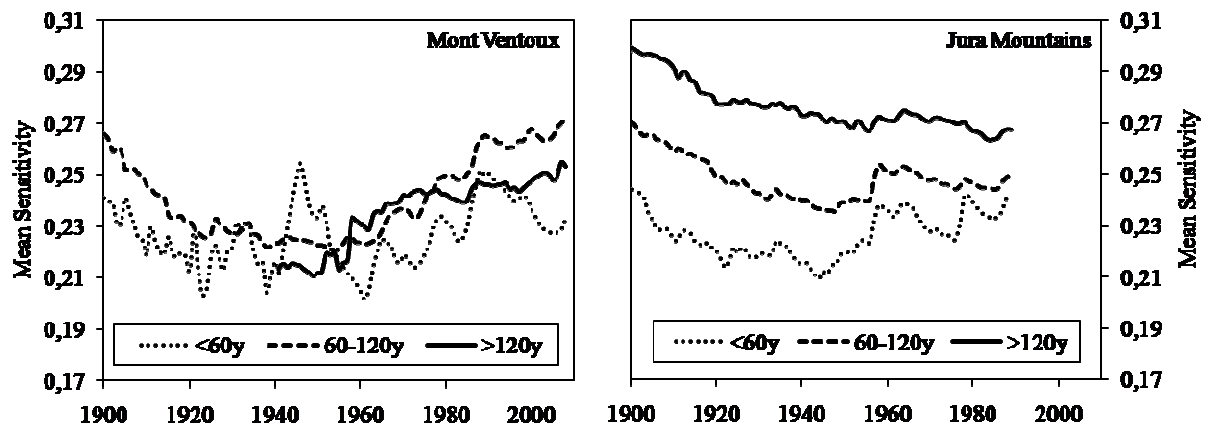


Fig. 3: Change in MSc over time for juvenile (<60y), adult (60-120y) and mature trees (>120y) growing on Mont Ventoux (3a, Left), and on the Jura mountains (3b, Right)

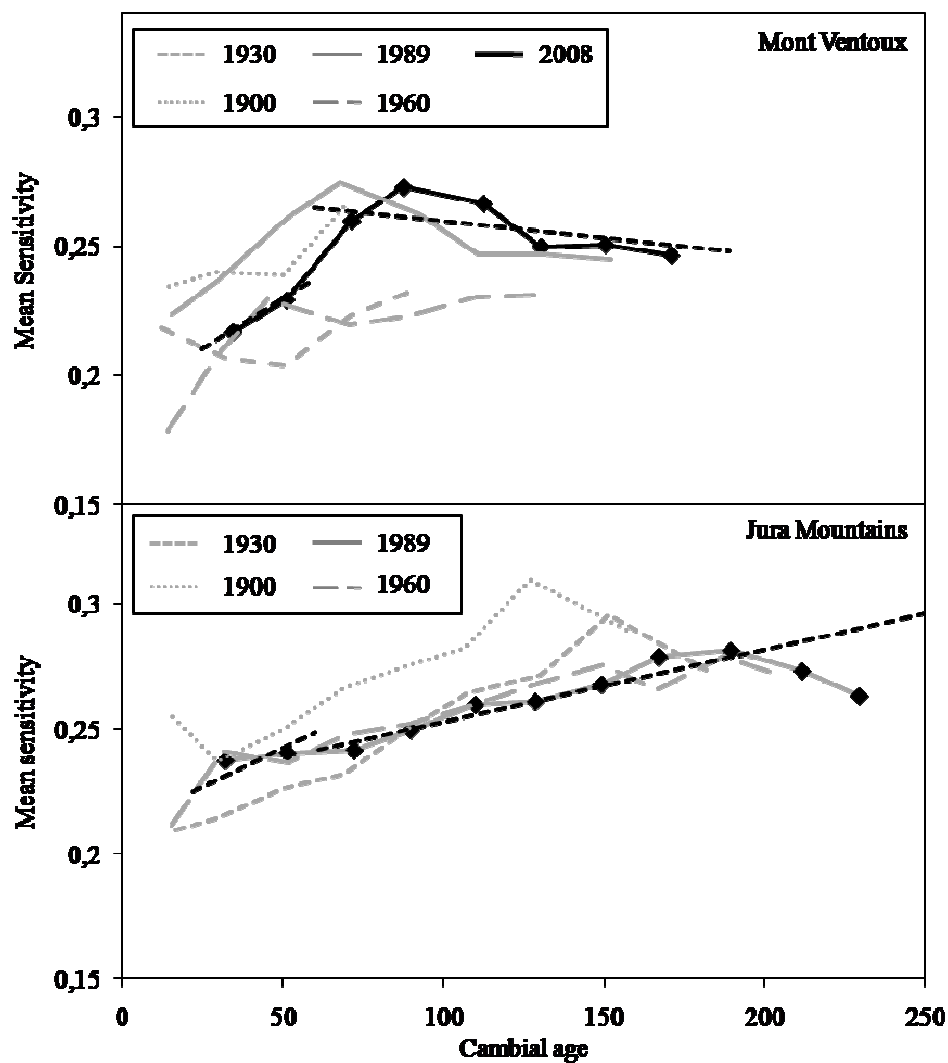


Fig. 4: Evolution of Mean Sensitivity with tree age at different dates for trees located on Mont Ventoux (4a, above) and in the Jura mountains (4b, below). MS were averaged by 20 year-class. Black diamonds are the MSf values. Coefficients of the linear regressions (black dotted lines) between MSf and tree age were calculated for juvenile (<60 years old) and non-juvenile trees and are summarized in Table 1

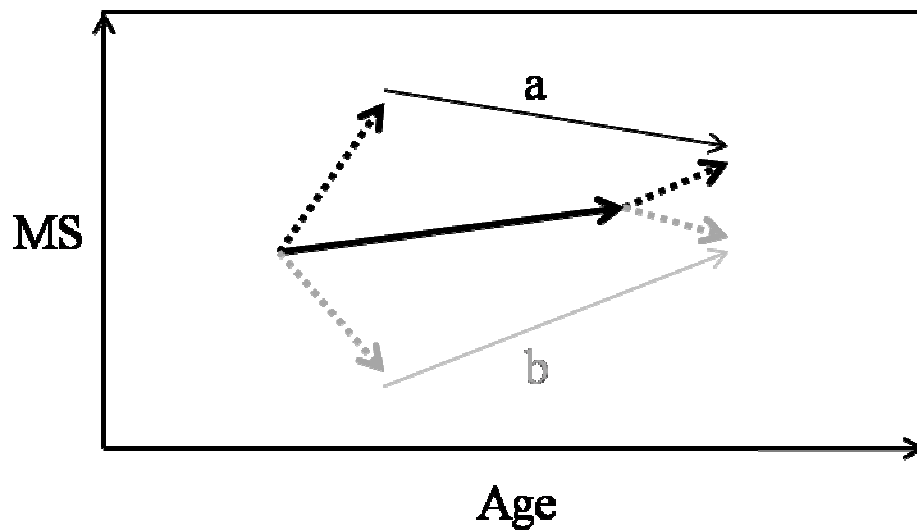


Fig. 5: Summary of the impacts of tree aging (solid black arrow) and changes in the main growth-limiting factors (dotted arrows) on mean sensitivity (MS) to climate, according to tree age. Juvenile trees (younger than 60 years) were not included. The two thin black arrows illustrate the likely relationship found between final MS and tree age. If the strength of the growth-limiting factors increases a negative relationship between final MS and tree age is likely (scenario a, black lines). If it decreases, the relationship should be positive (scenario b, grey lines)

Table 1: Coefficient values of the linear regressions made between final MS (MSf) and tree age, differentiating juvenile (<60) and non-juvenile (≥ 60) trees, located on Mont Ventoux (Vtx), in the Jura, and in the dry and wet stations in the Jura. Linear regressions were also made between Current MS and tree aging (MSc-aging), averaging juvenile (<60), adult (60-120) and mature (>120) trees.

	N trees	slope (10^{-4})	intercept	p-value
MSf ≤ 60 - Vtx	67	5.69	0.20	>0.1
MSf >60 - Vtx	233	-1.58	0.28	<0.05
MSf ≤ 60 - Jura	128	5.63	0.22	>0.1
MSf >60 - Jura	1107	3.21	0.22	<0.001
MSf ≤ 60 - Jura dry	33	16.9	0.17	<0.05
MSf >60 - Jura dry	110	1.14	0.27	>0.1
MSf ≤ 60 - Jura wet	71	7.22	0.21	>0.1
MSf >60 - Jura wet	336	3.72	0.22	<0.001
MSc-aging ≤ 60 - Vtx	67	10.9	0.18	<0.001
MSc-aging 60-120 - Vtx	164	3.72	0.22	<0.001
MSc-aging >120 - Vtx	69	0.67	0.23	<0.001
MSc-aging ≤ 60 - Jura	128	5.98	0.22	<0.001
MSc-aging 60-120 - Jura	833	4.13	0.21	<0.001
MSc-aging >120 - Jura	272	0.88	0.26	<0.001

Annexe 4

How to predict drought-induced tree mortality from radial growth data?

Cailleret M, Davi H

INRA, URFM, UR 629, Domaine Saint Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon Cedex 9.

En préparation pour *Journal of Ecology*

Abstract

Face to the increasing number of tree mortality reports since last decades, a better knowledge and prediction of the mortality process is required. Experimental studies showed strong interest to determine the functional determinants of the decrease in tree vitality and tree dieback, which can also be done by a process-based modelling approach. These functional models should be the best method to predict tree mortality however they required extensive datasets for parameterization. Consequently, statistical mortality models based on growth data were mainly used to predict mortality that can be explained by changes in tree growth.

A new methodological approach was applied to optimize prediction performance of logistic and stress threshold (ST) models using the area under the curve ROC (Receiving Operator Characteristics) as optimisation and model performance criterion. Their performance and their spatio-temporal stability were also assessed using re-sampling methods. Tree-ring data from dead and living silver fir (*Abies alba* Mill.) trees of Mont Ventoux, south-eastern France were used to calibrate and validate the models.

The performance of both logistic and ST models was improved using relative growth variable as predictor. As dead trees showed higher growth rates during their juvenile phase, current relative growth can be calculating using tree size or mean growth rate during the juvenile phase as reference. Unexpectedly, models without stress memories showed the highest performance. Prediction of ST models with Vitality Index was close to the one of the logistic models, however as their parameterization was more dependant on the proportion of dead trees sampled, their stability strongly evolved according to the equality of the sampling. We conclude that logistic models are more prone to predict tree death all the more since they are more stable in space and time.

Introduction

Forest decline and tree mortality are main processes of forest dynamics and functioning (Franklin *et al.* 1987). It is usually considered as a harmful phenomenon causing a degradation in ecosystem services: tree mortality leads in a decrease of in timber production, carbon sequestration or an increase of fire risks, soil erosion and watershed disturbances (Breshears and Allen 2002; Ford and Vose 2007). But long-term studies showed that it also caused benefits: increasing rate in genetic adaptation by promoting trees more adapted to climate changes (Kuparinen *et al.* 2010) and changes in biodiversity. Mortality occurs at all spatial scales – from the grove to the region of thousand of km² –, and all temporal scales – short or long-term decline – what durably impacts forest services and wood economy of a whole region (Kurz *et al.* 2008). However considerable uncertainty remains in modeling how, where and when can occur die-off events which is a considerable issue in a changing environment. Thus, this phenomenon is not well modeled by process-based models (Davi *et al.* in prep) and must be better integrated in gap models (Keane *et al.* 2001). As the number of decline and mortality reports showed high increase since last decades due to global change (Allen *et al.* 2010), a better understanding of this phenomenon and a better quantitative estimation of the risk of tree mortality is needed to improve these models and to be integrated in future forest management plan.

Tree death, and especially drought-induced mortality, can be modelled in different ways. One of the best approaches is to use process-based models which integrate species-specific knowledge especially on water stress regulation and carbon allocation rules. The mortality process can be well understood as all processes of tree functioning are modeled, but extensive datasets are required for parameterization (Davi *et al.* in prep). Secondly, growth-independent mortality models can be used to assess mortality that cannot be explained by changes in tree growth. These models were performed to predict the impact of disturbances such as bark

beetles (e.g. Seidl *et al.* 2007), wild-fires (e.g. Stephens and Finney 2002), and windstorms (e.g. Papaik and Canham 2006) on tree health.

A last method which is commonly used is a statistical modelling using radial growth data, considering that it approximates tree vitality (Dobbertin 2005). Input data can come from forest inventory (Wunder *et al.* 2008b) or tree-ring measurements (e.g. Wunder *et al.* 2006). Even if it does not reflect all the carbon assimilated by a tree over a certain period – e.g. the carbon “lost” for reproduction is omitted –, tree ring series provide high resolution and long-term records of tree growth and are ideal to study temporal processes. This approach reveals which growth variables reflect the more the dieback process.

In mortality models using dendrochronological data, tree death is modelled as a combination of two different sources of mortality: a background and a growth-dependent mortality (Keane *et al.* 2001). Background mortality is usually considered as constant considering a tree can die at any time due to stochastic disturbances. The growth-dependent mortality was modelled using either logistic regression models (LR models) or growth thresholds (usually called stress thresholds [ST] models). Logistic regression models were applied to predict the mortality probability of a tree according to growth level variables and growth trend variables (Bigler and Bugmann 2004). ST models considered that a tree is stressed when growth falls below a given threshold and is subjected to an increased mortality risk (Botkin *et al.* 1972). Gap models mostly used ST models to predict tree mortality as it needs few parameters. Tree can be considered as a system with or without a stress memory (i.e. past growth impact current survival probability or not).

All these mortality models were performed to quantify mortality probabilities likely due to intra- and inter-specific competition (Bigler and Bugmann 2004; Wunder *et al.* 2008a). But, with climate changes, the number of drought- and heat-induced mortality reports has increased over the world since last decades (Allen *et al.* 2010). Chronic increase in

temperatures and decrease in rainfalls led to increase in regular mortality (Van Mantgem *et al.* 2009) while the increase in severity and frequency of extreme drought and heat-waves was accompanied with episodic tree mortality (Suarez *et al.* 2004). Moreover, as climatic projections predict an increase in mean temperatures, occurrence and intensity of extreme drought (Meehl and Tebaldi 2004; IPCC 2007), and continuous drying in some regions (Giorgi and Lionello 2008), fragmented or massive die-offs should continue and be amplified. In this context, mortality models focusing on drought-induced tree mortality are needed for a better prediction of climatic impacts on forest health, and for a better knowledge of this dieback process.

Usually LR models showed higher performance than ST models (Bigler and Bugmann 2004; Wunder *et al.* 2006). However no comparative analysis has been made on both optimized models. Therefore our study aimed (i) to create a methodology to optimize the performance of mortality models based on tree-ring data from dead and living silver firs (*Abies alba* Mill.) of Mont Ventoux, southeast France; (ii) to compare performance of improved logistic mortality models and ST models; and (iii) to find what are the growth variables which predict the best drought-induced mortality, which should provide new elements on the understanding of the dieback process.

Materials and Methods

Sample design

Data was collected on Mont Ventoux (44°11'N; 5°17'E), a Mediterranean mountain in south-eastern France. On the north-facing slope, at 1445m a.s.l., mean annual temperature is 6.6°C and mean annual rainfalls are 1300mm which are unequally distributed throughout the year. 39% of the water falls between September and November but only 13% between June and August. An increase in mean annual temperatures, especially during summer, and a decrease in summer rainfalls were observed since last decades (Cailleret and Davi 2011). This increase in intensity, frequency and duration of summer drought has recently led to decrease in tree radial growth and some decline and dieback processes were reported. Declines in tree vitality were especially found for drought-sensitive species such as silver fir (*Abies alba* Mill.). On Mont Ventoux, silver fir is at the xeric range of its distribution range and consequently is predicted to face high risks face to climate change (Ohlemüller *et al.* 2006).

We sampled 69 dead and 158 living dominant silver firs located in 16 plots distributed between 1100 and 1140m. Mortality rate averaged 21% with high variability between plots (0 to 57%) and within plots due to micro-local soil heterogeneity. Substrates are ranged between limestone lithosol to one meter deep colluvium. However, soil water content is probably low considering the percentage of coarse material (between 50 and 80%), high slope (25° on average) and water infiltration into the calcareous bedrock. The study sites are under selective forest management.

Each tree was bored to the pith at breast height (130cm) in 2008. After planning with a razor blade, ring-widths were measured at the precision of 0.01 mm using a scanner (1200 dpi) and the software CDendro v5.3 and CooRecorder 5.3 (Cybis Elektronik & Data AB, Sweden). False and missing rings were detected by cross-dating using pointer years and

correlation values calculated between individual and mean chronologies. When a core did not reach the pith, the number of missing rings and the total missing width were estimated.

Contrary to previous mortality studies (Bigler and Bugmann 2004; Wunder *et al.* 2006), we used Basal Area Increment (BAI; mm²/year) instead of ring widths, because this variable is closer to biomass increase. BAI were calculated assuming a circular outline of stem cross-sections.

The beginning of the massive decline likely due to drought was noticed in 2002. Thus, models were calibrated on the period 2002-2008 to attempt to focus only on drought-induced mortality. Models were fitted on 1322 measurements from the dead and living trees.

The survival probability of a tree i at time t ($P_{\text{surv}_{i,t}}$) was predicted using two types of models: logistic and growth threshold models (which are also called STmodels).

Logistic regression models (LR models)

Logistic regression models predict $P_{\text{surv}_{i,t}}$ as

$$P_{\text{surv}_{i,t}} = \frac{\exp(\alpha * X_{i,t})}{1 + \exp(\alpha * X_{i,t})}$$

Where the matrix $X_{i,t}$ contains independent variables of a tree i at time t , and α is a vector containing the regression coefficients. A range of growth variables was derived from BAI aimed at optimizing the predictive power of the mortality model. Three types of variables were used: (i) growth level variables, (ii) growth trend variables and (iii) classical dendrochronological parameters.

Growth level variables were defined as the average of growth increments over a certain period of time and should reveal the quantity of resources available for the tree during this period (dependent on site conditions, climate, inter- and intra-specific competition) and tree characteristics. A first set of growth level variables are averages of logarithms of BAI of the last m years ($\log\text{BAI}_m$: absolute value). The second set is composed of relative growth values

quantifying the percentage of newly created wood. The first one depends on current basal area ($\logrelBAI_{i,t}$) in order to take tree size into account, and has been successfully applied in mortality models (Bigler and Bugmann 2004; Wunder *et al.* 2008a).

$$\logrelBAI_{i,t} = \sum_{t=2002}^{t=2007} \log\left(\frac{BAI_{i,t}}{BAI_{i,t-1}}\right)$$

As there is a potential relationship between early growth rate and tree longevity (Bigler and Veblen 2009), we introduced mean growth rate during the juvenile phase in the second variable of relative growth. It is based on current BAI and on the mean BAI of the m first years of tree life ($\logrelBAI_{i,t,m}^{juv}$).

$$\logrelBAI_{i,t,m}^{juv} = \sum_{t=2002}^{t=2007} \log\left(\frac{BAI_{i,t}}{BAI_{i,m}^{juv}}\right)$$

Where

$$BAI_{i,m}^{juv} = \sum_{m=10}^{m=100} \frac{BAI_{i,1} + \dots + BAI_{i,m}}{m}$$

Growth trend variables were calculated as the slope of the local linear regressions over the m last years of BAI (locreg).

Gini coefficient (G) and First-Order Autocorrelation (A1) were also used in the mortality models to assess if the survival probability evolves according to different tree sensitivity to environmental changes and different growth inertia (Fritts 1976; Biondi and Qeadan 2008). These two parameters were calculated on ring-width chronologies. Logistic regression models were fitted using maximum log-likelihood estimation.

A stepwise algorithm was also applied to create a model with two variables or more. Six independent variables were included: one absolute and one relative growth level variables, one short-term and one long-term growth trend variables, A1 and G. The model with the best performance was chosen by minimizing AIC (Akaike Information Criterion).

Growth threshold models (ST models)

ST models were also tested considering that stochastic events (e.g. intense drought) can kill a tree at any time. They integrate LR models and are commonly used in succession models (Bugmann 2001) as their calibration is easier. Thirty-four models were tested where $P_{surv_{i,t}}$ is reduced if BAI falls below a certain threshold of diameter growth (Table 1). Otherwise $P_{surv_{i,t}}$ is not equal to 1 due to background mortality, and can be expressed as a constant survival probability (Botkin *et al.* 1972):

$$P_{surv_{i,t}}=q=\frac{1}{age_{max}}\sqrt{0.02}$$

On silver fir, the maximum age is estimated as 600 years old (Wolf 2003) which results in an annual survival probability (q) of 99.4%.

Based on Botkin *et al.* (1972) and Solomon (1986), three simple ST models were tested. The formulation and the name of the models changed depending on the length of the tree stress memory and on the type of threshold used (Table 1). Models ST1 considered that the tree had no stress memory while we take into account the BAI of two and three consecutive years for models ST2 and ST3. In contrast to previous models, models using Stress Counter ($SC_{i,t}$ for models ST_{SC}) assume that stress tolerance/intolerance of a tree i at time t depends on the quantity of stress experienced over last years (Bugmann 2001). When $BAI_{i,t}$ falls below a given threshold (Th), the Stress Counter ($SC_{i,t}$) increase depending on the difference between both (Table 1). Stressed trees become healthy ($SC_{i,t}=0$) after experiencing three consecutive years of growth above the threshold. Finally, as tree recovering not only depends on the number of years with growth above the threshold, but also on the positive effect of “good” years, models with Vitality Index ($VI_{i,t}$ for models ST_{VI}) were also tested. $VI_{i,t}$ was calculated every year in order to take into account the positive effect of years with high growth in the calculation of $P_{surv_{i,t}}$. $VI_{i,t}$ corresponds to the sum of the differences between $BAI_{i,t}$ and Th

calculated for m years (Table 1). Three stress memories ($m = 1, 2$ and 3 years) were tested.

$P_{\text{surv}_{i,t}}$ decreases only when $VI_{i,t}$ is negative.

$P_{\text{surv}_{i,t}}$ is related with $SC_{i,t}$ and $VI_{i,t}$ following a Weibull probability distribution considering that trees with low growth rate (suppressed trees) are also the more shade tolerant and are more capable to survive periods of reduced growth. Initial parameters of the Weibull function were equal to those used by Wunder *et al.* (2006), i.e. $a=0.15$; $b=0.15$ and $c=2.5$, and changed after the optimization procedure

For each model three different thresholds were used. The first one is an absolute value (Th_{abs} for models ST_{abs}). The second one is a relative threshold (Th_{rel} for ST_{rel}) depending on the site-specific mean growth of the trees at same age a ($BAI_{i,a} / BAI_{RC,a}$). $BAI_{RC,a}$ was given by the conventional mean regional age curve (Esper *et al.* 2003) of silver firs growing on Mont Ventoux (Cailleret and Davi 2011). The age-specific maximum growth equation (Moore 1989) was not used here because this equation was obtained for trees growing in specific conditions that are not representative of the biological growth on our study site. Based on the results of logistic models (Fig 1), the third threshold (Th_{relj} for ST_{relj}) depends on $BAI_{RC,a}$ and on the juvenile growth rate during the 69 first years of tree's life for the studied tree (BAI_{i}^{69}) and the one given by the regional curve (BAI_{RC}^{69}).

Estimation of model performance

Predicted values of $P_{\text{surv}_{i,t}}$ given by the models were compared with the individual binary living/death information from the evaluation data set. In the evaluation, the area under the curve (AUC) of a receiver operating characteristic (ROC) plot of each model was calculated. AUC is a graphical method assessing the ability of a model to predict the binary response of an individual, by representing the relationship between the false positive fraction and the true positive fraction of the related confusion matrix of the evaluated model (Fielding and Bell,

1997). Using AUC allows us to assess model performance without defining a threshold of $P_{\text{surv}_{i,t}}$ (Th_p) which would discriminate trees whose survival is expected (when $P_{\text{surv}_{i,t}} > Th_p$) and trees whose death is expected ($P_{\text{surv}_{i,t}} < Th_p$). The range of AUC is from 0 to 1 and 0.5 is obtained by a random model. A model providing excellent prediction has an AUC higher than 0.9, a fair model has an AUC between 0.7 and 0.9. Otherwise the model is considered as poor (Swets 1988).

Optimization procedure

As already said, the best parameters of the logistic models were obtained by minimizing Akaike Information Criterion (AIC). Parameters of the ST models were calculated by maximizing AUC: annual survival probability in a stress year (p), growth threshold values (Th), parameters of the relationship between $P_{\text{surv}_{i,t}}$ and $SC_{i,t}$ and $VI_{i,t}$ (a , b , c).

Evaluation of model stability

The goal of this study was to investigate variation of model performance depending on spatial and temporal data sampling. We choose to evaluate only the stability of logistic models and of the best ST model of each group (ST, ST_{SV} , ST_{VI}). Model performance of the original model is called *apparent* model performance (AUC_{ap}).

‘Spatial stability’ of the models was assessed using resampling methods which replace an independent evaluation of the models (Guisan and Zimmermann, 2000). First, bootstrap procedures (Efron and Tibshirani, 1993) were used to estimate the standard error of sensitivity as a measure of model stability (Guisan and Harrell, 2000). This technique estimates the overoptimism in the model performance which occurs when evaluating the model on the same data to which it was fitted. Predictions of the bootstrap models for the original sample led to new values of performance indices whose means resulted in the *bias-corrected* model

performance (AUC_{cor}). ‘Spatial stability’ of the models was also assessed by estimating model performance by sampling equal numbers of dead and living trees (AUC_{eq} using 69 trees). 2000 samples of equal size to the dead trees were drawn from the living trees sample without replacement.

Different temporal ranges were used to assess ‘temporal stability’. AUC values were calculated removing each year of data one by one and were averaged to obtain AUC_{temp} . High differences between the expected model performance on these new ranges and those obtained with the original period should reveal if the temporal range studied is too short for a good prediction of tree mortality.

All analyses were performed using R a language and environment for statistical computing. Dendrochronological parameters were calculated using dplR (Bunn 2008). AUC values were obtained using the ROCR package.

Results

LR models

Parameters of the logistic regressions models were chosen with Akaike Information Criterion (AIC) i.e. by maximum likelihood. Theoretically, their performance was optimized using this statistical methodology. The strong negative relationship between AIC and AUC_{ap} of these models strengthen our assumption (Table 2).

The performance of the logistic models was highly dependent on input variables (Table 2). The lowest performance was obtained using first-order ring autocorrelation (A1) and Gini index (G). P_{surv} decreased with a higher sensitivity to environmental changes and with a higher growth inertia, but the level of good predictions did not exceed 60%. Unexpectedly, growth trends during last years were not good predictors of tree death. AUC_{ap} values of models using $locreg$ as input variables ranged between 0.6 to 0.7 and increased with the length of the temporal scale used (Fig 2; Table 2). The best short-term growth trend variables were obtained using BAI evolution of the last 6 and 10 years. For long-term growth trend variables, the last 25 and 29 years can be used as predictors and give better results than short-term growth variables (Table 2). Higher is the slope of the growth trends ($Locreg$), higher is the survival probability. In the same way, the level of growth ($\log BAI_m$) of the last years was positively related with tree survival probability (Table 2). Predictions of logistic models using these growth variables were better but not suitable, and declined with the increased of the number years averaged for calculating this variable. The absolute growth rate of last year ($\log BAI_1$) gave high AUC value ($AUC_{ap}=0.719$) which increase when this rate is relative ($\log rel BAI_1$; $AUC_{ap}=0.734$). Finally, the model which takes into account juvenile growth rate and growth during the last year ($\log rel BAI_{69}^{juv}$) was the more performing of the models using one input variable (Table 2). The effect of the number of years used for calculating the

juvenile growth, i.e. the age which differentiate both juvenile and adult phases, was not very significant (Fig 1), but the highest AUC_{ap} was obtained when averaging the 69 first years of tree growth. More than 80% of the predictions were good ($AUC_{ap}=0.808$) showing that tree vulnerability to dieback is not only dependant on recent growth trends but also on tree conditions during their first years old.

As expected, the highest performance was obtained with the model which integrated more than one growth variables (Table 2). The best model obtained after the stepwise algorithm included all kind of variables except the Gini index. 84% of the predictions were good which is very correct for a mortality model with a dendrochronological basis.

ST models

The performance of mortality models was very variable depending on the type of model, the threshold, and the length of the stress memory used (Table 3 and 4). Concerning the growth threshold which differentiate growth levels of trees which should die and trees which should survive, our simulations showed that using relative threshold slightly increased AUC_{ap} compared with absolute ones (+1 to 3% of good predictions). Such as logistic models, the significant increase in model performance was obtained when the threshold taken juvenile growth rate into account (+5 to 10%). The effect of the type of model used was also significant. Model performance respectively increased from simple STmodels to STmodels with stress counter and STmodels with vitality index. For these models highest AUC_{ap} values were respectively 0.744, 0.77 and 0.812. Finally the level of good predictions was found to decrease with an increase in the length of the stress memory. AUC_{ap} values of ST_{VI} models using Th_{relj} were respectively 0.812, 0.790, 0.768 and 0.745 for 2, 3, 4 and 5 years of tree memory, which corresponds in a decrease in 2.2% of good predictions per year (Table 4). The same trend was obtained on simple STmodels

Model stability

As AUC_{ap} were calculated on an unequal sampling with only seven years of data, re-sampling methods were used to assess model stability. Firstly, using bootstrap methods did not decrease the estimation of the model performance ($AUC_{cor} \approx AUC_{ap}$). The comparison of AUC_{ap} and AUC_{eq} also attests that our sampling is only reliable for logistic regression models. With an equal sampling of dead and living trees, the decrease in LR model performance only was only 1% on average. Concerning ST models, AUC_{eq} ranged between 0.53 and 0.66 showing which is very low compared with AUC_{ap} (0.60 – 0.81). Highest AUC_{eq} was not more obtained by ST_{VI} model but by the ST_{SC} model using Threlj. Finally, model performance was not impacted by the temporal range used. Values of AUC_{temp} were very closed to AUC_{ap} .

Discussion

Performance validity and stability of the models

Bootstrapped procedures were used to test the reliability of AUC_{ap} within the study sampling. AUC_{cor} were very closed to AUC_{ap} showing that AUC_{ap} can be used as a good indicator of the performance of the model. LR models built in this study can be considered as stable in space and time. First, differences between model performance assessed using an equal sampling (AUC_{eq}) and AUC_{ap} were minor, showing that the number of dead trees cored for this study is adequate. Secondly, the performance of the model is similar when using different temporal ranges (very small differences between AUC_{app} and AUC_{temp}), which indicates that LR models are reliable in time and not dependant on particular years. Considering previous results we can suppose that LR models are reliable and that growth trends can be used as predictor of tree mortality. The performance of ST models was also not dependant on the temporal range used, but very dependant on the number of trees sampled and should be calibrated using the larger and the more equal sampling as possible.

Therefore, parameters of both models are site- and species-specific as declining processes can differ between sites in the length and intensity of the triggering drought-stress and in the vulnerability of the trees.

Performance comparison of the mortality models.

With the parameters optimization, mortality models provide good prediction of the tree survival probability. High AUC values (>0.8) were obtained using both logistic and ST models. Commonly logistic regression models are considered to obtain the highest performance (Wunder *et al.* 2006). But the difference with ST models was not as important as

expected with the optimized one which used vitality index when studying AUC_{ap} . Therefore, in the case of unequal sampling, LR models should be chosen instead of STmodels.

AUC values of LR models using BAI were close to 0.7, indicating that this variable alone should not be used to predict tree mortality. In the same way, the comparison of the performance of ST models indicates that the absolute growth rate (Th_{abs}) is a worst predictor than relative growth rate (Th_{rel}), while the last one is less used (Chao *et al.* 2008). The prediction also increased using Th_{relj} , where we added the variable which assess the potential growth rate during the juvenile ages (69 first years), i.e. the ratio between the mean BAI of the tree and the one calculated with the regional curve. It was confirmed by the comparison of the performance of the logistic models, which only used one input growth variable. The best explanatory variable was $\log_{rel}BAI^{juv}_{69}$. While it has been never used in mortality models, it clearly improved their prediction. In the same way classical dendrochronological parameters need to be included. The prediction of the logistic models increased when using Gini coefficient and First-order ring autocorrelation as input variables.

The slope values of the growth trends ($locreg$) in the last 6 and 25 years increased the performance of the logistic regression model. It reveals that tree decline occurs at different temporal scale. Short and long-term decreases in tree growth were related to a decrease in tree survival probability and can indicate a decline in tree vitality.

The length of the stress memory should also be taken into account as it is negatively related with the performance of the logistic models using BAI alone. This report was also found for simple ST and ST_{VI} models.

The ST models with stress counter (ST_{SC}), which consider a link between stress tolerance and shade tolerance slightly improved AUC values (Table 4). As hypothesised by Keane *et al.* (1996) and Bugmann (2001), this mechanism is physiologically plausible for shade tolerant species such as silver fir but less for pioneer or post-pioneer species such as Norway spruce

(Wunder *et al.* 2006). The best ST models are models with vitality index (ST_{VI}) which also takes into account the positive impact of years with high level of growth. As expected, tree recovering depends on the number of years with growth above the threshold but also on the difference between both. This kind of model should thus be preferred to classical ST models with stress counter (Bugmann 2001).

Biological interpretation

As shown by numerous previous studies, the survival probability of a tree decreases with recent decline in radial growth (Keane *et al.* 2001, Bigler and Bugmann 2004, Das *et al.* 2007, Wunder *et al.* 2008b). This decline was observed at short and long-term (superior to the decade) showing that the dieback process can be launched since many years (e.g. Suarez *et al.* 2004). Our study shows that we need to include both growth trend and growth level analysis to predict tree mortality. But instead of absolute current growth rate values, relative ones should be used to assess tree vigour because it reduces the confounding effect of tree size on growth (Bigler and Bugmann 2004).

As already found by Wunder *et al.* (2006) the performance of both logistic regression and ST models increased with the absence of a short stress memory (2 to 5 years). But this study indicates that tree vulnerability to dieback can depend on the growth rates during the juvenile phase. On the study site, trees with higher growth rates during the young ages were more prone to die. This trade-off between longevity and growth rates was observed between species (Loehle 1988) and recently within a species (Black *et al.* 2008; Bigler and Veblen 2009). Fast growth rates are generally linked to reduced investment in defence (Loehle 1988), resulting in more frequent infestations by pathogens (Bleiker and Uzunovic 2004). They are also associated with high ratios of above- to belowground biomass which results in an increase risk of damage from wind (Loehle 1988), and especially in higher respiration and

transpiration rates. It leads in higher water, carbon and nutrient needs which will cause troubles when these supplies fall short (McDowell *et al.* 2008). We usually consider that higher growth rates are linked with lower wood density and increases in xylem vulnerability to cavitation (Enquist *et al.* 1999; Martinez-Vilalta *et al.* 2010; Russo *et al.* 2010), but at the intra-specific level this trade-off is still unclear (Fichot *et al.* 2010). This hypothesis was strengthened by the fact that logistic models using Gini coefficient slightly explains tree survival probability i.e. trees with higher sensitivity to environmental changes and especially to drought periods were more prone to die (Suarez *et al.* 2004). On the study site, dead tree showed a higher First-order ring autocorrelation than living trees. This stronger growth inertia leads to a lower resiliency after an extreme event and a slower recover of vitality after decline. A likely small total leaf area and sapwood area during dry periods can explain this trend.

Statistical mortality models are useful to quantify tree mortality risk for each individual. It also provides new insights on the decline process e.g. by differentiating long and short-term stress memory. But more experimental research is needed for a reliable prediction of drought-induced tree mortality (Allen *et al.* 2010; Sala *et al.* 2010). The physiological mechanisms inducing tree mortality were formalized by Mc Dowell *et al.* (2008) but not yet experimentally proved. Extreme drought can kill a tree through cavitation of water columns within the xylem (Cochard 1991; Breda *et al.* 2006). Water stress also drives carbon assimilation *via* changes in stomatal conductance that lead to carbon starvation and reduced ability to defend against insects or fungi attacks (Desprez-Loustau *et al.* 2006). The carbon starvation hypothesis was recently studied (Mc Dowell *et al.* 2008; Adams *et al.* 2009) but lacks of sufficient evidence for reliable acceptance (Sala *et al.* 2010).

The understanding of the phenomenon can be improved by experimental ecophysiological studies and, in a second step, by integrating species-specific knowledge on regulation of water

stress and carbon allocation in process-based models (Martinez-Vilalta *et al.* 2002; Davi *et al.* in prep). This tool should be the most useful to make predictions in a changing environment.

Acknowledgements

The authors wish to thank Nicolas Mariotte, William Brunetto and Florence Courdier for their support in the field on Mont Ventoux and all members of the URFM Unit for discussions that clearly improved the manuscript. We are also grateful to Olivier Chabrol from the UMR 6632 LATP CNRS - University of Provence, for the lending of calculation servers for several weeks. This study was supported by the French National Research Agency (ANR) in the framework of the DRYADE program.

References

- Adams HD, Guardiola-Claramonte M, Barron-Gafford GA, Villegas JC, Breshears DD, Zou CB, Troch PA, Huxman TE. (2009) Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Science*, **106**, 7063–7066.
- Allen CD, Macalady A, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Gonzales P, Hogg T, Rigling A, Breshears D et al. 2010. Climate-induced forest mortality: a global overview of emerging risks. *Forest Ecology and Management*, **259**, 660-684.
- Bigler C, Bugmann H (2004) Predicting the time of tree death using dendrochronological data. *Ecological Applications*, **14**, 902-914
- Bigler C, Veblen TT (2009) Increased early growth rates decrease longevities of conifers in subalpine forests. *Oikos*, **118**, 1130-1138
- Biondi F, Qeadan F (2008) Inequality in Paleorecords. *Ecology*, **89**, 1056-1067
- Black BA, Colbert JJ, Pederson N (2008) Relationships between radial growth rates and lifespan within North American tree species. *Ecoscience*, **15**, 349-357
- Bleiker KP, Uzunovic A (2004) Fast- and slow-growing subalpine fir produce lesions of different sizes in response to inoculation with a blue-stain fungus associated with *Dryocoetes confusus* (Coleoptera: Scolytidae). *Canadian Journal of Botany*, **82**, 735-741.
- Breda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, **63**, 625-644
- Breshears DD, Allen CD (2002) The importance of rapid, disturbance-induced losses in carbon management and sequestration. *Global Ecology and Biogeography*, **11**, 1–5.
- Botkin DB, Janak JF, Wallis JR (1972) Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *Journal of Ecology*, **60**, 849-872
- Bugmann H (2001) A review of forest gap models. *Climatic Change*, **51**, 259-305
- Bunn A (2008) A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, **26**, 115-124.
- Cailleret M, Davi H (2011) Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees*, **25**, 265-276
- Chao KJ, Phillips OL, Gloor E, Monteagudo A, Torres-Lezama A, Vasquez-Martinez R (2008) Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology*, **96**, 281-292. doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01343.x
- Das, A.J., Battles, J.J., Stephenson, N.L. & van Mantgem, P.J. (2007) The relationship between tree growth patterns and likelihood of mortality: a study of two tree species in the Sierra Nevada. *Canadian Journal of Forest Research*, **37**, 580–597.
- Davi H, Simioni G, Marie G, Cailleret M, Delpierre N, Dufrêne E (in prep) Modelling forest functioning under climate change.
- Desprez-Loustau ML, Marçais B, Nageleisen LM, Piou D, Vanini A (2006) Interactive effects of drought and pathogens in forest trees. *Annals of Forest Science*, **63**, 596-610

- Dobbertin M (2005) Tree growth as indicator of tree vitality and tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research*, **124**, 319-333.
- Efron & Tibshirani (1993) An introduction to the Bootstrap. Chapman and Hall. New York.
- Enquist BJ, West GB, Charnov EL, Brown JH (1999) Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants, *Nature*, **401**, 907-911
- Esper J, Cook ER, Krusic PJ, Peters K, Schweingruber FH (2003) Tests of the RCS method for preserving low frequencies variability in long tree-ring chronologies. *Tree-ring Research*, **59**, 81-98
- Fichot R, Barigah TS, Chamaillard S, Le Thiec D, Laurans F, Cochard H, Brignolas F (2010) Common trade-offs between xylem resistance to cavitation and other physiological traits do not hold among unrelated *Populus deltoids* x *Populus nigra* hybrids. *Plant Cell Env.*, doi: 10.1111/j.1365-3040.2010.02164.x
- Fielding AH, Bell JF (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, **24**, 38-49
- Ford CR, Vose JM (2007) *Tsuga canadensis* (L.) Carr. mortality will impact hydrologic processes in southern Appalachian forest ecosystems. *Ecological Applications*, **17**, 1156-1167.
- Franklin JF, Shugart HH, Harmon ME (1987) Tree death as an ecological process. *Bioscience*, **37**, 550-556.
- Giorgi F, Lionello P (2008) Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change*, **63**, 90-104. doi:10.1016/j.gloplacha.2007.09.005
- Guisan A, Harrell FE (2000) Ordinal response regression model in ecology. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 617-626
- Guisan A, Zimmermann (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147-186
- IPCC (2007) Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA., Cambridge.
- Keane RE, Austin M, Field C, Huth A, Lexer MJ, Peters D, Solomon A, Wyckoff P (2001) Tree mortality in gap models: application to climate change. *Climatic Change*, **51**, 509-540
- Kuparinen A, Savolainen O, Schurr FM (2010) Increased mortality can promote evolutionary adaptation of forest trees to climate change. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1003-1008.
- Kurz WA, Dymond CC, Stinson G, Rampley GJ, Neilson ET, Carroll AL, Ebata T, Safranyik L (2008) Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature*, **452**, 987-990.
- Loehle C (1988) Tree life history strategies: the role of defenses, *Canadian Journal of Forest Research*, **18**, 209-222.
- Martinez-Vilalta J, Piñol J, Beven K (2002) A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. *Ecological Modelling*, **155**, 127-147.

- McDowell NG, Pockman W, Allen C, Breshears D, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams D et al. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb? *New Phytologist* **178**, 719–739.
- Meehl GA, Tebaldi C (2004) More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science*, **305**, 994-997
- Moore AD (1989) On the maximum growth equation used in forest gap simulation models. *Ecological Modelling*, **45**, 63-67
- Ohlemüller R, Gritti ES, Sykes MT, Thomas CD (2006) Quantifying components of risk for European woody species under climate change. *Global Change Biology*, **12**, 1788-1799.
- Papaik MJ, Canham CD (2006) Species resistance and community response to wind disturbances regimes in northern temperate forests. *Journal of Ecology*, **94**, 1011-1026.
- Russo SE, Jenkins KL, Wisser SK, Uriarte M, Duncan RP, Coomes DA (2010) Interspecific relationships among growth, mortality and xylem traits of woody species from New Zealand. *Functional Ecology*, **24**, 253-262.
- Sala A, Piper F, Hoch G. (2010) Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytologist*, **186**, 274–281.
- Seidl R, Baier P, Rammer W, Schopf A, Lexer MJ (2007) Modelling tree mortality by bark beetle infestation in Norway spruce forests. *Ecological Modelling*, **206**, 383-399.
- Stephens SL, Finney MA (2002) Prescribed fire mortality of Sierra Nevada mixed conifer tree species: effects of crown damage and forest floor combustion. *Forest Ecology and Management*, **162**, 261-271.
- Solomon AM (1986) Transient response of forests to CO₂-induced climate change: simulation modeling experiments in eastern North America. *Oecologia*, **68**, 567-579
- Suarez ML, Ghermandi L, Kitzberger T (2004) Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in Nothofagus – site, climatic sensitivity and growth trends. *Journal of Ecology*, **92**, 954-966.
- Swets JA (1988) Peasuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, **240**, 1285-1293
- Van Mantgem PJ, Stephenson NL, Byrne JC, Daniels LD, Franklin JF, Fule PZ, Harmon ME, Larson AJ, Smith JM, Taylor AH, Veblen TT (2009) Widespread increase of tree mortality rates in the western United States. *Science*, **323**, 521-524
- Wolf H (2003) EUFORGEN technical guidelines for genetic conservation and use of silver fir (*Abies alba*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy
- Wunder J, Bigler C, Reineking B, Fahse L, Bugmann H (2006) Optimisation of tree mortality models based on growth patterns. *Ecological Modelling*, **197**, 196-206
- Wunder J, Brzeziecki B, Zubura H, Reineking B, Bigler C, Bugmann H (2008a) Growth-mortality relationships as indicators of life-history strategies: a comparison of nine tree species in unmanaged European forests. *Oikos*, **117**, 815-828.
- Wunder J, Reineking B, Bigler C, Bugmann H (2008b) Predicting tree mortality from growth data: how virtual ecologists can help real ecologists. *Journal of Ecology*, **96**, 174-187.

Figures

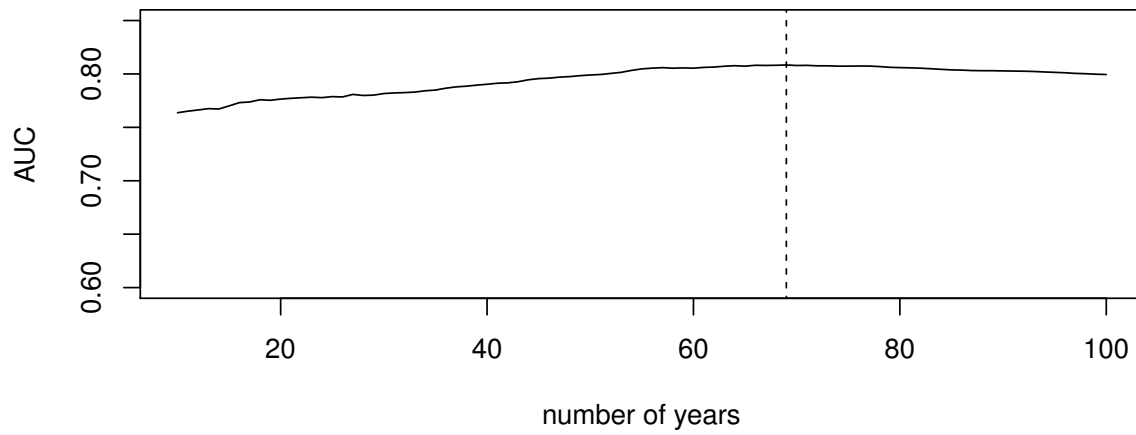


Fig 1: Effect of the number of years used in the calculation of the juvenile growth rate on the performance (AUC) of the logistic model which used this input variable

Fig 2

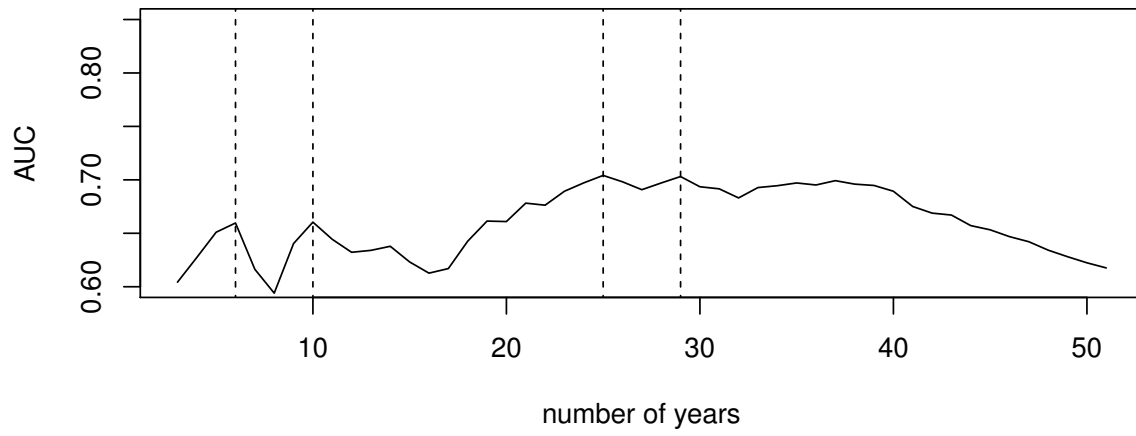


Fig 2: Effect of the number of years used in the calculation of the slope of recent growth trend on the performance (AUC) of the logistic model which used this input variable

Table 1: Formulations of the stress threshold models (ST models)

Model	Equation	Condition
ST1	$P_{surv_{i,t}} = p$	$BAI_{i,t} < Th$
ST2	$P_{surv_{i,t}} = p$	$(BAI_{i,t} < Th) \& (BAI_{i,t-1} < Th)$
ST3	$P_{surv_{i,t}} = p$	$(BAI_{i,t} < Th) \& (BAI_{i,t-1} < Th) \& (BAI_{i,t-2} < Th)$

Model	Equation	Stress Counter	Equations	Condition
ST _{SV-W}	$P_{surv_{i,t}} = q - a[1 - \exp(-b * SC_{i,t})]^c$		$\Delta SC_{i,t} = 10 * [(Th - BAI_{i,t}) / Th]$	$BAI_{i,t} < Th$
ST _{SV-L}	$P_{surv_{i,t}} = q - a * SC_{i,t}$	$SC_{i,t} = SC_{i,t-1} +$	$\Delta SC_{i,t} = 0$	$BAI_{i,t} > Th$
ST _{SV-E}	$P_{surv_{i,t}} = q - a * \exp(b * SC_{i,t})$	$\Delta SC_{i,t}$	$SC_{i,t} = 0$	$(BAI_{i,t} > Th) \& (BAI_{i,t-1} > Th) \& (BAI_{i,t-2} > Th)$

Model	Equation	Condition	Vitality Index
ST _{VI-W}	$P_{surv_{i,t}} = q - a[1 - \exp(-b * VI_{i,t})]^c$		
ST _{VI-L}	$P_{surv_{i,t}} = q - a * VI_{i,t}$	$VI_{i,t} < 0$	$VI_{i,t} = \sum_t^{t-m} (10 * [(Th - BAI_{i,t}) / Th])$
ST _{VI-E}	$P_{surv_{i,t}} = q - a * \exp(b * VI_{i,t})$		

With p : the survival probability when the tree is stressed; q : the survival probability during a non-stressed year (0.994); a , b and c the parameters of the distribution of the relationship between $SC_{i,t}$, $VI_{i,t}$ and $P_{surv_{i,t}}$.

For each model three thresholds were tested Th_{abs} , Th_{rel} , Th_{relj} .

Three tree stress memories were tested ($m=1, 2, 3$) for models with Vitality Index.

Table 2: Performance of the best logistic models. AUC_{ap} (*apparent*) was calculated on the initial sampling. To remove the sampling effect, AUC_{cor} (*bias-corrected*) was calculated using bootstrap resampling methods, and AUC_{eq} (*equal sampling*) using an equal number of dead and living trees (average of 2000 samplings). AUC_{temp} was calculated using different temporal ranges.

Growth variables	Effect on Psurv	Model performance				
		AIC	AUC_{ap}	AUC_{cor}	AUC_{eq}	AUC_{temp}
logrelBAI ₁	+	483.5	0.734	0.735	0.720	0.737
logrelBAI ₆₉ ^{juv}	+	447.9	0.808	0.808	0.787	0.810
BAI ₁	+	490.8	0.719	0.719	0.707	0.722
BAI ₂	+	813.6	0.712	0.712	0.706	0.712
BAI ₃	+	1080.9	0.689	0.690	0.689	0.688
BAI ₄	+	1285.3	0.676	0.676	0.675	0.677
BAI ₅	+	1396.5	0.645	0.644	0.643	0.646
locreg6	+	536.6	0.616	0.618	0.606	0.615
locreg10	+	534.6	0.644	0.645	0.655	0.642
locreg25	+	512.5	0.698	0.697	0.682	0.698
locreg29	+	512.5	0.694	0.693	0.679	0.694
A1	-	1523.1	0.568	0.568	0.561	0.569
G	-	1493.2	0.599	0.599	0.585	0.600
logrelBAI ₆₉ ^{juv} , BAI ₂ , locreg6, locreg25, A1		431.3	0.844	0.845	0.825	0.844

Table 3: Optimised parameters value of simple STmodels using three tree stress memories and corresponding AUC_{ap} , AUC_{cor} , AUC_{eq} and AUC_{temp} values.

Model		Th	p	AUC_{ap}	AUC_{cor}	AUC_{eq}	AUC_{temp}
ST1	Thabs	618.0	0.607	0.670	0.670	0.540	0.672
	Threl	0.625	0.462	0.687	0.686	0.549	0.688
	Threlj	0.701	0.574	0.744	0.744	0.570	0.745
ST2	Thabs	709.4	0.621	0.627	0.628	0.534	0.624
	Threl	0.691	0.681	0.650	0.650	0.545	0.647
	Threlj	0.593	0.616	0.734	0.735	0.601	0.732
ST3	Thabs	560.9	0.679	0.602	0.602	0.533	0.601
	Threl	0.685	0.663	0.608	0.609	0.540	0.605
	Threlj	0.762	0.684	0.694	0.694	0.587	0.690

Table 4: Optimised parameters value of STmodels with stress counter (ST_{SC}) and vitality index (ST_{VI}) using different tree stress memories, and corresponding AUC_{ap}, AUC_{cor}, AUC_{eq} and AUC_{temp} values.

Model	Threshold	Mem	Th	a	b	c	AUC _{ap}	AUC _{cor}	AUC _{eq}	AUC _{temp}
ST _{SC}	Thabs		542.2	0.160	0.150	2.000	0.672	0.673	0.572	0.671
	Threl		0.518	0.132	0.106	2.000	0.689	0.688	0.584	0.688
	Threlj		0.550	0.148	0.163	2.000	0.768	0.769	0.661	0.766
ST _{VI}	Thabs	2	982.2	0.100	0.140	1.700	0.710	0.708	0.562	0.707
	Threl	2	0.946	0.145	0.165	2.004	0.723	0.723	0.578	0.721
	Threlj	2	0.873	0.197	0.208	1.850	0.812	0.777	0.610	0.776
	Thabs	3	971.3	0.177	0.190	1.966	0.677	0.677	0.569	0.676
	Threl	3	0.976	0.138	0.185	1.872	0.688	0.687	0.584	0.684
	Threlj	3	0.965	0.161	0.165	1.614	0.790	0.760	0.631	0.756
	Thabs	4	938.4	0.150	0.123	2.013	0.646	0.643	0.563	0.641
	Threl	4	0.916	0.013	0.120	2.088	0.659	0.658	0.578	0.657
	Threlj	4	0.989	0.041	0.048	1.963	0.768	0.733	0.631	0.732
	Thabs	5	688.7	0.144	0.153	2.015	0.616	0.616	0.544	0.614
	Threl	5	0.954	0.006	0.263	1.527	0.638	0.636	0.574	0.633
	Threlj	5	0.970	0.328	0.299	1.713	0.745	0.710	0.628	0.709

Annexe 5

Regulation of silver fir (*Abies alba* Mill.) transpiration during drought in relation to soil characteristics.

Nourtier M¹, Cailleret M², Yingge X¹, Huc R², Chanzy A¹, Davi H²

¹INRA UMR 114 EMMAH Avignon

²INRA UR 629 URFM Avignon

En préparation pour *Annals of Forest Science*

Abstract

- **Context:** Silver fir is declining in the Mediterranean area, at its southern margin where climate is expected to become warmer and drier. At regional scale, its vulnerability seems to be related to temperature and precipitation (altitude, regional climate) while it depends on soil water availability at forest stand scale (soil characteristics, slope).
- **Aim:** In order to understand silver fir vulnerability, the main factors involved in their transpiration regulation and physical adjustments that could explain different death rate according to soil properties are further studied.
- **Methods:** Transpiration and predawn water potential dynamic were measured on trees during several years. Vulnerability curves to embolism of shoots and coarse roots were established. Tree development was assessed using tree growth, sapwood proportion and leaf area. For all studied trees, soil properties were characterised by electric resistivity measurements.
- **Results and conclusion:** Silver fir transpiration was quickly regulated as soil water potential decreased to avoid large embolism. Water stress began faster on soil with higher water availability which can be due to a higher aboveground/belowground development. Severe drought had also consequences on the following year by the delayed decrease of the transpiration level. Transpiration limitation during and after drought influence the carbon balance and would limit carbon reserves. This would explain how vulnerability of trees depends on soil properties.

Introduction

Drought is a main factor driving the tree functioning. A decrease in water availability during the growing period induces highly negative water potential, which can lead into hydraulic failure. To avoid xylem embolism, transpiration can be reduced by stomatal closure but at the expense of photosynthesis, while metabolism has to be maintained through carbon consuming respiratory processes. Consequently, drought induces a reduction in carbon availability for its use (McDowell and Sevanto, 2010) for tree respiration, growth, reproduction and production of defenses against pathogens. Generally, drought-induced tree mortality is considered to be caused by both carbon starvation and/or hydraulic failure (McDowell *et al.*, 2008), but no experimental data has demonstrated one hypothesis or the other (McDowell and Sevanto, 2010; Sala *et al.*, 2010).

In Mediterranean areas climate, water constraint is the main limiting factor for vegetation growth. During last decades, the frequency, duration and intensity of summer drought increased and this trend is predicted to continue in the future according to climatic models (Somot *et al.*, 2008). Even if some studies suggest an increase of forest productivity due to raise in CO₂ concentration and temperatures (Loustau *et al.*, 2005; Davi *et al.*, 2006; Delpierre *et al.*, 2009), in Mediterranean areas the observed trend was a decrease in tree growth (Adams and Kolb, 2005; Sarris *et al.*, 2007; Cailleret and Davi, 2011) and die-off or decline of forests were often mentioned after severe droughts (Peñuelas *et al.*, 2001; Bréda *et al.*, 2006; Lebourgeois *et al.*, 2010). Decline in tree vitality is usually indicated by reduction in total leaf area (defoliation), radial growth (BAI), sapwood area, and quantity of non structural carbon compounds; all these processes being reversible. In the worst cases, when the drought is too long, intense, or occurs too frequently, the process is irreversible and the tree dies. Thus we can expect that massive diebacks would occur more frequently and would affect larger forest areas. This trend being already observed at worldwide scale (Allen *et al.*, 2009; van-Mantgem *et al.*, 2009).

Tree sensibility to drought resides in the stomatal regulation according to soil water availability. However, it also depends on the capacity of trees to exploit these water resources according to the soil conditions and to the root distribution; this last one difficult to access is an essential factor to understand tree vulnerability to drought (Sperry *et al.*, 1998; Certini *et al.*, 2000; Martinez-Vilalta *et al.*, 2002; Bréda *et al.*, 2006). Succession of water stress leads to

physiological and morphological adjustments of trees to their local environmental conditions (Bréda *et al.*, 2006) such as reduction in leaf area index (Limousin *et al.*, 2009), change in xylem conductivity (Cruziat *et al.*, 2002), or in the ratios between sapwood, leaf area and root surface. Indeed, trees growing in dry environment seem to adjust their structures to increase availability of water (uptake and storage) and reduce the demand (Becker, 1977; Mencuccini and Grace, 1995; Sperry *et al.*, 1998; Jackson *et al.*, 2000; Bréda *et al.*, 2006). Higher root system development, lower vulnerability to embolism and lower minimum canopy conductance were also found to limit tree vulnerability using a modelling approach by Martinez-Vilalta *et al.* (2002).

Silver fir (*Abies alba* Mill.) was studied because of its high sensitivity to drought and numerous drought-induced declines were reported at its southern and low altitude margin (Aussenac, 2002; Oliva and Colinas, 2007; Peguero-Pina *et al.*, 2007; Battipaglia *et al.*, 2009; Lebourgeois *et al.*, 2010). The study was conducted on the Mont Ventoux, a mountain in the Mediterranean area in the South of France, which presents a high spatial variability in soil water content and where silver fir mortality reach high rates on some plots (Cailleret 2011). We studied the variations in space and time of silver fir regulation of water fluxes according to the local pedological and meteorological conditions. Water fluxes were estimated using sap flux density measurements considering their radial distribution, which also provide information about tree structure (Cermak *et al.*, 2008). Vulnerability of trees to embolism was investigated as a factor explaining vulnerability to drought (Cochard 2006). Effects of transpiration regulation during drought were evaluated on tree growth, tree sapwood and leaf area development.

The aims of this study were to (1) assess the main factors involved in the transpiration regulation of silver fir; (2) study the link between the variability of water stress intensities and soil pedological properties, (3) evaluate some consequences of water stress on tree development and adjustments to local pedological conditions.

Materials and methods

Study sites

This study was conducted on the North facing slope of the Mont Ventoux (South of France, 44°10'28"N, 5°16'44"E), a calcareous and Mediterranean mountain. On the mountain vegetation belt (between 1000 and 1600 m of altitude), silver fir (*Abies alba* Mill.) was recolonizing pioneer pines, which were planted during the nineteenth century. During the last decade silver fir growth currently decline (Cailleret and Davi, 2011). Some trees showing high crown damages and dead trees have already been reported. Mortality rate averaged 21% with high variability between plots (0 to 54%) and within plots due to micro-local soil heterogeneity (Cailleret 2011). The mountain is characterised by a karstic formation and soil width above the substratum is highly variable. At 1200m, annuals rainfalls averaged 1130mm while mean temperature was 7.6°C for the period 1964-2009. However, soil water content is expected to be low due to the high proportion of coarse material (between 50 and 80%), the infiltration of water in the calcareous bedrock, the high slopes (25° on average), and rainfalls seasonality: dry summers and most of the rainfall occurring in autumn which is characteristic of the Mediterranean bioclimate.

Four plots were intensively instrumented at three different altitudes (Tab. 1) to sample different climatic demands. Pedological conditions were also different in terms of soil depth over the bedrock indicating different water availability. Measurements of sap flux density, soil water content and micrometeorological conditions were done during three years (2008-2010) on 2 of these plots (plot 1 and 4) and two years (2009-2010) for the two other plots. Characteristic of each plot and the description of the measurements are presented in Tab. 1.

At 1200 m of altitude, a transect in contour line of 800 m long was also further studied to analyse the soil effects on growth (Cailleret *et al.*, in prep.). Soil properties and tree characteristics (age, height, diameter at breast height, sapwood area and tree health status) situated in the 2 m around this transect were collected. This transect represented a population of 207 trees, in which 49 of them had crown defoliation and discoloration rates higher than 20% (declining trees), 95 were healthy and 63 were dead.

Sapwood and leaf area measurements

All trees were cored at diameter breast height (DBH; 130 cm), perpendicularly to the slope to avoid compression wood. Cores were extracted during the autumn 2006 and 2007 before the experimental period. Sapwood was separated from heartwood by colour testing with perchloric acid (Kutscha and Sachs, 1962). Sapwood length and total length of the core were measured to determine sapwood area. In this study, only sapwood area of healthy tree was considered.

The projected leaf area was measured to have an estimate of the leaf area developed by each tree. The length of the lowest branches of the crown at 4 azimuths (South, East, West and North, the slope being oriented to North) was measured for all sample trees. Leaf area was then calculated from projected area, crown height, the rate of foliar defoliation estimated according DSF protocol and an estimate of average leaf density assessed through hemispherical photographs. As sapwood and leaf area increased with tree age, age effect was removed to only take into account the soil effect. Relationships between sapwood or leaf area and age were both linear (respectively, $y = 0.05.x - 0.07$, $R^2 = 0.33$; $y = 0.04.x + 6.81$, $R^2 = 0.33$). Therefore, soil influence was studied on the residuals of these relationships.

Tree growth rate estimation

On the cores collected, RCS method (Esper *et al.*, 2003) was used to compare radial growth trends between trees. The age effect was removed using annual growth indices calculated using mean age curve of Basal Area (Cailleret, 2011) and growth indices (GI, dimensionless) were studied. A GI superior to 1 indicates that the tree had a better growth than the average at same age. Moreover, as it was illustrated that trees on the transect in contour line which had a higher growth rate during their juvenile phase were more prone to die (Cailleret and Davi, submitted), the mean growth rate over the 35 first years of tree life was calculated for each tree.

Transpiration measurements and calculation

Sap flux density was measured on several trees on each plots (Tab. 1) using the thermal dissipation method (Granier, 1985). A thermal dissipation sap flowmeter is composed of two probes. 2 cm of the probes are inserted radially into the xylem, just below tree bark. One of

the two probes is heated at constant energy, while the other remains at the wood temperature. The sap flux density is function of the temperature difference (ΔT) between both probes. To limit the energy cost and the frequency of battery replacement, a cyclic heating was used. Nevertheless, using the heating mode causes some errors because thermal equilibrium is not reached during the measurement. We corrected this error thanks to a method, tested on silver firs on the Mont Ventoux, allowing extrapolating measurements from cyclic heating to ones from continuously heating calculated thanks Granier's calibration (Nourtier *et al.*, 2011). Cycles used in this study have need changed between the beginning and the end of the experiment: from 0.5h-heating/0.5h-cooling during night and daylight (2008) to 1h-heating/1h-cooling during the daylight (2009) and 3h-heating/4h-cooling during the night (2010). Hence different corrections were needed as explained in Nourtier *et al.* (2011).

Because the active length of the probes is 2 cm, the sap flow is only measured in a part of xylem when the sapwood thickness is greater than 2 cm. A scaling-up procedure was applied to estimate the whole-tree transpiration with an approach similar of the one of Delzon *et al.* (2004). On each plot, sap flux density was first measured with 4 sensors on 1 “golden” tree: 3 at western, eastern and northern side of the tree inserted between 0 and 2 cm after the cambium ($J_{0.2}$ corresponding to the mean of this 3 sap flux densities), and 1 at northern side inserted between 2 and 4 cm ($J_{2.4}$) to measure radial pattern of sap flow. A correction factor, C , is calculated, at each measurement time, from the sap flux densities calculated at the 2 depths:

$$C = \frac{J_{2.4}}{J_{0.2}} \quad \text{Equation 1}$$

C was applied to the sap flux density (in $\text{L}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$) at each depth (with a step of 2 cm) of the sapwood thickness measured on the trees. We supposed a linear decrease of the sap flux density with depth in the sapwood:

$$J_{i-(i+2)} = C \cdot J_{(i-2)-i} \quad \text{Equation 2}$$

On plot 1 and 4, sap flux density was also measured on other trees but only with one sensor inserted between 0 and 2 cm at northern side of the tree. In this case, the correction factor calculated on the “golden” tree of the same plot was applied to the sap flux density measured to calculate deeper ones. This is a strong hypothesis of the experiment because, even if flux between 0 and 2 cm were similar between trees of a same plot, we had no ways to know if it was also the case for sap flux density between 2 and 4 cm. However, some authors found that relationship between radial distribution of sap flux and trees diameters (Delzon *et al.*, 2004; Fiora and Cescatti, 2006) can be homogeneous on a same plot..

Total sap flux, J in $L \cdot h^{-1}$, is then calculated by adding the sap flux densities and scaling up by the area (in dm^2) of each annuli of 2 cm width sapwood (between i and $i+2$).

$$J = \sum_{i=0.2}^{A_s} J_{i-(i+2)} \cdot A_{i-(i+2)} \quad \text{Equation 3}$$

Finally, transpiration of each tree, T in $mm \cdot h^{-1}$, is obtained by divided J by the leaf area of the tree (S , m^2).

$$T = \frac{J}{S} \quad \text{Equation 4}$$

Number of tree for which sap flux density and transpiration are calculated on each plot is presented in Tab. 1.

Soil water content

Soil water content was only assessed using direct and indirect measurements. Firstly, leaf water potential were measured using a Scholander pressure chamber (Scholander *et al.*, 1965) to assess tree water availability. Shoot samples were collected on 17 trees located on the different plots including the 9 trees selected for the measurements of sap flux. Predawn leaf water potential (ψ_{pd} , MPa) was recorded before sunrise between 4:00 a.m. and 5:00 a.m and represents the soil water potential because at the end of night the plant is supposed to be in equilibrium with the soil. Noon leaf water potential (ψ_{min} , MPa) was also measured from the

exposed sun crown of the tree (samples collected by climbing the tree), between 12:00 p.m. and 1:30 p.m. Measurements were done on 2 to 4 shoot samples per tree.

Secondly, soil humidity was recorded on plots 1 and 4 using probes sensors inserted into the soil, every 20 cm until 1 m of depth. On both plots, 3 different pits were studied to take into account soil heterogeneity. The pits were installed near the trees where sap flux density was measured. As the relation between the signal of the sensors in Volt and the effective soil water content is not well established, it is expressed in percentage of the maximum value in Volt done over the period, minimum value being set to 0 %.

Characterisation of soil properties using electrical resistivity

The electrical resistivity (ER) can be related to the proportion of coarse material in the soil and allows locating the bedrock (Yingge *et al.*, in prep.). Hence, soil could be characterised by a potential available water capacity. Higher is the ER measured, lower is the potential available water capacity (Yingge *et al.*, in prep.). Thanks to the tomography profile, several classes of resistivity were defined to be representative of potential soil water content. To be realistic about the possible of root vertical distribution in our study area and considering cracks in the bedrock often present in karstic areas, resistivity profiles were considered over a depth of 5 m (Rambal, 1984). 4 classes of resistivity were defined by considering the mean resistivity over the 5 m (for one class mean resistivity over the 1st meter and over the 4 meters below were separated) to highlight the effect of the top layers properties and of soil conditions in depth, and are resumed in Tab. 2.

Trees were spatially located and related to a class of electrical resistivity (ER) using 3D profiles of electrical resistivity (Fig. 5). On plot 3, ER is high (class 4) while ER is low on plot 2 (class 1). On plot 4, ER is medium on the first meter but high on the rest of the soil (class 3). Finally, on plot 1, ER is more variable but in average high and depending on the trees, they are classified either in class 3 or in class 4 (Tab. 2). At a larger scale, trees of the transect in contour line were also classified according to ER, but defined on the 2D profile. This profile clearly highlights the variability of soil resistivity in horizontal but also in depth (Fig. 6).

Micrometeorological measurements

On each intensive plot, a pole was installed on a tree to allow the measurement of micrometeorological variables approximately 1 m above the canopy. Sensors were set up at each extremity of a cross fixed at the top of the pole. Wind speed (u_s), air temperature (T_a), air relative humidity (Rh) and global radiation (Rg - only on plot 1 and 4) were measured every 30 min. Rainfall was also recorded on plot 1 and 4 in a opened area during the year 2009 and 2010, and under the canopy during the year 2008 but only on plot 1.

From these data, a referenced transpiration, T_0 , was calculated using the same time resolution than the measured one to represent a potential transpiration of trees only depending of the meteorological conditions and considering no soil drought. The calculation of T_0 is derived from the widely used equation of Penman-Monteith (Monteith, 1973) for the evapotranspiration, but assuming a null contribution from the soil. Value of the stomatal resistance (r_s) required for the calculation of T_0 is obtained using the model CASTANEA (Davi *et al.*, 2005; Dufrêne *et al.*, 2005) parameterised for silver fir considering no water stress under the same meteorological conditions. A transpiration ratio, T^* , is calculated by dividing T by T_0 .

$$T_0 = \frac{\Delta \cdot Rn + \rho \cdot c_p \cdot VPD / r_a}{\lambda \cdot (\Delta + \gamma \cdot (1 + r_s / r_a))} \quad \text{Equation 5}$$

where Rn is the net radiation ($\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$), VPD is the vapour pressure deficit (MPa), r_a is the aerodynamic resistance ($\text{s} \cdot \text{m}^{-1}$), λ is the latent heat of vaporisation ($\text{MJ} \cdot \text{kg}^{-1}$), γ is the psychrometric constant ($\text{MPa} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$), ρ is the air density ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$) and C_p is the specific heat of the air ($\text{MJ} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$). Aerodynamical resistance was calculated thanks to the equation established by Brutsaert (1982).

$$r_a = \frac{\ln[(z_m - d)/z_{om}] \ln[(z_h - d)/z_{oh}]}{k^2 u_s} \quad \text{Equation 6}$$

The fitting parameter z_{om}/z_{oh} (Lhomme *et al.*, 2000), representative of the radiometric thermal roughness length, was set to 1 as it appeared reasonable for forests with $z_{om} = h/10$ (Mölder and Lindroth, 1999; Nakai *et al.*, 2008). h was the tree height and a mean forest height was taken (17 m).

Vulnerability to xylem embolism

Vulnerability to xylem cavitation was assessed on both branches and roots. Only results concerning the roots are presented here as they are more vulnerable to embolism (Jackson *et al.*, 2000). Roots sampled were shallow ones which are supposed to be less sensible to embolism than deeper roots (Jackson *et al.*, 2000). The vulnerability was evaluated using the pressurization method (Cruiziat *et al.*, 2002) on 8 samples from 4 healthy trees taken off during a wet period to avoid already embolized samples. Samples were subjected to pressures from 0 to 7 MPa with a step of 1 MPa. The percent loss of conductivity (*PLC*) was calculated from the maximum of conductivity at 0 MPa. The vulnerability curve was then fitted to the exponential sigmoid equation from Pammenter and Willigen (1997).

$$PLC = 100 \cdot \left(1 + e^{a \cdot (\psi - b)}\right) \quad \text{Equation 7}$$

where ψ is the water potential, corresponding to the pressure applied and a and b are constants, b corresponding to the potential at 50 % of *PLC* (*PLC*₅₀).

Results

Regulation of transpiration by meteorological conditions and soil water content

T_0 was found to only slightly decrease with the altitude (Fig. 1). Maximum values were respectively 0.65 mm.h⁻¹ for plot 1, 0.61 mm.h⁻¹ for plot 2 and plot 3 and 0.58 mm.h⁻¹ for plot 4. During summer, T_0 was high and rainfall was low for both years 2009 and 2010 revealing two years with intense droughts (Fig. 1). On plots 1 and 4, rainfall deficit, calculated as the cumulated difference between precipitation (P in mm.j⁻¹) and T_0 (in mm.j⁻¹), was estimated for the summer 2009 from the day of the year 100. This deficit always negative during all the summer reached a value of -385 mm on plot 1 revealing an intense drought (Fig. 2). The deficit was less negative for the plot 4 located higher in altitude (plot 4; Fig. 2) due to a slightly lower climatic demand (T_0). Hence, it is a reason why the water stress recorded was also slightly lower for trees on this plot (Fig. 1 and Tab. 3).

Levels of transpiration of all the studied trees were always low: under 0.25 mm.h^{-1} and the ratio T/T_0 never exceeded 0.4. This indicates that there was a permanent regulation of the transpiration by the stomata conductance. Comparing the measured transpiration to the potential one, confirms the high level of water stress experienced by the trees during these years. Therefore, on all plots transpiration has felled to very low level during both summers 2009 and 2010 (Fig. 1 and Tab. 3).

On plot 1, soil water content recorded on the first meter of soil decreased faster and the water stress was more intense (transpiration almost null) and longer (Fig. 1). Transpiration is well correlated with soil water content (R^2 of the linear regressions were 0.52 for plot 1 and 0.26 for plot 4) especially when it was limiting for transpiration (below 15 % for plot 1 in Fig. 3). In other words, there was an important control of the transpiration according to soil water content. When the soil water level was sufficient, e.g. the plot 4, VPD was the second factor of regulation. Indeed, correlation coefficients of the linear relations between VPD and T^* for a soil water content higher than 15 %, were respectively for plots 1 and 4, 0.59 and 0.57. And transpiration rate became almost null, when VPD was exceeding 2 MPa (Fig. 3), which corresponds to the minimum leaf water potential.

To avoid embolism, stomata were quickly closed as soil water potential decreased. At the minimum water potential measured (-2 MPa), the loss of conductivity was low: 16.1 % (Fig. 9). The 50 % loss of conductivity (PLC_{50}) corresponded to a water potential of -3.8 MPa. According to the minimal water potential and to the observed regulation of the transpiration, at -3.8 MPa, stomata were totally closed but embolism occurred before in root tissues.

Lack of transpiration recovery after water stress

In 2010, snow amount at the end of the winter and spring rainfalls were abundant as during the 2 previous winters. Soil water content was high and levels of T_0 were similar than the ones in 2008 and 2009 (Fig. 1). However transpiration rates were clearly lower (see plots 1 and 4 on Fig. 1 and Tab. 3), than the ones measured in 2008 and 2009 before summer. This is mainly due to the loss of sap flux density in the inner sapwood as shown in Fig. 4. The sap flux density recorded on the sensor between 2 and 4 cm depth in the sapwood fell down under $0.05 \text{ L.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ during the summer drought in 2009, and stayed at a low level (under $0.1 \text{ L.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$)

$^2 \cdot \text{h}^{-1}$ on the 4 sensors) in autumn while soil water content increased. This phenomenon was observed on all the trees with a monitoring of the sap flux radial distribution. Moreover, there was also a decrease in sap flux density between 0 and 2 cm depth.

After the 2010 drought, sap flux density in the inner sensor had stayed low. Therefore, the sap was only conducted on a 2 cm width of the sapwood after the 2009 drought. An increase of the sap flux density of the inner sapwood during 2010 spring was only observed for tree 5 on plot 3. It represented about 50 % of the external sap flux density before summer 2010 but it decreased again to a low level after the drought of 2010 (Fig. 4).

The total transpiration rate observed after 2010 drought was very low. As an example, maximum T of tree 2 decreased until $0.03 \text{ mm} \cdot \text{h}^{-1}$ after 2010 summer, while it was $0.08 \text{ mm} \cdot \text{h}^{-1}$ in 2008 and $0.05 \text{ mm} \cdot \text{h}^{-1}$ in 2009 after summer (Fig. 1). In contrast with post effect of 2009, the decrease of transpiration after 2010 summer was, this time, mainly due to a decrease of sap flux density in the outer sapwood (between 0 and 2 cm depth; Fig. 4).

Impacts of soil characteristics on tree functioning

At large scale, we found that tree death depends on soil properties (Fig. 6 and Fig. 7). Unexpectedly, there were more dead trees on classes 1 and 2 corresponded to soils with potentially more available water capacity. On classes 3 and 4, with potentially less available water capacity, there were more healthy trees and less dead ones but also, more declining ones (Fig. 7).

To explain this pattern we related soil classes determined by ER and mean radial growth. As found by Cailleret et al. (in prep), mean radial growth index over the 35 first years of tree life can be used as an indicator of tree vulnerability to dieback. This variable was studied according to the combination of the health status and the classes of ER on the trees of the transect in contour line. Class 2 was removed from this analysis because of the low number of trees in each category. The differences between categories were only significant for dead tree of class 1 ($p < 0.05$, Tukey test). In classes 3 and 4, dead trees seemed to have a higher juvenile growth rate than declining and healthy trees (Fig. 10). Declining trees seemed to have also higher growth rates than healthy ones. In class 1, juvenile growth rates were similar for all health status (*Dead*, *Declining* or *Healthy*). Healthy trees of class 1 were higher than the one of healthy trees of classes 3 and 4, suggesting they had higher aboveground development.

When studying only growth index according to soil ER classes without consideration for the health status, growth at the beginning of the year 1900 was lower for class 3 (Fig. 11). Above all, from the year 1976, year with an exceptional intense drought, growth index of trees on the class 1 differentiated from the others. Until now, it has been lower since this date revealing the low vigour of trees on this type of soil after an intense drought.

Trees 1 and 3 on plot 1 had higher rates of transpiration because they had larger sapwood (Tab. 3) and the factor C applied to the transpiration calculation of these trees was high due to the radial distribution of sap flux density for tree 2 in Fig. 4). Therefore, comparison of transpiration rates between these trees is not relevant. Our interest will more be focused on the dynamic comparison.

At local scale, after the 2009 drought, all trees had approximately the same rate of transpiration (Fig. 1), sap flux being predominantly localized in the outer xylem except for tree 5 which had, consequently, a higher transpiration rate (Fig. 4 and 1). The influence of soil on minimal ψ_{pd} was statistically significant (ANOVA, p -value < 0.01) and in each soil class, altitude was not a first order factor influencing ψ_{pd} (ANOVA, p -value > 0.5). Trees of plot 4 had the lowest decrease of transpiration level (Fig. 1) due to the soil structure (class 3) but also to the lower climatic demand at this higher altitude (Fig. 2). Trees of the class 3 of soil resistivity (with intermediate potential soil available water) showed the highest transpiration at high T_0 level during the 2009 drought (Tab. 3). Moreover, their transpiration rate decreased slower at the beginning of the drought and they were the ones experienced the lowest level of water stress (trees 2 and 3 on Fig. 1 and Tab. 3). Besides, minimum predawn water potentials were less negative for this class during the drought (Tab. 3 and Fig. 8), confirming the observations done on transpiration. When drought started, ψ_{pd} decreased faster for trees on soil of classes 4 and 1 (Fig. 8). At the end of the drought in 2009, ψ_{pd} measured for class 1 reached the minimum leaf potential, ψ_{min} (-2 MPa; Fig. 8), while ψ_{pd} was about at the same level for all trees in 2008 and in 2009 before the drought (data not shown). In addition, the decrease in transpiration was the most rapid for the tree of class 1 (Fig. 1).

The mean value of the residuals from the ratio sapwood / leaf area (for trees on transect in contour line) was relatively constant according to the classes of resistivity except for the class 3. Distribution of these variables according to the resistivity classes was not significantly different (ANOVA, p -value > 0.1).

Discussion

Transpiration regulation of silver fir

Silver fir is sensitive both to atmospheric and soil drought. Compared to other species, its minimum leaf water potential is not very negative in comparison with the threshold of its vulnerability to cavitation (root PLC₅₀ = -3.8 MPa). Indeed, our results show that silver fir regulates very quickly its transpiration as already mentioned by previous studies (Aussenac, 2002; Peguero-Pina *et al.*, 2007). As soon as the soil water potential started to decrease, stomatal conductivity was reduced and, as a consequence, embolism and hydraulic failure would be limited. Hence, at the minimum water potential we measured, a 16 % loss of conductivity of the roots was estimated, which is low comparing to other species (Bréda *et al.*, 2006). This leads to a decrease of the transpiration when conditions are too dry during summer and so, to a decrease of the photosynthesis (carbon uptake) while metabolism respiration is maintain (carbon consumption). The transpiration stayed to a reduced level (< 0.02 mm.h⁻¹) during more than 1.5 month in 2009. During intense and/or long drought, the carbon demand declined due to reduction in growth respiration (Granier *et al.*, 2007) but maintenance respiration had to be maintained thanks to the use of non-structural carbohydrates reserves. Hence, during these drought periods, tree can act as a carbon source (Granier *et al.*, 2007) and it can lead to death if stress is too long.

Transpiration loss and roots' dynamic: long term consequences of drought on water uptake

Suffering from a high water stress had consequences on tree functioning for the following years. It led to a loss of water amount conducted in the inner sapwood and so, a loss of transpiration rate. A high differentiation of radial sap flow distribution dynamics was observed within the sapwood. After an intense water stress, sap was only transported in the outer xylem part. The water transported in the inner sapwood would correspond to the water uptake by the roots located in the deeper soil layers (Nadezhdina *et al.*, 2007; Cermak *et al.*, 2008; Nadezhdina *et al.*, 2008; Nadezhdina, 2010). Therefore, this loss of sap flux density in the inner xylem would be due to a cessation of the water uptake by deeper fine roots while shallower ones were preserved. This can be explained by a stronger vulnerability to embolism of deep roots (Jackson *et al.*, 2000; McElrone *et al.*, 2004) or to a lower water stocks in

deeper soil during drought. Another hypothesis is that, during drought, there was a redistribution of the flow from deep soil layers to the outer xylem (Nadezhdina, 2010).

There was probably an increase in root embolism and/or mortality often observed during the water stress (Bréda *et al.*, 2006; Sala *et al.*, 2010). But, transpiration is also directly influenced by total leaf area (Eq. 4). Therefore, transpiration reduction could be due to the loss of needles that was actually observed on Mont Ventoux during the droughts of 2009 and 2010 (data not shown) like in other sites (Bréda *et al.*, 2006; Limousin *et al.*, 2009). This loss of needles could be located on the lower branches of the trees also related to the inner xylem (Fiora and Cescatti, 2008), because these needles were less essential for the photosynthesis.

Our results also showed that transpiration during the year following the severe drought was still limited, and in 2010 water was only conducted in the outer xylem except for one tree. For this tree, the new start of the sap flux in the inner xylem indicates that the part of the sapwood where the flow has been stopped during drought can be refilled after it. This counter example seems to indicate that the post effects of severe drought are not due to sapwood embolism. Therefore, only a part of the root system would continue to uptake water after the drought and even the following year. This water uptake could be localised in all soil layer and redistributed in the outer xylem or only top roots would stay active. Indeed, this long-term impacts of drought could be related to the fine root turnover which depends on their depth. Mainiero and Kazda (2006) showed that fine roots could be replaced in the top soil layers in spite of a severe drying of this layer. Hence, a lack of root turnover in deeper soil would explain the decrease of water uptake that we observed. Another possibility is the death of the coarse roots that were exploring deep soil layers.

To summary, before drought, when soil water content was high, water uptake would occur in all soil layers as sap fluxes were measured in the outer and inner parts of the xylem. At the beginning of the drought, a progressive decrease in the proportion of water uptake in top soil layers in favour to the deep layers would occur as it was observed in several studies (Warren *et al.*, 2005; Schiller *et al.*, 2010) and would be associated to a redistribution of the water from deep layers to the outer xylem.

Effect of soil properties on tree sensitivity to drought

The spatial distribution of dead trees is very heterogeneous and especially depends on soil properties (Fig. 7; Cailleret *et al.* in prep). They were mostly located on classes 1 and 2 of ER. The contrary was expected because of the higher *a priori* water content on this type of soil (Yingge *et al.*, in prep.). Dendrochronological study confirmed that trees with a higher growth rate during their juvenile phase were more prone to die (Cailleret *et al.* submitted). These differences are probably due to physiological adjustments of trees to their local conditions. Trees with a higher juvenile growth rate would have had a higher above ground development and then, a higher ratio between aboveground and belowground biomass compared to the others, which led in a higher water demand.

On the class 1 of ER, showing a higher proportion of dead trees, growth rates seemed to be more homogeneous and was superior to the one of living trees of classes 3 and 4 arguing for higher aboveground development. The little differences between growth rates of dead, declining and healthy trees for this class of soil indicates a similar vulnerability for all trees and maybe little delay between the beginning of decline and the death on this class of ER. This hypothesis seems to be confirmed by the new reports of dead trees on the transect in contour line: over the 9 dead trees in 2009 and 2010, 8 were on class 1. Hence, trees located on soils with high water availability (classes 1 and 2 of ER) were more vulnerable to drought. By comparison to their allocation to growth and to aboveground development, these trees probably allocated less carbon to their roots during their juvenile phase because of higher water availability on this type of soil explaining their higher vulnerability during the mature period in case of repeated and intense droughts. Indeed, this is shown by the predawn water potential measurements. It fell down its lowest value during drought on class 1 of ER while trees on other types of soil showed a slightly higher potential, probably because of higher root area and maybe deeper (Otieno *et al.*, 2006) and then, a better exploration of the soil. Finally, difference of trees vulnerability would depend on the differential juvenile development of the aboveground and belowground part and the root vertical distribution of the trees according to soil properties. Soil properties influenced this juvenile development and hence, the vulnerability during the mature phase by the potential water content.

Considering trees of classes 3 and 4 of ER, dead ones had a higher juvenile growth rate. This high growth rate was not expected on these dryer soils. Low competition during their juvenile phase could explain this. It could also be due to different properties of the soil on the third space direction, which was not assessed by the 2D profile. This bias can be particularly

important for trees which directly grew on high resistivity soils (class 4), but which can reach soil pockets with higher water content and would explain the high variability of tree responses to drought stress within these ER classes. These trees with access to areas with higher water content would have had a higher growth rate with a favoured aboveground development compared to the belowground one. Trees located on the driest soils (classes 3 and 4), seemed to be less vulnerable to drought probably due to a preferential carbon allocation to roots during the juvenile phase inducing a higher root development compared to their leaf one and maybe deeper (Otieno *et al.*, 2006). This would allow compensating the lack of water in the soil, by increasing water uptake and decreasing water losses. On class 4, the water available is very limited inducing quick decrease in transpiration rate during drought. There is slightly more water available for trees located on soil class 3, which can explain why they less suffered from water stress. As their carbon assimilation is expected to be longer, they would be the less vulnerable trees to drought which was confirmed by the low rate of dead trees.

The adjustment of the leaf/root area ratio is an important factor to limit water stress and a decrease was observed on dry soils at the intraspecific scale (Sperry *et al.*, 1998; Hacke *et al.*, 2000). This was also detected on young silver firs growing in control environment: the ones growing in drier soils had a lower leaf to root ratio (Becker, 1977). In the same way, this ratio is the lowest for the species more adapted to drought (Martinez-Vilalta *et al.*, 2002; Bréda *et al.*, 2006; West *et al.*, 2008). On drier soils, roots also explore deeper layers (Sperry *et al.*, 1998; Jackson *et al.*, 2000). Thus, trees with high leaf/root area ratio and shallower root system would be more vulnerable to water stress because their exploitation of water resources would not be sufficient for their leaf development in case of drought.

Consequences of drought on silver fir vulnerability to death

During last years, several hypotheses of drought-induced tree death were presented and debated (McDowell and Sevanto, 2010; Sala *et al.*, 2010) but actually no experimental data clearly proved one of those. Following our results, we can affirm that silver fir death is probably not due to large hydraulic failure because of its quick stomatal closure but mainly to carbon starvation. The quantity of available carbon decreased due to the reduction of photosynthesis, and become only dependent on non-structural carbohydrates reserves after a given threshold. When the level of available carbon is not sufficient to support cell metabolism, the tree dies. This decrease of carbon availability could also be caused by

disturbances in the carbon transport in the phloem or the carbon mobilization from reserves (Sala *et al.*, 2010).

At long term, in the case of repeated droughts, carbon uptake and stock decrease every year inducing a decline in tree vitality (Niinemets, 2010). Therefore, a hypothesis would be that the stock of fine roots and needles lost during summer drought could not be completely replaced, which would induce reduction in water absorption and carbon assimilation for the following year. That is why, water balance of the previous year is often mentioned as an important factor limiting silver fir development, especially tree growth (Granier *et al.*, 2007; Battipaglia *et al.*, 2009; Lebourgeois *et al.*, 2010) and why repeated droughts would lead to the decline of silver fir forests. However, the decline of fine root and needle biomass caused by drought will also diminish the respiration costs and, finally, may improve carbon balance of the plant (Sala *et al.*, 2010). Moreover, the decrease of carbon stock limits tree defence against pathogens and may increase their vulnerability during the following years (Mattson and Haack, 1987; Bréda *et al.*, 2006). Indeed, bark beetles are present on the Mt Ventoux and significantly aggravate the decline in vitality for trees already weakened, leading to quick death (Gillmann, 2010).

Conclusion

This study showed some physiological responses of silver fir trees on the Mt Ventoux to drought. It illustrated direct effects of the water stress during the current and lag-effects on the following years. We focused on how these effects could explain decline and mortality of trees after drought. The present study led to formulate hypothesis about tree adjustments to their local environment, particularly concerning the ratio between root and aboveground systems. These adjustments would have consequences on the water stress intensities and would then explain differences in trees vulnerability and in carbon amount that can be mobilized. The "patchy" distribution of tree mortality on the study site would therefore be correlated to soil properties heterogeneity in term of potential water content; this potential water content being related to the depth and the stone content of the soil.

To confirm or not our hypotheses, measurements on roots biomass, distribution and dynamic would be necessary. Information on the belowground system are often lacking because of its difficulty to access. Modelling the mechanisms implied in tree responses to drought by taking

into account water and carbon balance according to different root densities and distributions and, to soil types would also allow testing these hypotheses. A focus on the consequences on carbon availability for allocation, especially to fine roots, should be done.

Acknowledgements

The research was funded by the project ANR-06-VULN-004 (Agence Nationale de Recherche) and by the ONF (Office National des Forêts). We thank B. Bes and A. Chapelet for their important help for all the measurements in the field as well as N. Mariotte, F. Courdier, W. Brunetto, D. Gounelle and G. Sappe. We also thank A. Jouineau for its help in the root collection for measurements of the vulnerability to embolism. A special thanks to A. Granier for the several discussions helping for the understanding of the results.

The research was funded by the project ANR-06-VULN-004 (Agence Nationale de Recherche) and by the ONF (Office National des Forêts) through a PhD grant.

References

- Adams H.D. and Kolb T.E., 2005. Tree growth response to drought and temperature in a mountain landscape in northern Arizona, USA. *J. Biogeog.* 32: 1629-1640.
- Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H., Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.-H., Allard G., Running S.W., Semerci A. and Cobb N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.*, 259, 660-684
- Aussenac G., 2002. Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Ann. For. Sci.* 59: 823-832.
- Battipaglia G., Saurer M., Cherubini P., Siegwolf R.T.W. and Cotrufo M.F., 2009. Tree rings indicate different drought resistance of a native (*Abies alba* Mill.) and nonnative (*Picea abies* (L.) Karst.) species co-occurring at a dry site in Southern Italy. *For. Ecol. Manage.* 257: 820-828.
- Becker M., 1977. Contribution à l'étude de la transpiration et de l'adaptation à la sécheresse des jeunes plants résineux. exemple de 3 sapins du pourtour méditerranéen (*Abies alba*, *A. Nordmanniana*, *A. numidica*). *Ann. For. Sci.* 34(2): 137-158.
- Bréda N., Huc R., Granier A. and Dreyer E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63: 625-644.
- Brutsaert W., 1982. Evaporation into the atmosphere. Theory, history, and applications, Kluwer Academic Publishers, 305 p.
- Cailleret M., 2011. Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné en Provence. PhD Thesis Université de Aix Marseille 3.
- Cailleret M., in prep. Comparison of drought-induced decline and mortality processes on silver fir among three sites in Provence, south-east France. *Ann. For. Sci.*
- Cailleret M. and Davi H., 2011. Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees* 25(2): 265-276.
- Cailleret M. and Davi H., submitted. How to predict drought-induced tree mortality from radial growth data ? *J. Ecol.*
- Cermak J., Nadezhina N., Meiresonne L. and Ceulemans R., 2008. Scots pine root distribution derived from radial sap flow patterns in stems of large leaning trees. *Plant Soil* 305: 61-75.
- Certini V.G., Corti G. and Ugolini F.C., 2000. Influence of soil properties on the mortality of silver fir in Tuscany, Italy. *Forstw. Cbl.* 119: 323-331.
- Cochard H (2006) Cavitation in trees. *Comptes Rendus de Physique*, 7: 1018-1026.
- Cruiziat P., Cochard H. and Améglio T., 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Ann. For. Sci.* 59: 723-752.
- Davi H., Dufrêne E., Francois C., Maire G.L., Loustau D., Bosc A., Rambal S., Granier A. and Moors E., 2006. Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems. *Agric. For. Meteorol.* 141: 35-56.
- Davi H., Dufrêne E., Granier A., Dantec V.L., Barbaroux C., François C. and Bréda N., 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part II: Validation of the main processes from organ to stand scale. *Ecol. Modell.* 185: 387-405.
- Delpierre N., Soudani K., François C., Köstner B., Pontallier J.Y., Nikinmaa E., Misson L., Aubinet M., Bernhofer C., Granier A., Grünwalds T., Heinesch B., Longdoz B., Ourcival J.M., Rambal S., Vesala T. and Dufrêne E., 2009. Exceptional carbon uptake

- in European forests during the warm spring of 2007: a data-model analysis. *Global Change Biol.* 15: 1455-1474.
- Delzon S., Sartore M., Granier A. and Loustau D., 2004. Radial profiles of sap flow with increasing tree size in maritime pine. *Tree Physiol.* 24: 1285-1293.
- Dufrêne E., Davi H., François C., Maire G.L., Dantec V.L. and Granier A., 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecol. Modell.* 185: 407-436.
- Fiora A. and Cescatti A., 2006. Diurnal and seasonal variability in radial distribution of sap flux density: implications for estimating stand transpiration. *Tree Physiol.* 26: 1217-1225.
- Fiora A. and Cescatti A., 2008. Vertical foliage distribution determines the radial pattern of sap flux density in *Picea abies*. *Tree Physiol.* 28: 1317-1323.
- Gillmann M., 2010. Influence et rôle de deux facteurs biotiques (*Viscum album* L. et *Scolytidae*) impliqués dans le processus de dépérissement et de mortalité du Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.), INRA Avignon, URFM - Université de Rennes 1, pp. 42.
- Granier A., 1985. A new method of sap flow measurement in tree stems. *Ann. For. Sci.* 42: 193-200.
- Granier A., Reichstein M., Bréda N., Janssens I.A., Falge E., Ciais P., Grünwald T., Aubinet M., Berbigier P., Bernhofer C., Buchmann N., Facini O., Grassi G., Heinesch B., Ilvesniemi H., Keronen P., Knohl A., Köstner B., Lagergren F., Lindroth A., Longdoz B., Loustau D., Mateus J., Montagnani L., Nys C., Moors E., Papale D., Peiffer M., Pilegaard K., Pita G., Pumpanen J., Rambal S., Rebmann C., Rodrigues A., Seufert G., Tenhunen J., Vesala T. and Wang Q., 2007. Evidence of soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agric. For. Meteorol.* 143: 123-145.
- Hacke U.G., Sperry J.S., Ewers B.E., Ellsworth D.S., Schäfer K.V.R. and Oren R., 2000. Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*. *Oecologia* 124: 495-505.
- Jackson R.B., Sperry J.S. and Dawson T.E., 2000. Root water uptake and transport: using physiological processes in global prediction. *Trends in plant science* 5(11): 482-488.
- Kutscha N.P. and Sachs I.B., 1962. Color tests for differentiating heartwood and sapwood in certain softwood tree species. Report 2246, Forest Products Laboratory, Madison, WI, pp. 16.
- Lebourgeois F., Rathgeber C.B.K. and Ulrich E., 2010. Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). *J. Vegeta. Sci.* 21: 364-376.
- Lhomme J.P., Chehbouni A. and Monteny B., 2000. Sensible heat flux-radiometric surface temperature relationship over sparse vegetation: parameterizing B^{-1} . *Boundary Layer Meteorol.* 97: 431-457.
- Limousin J.M., Rambal S., Ourcival J.M., Rocheteau A., Joffre R. and Rodriguez-Cortina R., 2009. Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Global Change Biol.* DOI: 10.1111/j.1365-2486.2009.01852.x.
- Loustau D., Bosc A., Colin A., Ogée J., Davi H., François C., Dufrêne E., Déqué M., Cloppet E., Arrouays D., Bas C.L., Saby N., Pignard G., Hamza N., Granier A., Bréda N., Ciais P., Viovy N. and Delage F., 2005. Modeling climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub-regional level. *Tree Physiol.* 25: 813-823.
- Mainiero R. and Kazda M., 2006. Depth-related fine root dynamics of *Fagus sylvatica* during exceptional drought. *For. Ecol. and Manag.* 237: 135-142.

- Martinez-Vilalta J., Piñol J. and Beven K., 2002. A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. *Ecol. Model.* 155: 127-147.
- Mattson W. and Haack R., 1987. Role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *Biosci.* 37(2): 110-118.
- McDowell N., Pockman W.P., Allen C.D., Breshears D.D., Cobb N., Kolb T., Plaut J., Sperry J., West A., Williams D.G. and Yezpez E.A., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol.* 178: 719-739.
- McDowell N. and Sevanto S., 2010. The mechanisms of carbon starvation: how, when, or does it even occur at all? *New Phytol.* 186: 264-266.
- McElrone A.J., Pockman W.T., Martinez-Vilalta J. and Jackson R.B., 2004. Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth. *New Phytol.* 163: 507-517.
- Mencuccini M. and Grace J., 1995. Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiol.* 15: 1-10.
- Mölder M. and Lindroth A., 1999. Thermal roughness length of a boreal forest. *Agric. For. Meteorol.* 98-99: 659-670.
- Monteith J.L., 1973. *Principles of Environmental Physics*, Edward Arnold, London.
- Nadezhdina N., 2010. Integration of water transport pathways in a maple tree: responses of sap flow to branch severing. *Ann. For. Sci.* 67(107).
- Nadezhdina N., Cermak J., Meiresonne L. and Ceulemans R., 2007. Transpiration of Scots pine in Flanders growing on soil with irregular substratum. *For. Ecol. Manage.* 243: 1-9.
- Nadezhdina N., Ferreira M.I., Silva R. and Pacheco C.A., 2008. Seasonal variation of water uptake of a *Quercus suber* tree in Central Portugal. *Plant Soil* 305: 105-119.
- Nakai T., Sumida A., Daikoku K., Matsumoto K., Molen M.K.v.d., Kodama Y., Kononov A.V., Maximov T.C., Dolman A.J., Yakubi H., Hara T. and Ohta T., 2008. Parametrisation of aerodynamic roughness over boreal, cool- and warm-temperate forests. *Agric. For. Meteorol.* 148: 1916-1925.
- Nourtier M., Chanzy A., Granier A. and Huc R., 2011. Sap flow measurements by thermal dissipation method using cyclic heating: a processing method accounting for the non-stationary regime. *Ann. For. Sci.* DOI: 10.1007/s13595-011-0065-3.
- Oliva J. and Colinas C., 2007. Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: Role of management, historic dynamics and pathogens. *For. Ecol. Manage.* 252: 84-97.
- Otieno D.O., Kurz-Besson C., Liu J., Schmidt M.W.T., Vale-Lobo R., David T.S., Siegwolf R., Pereira J.S. and Tenhunen J.D., 2006. Seasonal variations in soil and plant water status in a *Quercus suber* L. stand: roots as determinants of tree productivity and survival in the Mediterranean-type ecosystem. *Plant Soil* 283: 119-135.
- Pammenter N.W. and Willigen C.V., 1997. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree physiol.* 18: 589-593.
- Peguero-Pina J.J., Camarero J.J., Abadia A., Martin E., Gonzalez-Cascon R., Morales F. and Gil-Pelegrin E., 2007. Physiological performance of silver-fir (*Abies alba* Mill.) populations under contrasting climates near the south-western distribution limit of the species. *Flora* 202: 226-236.
- Peñuelas J., Lloret F. and Montana R., 2001. Severe droughts effects on mediterranean woody flora in Spain. *For. Sci.* 47: 214-218.
- Rambal S., 1984. Water balance and pattern of root water uptake by *Quercus coccifera* L. evergreen scrub. *Oecologia* 62: 18-25.

- Sala A., Piper F. and Hoch G., 2010. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytol.* 186: 274-281.
- Sarris D., Christodoulakis D. and Körner C., 2007. Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. *Global Change Biol.* 13: 1187-1200.
- Schiller G., Ungar E.D., Cohen S. and Herr N., 2010. Water use by Tabor and Kermes oaks growing in their respective habitats in the Lower Galilee region of Israel. *For. Ecol. Manage.* 259: 1018-1024.
- Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D. and Hemmingsen E.A., 1965. Sap pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* 148: 339-346.
- Somot S., Sevault F., Déqué M. and Crépon M., 2008. 21st century climate change scenario for the Mediterranean using a coupled atmosphere-ocean regional climate model. *Global Planet. Change* 63: 112-126.
- Sperry J.S., Adler F.R., Campbell G.S. and Comstock J.P., 1998. Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model. *Plant, Cell and Envir.* 21: 347-359.
- van-Mantgem P.J., Stephenson N.L., Byrne J.C., Daniels L.D., Franklin J.F., Fulé P.Z., Harmon M.E., Larson A.J., Smith J.M., Taylor A.H. and Veblen T.T., 2009. Widespread increase of tree mortality rates in the Western United States. *Science* 323(DOI: 10.1126/science.1165000).
- Warren J.M., Meinzer F.C., Brooks J.R. and Domec J.C., 2005. Vertical stratification of soil water storage and release dynamics in Pacific Northwest coniferous forest. *Agric. For. Meteorol.* 130: 39-58.
- West A.G., Hultine K.R., Sperry J.S., Bush S.E. and Ehleringer J.R., 2008. Transpiration and hydraulic strategies in a Piñon-Juniper woodland. *Ecol. Appl.* 18(4): 991-927.
- Yingge X., Chanzy A. and Nourtier M., in prep. Evaluation of electrical tomography to estimate soil water storage capacity of rocky soils.

Tables

Table 1: Characterisation soil, trees and location of each intensive plot and description of the experimental design

Plot n°	Altitude (m)	Slope	Number of trees with		Soil humidity measurement	Mean of trees'			Class of soil depth
			sap flux sensors	ψ_{pd} and ψ_{min} measurement		age (y)	height (m)	DBH (cm)	
1	1020	36°	3	7	Yes	63	16	28	Low and medium
2	1100	47°	1	2	No	81	12	25	High
3	1100	44°	1	4	No	105	15	31	Low
4	1360	27°	4	4	Yes	156	15	36	Medium

Table 2: Description of the classes of resistivity

Class n°	Interval of resistivity (Ohm.m)	Trees of the plot located on this class	Number of trees of the transect located on this class
1	0 - 500	4	51
2	0 – 500 over the 2 first meters and, > 1000 below 2 m depth		5
3	500 - 1000	3 – 6 – 7 – 8 – 9	22
4	> 1000	1 – 2 – 5	22

Table 3: Comparison of the tree maximum and minimum transpiration level, predawn water potential and development of sapwood and leaf areas according to soil classes of resistivity

Class of resistivity	Tree n°	Max T before 2009 drought (mm.h ⁻¹)	Min T during 2009 drought (mm.h ⁻¹)	Max T during 2010 spring (mm.h ⁻¹)	Min ψ_{pd} during 2009 (MPa)	Sapwood area (dm ²)	Leaf area (m ²)
1	4	-	0.004	0.049	-1.99	3.63	18.3
	3	0.23	0.007	0.054	-0.93	10.56	24.4
	6	0.081	0.01	-	-1.14	6.30	16.0
	7	0.089	0.005	0.06	-1.02	1.51	17.2
	8	0.059	0.006	0.060	-1.17	1.68	9.9
3	9	0.06	0.01	0.056	-0.99	2.11	15.9
	1	0.11	0.005	0.062	-1.27	4.71	14.6
	2	0.14	0.002	0.047	-1.37	6.58	27.6
4	5	-	0.004	0.081	-1.62	2.30	11.0

Figures

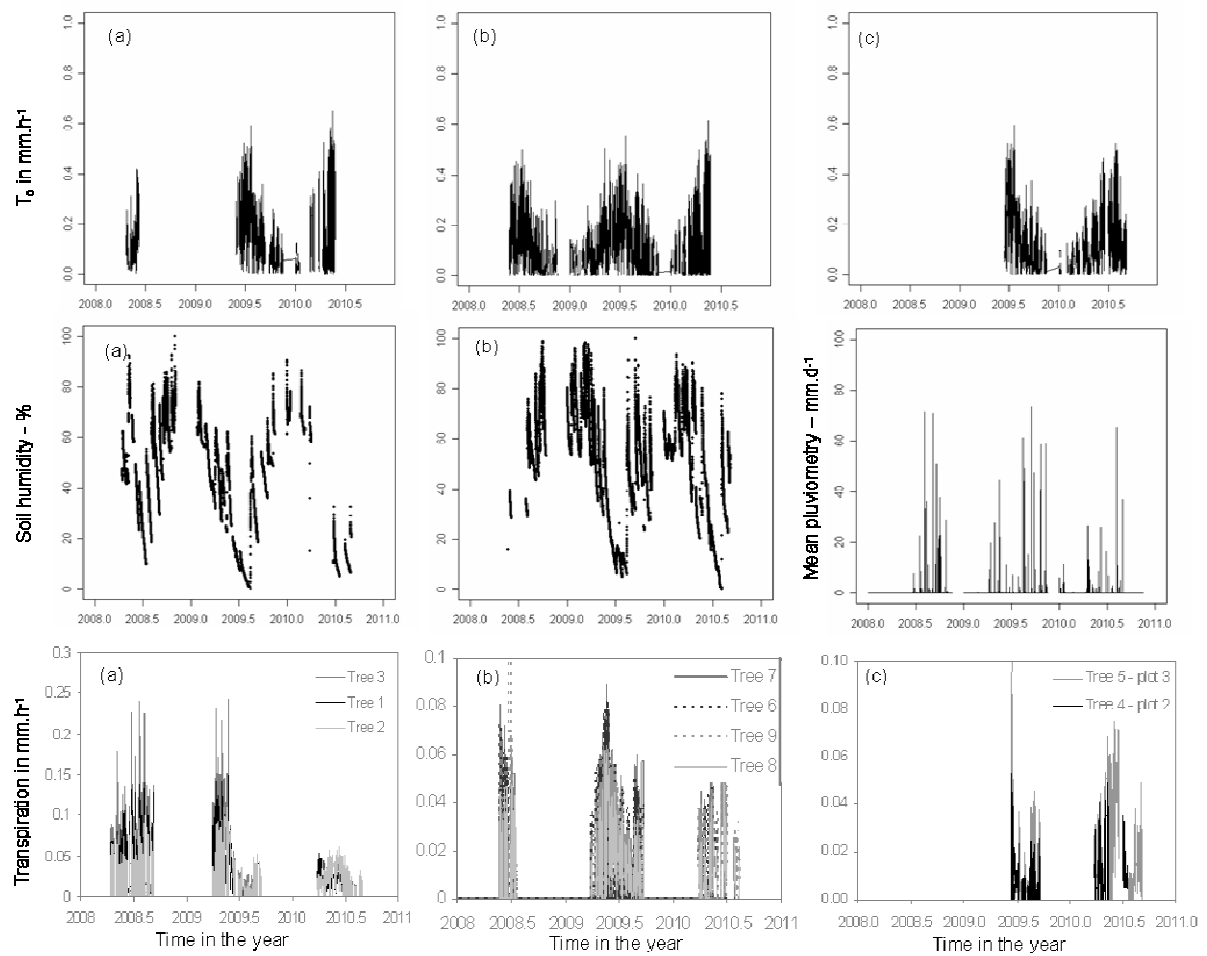


Figure 1: Evolution in time, over the 3 years, of T_0 on each plot, soil humidity on plots 1 and 4 and transpiration for all the trees. Rainfall was measured on plot 4. Figures with (a) correspond to plot 1, (b) to plots 4 and (c) to plot 2 and 3.

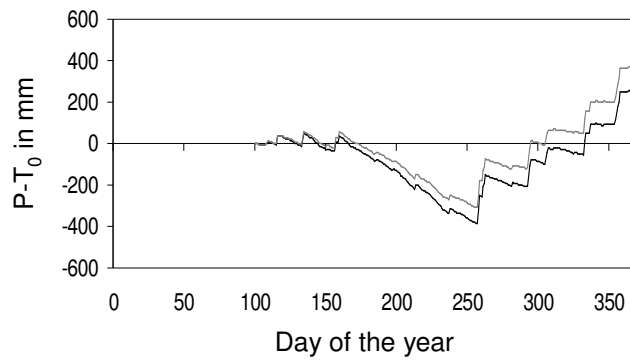


Figure 2: Cumulated difference between precipitation (P in mm.j^{-1}) and T_0 (in mm.j^{-1}) calculated from the day 100 during the year 2009 for the plots 1 (in black) and 4 (in grey).

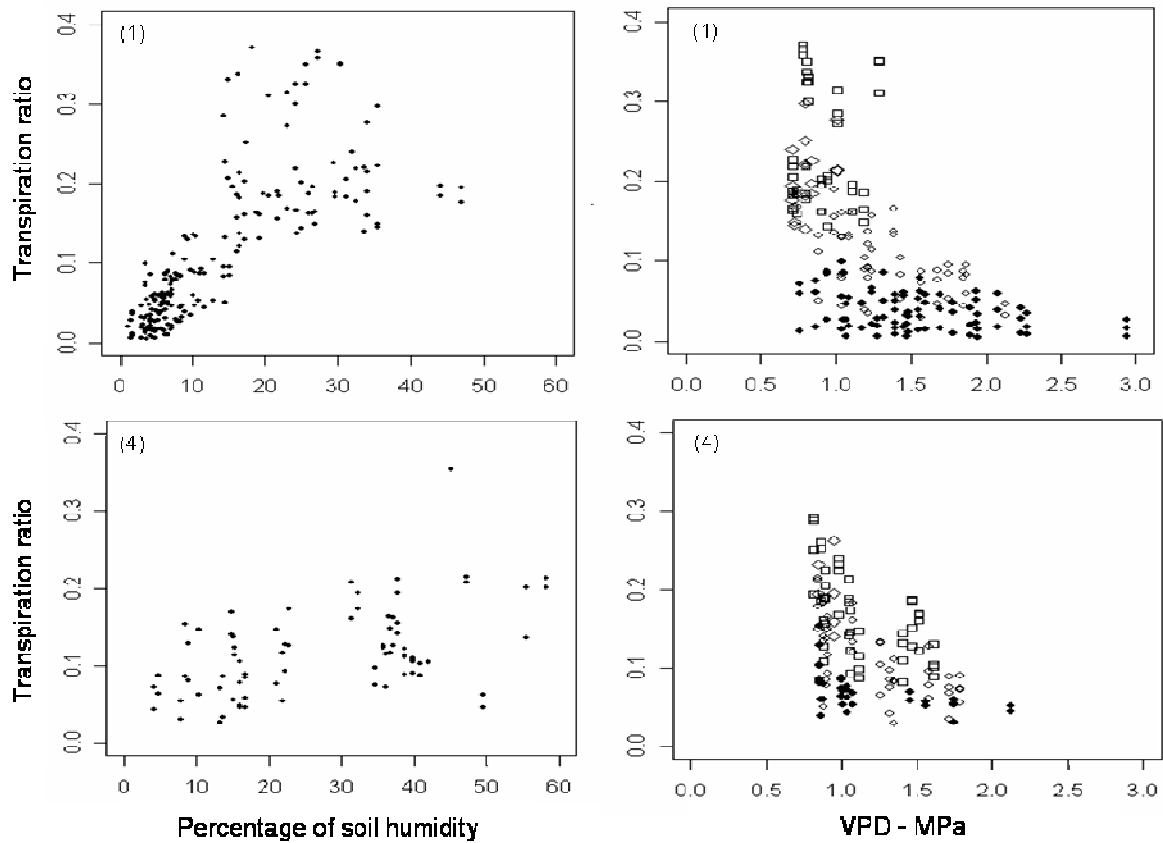


Figure 3: Regulation of the transpiration with the decrease of the percentage of soil humidity and with the increase of the *VPD* (different shapes of symbols correspond to level of humidity – diamond-shaped: >40%, squares: 20%<-<40%, unfilled round: 10%<-<20%, filled rounds: <10%) for plot 1 at the top and for plot 4 at the bottom. Only data corresponded to $T_0 > 0.15 \text{ mm.h}^{-1}$ and $R_n > 400 \text{ W.m}^{-2}$ at 12:00 are represented.

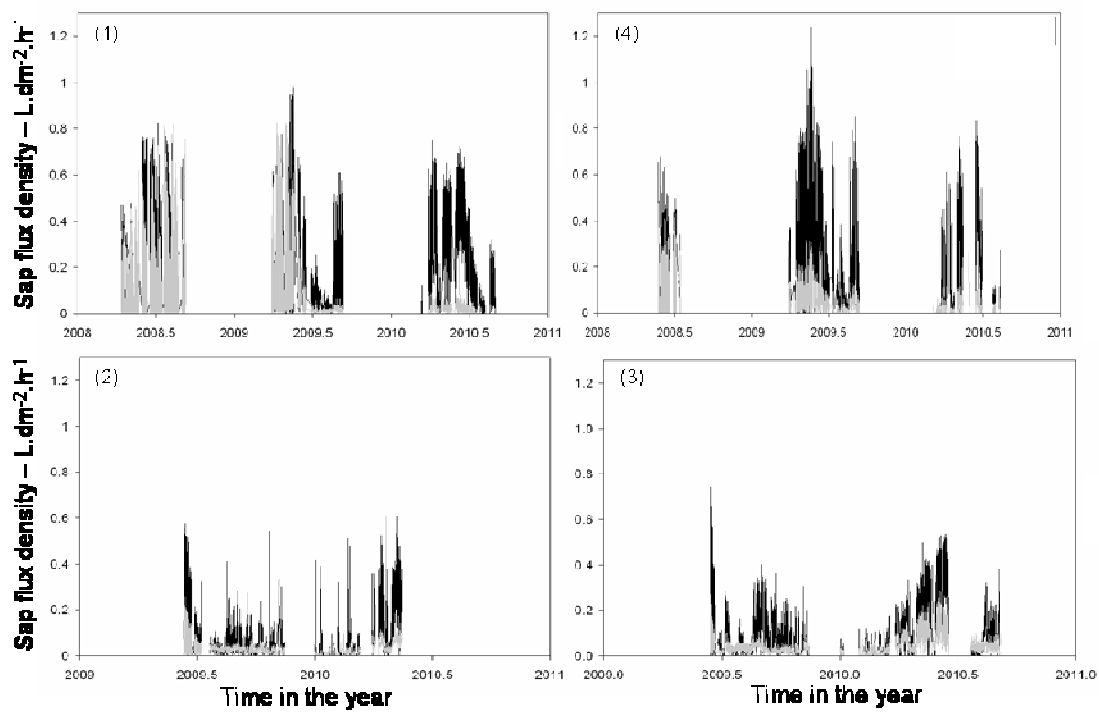


Figure 4: Radial distribution of the sap flux density for the trees with an inner sap flowmeter on each plot. Black and dark grey lines correspond to the sensors between 0-2 cm into the trunk and clear grey lines to the sensors between 2-4 cm. Numbers in bracket correspond to the plots.

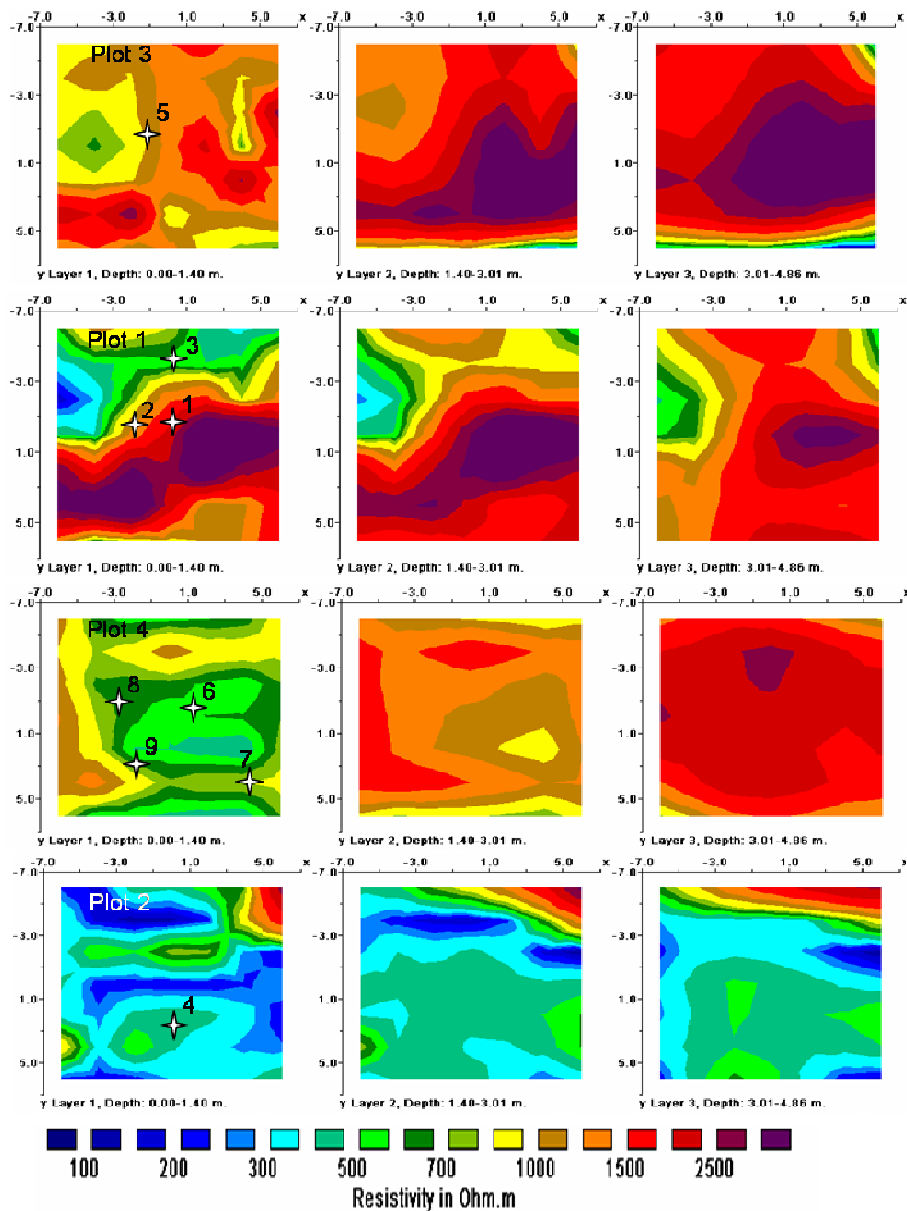


Figure 5: Profile of 3D resistivity (in Ohm.m) on the 4 plots with the location of the tree (star with number). Profiles are decomposed in 3 layers per site (from left to right): from 0 to 1.4 m depth, from 1.4 to 3 m depth and from 3 to 4.8 m depth.

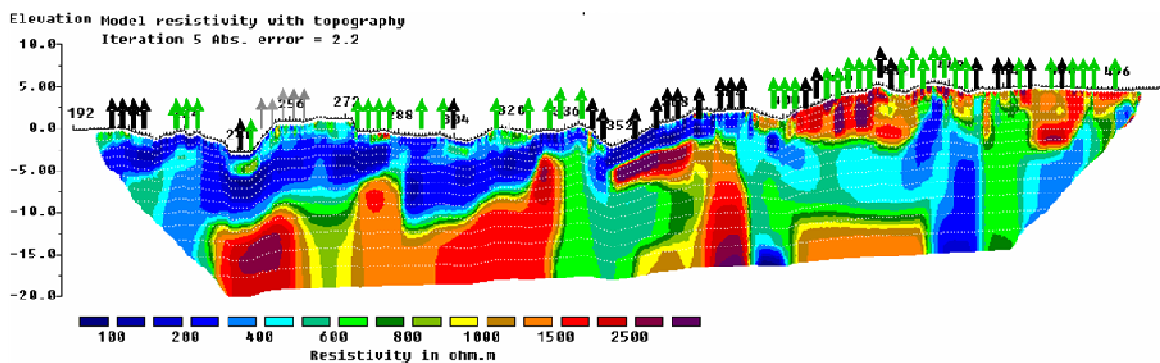


Figure 6: Extract of 300 m long of the profile of 2D electrical resistivity (in Ohm.m) over a depth of 20 m. Health status of trees located close to the transect is figured: dark trees were dead ones, grey ones were declining and the green were the healthy ones.

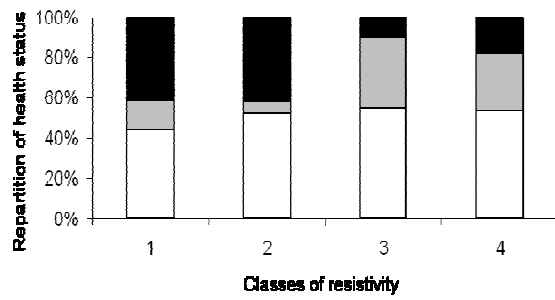


Figure 7: Proportion that represented the health status on each class of resistivity (total number of trees: 100). Black areas correspond to dead trees, grey areas to declining trees and white areas to healthy trees.

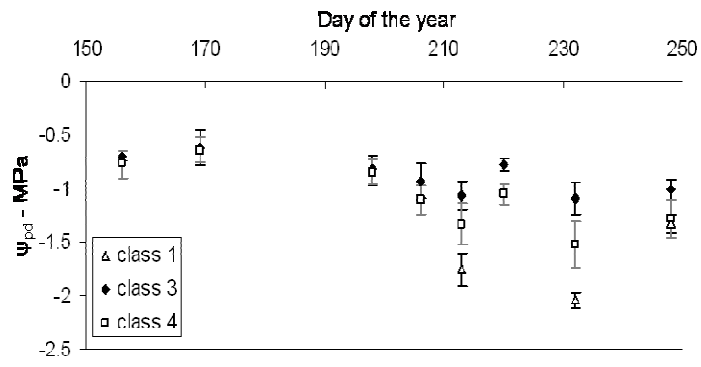


Figure 8: Evolution during the year 2009 of the mean of predawn water potentials according to classes of soil resistivity.

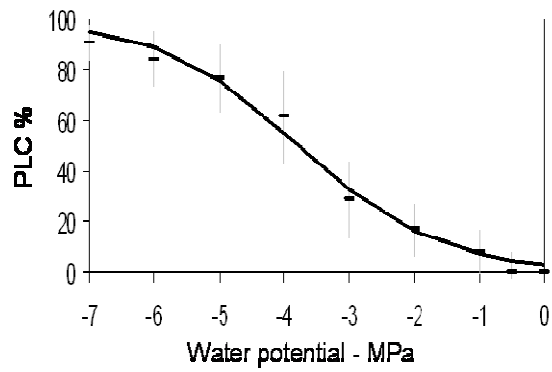


Figure 9: Vulnerability curve of xylem to embolism illustrated as the percentage loss of conductivity according to the water potential. Black line corresponds to the fitted exponential sigmoid and black points show the mean of the measurements. Coefficients of the Eq. 6 were $a = 0.93$ and $b = -3.78$ MPa.

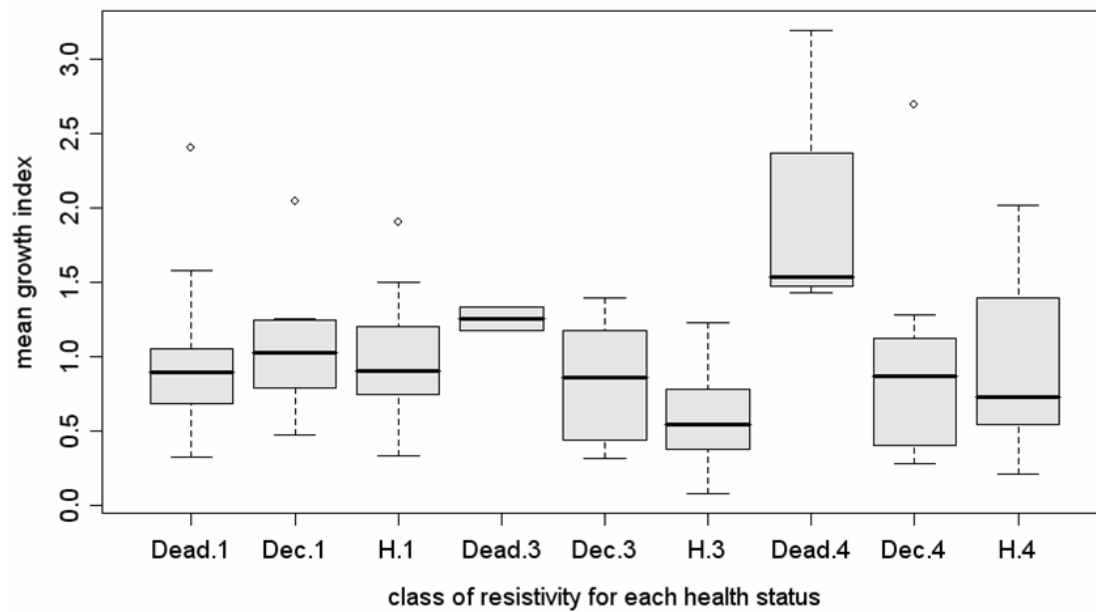


Figure 10: Boxplots of the mean rate over the 35 first years of growth according to classes of ER and to the health status for the trees situated on the transect in contour line. Numbers correspond to ER classes. *H* corresponds to healthy trees, *Dec* to declining ones and *Dead* to dead ones.

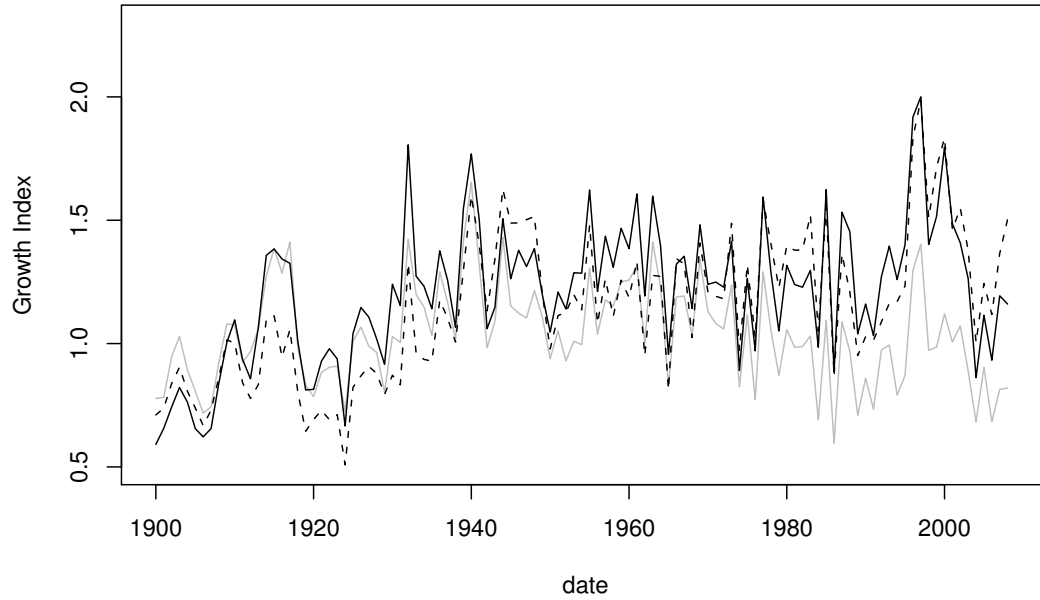


Figure 11: Radial growth trends during 20th and 21st century according to ER classes. Black solid line corresponds to class 4, black dashed line to class 3 and grey line to class 1.

Annexe 6

**Partitioning of silver fir Leaf Mass Area (LMA) and Leaf Area (LA)
variations, from organs to populations**

Taugourdeau O¹, Cailleret M², Barthélémy D³, Caraglio Y⁴, Courdier F², Sabatier S⁴, Davi H²

¹Université Montpellier 2, UMR AMAP Montpellier, 34000 France

²INRA UR 629 URFM, 84914 Avignon

³INRA, UMR AMAP Montpellier, 34000 France

⁴CIRAD, UMR AMAP Montpellier, 34000 France

En préparation pour *Functional Ecology*

Abstract

Context. Functional traits are now widely used to assess plants responses to environment and offer a powerful framework to address ecological questions. Leaf traits are ones of the most used functional traits, due to the ease of sampling and the numerous functions of leaves. Leaf Area (LA) and LMA (Leaf Mass/LA) are known to be sensitive to environmental gradients at inter-individual and intra-individual scale but the endogenous sources of phenotypic variations and their interactions remain mainly unknown.

Methods. To compare different scales of LMA and LA variations in silver firs (*Abies alba* Mill.), one diachronic and two synchronic protocols were performed along a Mediterranean altitudinal gradient. These protocols took into account the following sources of variations: needle year, needle age (up to 15y), horizontal and vertical crown position, axis properties, tree development (from sapling to reproductive tree), light environment and altitude.

Main Results. A strong positive relationship, with an asymptotic shape, was found between needle age and LMA. The effect of needle aging on LA was positive but low. LMA and LA increase with tree development, decreasing axis ramification order (only for LMA) and decrease when axes are in inter-whorl position. Light only explains respectively for LA and LMA, between 0 and 14% of traits variations when endogenous sources of variations explain between 13 and 71%. It clearly highlights the importance of organ aging, sapling development and structure on leaf traits variations. Causes and consequences of these variations are discussed.

Future studies recommendations. (i) methodological: indications about individual development and the axis that hold the leaf may provide useful information to minimize leaf traits sampling bias and effort. (ii) ecological: A quantification of architectural variations (plant development and structure) is needed prior to quantifying the consequences of leaf traits variation. (iii) modeling: canopy models may be highly improved with taking into account some endogenous source of variations, in particular organ ageing for evergreen species.

Keywords: leaf traits, phenotypic plasticity, light environment, intra-crown variations, elevation, *Abies alba* Mill., plant architecture

Introduction

An increasing number of studies showed strong interest in functional traits, i.e. traits that reflect adaptation to, and performance in, different environments (Violle et al. 2007). These traits are an efficient and accessible way to understand the factors that determine fitness and its components (survival, growth, reproductive effort). Fitness is related both to environmental conditions and to phenotypic attributes that determine the performance of an individual in a specific environment (Ackerly & Monson 2003). As functional traits can indicate how an individual responds to its environment, their study offers a powerful approach to address ecological questions (Mcgill et al. 2006). Adaptation was assessed by comparing strategies of different species while local adaptation and plasticity were determined at the intra-specific scale. They can provide informative insights into community composition and ecosystem functioning, to critical aspects of the consequences of global change (Mcgill et al. 2006; Westoby & Wright 2006). In this context, essential requirements in how tree functioning vary within and across species and environments to predict future ecosystems responses, and their evolutivity (Thuiller et al. 2008). As the analysis of the variability of all processes of tree functioning can not be taking into account, focus must be on key variables with important physiological significance. Leaf traits are ones of the most used functional traits, due to the ease of sampling and the numerous functions of leaves. If the main aim of leaves is to assimilate carbon via photosynthesis, their physiological and morphological characteristics revealed the type and the intensity of the environmental constraints. Indeed, light conditions, soil water availability, temperatures and soil nitrogen concentrations strongly impact their traits such as their area, their mass and the ratio between both (Niinemets 2001; Ordoñez et al. 2009).

Leaf area (LA) influences plant performance by several mechanisms. Firstly, species with small leaves such as conifers tend to have large boundary layer conductance (Monteith & Unsworth 1990). As a result, small differences between air temperature and leaf temperature were observed because heat is easily convected from the leaf to the surrounding air (Martin et al. 1999), leading to lower respiration and transpiration costs. In another part, leaf size may

also decline due to overall carbon limitation in stressful environments, making construction of large leaves with extensive vascular and cell-wall fractions overtly expensive (Niinemets et al. 2007). Variations in LA are also associated with changes in within-leaf support investments (e.g. proportion of lamina) and in leaf chemical (e.g. fraction of nitrogen, carbon-rich chemicals such as lignin) and structural characteristics (Niinemets et al. 2007). LA may provide insights on the plant strategy in the trade-off between LA and leaf number (“Durian theory”, (Corner 1949)]; “leafing intensity premium”, (Kleiman & Aarssen 2007)]).

Leaf Mass per Area (LMA) is defined as the ratio between leaf mass (LM) and leaf area (LA) and is mainly linked with leaf thickness and density (Poorter et al. 2009). As it strongly impacts leaf photosynthesis, water use efficiency and carbon uptake by plant canopies, LMA is considered as a key functional trait (Poorter et al. 2009). Plants with high LMA tend to have high N percentage and carbon assimilation rates per unit of leaf area. It also provides information on plant strategy in terms of leaf lifespan (Wright et al. 2004) and shade tolerance (Lusk & Warton 2007). Due to the number of process they resume, both LMA and LA traits are well related to more integrated variables such as tree height (Rijkers, Pons, & Bongers 2000; Martínez-Vilalta et al. 2010), and are key parameters of process-based models simulating plant growth (Davi et al. 2006).

Identifying the sources of variations of LA and LMA responds to two main goals: in one hand, identifying potentials sources of variations of plant strategy, leaf functions and structures and, in the other hand, improving sampling methods to reduce unwanted sources of variations (Garnier et al. 2001). Inter-specific variations of LA and LMA are generally associated with three main sources: environment (Poorter et al. 2009), succession strategy (Henry & Aarssen 2001) and phylogeny (Antunez, Retamosa, & Villar 2001). Intra-specific sources of variations can be divided into a genetic part which is closely related with inter-specific sources of variations, and a phenotypic part. The phenotypical variations can be decomposed into exogenous (i.e. phenotypical plasticity) and endogenous sources: plant structure, plant ontogeny and organ ageing (Poorter et al. 2009). Many studies on phenotypic plasticity highlighted the sensitivity of LA and LMA to environmental gradients at inter-individual (Poorter et al. 2009) or intra-individual scale (Davi et al. 2008; Hulshof & Swenson 2010) but only few studies highlight the endogenous sources of phenotypic variations (Coste et al. 2009) and the interaction between both. The integration of endogenous sources of variations may highlight some adaptation poorly investigated but may also provide relevant

constraints for optimal trait values. For example, light availability decreases with leaf ageing on evergreen species due to shading by younger needles. LMA should decrease to be optimized face with this new environmental condition, but the reverse trend was found (Poorter et al. 2009).

Material and methods

Sites and species characteristics

The study was conducted on Mont Ventoux (44°11'N; 5°17'E), a calcareous mountain located in the southwestern Alps, 1,909 m above sea level (a.s.l.). Originally forested, Mont Ventoux suffered massive deforestation from the 12th century onwards as the wood from the trees was used to serve the demands for shipbuilding, firewood and charcoal and because of grazing. In 1850, it was almost entirely deforested and silver firs (*Abies alba* Mill.) was reduced to small forest islands. Silver fir gradually recolonized its original distribution area in the 20th due to a decrease in grazing combined with reforestation efforts. Substrates range between limestone lithosol to one meter deep colluvium, however, soil water content is probably low (Cailleret & Davi 2010). On the north-facing slope of Mont Ventoux (weather station of Mont Serein, 1,445 m a.s.l., 1993–2006), mean annual temperature has been 6.8°C. The distribution of rainfall (1,300 mm on average) is characteristic of a Mediterranean climate: the driest season is summer and rainfall occurs mostly in autumn. The north aspect of Mont Ventoux, as other Mediterranean mountains, present increasing rainfall and decreasing mean annual temperature with increasing elevation (Cailleret & Davi 2010).

Biological Dataset

Data Set 1: leaf traits variations with aging

The accurate impact of needle aging on LMA and LA was assessed by sampling needles generated the same year on the same trees at two different dates. Needles produced in 2007 were sampled from two twigs at the top of the canopy in 2007 and 2009 on the same 20 adult trees. As the number of needles per cm of shoot did not change significantly, we assume that needles were sampled on the same ramification order (**Table 1**). On the 2007 twigs, LMA and LA of the 2003, 2004, 2005 and 2006 needles were also measured. Needles were

removed from the shoots and their projected area estimated with a high-resolution scanner equipped with WinDIAS software (Delta-T, Cambridge UK). Needle dry mass was recorded (after desiccation at 60 °C for 2 days), and leaf mass per area (leaf dry mass / projected leaf area) was calculated.

Data Set 2: Intra-crown variations of leaf traits variations with age

Eight adult trees (which reached the canopy) at different altitudes (3 at 1150m, 2 at 1250m and 3 at 1350m) were identified, measured and cut in autumn 2009. Their height and DBH (Diameter at Breast Height: at 1.3m) respectively averaged 11.6m (± 1.7) and 20.6cm (± 3.5). Each crown was vertically divided in 5 equals' parts and one branch per part was measured (branch height, diameter and length) and three twigs per branch located at different distance from the trunk were sampled. To assess light conditions at the twig level, the distance to the top of the crown (D_{top}) and to the peripheral part of the crow (D_{ext}) were calculated. On each twig, needles with different ages, based on annual shoot dating, were separated and measured using the same procedure than in Data Set 1.

Data Set 3: Ontogeny and architecture

In summer 2009, after shoot and leaf extension, 60 juvenile trees were sampled in various understory conditions and site elevation (17 at 1150m, 24 at 1250 and 19 at 1350m). Sampled tree height ranged from 3cm to 3m and base diameter from 0.14 to 7cm. Their light environment was estimated by canopy openness based on a hemispherical photography taken above the top of each tree (Frazer, Canham, & Lertzman 1999). Canopy openness range from 7.0 to 53.5% of incident light and was independent of tree heights ($P > 0.05$ for a rank-sum Spearman correlation test).

For each tree, the highest two-year old branch was collected. For smallest trees, branches presented only 2 annual shoots without any twigs (Figure 1). In the other hand, branch of highest trees present up to 4 one-year old vigorous lateral twigs, called pseudo-whorl (PW) due to their apparent whorl relative position, and up to 11 one-year old less vigorous lateral twig, called inter-whorl (IW) due to their relative position to PW (Figure 1).

For every sampled annual shoot, the following information were measured: date of extension, ramification order, axis position (PW or IW, Figure 1), total fresh needle surface (see below) and total dry needle biomass (after desiccation at 60 °C for 2 days). Theses two measures were used to perform the annual shoot average LMA (in g m^{-2}).

The total needle surface of each annual shoot was estimated by putting all annual shoot needles on the glass of a bi-tube scanner (EPSON V700). Bi-tube acquisitions limit shadow artifact. All images were analyzed with ImageJ (Abràmoff, Magalhaes, & Ram 2004), automatic threshold and particles detection, to get the total needle surface of the annual shoot.

Statistical analyses

Modeling needle aging

Firstly, the existence of a progressive change during aging of both LMA and LA needle traits was assessed by focusing on First-Order autocorrelation of temporal series. LMA increased with needle aging following an asymptotic equation.

$$LMA_{sim} = a - [(a-b) * \exp(-c * \text{age})]$$

With a the maximum LMA obtained after aging, b the LMA of the needles of current year, c the value of the slope of LMA increase. For each twig, observed LMA (LMA_{obs}) were fitted against the asymptotic equation, and the resulting LMA_{sim} were studied when they did not integrate bias due to deficient measurements or small needle sampling. The quality of the fit was dependent on the number of different age classes. A fit was considered as reliable when the linear regression between LMA_{sim} and LMA_{obs} was significant ($p < 0.05$), and only if a and b ranged between 160 and 520 ($g \cdot cm^{-2}$) which respectively are the minimum and maximum values of LMA_{obs} . At the end of the procedure, 54 twigs (on 144) were considered as reliable with age of the older needles averaging 8.6 ± 3.3 years, which corresponds to 390 needle samples.

Linear regression models showed the best significance to represent changes in LA. The effect of the calendar year on the slope of relationship between LA and needle age was assessed by modeling these linear regression for different temporal range for each twig (from 4 years of needles to 15) and using a jackknife procedure. Finally, inter-annual variations in the residuals of the linear models and the asymptotic equations (observed / predicted values) were analyzed to estimate the date effect on LA and LMA.

To make the link between adult and juvenile data sets, needles of the years 2008 and 2009 were also analysed separately from the others needles age.

Partitioning source of variation

Linear models with random effects were used to identify the effects of covariables, as fixed effects, on LMA or LA. Due to the number of measurements made on each tree, an

individual random effect was included in the model. Monte-Carlo resamplings were used to assess the confident interval of the fixed effects (Bates & Maechler 2010).

Variance partitioning was made by a variance analysis (Anova type II) on the parameters of classical linear regression models (fixed effects) and the consistency between fixed effects models and mixed effects models was checked for every model.

All data analyses were made on R 2.11 (R Development Core Team 2010) with the library lme4 (Bates & Maechler 2010) for linear models with mixed effects and the library car (Weisberg & Fox 2010) for the variance partitioning.

Results

Needles aging vs. date effect (Data Set 1)

In 2007, LMA of current year needles averaged 288g.m^{-2} ($\text{SD}=35\text{ g.m}^{-2}$). The diachronic analysis carried out on the 2007 needles showed that the increase in LMA during the two firsts years of needle lifespan was very high in the order of $+30\text{g.m}^{-2}\text{.year}^{-1}$ which correspond to an increase of 20% of initial LMA (Figure 2a; Table 1). This increase in LMA was due to a higher increase in Leaf Mass (LM +66.6% in two years) than in LA (+35.5%). R^2 of the models fitted using asymptotic equation averaged 0.86, indicating their reliability for studying impact of needle aging on LMA. Younger was the needle; stronger was the increase in LMA with aging. This hypothesis was also reinforced by the amplitude of LMA changes observed during the first year of leaf lifespan. LMA of 2008 needles was 35.1g.m^{-2} higher than 2009 needles for adult trees. First-order autocorrelation of individual series averaged 0.43 (Confidence Interval: [0.37 – 0.49]; one sample t.test) showing that LMA of the year previous needle formation ($n-1$) was positively correlated with the LMA of the year n , and thus, indicating only a slight effect of calendar year on LMA. We can then consider that changes in LMA with needle age correctly reflect the impact of aging. The analysis of the residuals of the asymptotic models revealed that needles in 2009 seemed to have lower LMA values than expected (Figure 3a). However, it can also be due to bias due to deficient fit at the ordinate.

LA of the needles of the 2007 year averaged 0.21cm^2 and increased in the order of $40.10^{-3}\text{ cm}^2\text{.year}^{-1}$ between 2007 and 2009 (Figure 2b; Table 1). This increase is lower than the difference in LA between 2008 and 2009 needles ($+65.4.10^{-3}\text{ cm}^2\text{.year}^{-1}$) observed in adult

trees, indicating a slower increase in LA during the second year or a strong impact of the date of needle leaf-out. The slopes of the linear relationships between LA and needle age calculated using the jackknife procedure were mostly not significant (60.5%) or positive (36.5%) and averaged $+ 5.8.10^{-3} \text{ cm}^2.\text{year}^{-1}$. As shown by Figure S1a, the slope values were generally positive when needles formed before 2003 were used. When the older needle of the twig was formed in 2006, slopes could be negative. This pattern was highlighted when 2009 needles were not taken into account for the slope calculation (Figure S1a). It was explained by the strong effect of the calendar year on needle LA. Indeed, low R^2 values of linear models (mean=0.27) indicate that most of the temporal variability was not explained by age. In the same way, first-order autocorrelation only averaged 0.14 [0.05 – 0.23] indicating a weak positive relationship between LA of needles previous year with LA of current year needles. Residuals of the linear models fitted on LA data showed strong inter-annual variability with higher values in 2007 and 2008 than in 2006 (and 2005) (Figure 3b)

To summarize, even it was not always significant, relationship between LA and age was mostly positive whatever the temporal range studied (Figure S1b). Due to strong date effect, and as each twig had not the same number of needles years, different relationships between trees or within the crown can not be interpreted as different strategies.

Effect of crown position and environment on all needles (Data Set 2)

Mixed effects linear models were used to calculate the proportion of deviance explained by each variable and show that more than 53% of the variance in LMA was explained by needle age when considering all needles (Table 2). Light conditions seemed to have lower importance because Dtop and Dext only explained 17% and 0.1% of the variance. Negative relationships indicate that needles of the inner part of the crown had lower LMA than the others. These differences were due to different trends in LMA increases with aging according to needle position within the crown. Indeed, higher is the distance between the studied needle and tree top; lower is the LMA of current year needle (*b* value; Table 3). In the same way, needles in the inner part of the crown showed low slope values of LMA increase with leaf aging (*c* value; Table 3). As indicated by the significance of the coefficients of the asymptotic equations, elevation seemed to be positively related with LMA of current year needle and did not impact needle aging (*c* value; Table 3). However, when grouping together all needle ages, neither the effect of elevation nor the tree diameter effect was significant on LMA (Table 2) that may be explain by the use of a linear relationship between LMA and needle age.

Concerning LA, the integration of environmental variables did not improve the predictability of linear mixed effect models. Most of the variance (above 86%) was neither explained by needle ontogeny nor by its position within the crown (Table 2). Factors which explains part of LA variability were needle aging (8.4%), site elevation (3.6%) with positive relationships with LA. Higher is the distance between needle position and tree top and crown limit, lower is needle LA, but these effects only explained 1.3% of LA variations. Such as for LMA, no effect of tree DBH and elevation was observed on LA.

Results from 2008 and 2009 needles were close to those obtained with all needles' years (Table 4). LMA significantly decrease with the increasing distance of the needle to the upper and extern part of the crown. Needle aging strongly impacted LMA but explained only 18.8% of the variance which is low compared with the 53.1% observed with all needles. LA was positively related with needle age and elevation, and negatively with the distance to the top of the crown. However the measured variables only explained 44% of the variance.

Effect of architecture and environment on Dataset3 needles

Needle aging explained 31.5% of LMA variations ($+ 34.7\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{year}^{-1}$, Table 5). At axis scale, together ramification order and axis type variables explained 4.7% of LMA variations. LMA decreased when the ramification order increase and when the axis is in IW position. Tree base diameter explained a large part of LMA variations, 15.7%, with a positive effect on LMA. Tree height only explained 1.7% of LMA variations with a negative effect. Due to the high correlation ($R^2=0.95$) found between tree base diameter and tree height, the negative effect of tree height correspond to a small shift of the linear relation between base diameter and LMA for high trees (data not shown). No significant effect of tree age was found. At inter-individual scale: 9.6% of LMA variations were explained by the positive effect of light environment and 2.7% by the negative effect of elevation. In conclusion, the main effects on LMA (up to 5% of variations explanation) were, in decreasing importance order, needle aging (31.5%), tree base diameter (15.7%) and light environment (9.6%) and more than 65% of the LMA variations were explain by this simple model (*i.e.* no interactions between variables).

For LA (Table 5), needle aging only explained 5.6% of variations and followed a positive relationship. Axis scale explained 10.6% of LA variations, with a negative effect of being an IW axis: 10.0% of LA variations. At individual scale, only the tree base diameter had an effect (6.4% of LA variations). Neither light environment nor elevation had any effect of LA variation. In conclusion, the main effects on LA were, in decreasing importance order,

axis type (10.0%), tree base diameter (6.4%) and needle aging (5.6%), and less than 23% of the LA variations were explained by this model.

Discussion

Aging vs. date effect

Our measurements show needle retention of up to 15 years in silver fir. During these 15 years, both LMA and LA increase. The diachronic analysis made on 2007 needles confirms that changes in LMA were due to a true aging effect. This increase in LMA with needle aging was due to higher increase in LM than in LA. If (Bernier et al. 2001) used linear models to assess the positive relationships between needle age and LMA; an asymptotic equation should be preferred. It indicates that older is the needle, lower is the increase in LMA. If a slight effect of the date of needle formation exists, it is most probably covered by aging effect, which was confirmed by low inter-annual variability of the residuals of the asymptotic models. 2007 needles seemed to have higher LMA values which partly explain high LMA values of the needles analyzed using the diachronic approach. This also could be due to a sampling at the upper part of the crown in 2007 than in 2009 (in the first meter of the top crown).

As the effect of needle aging on LA was linear and very slight, the shape of LMA curve was determined by changes in LM. A gradual increase in LM after an initial exponential expansion phase was expected, which is a common trend on evergreen species (Mediavilla & Escudero 2003). This increase in LM is mainly caused by an increase in the amount of cell wall components per leaf, in mineral contents in older needles (Porté & Loustau 1998), or possibly to other deposits of structures (lignin content...).

On the contrary, a strong impact of the date of needle formation was observed on the residuals of linear models for LA estimates. The decrease in LA between 2003 and 2006 was related with the accumulation of summer drought during this period (Cailleret & Davi 2010). Decreases in LA during drought years may be due to decrease in the turgor pressure, which limits cell expansion and reduces the carbon sink of growth (Woodruff, Bond, & Meinzer 2004). It can also be due to lag-effects of previous droughts. Indeed leaf size was reduced in stress environments to minimize transpiration and leaf heating. It may also decline due to overall carbon limitation making construction of large leaves overtly expensive (Niinemets et

al. 2007). This hypothesis was confirmed by the decrease in radial growth observed on Mont Ventoux between 2003 and 2006 (Cailleret & Davi 2010).

Plant architecture and needle traits

LMA and LA increase with sapling base diameter, an indicator of sapling development. In the same time, LMA and LA decrease when axes are in inter-whorl position and with axis ramification order (only for LMA). These effects clearly correspond to endogenous source of variations because sampled tree size were independent of light environment and elevation and sampled annual shoots were close and share virtually the same local environment. On adult trees, no effect of tree development, assessed by DBH, was found on LMA or LA. It indicates that these relationships may be non linear. If the link between LMA and plant development was generally found on saplings (Coste et al. 2009; Taugourdeau et al. 2011), (Thomas 2010) showed on *Acer saccharum* and *Tilia americana* that LA increased until a species-specific threshold of DBH where the trend began to reverse. The covariations between LMA and LA are probably linked to the greater investment in structural support when leaf area increases (Niinemets et al. 2007).

Progressive LA and LMA variations with sapling development may highlight an underlying link with some physiological process rather than a hypothetical continuous change of genetic expression. Moreover, this underlying process may also be the cause of variations between ramification order and axes types. A good candidate will be water conduction. It may constraint vacuole turgor and LA and LMA, but unlike on coast redwood (Koch et al. 2004), conduction constraints may not be a direct effect of height rather than an effect of sapwood area and efficiency. In fact, tree diameter is a proxy of sapwood area in non-stressed environment (Cailleret 2011) and shoot diameter is also linked with shoot sapwood area (Cochard et al. 2005) and is highly linked with axes properties in the direction as LMA and LA (result not shown). Further studies are needed to confirm the underlying causes of these architectural variations and their exact effects on leaf functions and structures.

These strong phenotypic correlations can express both developmental constraints and adaptation. (Wagner, Pavlicev, & Cheverud 2007) tackle that variational modules may be adaptative in a changing environment: for example, in a forest understory, light availability will increase with plant development, thus increasing LMA and LA with development can be an adaptation to understory development for shade tolerant species.

Inter-axis leaf traits variations in the same tree may be the result of axis specialization. The separation of long shoots with an exploration function and short shoots with an exploitation function was a concept commonly used (Barthélémy & Caraglio 2007). Following this hypothesis, short axes are expected to have a high ratio between shoot C assimilation and shoot C cost (*i.e.* low LMA and high leaf mass fraction). Silver fir do not present clear short shoots such as *Pinus* genus (*i.e.* dwarf shoot) or *Fagus sylvatica* (Nicolini & Chanson 1999), but the current results highlight a gradient between exploration functions to exploitation functions with axis order increase and contrasted axis type. Decreasing leaf mass fraction and increasing annual shoot lengths with increasing LMA (data not shown) are consistent with this hypothesis. In the same perspective, during sapling development, successive ramification orders 2 PW present also a shift from exploitation to exploration function. This loss of exploitation properties is offset by the apparition of PW3 and IW3 (Figure 1) with greater exploitation abilities (high Leaf Mass fraction and lower LMA). This shift of function between axes ramification orders during development is close to the concept of intercalation (Barthélémy & Caraglio 2007).

Environmental effect (direct impact and interaction with needle aging)

The strong variability in the parameters of the asymptotic models indicated that changes in needle traits with aging were not constant between trees and within a tree. The increase in LMA with aging is lower when the needle is located in the inner part of the crown. These changes can be caused by local light environment (plasticity) and/or allocation strategy, and are clearly adaptative. As shade-leaves were less useful for whole tree carbon assimilation than sun-leaves (Evans & Poorter 2001), the quantity of carbon and nutrients allocated during aging may be reduced. However, they combined the function of carbon and nutrient storage organ, which was very useful in a stressed environment. Inter-sapling variations of LMA are also linked with light availability like found in many cases (Poorter et al. 2009).

Hierarchization of endogenous and exogenous source of LA and LMA variations

Environmental sources are minor relative to endogenous sources of variations. The length of the studied environmental range is maybe too small to highlight any strong effect of elevation. Indeed extreme parts of silver fir distribution range on Mont Ventoux were not sampled. Studied trees were located between 1200m and 1400m a.s.l. while the distribution

area is between 1000m and 1600m a.s.l.. Light environment, both at intra and inter-individual scale, had a significant effect on LA and LMA but this effect remain minor in comparison to endogenous source of variations which did not match with previous studies carried out deciduous or evergreen species where LMA was mainly controlled by light conditions (*e.g.* Davi *et al.* 2008).

The existence of strong endogenous sources of trait variations may be adaptative but also a constraint for optimizing traits in response to environmental variations (both for plasticity and local adaptation). The current study clearly highlights the importance of sapling development, organ aging and sapling structure on leaf traits. Thus quantifying the consequences of leaf traits variations needs a quantification of the architectural variation of the structure that hold these leaves (Barthélémy & Caraglio 2007). Futures work on the phenotypic link and genetic expression that underlie the different traits gradients found in plants may provide meaningful tools for understanding the consequences of variational modules in plants in term of reaching optimal trait values (Wagner *et al.* 2007).

Methodological and modelling implications

Organ ages is already integrated in sampling protocol, but the current study highlight how much critical is this point. Some indications about the axis that hold the leaf and individual development may also provide useful information to minimize sampling bias and effort.

As needle aging explains more than 50% of LMA variations and 8% of LA variations for adult trees, a complete canopy model of evergreen conifers should account for all of these needle characteristics (Ogée *et al.* 2002). This model should take into account the interaction between both spatial and temporal changes because needle aging differs within the crown. This should be the case especially for trees with high needle lifespan (> 5 years) such as silver fir. Photosynthesis models working at the whole-canopy scale should also take into account horizontal variations of light conditions within the crown. Thus, canopy should not be divided into vertical layers (m) but into layers which contain the same amount of leaf area (m^2/m^2 ; Davi *et al.* 2006).

Acknowledgements

The authors wish to thank Pierre Cretin-Maitenaz, William Brunetto, Nicolas Mariotte, and Mehdi Pringarbe of the Experimental Unit of Mediterranean Forestry for help during leaf sampling and measurements. AMAP (Botany and Computational Plant Architecture) is a joint research unit that associates CIRAD (UMR51), CNRS (UMR5120), INRA (UMR931), IRD (R123) and Montpellier 2 University (UM27) France; <http://amap.cirad.fr/>.

References

- Abràmoff, M.D., Magalhaes, P.J. & Ram, S.J. (2004) Image processing with ImageJ. *Biophotonics international*, **11**, 36–43.
- Ackerly, D.D. & Monson, R.K. (2003) Waking the sleeping giant: the evolutionary foundations of plant function. *International journal of plant sciences*, **164**, 1–6.
- Antunez, I., Retamosa, E.C. & Villar, R. (2001) Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia*, **128**, 172–180.
- Barthélémy, D. & Caraglio, Y. (2007) Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*, **99**, 375–407.
- Bates, D. & Maechler, M. (2010) *lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package*.
- Bernier, P., Raulier, F., Stenberg, P. & Ung, C. (2001) Importance of needle age and shoot structure on canopy net photosynthesis of balsam fir (*Abies balsamea*): a spatially inexplicit modeling analysis. *TREE PHYSIOLOGY*, **21**, 815–830.
- Cailleret, M. (2011) Dépréssissement du sapin au Mont Ventoux.
- Cailleret, M. & Davi, H. (2010) Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees*, **25**, 265–276.
- Cochard, H., Coste, S., Chanson, B., Guehl, J.-M. & Nicolini, E. (2005) Hydraulic architecture correlates with bud organogenesis and primary shoot growth in beech (*Fagus sylvatica*). *Tree Physiology*, **25**, 1545–1552.
- Corner, E.J.H. (1949) The durian theory or the origin of the modern tree. *Annals of Botany*, **13**, 367.
- Coste, S., Roggy, J., Garraud, L., Heuret, P., Nicolini, E. & Dreyer, E. (2009) Does ontogeny modulate irradiance-elicited plasticity of leaf traits in saplings of rain-forest tree species? A test with *Dicorynia guianensis* and *Tachigali melinonii* (Fabaceae, Caesalpinioideae). *Annals of Forest Science*, **66**.

- Davi, H., Barbaroux, C., Dufrene, E., Francois, C., Montpied, P., Brea, N. & Badeck, F. (2008) Modelling leaf mass per area in forest canopy as affected by prevailing radiation conditions. *Ecological Modelling*, **211**, 339-349.
- Davi, H., Bouriaud, O., Dufrene, E., Soudani, K., Pontailler, J., Le Maire, G., Francois, C., Breda, N., Granier, A. & Le Dantec, V. (2006) Effect of aggregating spatial parameters on modelling forest carbon and water fluxes. *Agricultural and Forest Meteorology*, **139**, 269-287.
- Evans, J.R. & Poorter, H. (2001) Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment*, **24**, 755-767.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. (1999) *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation*. New York.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C. & Laurent, G. (2001) A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, **15**, 688–695.
- Henry, H.A. & Aarssen, L.W. (2001) Inter-and intraspecific relationships between shade tolerance and shade avoidance in temperate trees. *Oikos*, **93**, 477–487.
- Hulshof, C.M. & Swenson, N.G. (2010) Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology*, **24**, 217-223.
- Kleiman, D. & Aarssen, L.W. (2007) The leaf size/number trade-off in trees. *Journal of Ecology*, **95**, 376–382.
- Koch, G.W., Sillett, S.C., Jennings, G.M. & Davis, S.D. (2004) The limits to tree height. *Nature*, **428**, 851–854.
- Lusk, C.H. & Warton, D.I. (2007) Global meta-analysis shows that relationships of leaf mass per area with species shade tolerance depend on leaf habit and ontogeny. *New Phytologist*, **176**, 764–774.
- Martin, T.A., Hinckley, T.M., Meinzer, F.C. & Sprugel, D.G. (1999) Boundary layer conductance, leaf temperature and transpiration of *Abies amabilis* branches. *Tree Physiology*, **19**, 435.
- Martínez-Vilalta, J., Mencuccini, M., Vayreda, J. & Retana, J. (2010) Interspecific variation in functional traits, not climatic differences among species ranges, determines demographic rates across 44 temperate and Mediterranean tree species. *Journal of Ecology*.
- Mcgill, B., Enquist, B., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178-185.

- Mediavilla, S. & Escudero, A. (2003) Leaf life span differs from retention time of biomass and nutrients in the crowns of evergreen species. *Functional Ecology*, **17**, 541-548.
- Monteith, J.L. & Unsworth, M.H. (1990) Principles of environmental physics, 291 pp. *Edward Arnold, London*.
- Nicolini, E. & Chanson, B. (1999) The short shoot, an indicator of beech maturation (*Fagus sylvatica* L.). *Canadian Journal of Botany*, **77**, 1539-1550.
- Niinemets, Ü. (2001) Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, **82**, 453-469.
- Niinemets, Ü, Portsmouth, A., Tena, D., Tobias, M., Matesanz, S. & Valladares, F. (2007) Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. *Annals of Botany*, **100**, 283.
- Ordoñez, J.C., Van Bodegom, P.M., Witte, J.M., Wright, I.J., Reich, P.B. & Aerts, R. (2009) A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, **18**, 137-149.
- Poorter, H., Niinemets, U., Poorter, L., Wright, I.J. & Villar, R. (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol* *New Phytol*, **182**, 565-588.
- Porté, A. & Loustau, D. (1998) Variability of the photosynthetic characteristics of mature needles within the crown of a 25-year-old *Pinus pinaster*. *Tree physiology*, **18**, 223.
- R Development Core Team. (2010) *R: A language and environment for statistical computing, version 2.11.1*. R Foundation for Statistical Computing Vienna.
- Rijkers, T., Pons, T.L. & Bongers, F. (2000) The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology*, **14**, 77-86.
- Taugourdeau, O., Chaubert-Pereira, F., Sabatier, S. & Guédon, Y. (2011) Deciphering the developmental plasticity of walnut saplings in relation to climatic factors and light environment. *Journal of Experimental Botany*; doi: 10.1093/jxb/err115
- Thomas, S.C. (2010) Photosynthetic capacity peaks at intermediate size in temperate deciduous trees. *Tree physiology*, **30**, 555.
- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G.F., Paterson, J., Schurr, F.M., Sykes, M.T. & Zimmermann, N.E. (2008) Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **9**, 137-152.
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882-892.
- Wagner, G.P., Pavlicev, M. & Cheverud, J.M. (2007) The road to modularity. *Nature Reviews Genetics*, **8**, 921-931.

- Weisberg, S. & Fox, J. (2010) *An R Companion to Applied Regression*. Sage Publications, Inc.
- Westoby, M. & Wright, I.J. (2006) Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 261-268.
- Woodruff, D.R., Bond, B.J. & Meinzer, F.C. (2004) Does turgor limit growth in tall trees? *Plant, Cell & Environment*, **27**, 229–236.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H., Diemer, M. & others. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821–827.

Figures

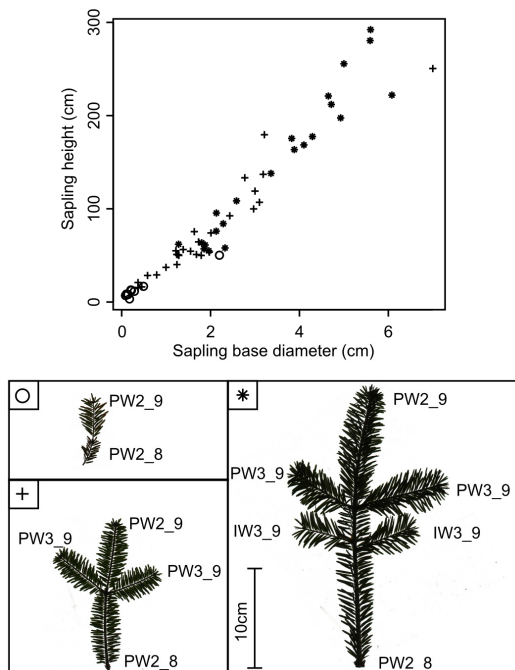


Figure 1. Axes and saplings characteristics (Dataset 3). Point forms correspond to sampled axis complexity: empty circles: no lateral twigs; crosses: pseudo-whorl (PW) twigs; stars: PW and inter-whorl (IW) twigs. One representative sampled axis per axes complexity are represented with the same scale. Every annual shoot are labeled: **PW2_8**: PW axis, ramification order: 2, extended year: 2008; **PW2_9**: PW axis, ramification order: 2, extended year: 2009; **PW3_9**: PW axis, ramification order: 3, extended year: 2009 and **IW3_9**: IW axis, ramification order: 3, extended year: 2009.

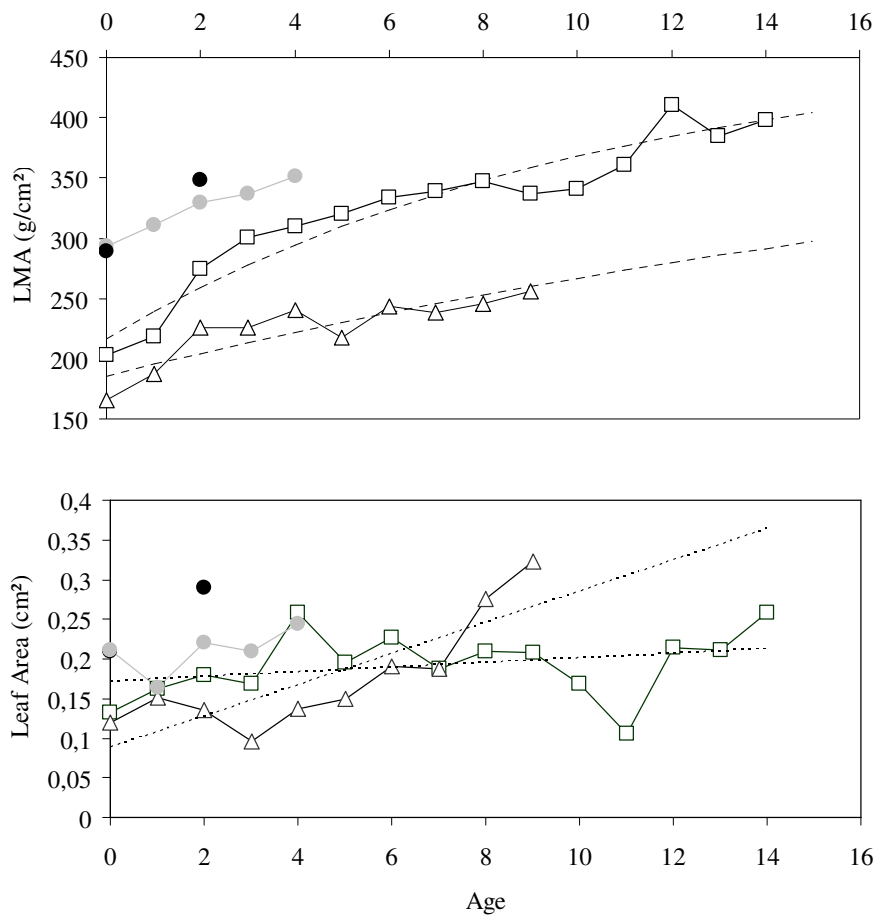


Figure 2: Evolution of LMA (a) and LA (b) for needles with increasing ages (0: current year needle). Grey circles are LMA values of needles 2007 to 2003 from the 2007 twig sampling (Dataset 1). Black circles are traits values of the 2007 needles sampled in 2007 and in 2009 (Table 1). White symbols were LMA observed for two characteristics twigs (Squares: Dtop=1m, Dext=0.5m, elevation=1300m; Triangles: Dtop=5m, Dext=2m, elevation=1300m), and the corresponding asymptotic equation (dashed) for LMA and linear regressions for LA.

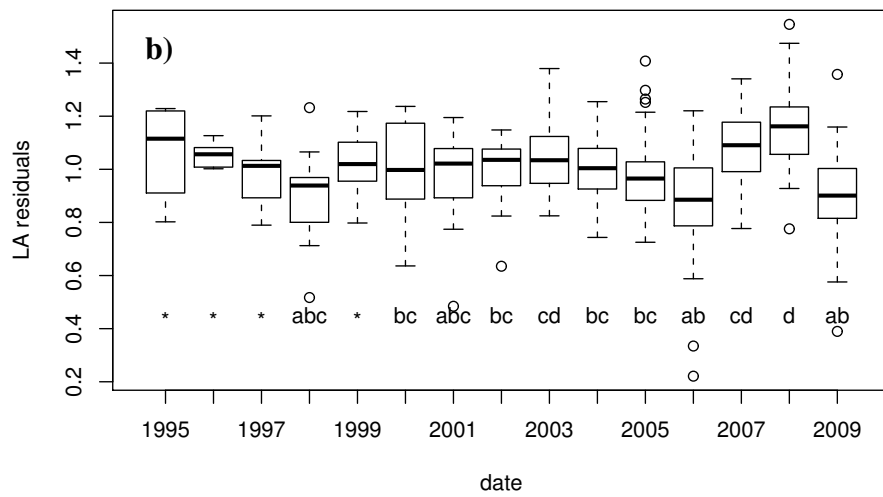
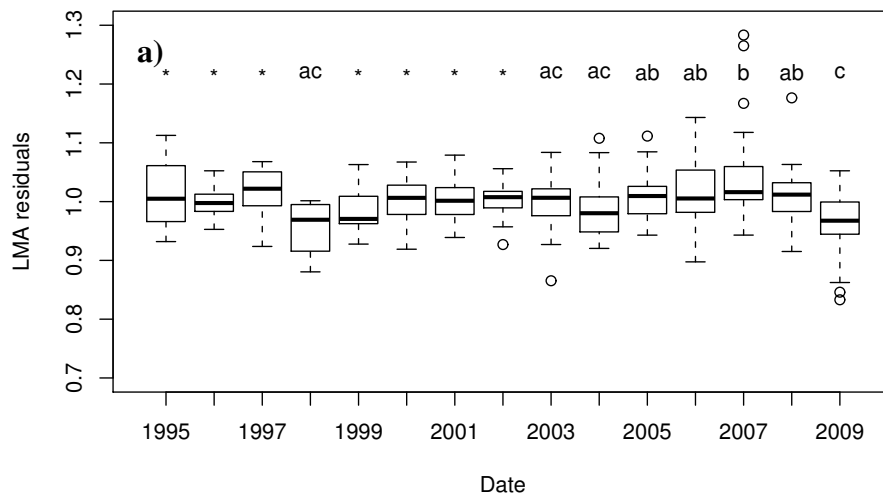


Figure 3: Impact of the year of needle production on LMA (a) and LA (b) after removing aging effect respectively using asymptotic and linear models. Different letters showed significant differences between dates, Stars indicates that means are not different from the others (Up: * = abc; Bottom: * = abcd).

Tables

	2007	2009	% change
Nb needle / cm	23.7 ± 6.0	20.4 ± 5.4	-13.9 % ^{NS}
LA (cm ²)	0.21 ± 0.07	0.29 ± 0.06	+35.5 % ^{***}
LM (10 ⁻³ g)	6.2 ± 2.3	10.3 ± 2.6	+66.1 % ^{***}
LMA (g/m ²)	288.6 ± 34.6	348.2 ± 39.0	+20.6 % ^{***}

Table 1: Impact of needle aging of two years on several traits of 2007 needles.

	LMA (g/cm ²)		LA (10 ⁻³ cm ²)	
All needles (N=354)	Estimate [95% IC] (linear mixed model)	Proportion of deviance explained (%) (linear model)	Estimate [95% IC] (linear mixed model)	Proportion of deviance explained (%) (linear model)
Intercept	128.2 [-35 ; 299]		-45.7 [-357 ; 272]	
Dtop	-9.8 [-27.4 ; -8.5]	17.0	-8.8 [-11.6 ; -5.9]	2.6
Dext	-19.1[-27.4; -10.3]	0.1	7.2[-14.9 ; 26.2]	0.0
Elevation	0.1 [-0.1; 0.3]	1.5	0.1 [-0.2 ; 0.4]	13.6
Needle age	11.3 [10.5 ; 12.1]	53.1	7.5 [5.2 ; 9.5]	10.5
Tree dbh	2.3 [-2.2 ; 6.6]	1.4	6.9 [-1.9 ; 14.7]	0.0
Residuals		26.9		73.3

Table 2: Estimates of the linear mixed models and proportion of the deviance explained by linear models fitted to LMA and LA data of adult trees and ontogenic, architectural and environmental variables, considering all needles' years. LA is provided in 10⁻³ cm² in order to simplify estimates writing

Variables	a	b	c
Elevation	-0.04 ^{NS}	0.01 ^{NS}	3.6.10 ⁻⁴ **
Distance to tree top (Dtop)	-2.96 ^{NS}	-5.42 **	-0.01 **
Horizontal distance to crown limit (Dext)	5.23 ^{NS}	-2.94 ^{NS}	-0.057 *

Table 3: Estimates of the generalized linear models between each asymptotic equation parameters and environmental variables.

	LMA (g/cm ²)		LA (10 ⁻³ cm ²)	
2008-2009 needles (N=390)	Estimate [95% IC] (linear mixed model)	Proportion of deviance explained (%) (linear model)	Estimate [95% IC] (linear mixed model)	Proportion of deviance explained (%) (linear model)
Intercept	90.6 [-45 ; 224]		-143.9 [-294 ; -2.8]	
Dtop	-8.2 [-9.4 ; -7.0]	34.4	-5.4 [-8.0 ; -3.0]	3.4
Dext	-25.5 [-36.1 ; -15.3]	2.0	-20.7 [-43.8 ; 0.8]	0.0
Elevation	0.1 [-0.0 ; 0.2]	8.4	0.2 [0.1 ; 0.3]	13.7
Needle age	35.1 [29.3 ; 41.4]	18.8	65.4 [52.2 ; 78.8]	25.4
Tree dbh	1.9 [-1.7 ; 5.4]	1.2	3.4 [-0.5 ; 7.2]	1.6
Residuals		35.2		55.9

Table 4: Estimates of the linear mixed models and proportion of the deviance explained by linear models fitted to LMA and LA data of adult trees and ontogenic, architectural and environmental variables, considering only 2008 and 2009 needles. LA is provided in 10⁻³ cm² in order to simplify estimates writing. The significant effects at 5% of the mixed model are bolded.

		LMA (g/cm ²)		LA (10 ⁻³ cm ²)	
Scale	Variable	Estimate [95% IC] (mixed model)	Proportion of deviance explained (%) (fixed model)	Estimate [95% IC] (mixed model)	Proportion of deviance explained (%) (fixed model)
	Intercept	158.1 [123.3; 191.1]		129.1 [19.6; 237.0]	
Env.	Elevation (m)	-0.05 [-0.07; -0.02]	2.7	-0.01 [-0.9; 0.07]	0.01
	Light environment (%)	0.6 [0.5; 0.8]	9.6	0.03 [-0.6; 0.6]	0.001
Ind.	Tree age (y)	0.1 [-0.2; 0.3]	0.04	0.1 [-0.8; 1.0]	0.01
	Tree height (m)	-10.8 [-20.7; -2.0]	1.7	19.0 [-15.4; 44.9]	0.08
	Tree base diameter (cm)	18.8 [14.5; 23.5]	15.7	23.7 [10.5; 39.3]	6.4
Axis	Ramification Order	-7.9 [-11.0; -4.3]	1.8	8.6 [-0.8; 18.3]	0.6
	Type (PW/IW)	-10.3 [-13.9; -6.5]	2.9	-45.4 [-54.7; -33.4]	10.0
A.S.	Needle Age (0/1)	34.7 [31.1; 38.5]	31.5	33.0 [22.5; 43.9]	5.6
	Residuals		34.2		77.2

Table 5: Estimates of the linear mixed models and proportion of the deviance explained by linear models fitted to LMA and LA data of juvenile trees and ontogenic, architectural and environmental variables for 2008 and 2009 needles. LA is provided in 10⁻³ cm² in order to simplify estimates writing. A.S. means Annual Shoots. The significant effects at 5% of the mixed model are bolded.

Supplementary materials

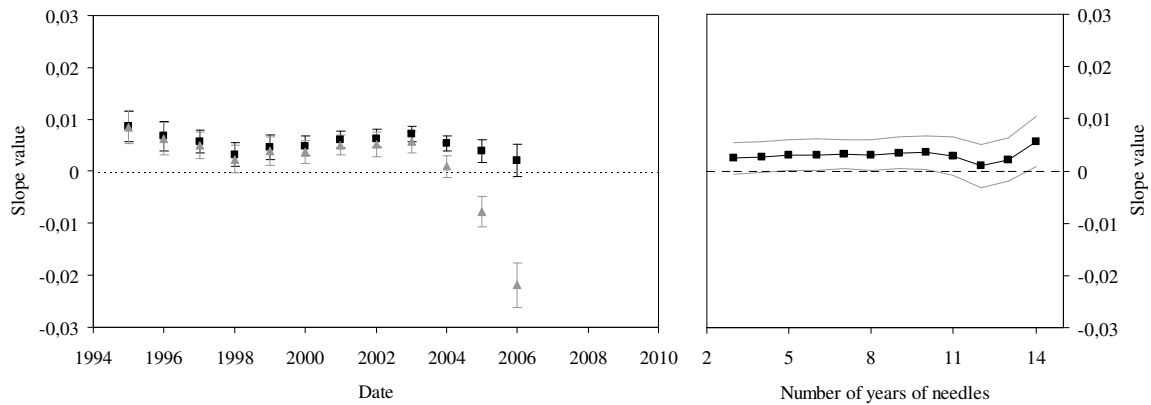


Figure S1a (Left): Evolution of the slope value of the linear relationship between needle aging and area (cm²/needle) according to the year of the older needle of the twig. Slopes were averaged for all the trees by taking into account 2009 needles (Black squares) or not (grey triangles).

Figure S1b (Right): Effect of the number of needles years used to assess aging effect on LA (mean value in black, confidence interval in grey). Values were significantly different from zero for 5 to 10 years and 14 years ($p < 0.05$)

Annexe 7

Modélisation du fonctionnement des sapins du Mont Ventoux

Davi H, Cailleret M

INRA URFM, 84914 Avignon

CASTANEA est un modèle croissance forestière qui simule l'impact des conditions environnementales sur la plupart des fonctions de l'arbre : la photosynthèse à partir de l'interception lumineuse, la respiration, et l'allocation du carbone, ainsi que les différents flux hydriques (interception des pluies, transpiration, évaporation du sol...). Il représente la parcelle sous la forme d'un arbre moyen. La canopée est divisée en plusieurs couches d'indice foliaire (LAI) afin de prendre en compte l'impact des variations lumineuses et de l'évolution des propriétés biochimiques des feuilles au sein de la canopée. L'arbre moyen est divisée en cinq compartiments : les racines fines, les grosses racines, le tronc, les branches et les réserves carbonés. CASTANEA a été développé par l'Université de Paris-Sud par le laboratoire Ecologie Systématique et Evolution (Dufrêne *et al.* 2005 ; Davi *et al.* 2005), et a été sans cesse amélioré depuis (Delpierre 2009).

Dans le cadre des travaux effectués durant cette thèse, CASTANEA a été adapté au sapin pectiné du Mont Ventoux à partir de la version existante sur l'Epicéa (Delpierre 2009), et y en intégrant les différents paramètres écophysologiques (photosynthèse, renouvellement des aiguilles...), dendrométriques et édaphiques mesurés sur nos sites (cf [Chapitre 3 et Tab 1](#)).

Le modèle a tout d'abord été utilisé pour analyser le potentiel de production avec l'altitude selon une gamme de réserves utiles (30, 50, 100, 200 mm) à partir du climat passé (1968-2010) et présent (2000-2010). Comme nous l'avons observé en analysant les données de croissance sur un gradient altitudinal ([Annexe 1](#)), le modèle reproduit un optimum aux altitudes intermédiaires pour une faible réserve utile (50 mm ; [Fig 1](#)). Cependant, cet optimum se décale à basse altitude dès 100 mm de réserve utile. D'autre part, le modèle prédit le déplacement de cet optimum vers les hautes altitudes lorsque la période d'intérêt est 2000-2010 ([Fig 1](#)), ce qui conforte les résultats obtenus dans l'[Annexe 1](#).

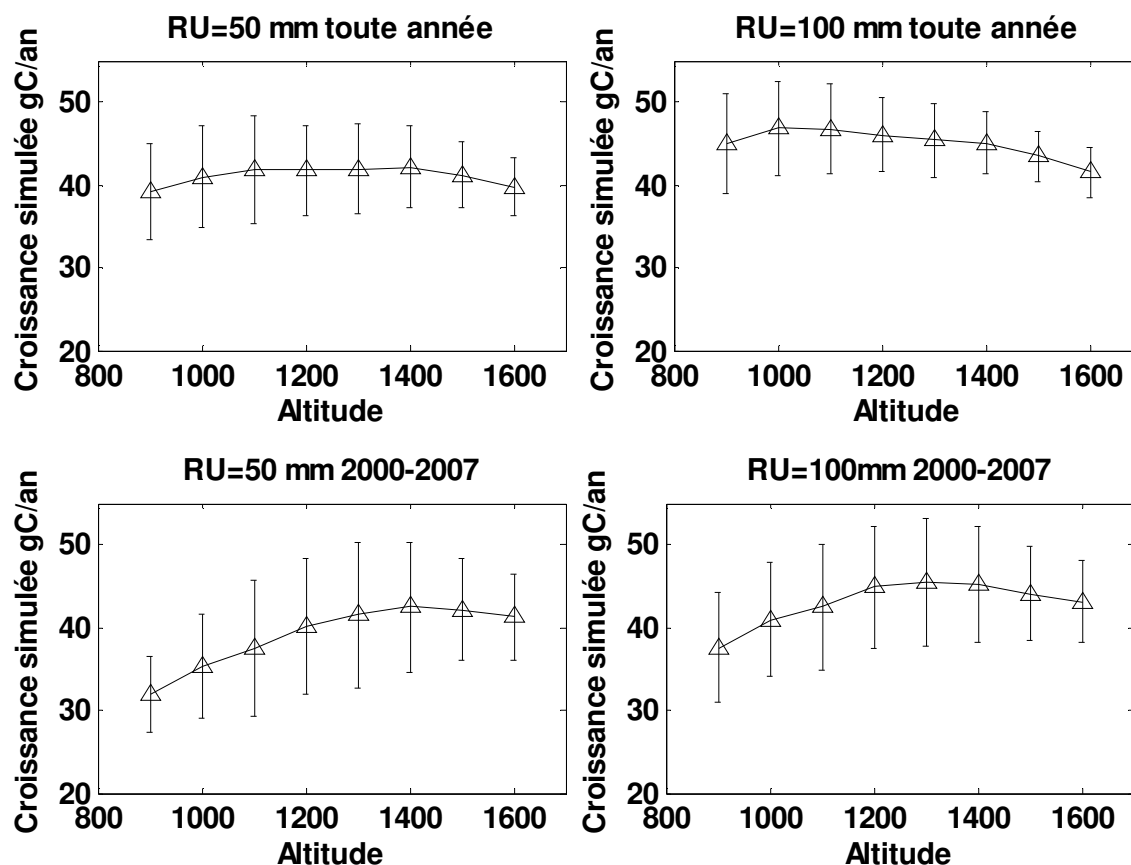


Fig 1 : Accroissement simulé de la biomasse (gC/an) de sapins au Mont Ventoux en fonction du climat (haut : climat 1964-2007 ; bas : climat 2000-2007) et de la réserve utile du sol (RU= 50 ou 100mm).

L'analyse temporelle de l'évolution de l'accroissement de la biomasse vivante simulée est assez bien corrélée avec celle de la surface de cerne mesurée (Fig 2 ; $R^2=0.41$). La meilleure corrélation est obtenue lorsque la réserve utile du sol utilisée pour la simulation est faible (30mm) et lorsque le BAI moyen est calculé à partir des arbres situés sur sol résistif. Les baisses de croissance des années sèches 1974, 1976 et 1989 sont bien simulées, ainsi que la baisse de croissance depuis 2000. Cependant les arrières-effet d'une sécheresse ne sont pas très bien reproduits (par exemple après 1989).

En ciblant des variables importantes comme la dynamique interannuelle de la respiration, de la photosynthèse, du rapport entre les deux, et du LAI, l'analyse temporelle donne des indications sur le processus de dépérissement et de mortalité des sapins (Fig 3). Il semble que le rapport GPP/respiration soit un bon indice ; quand il chute en dessous de 1.1, la surface foliaire ne revient pas à l'équilibre (moins production d'aiguilles) et le processus de résilience paraît compromis. Le modèle prédit un décrochage du LAI (Fig 3) à faible altitude (900 m) et faible Réserve Utile (30 mm) qui est surtout dû à une explosion de la respiration en 2003 à cause des fortes températures, couplée à une photosynthèse faible à cause des sécheresses successives.

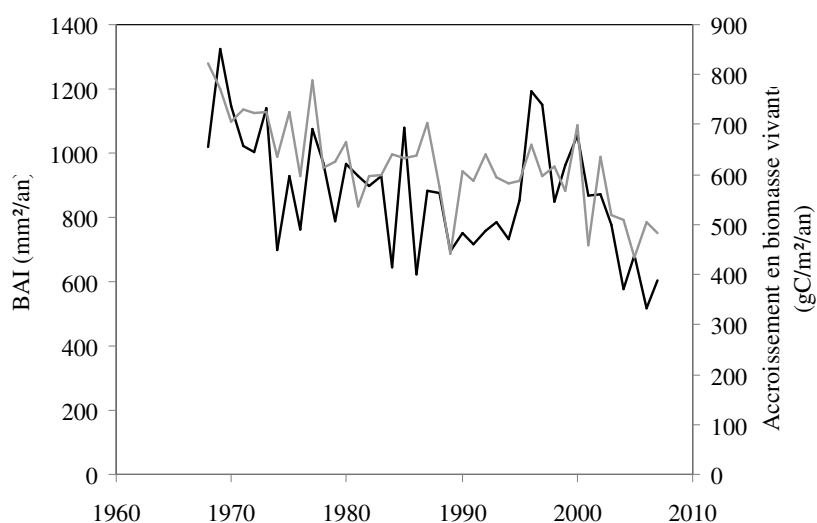


Fig 2: Evolution de l'accroissement radial moyen (BAI ; mm²/an) observé pour les arbres poussant sur un sol à forte résistivité électrique en surface (ER3 et ER4) (noir) au Mont Ventoux, et de l'accroissement en biomasse vivante (gC/m²/an) simulé à 1200m d'altitude, pour un sol de 30mm de Réserve Utile (gris).

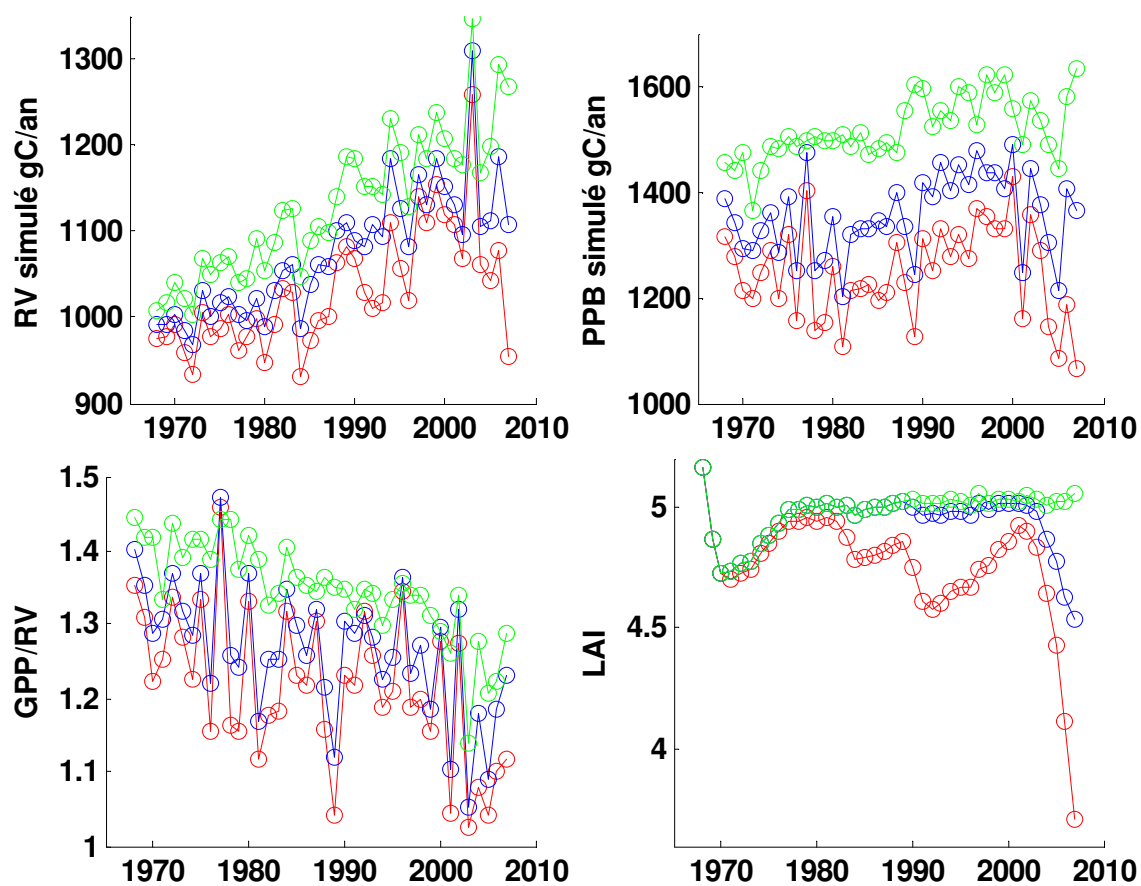


Fig 3: Simulation de l'évolution de la respiration (RV), de la photosynthèse (PPB ou GPP), du rapport entre photosynthèse et respiration, et du LAI pour 3 sols à réserve utile différente situés à 900m d'altitude (vert : RU=200mm ; bleu : RU=50mm ; rouge RU=30mm).

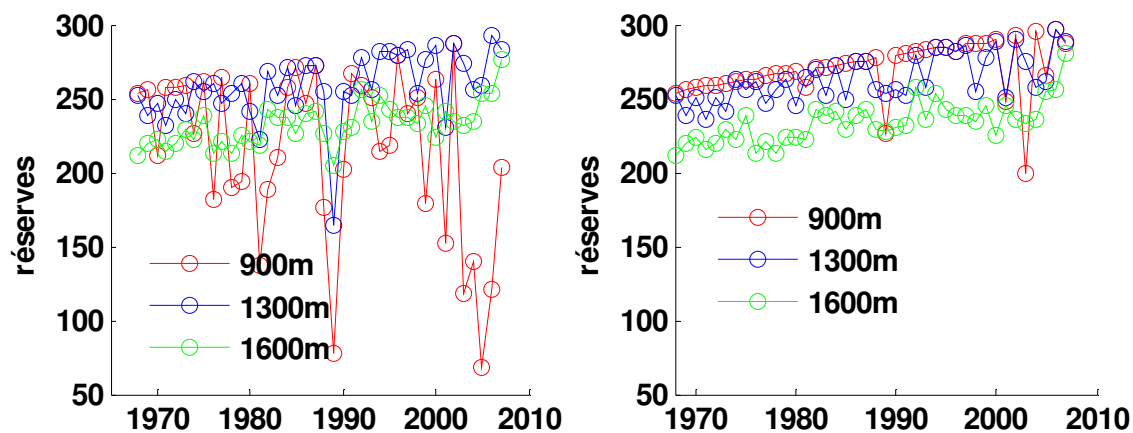


Fig 4 : Dynamique des réserves carbonés à trois altitudes pour une réserve utile de 50mm (à gauche) et de 100 mm (à droite).

Le décrochage se traduit aussi par une chute du niveau des réserves dans l'arbre. Le modèle peut aussi permettre de déterminer la part relative de la réserve utile et celle de la baisse en altitude dans le niveau de stress hydrique perçu par les arbres (indice cumulée chaque année des réductions de photosynthèse due au stress). Une analyse de variance entre ce niveau de stress simulé et l'effet altitude d'une part, et réserve utile d'autre part indique que 10% du stress hydrique est expliqué par l'altitude et 90% par la réserve utile (entre 30 et 200 mm) (Tableau 2). La diminution du gradient de RU utilisé ne change qualitativement pas les résultats (données non montrées).

Tableau 2 : Analyse de variance de l'effet altitude et de la réserve utile sur le niveau de stress hydrique annuel simulé.

'Source'	Sum Sq.	d.f.	'Mean Sq.'	'F'	'Prob>F'
Altitude	74829	7	10690	57.76	0
Réserve utile	2.923e+005	3	97433	526.45	0
'Error'	2.3486e+005	1269	185.07		
'Total'	6.0199e+005	1279			

Ces résultats préliminaires ne prennent pas en compte les effets directs des sécheresses sur l'embolie des vaisseaux du xylème ou sur la chute d'aiguilles directement induite par la sécheresse. De plus, CASTANEA n'est pas réellement adapté à l'analyse du processus de dépérissement puisqu'il fonctionne en arbre moyen. Une version en modèle arbre centré devra

aussi être utilisée pour les simulations ultérieures. D'autre part, le fait que les arbres ayant poussé sur des sols superficiellement favorables ont une plus grande vulnérabilité n'est pas reproduit dans ce cas là car la dynamique de croissance racinaire n'est pas finement modélisée. Néanmoins, ces résultats indiquent que même à basse altitude le Sapin pourrait se maintenir sur des conditions édaphiques très favorables.

Tableau 1 : Liste des paramètres de CASTANEA et leur valeur sur le Ventoux (site Dvx5).

Symbole	Description	Unités	Valeur	Référence
<i>Rayonnement et structure du couvert</i>				
Long	Longitude	Degré	44.18	
Lat	Latitude	Degré	-5.28	
ρ_{PAR}	Réflectance foliaire pour le PAR	sans dimension	0.09	Ibrom (2006)
τ_{PAR}	Transmittance foliaire pour le PAR	sans dimension	0.045	
ρ_{glo}	Réflectance foliaire pour le PIR	sans dimension	0.33	Ibrom (2006)
τ_{glo}	Transmittance foliaire pour le PIR	sans dimension	0.225	
α_L	Angle foliaire moyen	°	40	Falge (1997)
LMA_{sunmax}	Masse surfacique des feuilles de lumière	$g_{dm} m^{-2}$	323	Moyenne Ventoux (2007)
k_{LMA}	Coef. d'extinction du LMA dans le couvert	sans dimension	0.07	Epicea Tharandt
L_{max}	Indice foliaire maximum	$m_{leaf}^2 m_{soil}^{-2}$	5.67	Mesures Dvx5
Agreg	Facteur d'agrégation		0.39	Mesures transect en courbe de niveau
<i>Carbone</i>				
<i>Photosynthèse de la feuille et du couvert</i>				
α_{Na}	Dépendance entre le V_{Cmax} et l'azote surfacique	$\mu mol CO_2 g_N^{-1} s^{-1}$	20	Ventoux 2008
β	Ratio entre V_{Cmax} et V_{Jmax}	sans dimension	3.2	Ventoux 2008
α	Rendement quantique	$mol\ electrons\ (mol\ quanta)^{-1}$	0.3	Ibrom (2006)
θ	Le degré de courbature de la relation entre le taux de transport d'électrons et la lumière	sans dimension	0.7	fixé
g_0	Ordonnée à l'origine de la relation de Ball et al. (1987)	$mol H_2O m^{-2} s^{-1}$	0.001	fixé
g_{1max}	Pente de la relation de Ball et al. (1987) (val. max)	sans dimension	12	Ventoux 2008
<i>Respiration d'entretien</i>				
$Q_{10\ stem}$	Effet température pour les troncs	sans dimension	.13	Ceschia thesis
$Q_{10\ branches}$	Effet température pour les branches	sans dimension	.25	Ceschia thesis
$Q_{10\ coarse\ roots}$	Effet température pour les grosses racines	sans dimension	.9	Burton 2002
$Q_{10\ fine\ roots}$	Effet température pour les fines racines	sans dimension	.44	Stockfors 1997
$Q_{10\ leaves}$	Effet température pour les feuilles	sans dimension	.44	Stockfors 1997
T_{MR}	Température de base pour la respiration d'entretien	°C	5	Damesin et al. (2002)
$N_{mleaves}$	Azote foliaire	$mg_N g_{dm}$	10.5	Ventoux 2007
$N_{mbranches}$	Azote dans les branches	$mg_N g_{dm}$	1.38	Tharandt Epicea
$N_{mtrunks}$	Azote dans le tronc	$mg_N g_{dm}$	0.94	Tharandt Epicea
$N_{mcoarseroots}$	Azote dans les grosses racines	$mg_N g_{dm}$	0.94	fixé
$N_{mfineroots}$	Azote dans les fines racines	$mg_N g_{dm}$	7.00	Mund 1996

MRN	Dépendance de la respiration à l'azote	$\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{g}_N^{-1} \text{h}^{-1}$	$.5 \cdot 10^{-4}$	Ryan (1991)
ros	Densité du bois	Kg/m^3	03	Decoux et al

Symbole	Description	Unités	Valeur	Référence
---------	-------------	--------	--------	-----------

Phénologie: débourrement, croissance et chute des feuilles

N_{Start1}	Date de début de la somme des températures Pour le débourrement	Jour	40	Ventoux (2007-2010)
T₂	Température de base pour le débourrement	°C	1	Ventoux (2007-2010)
F_{critBB}	Seuil critique entraînant le débourrement	°C	500	Ventoux (2007-2010)
T₃	base temperature for leaf growth	°C	0	fixé
LA_{max}	Surface foliaire maximale	m^2	$2.1^{\text{e}}-4$	Ventoux (2007)

Allocation

TO_{fineroots}	Taux de renouvellement des racines fines	jour^{-1}	1/365	Bauhus & Bartsch (1996)
P_{branch}	Proportion de branches	sans dimension	0.15	Tharandt Epicéa
P_{alive branch}	Proportion de cellules vivantes dans les branches	sans dimension	0.70	
P_{alive trunk}	Proportion de cellules vivantes dans les troncs	sans dimension	0.42	Ventoux

Respiration de croissance

CR_{leaves}	Coût de construction des feuilles	$\text{gC gC}^{-1}_{\text{organe}}$	1.21	calcul from Niinemets 1997
CR_{wood}	Coût de construction du bois	$\text{gC gC}^{-1}_{\text{organe}}$	1.18	Stockfors & Linder 1998
CR_{fine roots}	Coût de construction des fines racines	$\text{gC gC}^{-1}_{\text{organe}}$	1.28	Agren and Axelsson (1980)

Eau

Précipitation et interception

RA_{bark}	Capacité de rétention d'eau du bois	$\text{mmH}_2\text{O m}^{-2}$	0.37	estimé
RA_{leaf}	Capacité de rétention d'eau des feuilles	$\text{mmH}_2\text{O m}^{-2}$	0.13	estimé
C_{ia}	Coef. d'interception brute (pente)	sans dimension	0.85	Calculé
C_{ib}	Coef. d'interception brute (ordonnée à l'origine)	$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	1.5	Calculé epicéa