

## LA SENSIBILITÉ AU CLIMAT DES ARBRES FORESTIERS A-T-ELLE CHANGÉ AU COURS DU XX<sup>e</sup> SIÈCLE ?

FRANÇOIS LEBOURGEOIS – PIERRE MÉRIAN

### LA « DIVERGENCE »... UNE QUESTION NOUVELLE

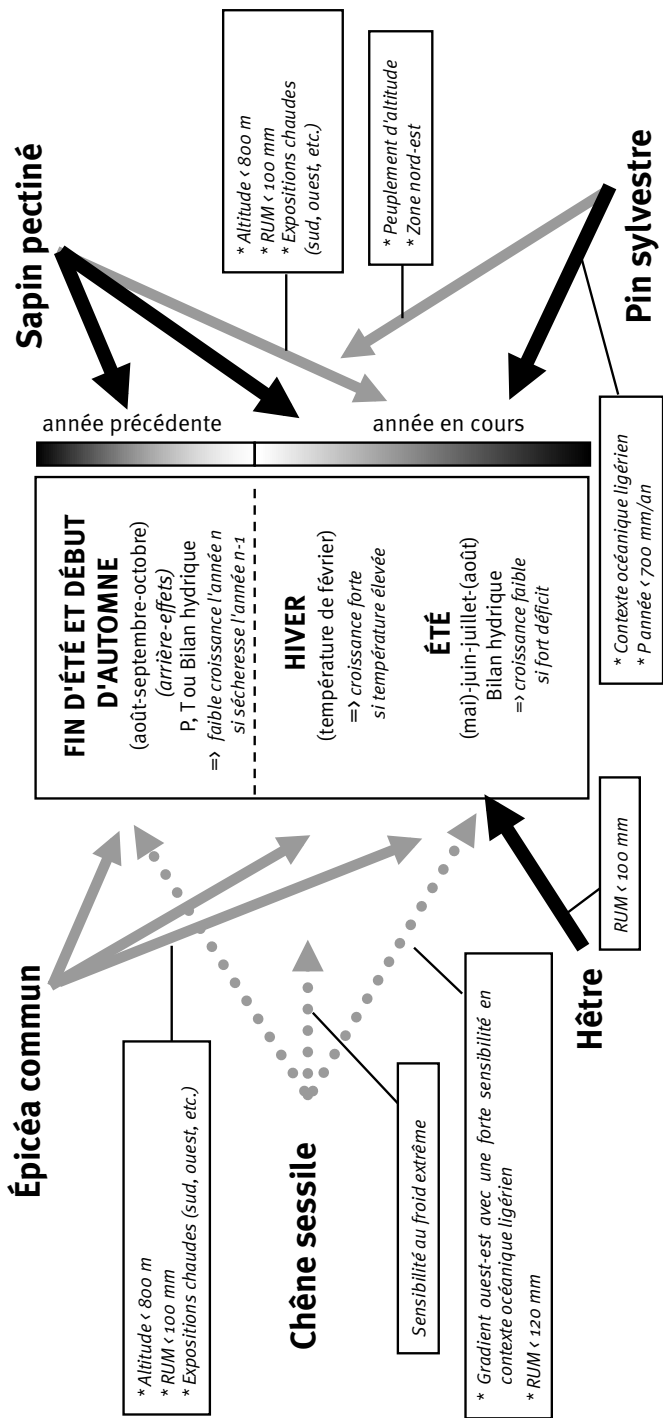
En raison du réchauffement important déjà observé en Europe (IPPC, 2007) et en France (Lebourgeois *et al.*, 2001 ; Moisselin *et al.*, 2002) et des prévisions des valeurs moyennes et extrêmes à la fin du siècle (Déqué, 2007 ; Planton *et al.*, 2008), la question de la capacité des essences forestières à répondre à ces changements est devenue un enjeu majeur pour la gestion forestière et la communauté scientifique internationale (Lindner *et al.*, 2010). L'analyse de cette capacité peut se faire par des approches dendroclimatologiques qui corrélient les variations interannuelles de la croissance radiale des arbres aux données climatiques mensuelles, généralement des températures et des précipitations. Ceci permet de mettre en évidence les facteurs climatiques et les périodes clés expliquant la variabilité interannuelle passée de la croissance radiale des arbres. Les méthodes statistiques utilisées pour analyser les différents signaux ont été largement éprouvées et ont permis d'apporter des connaissances fondamentales non seulement sur les modèles de réponse des espèces au climat mais également sur les interactions souvent complexes entre le climat et les conditions locales de croissance (altitude, exposition, réserve utile maximale en eau des sols...).

La dendroclimatologie repose sur un principe fondamental appelé le « principe d'uniformité » qui stipule que les facteurs environnementaux qui ont agi sur la croissance dans le passé sont les mêmes que ceux qui agissent dans le présent et ont le même type d'action. Cela sous-entend que nous pouvons comprendre le présent en analysant le passé, et que la réponse des arbres aux variations interannuelles du climat est stable au cours du temps. Or, depuis quelques années, ce principe d'uniformité est mis à mal par les changements environnementaux qui se traduisent par une instabilité temporelle de la réponse des arbres au climat. Ce phénomène a été décrit récemment comme le « problème de la divergence » (D'Arrigo *et al.*, 2008 ; Wilson *et al.*, 2007). Les premières publications illustrant ce problème remontent à la fin des années 1990. Cependant, la divergence est devenue un sujet d'étude à part entière seulement depuis 3 à 4 ans, et a été analysée dans différents contextes : les hautes latitudes de l'hémisphère nord sur des conifères (Pins, Épicéas), les hauts plateaux du Tibet, en Amérique du Nord (Douglas), en Europe en contextes montagnard et de plaine (Sapin, Pins, Hêtre, Chênes, Frêne, Mélèze), et dans le bassin méditerranéen (Sapin, Pins, Hêtre, Chênes).

Face à ces nouvelles questions, il nous a semblé important d'apporter des éléments d'information aux praticiens concernant nos connaissances actuelles sur la sensibilité au climat des essences forestières et les changements de comportement au cours des dernières décennies.

**FIGURE 1 SYNTHÈSE DU DÉTERMINISME CLIMATIQUE DE LA VARIABILITÉ INTERANNUELLE DE LA CROISSANCE DE CINQ ESPÈCES FORESTIÈRES FRANÇAISES**

Les résultats ont été obtenus par des approches dendrochronologiques menées sur des futaies régulières adultes (dans la grande majorité des cas) issues de régénérations naturelles ou de plantations. Le texte encadré précise les conditions dans lesquelles le rôle du facteur devient plus important. Par exemple, pour le Hêtre, l'importance du bilan hydrique (résultats de l'association des pluies, des températures et de la réserve utile maximale en eau du sol, RUM) augmente dans le cas de peuplements poussant sur les sols les plus "secs" (RUM < 100 mm).



↑ Taux d'explication élevé de la croissance par le facteur climatique et effet homogène entre les peuplements  
 ↑ Taux d'explication moyen ou variable selon les peuplements  
 ..... Taux d'explication faible et variable selon les peuplements

La première partie de cet article synthétise un certain nombre d'études dendroclimatologiques menées en France et dans les pays européens limitrophes. Nous avons limité la synthèse à ces contextes tempérés pour dégager les modèles généraux de réponse au climat des principales espèces feuillues et résineuses rencontrées dans nos forêts. La synthèse a porté principalement sur le Sapin pectiné, l'Épicéa commun, les Chênes (sessile et pédonculé), le Hêtre et les Pins (sylvestre et noir). Afin de faciliter la lecture, nous avons choisi dans cette partie de ne pas citer les nombreuses références dans le texte et renvoyons le lecteur à la liste de références thématiques en fin d'article. La deuxième partie de cet article est consacrée à la divergence. L'analyse est élargie à l'hémisphère nord en raison des très nombreux travaux menés dans ces contextes écologiques. Enfin, dans une troisième partie, nous essaierons d'apporter quelques pistes sur les conséquences de ces modifications de comportement pour les questions de recherche mais aussi pour le gestionnaire.

## QUE SAVONS-NOUS DE LA SENSIBILITÉ ACTUELLE DES ARBRES AU CLIMAT ?

En France, les premières études dendroclimatologiques sur de vastes territoires ont été menées dans les années 1980-1990 dans les écosystèmes méditerranéens et les sapinières vosgiennes (1) (4). Rapidement, les travaux se sont élargis à de nombreuses espèces et contextes écologiques : les sapinières et les pessières dans le Jura et dans les Alpes, ou encore dans les Pyrénées (1). Pour les autres résineux, les études sont moins nombreuses ou couvrent des territoires plus réduits. Nous pouvons néanmoins mentionner des études sur les Pins sylvestre, noir et cembro, ou encore le Mélèze (1). Les hêtraies et les chênaies ont également été étudiées aussi bien en plaine qu'en montagne et sous climat tempéré ou méditerranéen (2). Les travaux menés dans le cadre du réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers (RENECOFOR) ont apporté des éléments de réponse très importants sur la sensibilité des principales essences forestières françaises au climat. La synthèse présentée ici est en partie issue des résultats obtenus dans ce réseau et nous renvoyons le lecteur aux articles publiés précédemment notamment dans la *Revue forestière française* pour une présentation détaillée. Cette analyse a bien entendu été complétée par la prise en compte des autres études, afin de dégager les traits génériques de la réponse des espèces au climat. La figure 1 (p. 18) présente un schéma synthétique du déterminisme climatique de la croissance radiale de quelques essences forestières françaises.

### Le cas du Hêtre et des Chênes sessile et pédonculé

Le Hêtre apparaît comme une essence réactive au climat avec une réponse assez homogène entre les peuplements. Ainsi, pour cette essence, le bilan hydrique (2) (ou les précipitations) du début d'été (surtout juin) joue un rôle central dans le déterminisme des variations interannuelles (2). De même, en contexte de plaine, sa sensibilité au climat augmente avec la xéricité (3) locale. Ainsi, le Hêtre est d'autant plus sensible que le sol est superficiel (RUM (4) inférieures à 100 mm) ou le régime pluviométrique faible [précipitations annuelles (P) inférieures à 700 mm].

Pour les Chênes sessile et pédonculé, toutes les études montrent que la variabilité interannuelle de croissance des arbres est beaucoup plus difficile à appréhender (2). Les modèles sont géné-

(1) Les numéros (1) et (2) renvoient à la liste thématique d'articles (p. 28-30).

(2) Un bilan hydrique (BH) permet d'estimer l'intensité d'une sécheresse en intégrant des données pluviométriques, des données thermiques (à travers l'évapotranspiration potentielle) et, pour les BH « édaphiques » les capacités de stockage en eau du sol (RUM).

(3) Dans notre synthèse, le terme xéricité traduit un contexte sec dont l'origine peut être un régime pluviométrique faible, un sol superficiel, une exposition chaude... Toutes ces conditions pouvant également être combinées.

(4) RUM = réserve maximale en eau du sol en mm calculée à partir de l'épaisseur des horizons, leurs textures et leurs charges en éléments grossiers.

ralement beaucoup moins explicatifs que ceux du Hêtre et les périodes clés très variables selon les peuplements et les conditions locales considérés. La croissance semble dépendre non seulement des conditions climatiques de la saison de végétation, mais également des conditions automnales et hivernales précédant la mise en place du cerne. Les différences entre les deux chênes sont faibles même si le Chêne pédonculé semble plus sensible aux sécheresses exceptionnelles. Le Chêne sessile apparaît cependant d'autant plus sensible à la sécheresse estivale que le climat est chaud et sec. En France, cela se traduit par un gradient ouest-est de baisse de sensibilité au climat. Ainsi, dans l'Ouest de la France sous climat océanique sec ( $P < 700$  mm/an), il présente une réponse négative forte à la sécheresse estivale et aux températures automnales. En revanche, sa réponse à ces facteurs est très faible dans les conditions plus fraîches et plus humides du climat semi-continental de l'Est de la France ( $P > 800$  mm/an).

### **Le cas du Sapin pectiné et de l'Épicéa commun**

Les comportements du Sapin pectiné et de l'Épicéa commun sont très proches, bien que l'Épicéa soit moins sensible au froid (1). Toutes les études menées sur ces essences soulignent que le régime thermique joue un rôle plus important que le régime hydrique, particulièrement en automne (septembre ou octobre de l'année précédant la mise en place du cerne) et en hiver (février), avec des réductions de croissance liées au froid hivernal qui augmentent avec l'altitude. Le Sapin et l'Épicéa sont également sensibles à la sécheresse estivale, avec une sensibilité d'autant plus forte que la xéricité locale augmente (exposition sud, altitude  $< 800$  m ou RUM  $< 100$  mm).

### **Le cas des Pins**

Comparés au Sapin et à l'Épicéa, les Pins sylvestre, noir et laricio (1) sont généralement beaucoup moins sensibles au froid hivernal, bien que la sensibilité à la température de février du Pin sylvestre augmente pour les peuplements sous climat froid (contextes nordique et montagnard ou d'Europe de l'Est). En revanche, les Pins sont particulièrement sensibles aux sécheresses printanière et estivale. Ainsi, comme pour le Hêtre et le Chêne sessile, les Pins sylvestre et laricio poussant dans un contexte océanique peu arrosé ( $< 700$  mm/an) ou sur les sols à faible RUM ( $< 100$  mm) sont très sensibles aux précipitations sur l'ensemble de la saison de végétation. Dans ces milieux, des pluies réduites ou abondantes se traduisent respectivement par une croissance particulièrement faible ou forte. Pour le Pin sylvestre, cette très forte sensibilité aux pluies sur l'ensemble de la saison a été également observée en région méditerranéenne et dans des vallées alpines de Suisse et d'Autriche.

## **OBSERVE-T-ON UNE RÉPONSE PLUS HOMOGENE DES ARBRES SOUS CLIMAT PLUS CONTRAIGNANT ?**

Quand les conditions climatiques sont limitantes, on observe généralement une réponse au climat plus forte et plus homogène entre les arbres, c'est-à-dire qu'ils répondent d'une façon plus marquée et plus synchrone à ses fluctuations. Dans un environnement de plus en plus limitant, on peut donc envisager une homogénéisation de la réponse des espèces et une augmentation du synchronisme entre des peuplements éloignés les uns des autres. Ceci a déjà été observé dans la péninsule Ibérique sur des pineraies (noires, sylvestres et à crochets) avec une réponse de plus en plus homogène entre les peuplements entre 1885 et 1992 (Andreu *et al.*, 2007). Dans les Pyrénées espagnoles, ce sont des sapinières distantes de plus de 200 km qui présentent actuellement une réponse homogène au climat, contre seulement 100 km avant 1950 (Macias *et al.*, 2006). Pour des peuplements alpins de Pin à crochets, la distance de 500 km est

donnée (Tardif *et al.*, 2003) et, à l'échelle des Alpes, Carrer *et al.* (2007) avancent une distance de plus de 1 000 km pour l'homogénéisation de la réponse des cembraies. Toutes ces études mettent en relation ces ajustements des réponses sur des vastes échelles spatiales aux modifications environnementales observées (réchauffement ou augmentation de la sécheresse).

## **LE DÉTERMINISME CLIMATIQUE DE LA CROISSANCE A-T-IL CHANGÉ AU COURS DU XX<sup>e</sup> SIÈCLE ?**

Les changements environnementaux modifient également les facteurs climatiques et les périodes clés expliquant la variabilité interannuelle de la croissance radiale. De nombreux processus physiologiques sont fortement sous la dépendance du régime thermique, notamment les processus de croissance racinaire, de réactivation cambiale après la phase de dormance hivernale (Deslauriers *et al.*, 2008 ; Rossi *et al.*, 2008) ou de la mise en place des feuilles au printemps (Lebourgeois *et al.*, 2010c). Il est donc facile de concevoir qu'un réchauffement puisse avoir des conséquences positives sur le fonctionnement de l'écosystème comme, par exemple, un allongement de la saison de végétation (Lebourgeois *et al.*, 2010c) et une croissance plus soutenue (Bontemps *et al.*, 2009 ; Charru *et al.*, 2010). La figure 2 (p. 22) illustre un exemple de la conséquence d'un réchauffement printanier sur le déterminisme de la mise en place du cerne. Ainsi, pour des pineraies de Pin noir poussant à plus de 1 200 m d'altitude en région Provence-Alpes-Côte-d'Azur, le réchauffement printanier s'est traduit par une levée de la contrainte thermique en début de saison de végétation et une « nouvelle » réactivité des arbres à ce facteur climatique.

Le réchauffement climatique peut avoir des conséquences négatives sur la croissance des arbres à travers deux effets distincts. Le premier effet est l'action directe des fortes températures qui, en dépassant l'optimum de réponse de l'espèce, perturbe les processus physiologiques (« *direct temperature stress* ») (Wilmking *et al.*, 2004). Par exemple, Carrer *et al.* (1998) annoncent un seuil de 13 °C de température moyenne estivale (juin-juillet) au-delà duquel les pineraies et les pessières subalpines répondent négativement à la température. Ce seuil serait de 16 °C pour le Mélèze (Büntgen *et al.*, 2006). Le second effet est une action indirecte de la température qui induit une augmentation de la demande des arbres en eau. La croissance est alors limitée par un stress hydrique printanier ou estival voire automnal (« *temperature-mediated drought stress* ») (Barber *et al.*, 2000 ; Lloyd et Bunn, 2007). Dans ces analyses de divergence, la difficulté réside donc dans la définition des seuils de réponse des essences mais également dans la quantification des interactions multiples avec les facteurs locaux (sol, topographie).

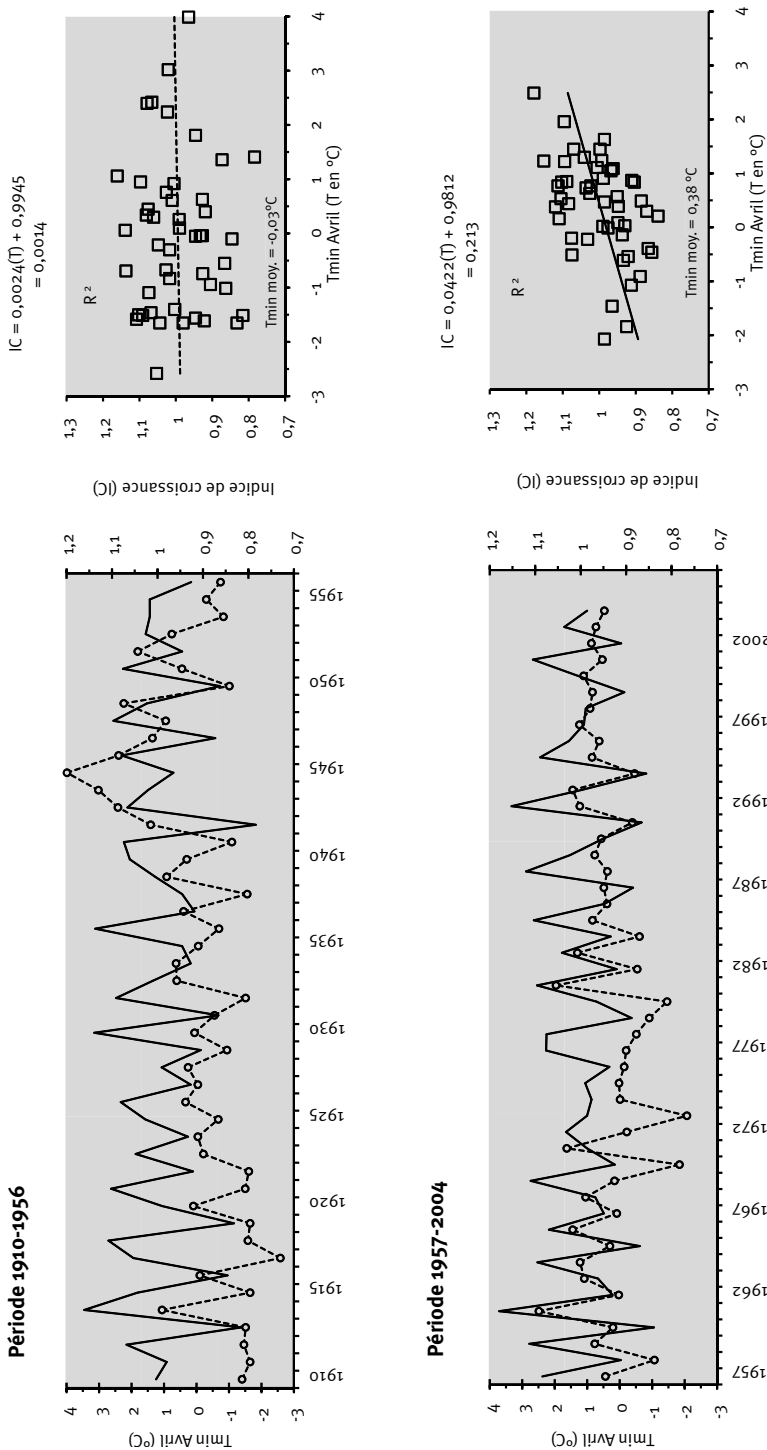
### **Le cas des hautes latitudes de l'hémisphère nord et des hauts plateaux tibétains**

Les premiers travaux sur la divergence ont porté sur les forêts boréales de conifères dont la croissance est fortement limitée par les faibles températures. Le réchauffement climatique observé depuis les années 1980 s'est traduit par une levée de contrainte thermique et une diminution de la corrélation entre la croissance et la température (souvent juillet) (Briffa *et al.*, 2004 ; Briffa *et al.*, 1998 ; Lloyd et Bunn, 2007). Briffa *et al.* (1998) estiment cette baisse de corrélation à 20 % entre la période 1961-1981 et les décennies précédentes.

Cependant, contrairement à ce qui était attendu, la levée de la contrainte thermique n'a pas eu que des conséquences positives. Ainsi, en Alaska, le réchauffement a entraîné une forte baisse de croissance de l'Épicéa blanc (*Picea glauca*) en lien avec une augmentation de la sécheresse estivale (Barber *et al.*, 2000) ; cette baisse étant d'autant plus forte que la croissance initiale des arbres était élevée. Pour expliquer les baisses de croissance observées, différents auteurs émettent

**FIGURE 2** EXEMPLE DE CHANGEMENT DE LA RELATION ENTRE LA CROISSANCE RADIALE (indices déagés des effets âge et sylvicole, trait plein) ET LA TEMPÉRATURE MINIMALE DU MOIS D'AVRIL (trait pointillé et ronds blancs) POUR DES PINS NOIRS D'AUTRICHE POUSSANT SUR DES STATIONS MÉSOIPHILES A 1 230 M D'ALTITUDE EN REGION PACA (Lebourgeois et al., soumis).

Sur la première période (1910-1956), aucune relation n'a été observée (figure du haut). En revanche, sur la période plus récente (1957-2004), la température d'avril explique plus de 21 % de la variabilité de la croissance des pins noirs. Le changement de sensibilité peut s'expliquer par la levée de la contrainte thermique printanière relative au réchauffement observé.



également l'hypothèse d'une interaction complexe avec d'autres facteurs du milieu (ozone, dioxyde de carbone atmosphérique) qui annule l'effet positif de la levée de contrainte thermique.

L'augmentation de la sensibilité à la sécheresse estivale a aussi été observée dans les plaines intérieures de l'Alaska sur l'Épicéa noir (*Picea mariana*) (Wilmking et Myers-Smith, 2008) ainsi que dans des peuplements de *Picea crassifolia* poussant dans les hauts plateaux tibétains (3 500 à 3 800 m) (Zhang et Wilmking, 2010). De même, la récente étude de Lloyd et Bunn (2007) sur les dix plus importantes essences boréales (genres *Picea* et *Pinus*, 232 sites) confirme le ralentissement de l'effet positif de la levée de contrainte thermique sur la croissance et attribue cette moindre réponse au dépassement de l'optimum thermique des espèces. Cet effet seuil a été observé par Wilmking *et al.* (2004) sur des peuplements d'Épicéa blanc (*Picea glauca*) poussant en altitude en Alaska : des températures estivales de juillet supérieures à 16 °C entraînent une réduction de croissance d'autant plus forte que la température est élevée. Les auteurs ont également montré un effet seuil important pour les conditions printanières avec une réponse positive aux températures de mars et avril des saisons précédentes (années  $n - 1$  et  $n - 2$ ) depuis que celles-ci ont dépassé le seuil de 0 °C.

En conclusion, le réchauffement climatique semble avoir déjà modifié la sensibilité des forêts boréales de conifères. À travers de nouvelles limitations, thermique (dépassement de l'optimum de réponse) et hydrique (augmentation de la demande en eau), la hausse des températures pourrait avoir des conséquences très négatives sur la stabilité de ces écosystèmes qui jouent un rôle central dans le stockage de carbone.

### Le cas des milieux montagnards

En contexte de montagne, la température décroît fortement avec l'altitude selon un gradient moyen de  $-0,56$  °C par 100 m d'élévation. Ce facteur étant de plus en plus limitant, son importance pour expliquer la croissance des arbres augmente le long du gradient altitudinal (figure 3, p. 24). Son sens d'action change également. Ainsi, des températures estivales élevées favorisent généralement la croissance dans les hautes altitudes alors qu'en plaine les mêmes valeurs réduisent l'accroissement radial. De même, l'action des pluies est inversée avec non seulement une moindre réponse des arbres aux pluies en altitude mais également une action généralement négative des précipitations élevées (figure 3, p. 24). Dans ces contextes, la difficulté réside dans la définition des seuils d'altitude à partir desquels le poids relatif des facteurs thermiques et hydriques évolue. Des différences de pente, d'exposition (versants exposés au nord ou au sud) ou de disponibilité locale en eau peuvent moduler localement et fortement les relations observées sur des échelles plus vastes. Ainsi, en raison de ces interactions multiples, les problèmes de divergence sont plus difficiles à analyser en montagne et les résultats beaucoup plus variables selon les espèces et les conditions écologiques locales.

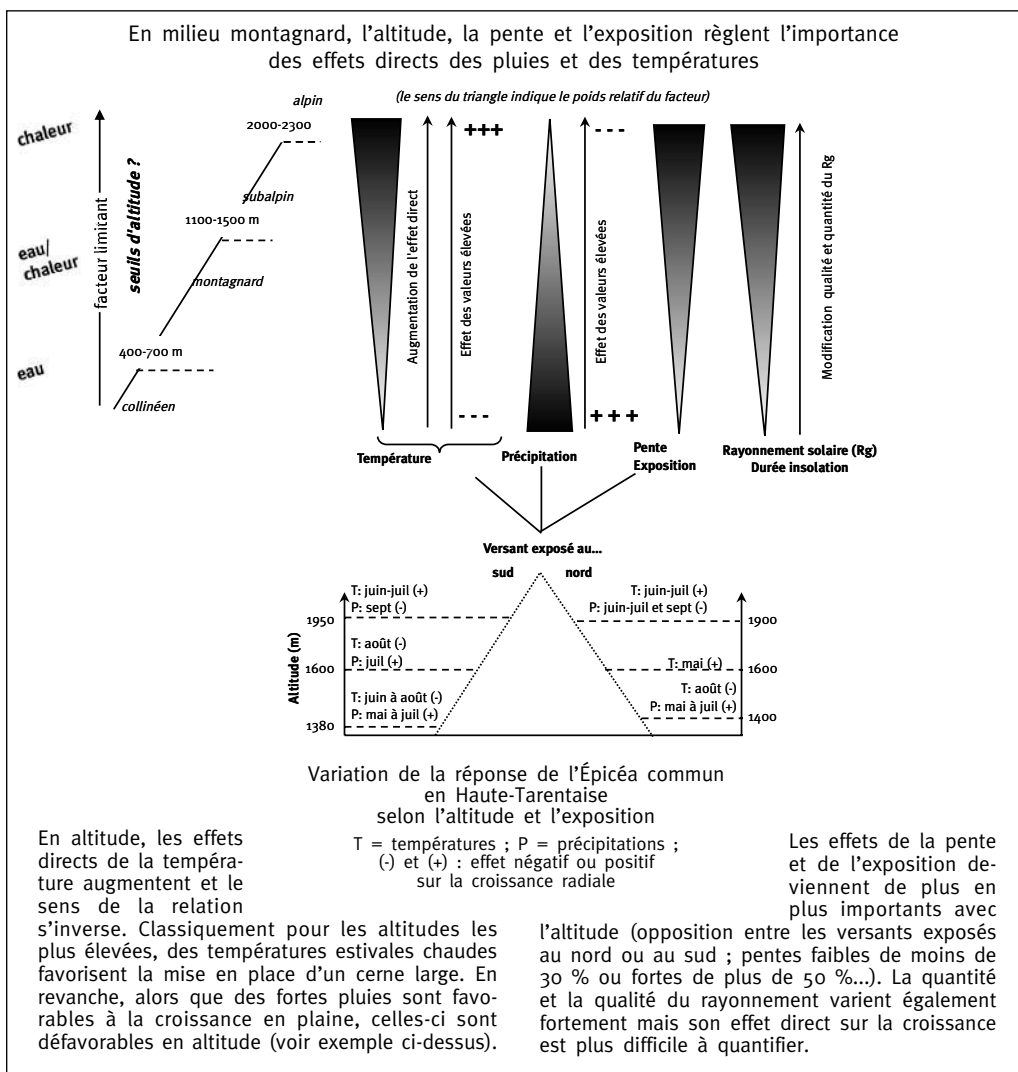
#### • Les peuplements sous climat alpin

Plusieurs études ont analysé la divergence sur le Pin cembro (*Pinus cembra*) dans l'arc alpin de la France à l'Autriche (Carrer *et al.*, 2007 ; Oberhuber *et al.*, 2008 ; Leonelli *et al.*, 2009 ; Saulnier *et al.*, 2011). Ces travaux confirment le rôle majeur et positif des températures estivales (mai à août) pour la croissance des cembraies et mettent en évidence des divergences notables mais différentes selon les contextes. Ainsi, dans les parties Ouest (arc franco-italien) et Est (Tyrol) des Alpes, une baisse générale de la sensibilité aux températures estivales (juillet ou août) a été observée au cours du XX<sup>e</sup> siècle suggérant une levée de contrainte de croissance. Dans la moitié Est, une forte réduction de la croissance radiale a également été observée depuis les années 1980, réduction que les auteurs attribuent à l'apparition d'un stress hydrique estival. Des résultats inverses ont été obtenus dans les Alpes italiennes centrales avec une augmentation de la

corrélation entre la largeur de cerne et la température de juillet, notamment en versant exposé au nord. Dans ce contexte, il semble que la levée de contrainte touche davantage les phases printanières avec une sensibilité de plus en plus faible aux conditions thermiques de (mai)-juin (surtout pour les sites exposés au sud-ouest). Ces travaux sur le Pin cembro s'accordent néanmoins à dire que les conditions thermiques et hydriques de l'automne (septembre à novembre) et de l'hiver (décembre) de l'année précédant la mise en place du cerne jouent un rôle de moins en moins important sur la croissance alors que celui des températures du mois de mars augmente fortement.

Dans les Alpes, la divergence a aussi été étudiée sur l'Épicéa commun et le Mélèze. Là encore, les résultats diffèrent selon les études. Sur un réseau de 124 peuplements de Mélèze et d'Épicéa

**FIGURE 3** SCHEMA SYNTHETIQUE DE LA VARIABILITE DES EFFETS DU CLIMAT SUR LA CROISSANCE RADIALE DES ARBRES EN MONTAGNE





répartis sur l'ensemble des Alpes (Suisse, Italie, Autriche), la sensibilité des essences est restée constante sur la période 1864-2003 (Büntgen *et al.*, 2008 ; Wilson *et al.*, 2007). D'autres études menées à une plus petite échelle ont cependant mis en évidence une instabilité des relations cerne-climat. Dans trois pessières alpines suisses au-dessus de 1 500 m, Büntgen *et al.* (2006) ont montré une perte de sensibilité aux températures estivales (juin à août) et une augmentation du rôle des températures de mai et des pluies de la fin de l'été précédent (août). De même, sur 17 peuplements de Mélèze situés entre 1 800 et 2 200 m d'altitude à l'est de l'arc alpin italien, Carrer et Urbinati (2006) ont illustré l'augmentation de la sensibilité à la sécheresse du début de saison de végétation entre 1800 et 1999.

Des études ont aussi été menées dans les Pyrénées (1 700 à 2 400 m) sur le Sapin pectiné, le Pin à crochets et le Pin sylvestre (Tardif *et al.*, 2003). Depuis les années 1950, la sensibilité au climat des trois espèces a fortement augmenté, se traduisant par une fréquence plus élevée d'années à croissance « extrême » (cernes très fins ou très larges) et une plus forte sensibilité aux températures estivales (juin et surtout juillet). Comme pour le Pin cembro, ces espèces présentent une baisse de sensibilité aux conditions automnales de l'année précédente (température d'octobre).

- *Les peuplements sous climat méditerranéen*

Bien que très variable spatialement, le climat méditerranéen se caractérise généralement par des hivers et des automnes pluvieux et par une réduction très importante des pluies estivales induisant des adaptations fortes des espèces aux sécheresses. Les hivers pouvant être très froids (en altitude), la végétation doit en réalité faire face à un double stress thermique et hydrique. Outre l'homogénéisation de la réponse des espèces au climat présentée précédemment, la majorité des travaux en contexte montagnard méditerranéen met en évidence une hausse de la sensibilité à la sécheresse estivale. Cette hausse est largement reliée à l'augmentation des conditions d'aridité et concerne de nombreuses essences : le Sapin dans les Pyrénées espagnoles (Macias *et al.*, 2006), les Pins (noir, sylvestre et à crochets) au nord et à l'est de la péninsule Ibérique (Andreu *et al.*, 2007) et en Catalogne (Planells *et al.*, 2009 ; Martin-Benito *et al.*, 2010). Dans cette dernière étude, les auteurs observent une augmentation de la sensibilité aux précipitations des mois précédents la mise en place du cerne (décembre à avril) suggérant une hausse de l'importance des pluies tout au long de l'année. Une étude récente sur le Sapin pectiné dans le sud de l'Italie aboutit cependant à des résultats différents avec une perte de sensibilité aux conditions estivales (Carrer *et al.*, 2010).

Comme dans l'hémisphère nord, certains auteurs ont montré que ces modifications climatiques avaient déjà eu des conséquences sur le niveau de croissance des arbres. Ainsi, sur des pins noirs poussant dans l'est de l'Espagne (à l'altitude de 1 100 et 1 470 m), Martin-Benito *et al.* (2010) ont observé des réductions notables de croissance dans 72 % des cas pour les sites les plus arides (au sud de la zone) et 40 % pour les sites plus humides (au nord). À l'inverse, pour quelques peuplements de pins (5 à 25 % selon la zone considérée), les auteurs mettent en évidence une accélération de la croissance reliée à l'effet positif du réchauffement hivernal sur la mise en place du cerne.

En conclusion, il apparaît que, en contexte alpin, les résultats sont proches de ceux obtenus dans les hautes latitudes de l'hémisphère nord, avec un rôle majeur et positif des températures estivales sur la croissance des arbres. L'évolution temporelle de cette sensibilité varie fortement selon la zone d'étude et l'exposition, suggérant des interactions complexes de type « espèce x situation géographique x topoclimat ». En contexte méditerranéen, la majorité des études mettent en évidence une augmentation des contraintes hydrique et thermique estivales pouvant se traduire par des baisses de croissance notables.

## Le cas des régions de plaine

En plaine, les variations interannuelles de croissance des arbres dépendent davantage du régime hydrique que de l'effet direct de la température. Ce dernier se révèle néanmoins important lors d'années exceptionnellement froides (1956, 1962, 1985, 1995) ou chaudes (1976, 2003) et sous climat continental (fréquence élevée des gelées). L'effet des pluies peut être évidemment très fortement modulé selon le contexte local (notamment la RUM). Ainsi, on peut s'attendre à un effet différentiel du réchauffement climatique le long du gradient de continentalité mais aussi selon les conditions locales d'approvisionnement en eau.

Dans la moitié ouest de l'Europe (climat océanique à semi-continental), on observe une hausse générale de la sensibilité à la sécheresse estivale. En Allemagne, l'étude menée par Friedrichs *et al.* (2009) sur le Chêne sessile, le Hêtre et le Pin sylvestre a clairement montré que la stabilité temporelle des relations cerne-climat variait selon le contexte climatique : la sensibilité à la sécheresse a augmenté depuis les années 1950 dans les contextes humides, contre une relative stabilité en contexte sec, où la contrainte était déjà présente au début du siècle. Une étude récente menée sur le Chêne sessile en France souligne, quant à elle, une plus forte sensibilité aux conditions automnales et une perte de sensibilité aux conditions hivernales et estivales (juillet) (Mérian *et al.*, 2011). Enfin, dans un climat plus froid en Irlande, Garcia-Suarez *et al.* (2009) ont observé que la croissance du Hêtre était davantage limitée par les températures maximales de mai à juillet depuis les années 1980.

À l'inverse, sous des climats plus continentaux, il semble que la sensibilité au climat ait récemment diminué. En Bavière sur des sapinières poussant à faibles altitudes (de 420 à 885 m, moyenne 600 m), Wilson et Elling (2004) ont mis en évidence que les arbres ne répondaient plus aux pluies pendant la saison de végétation (mai à septembre) depuis le début des années 1960 alors que ce facteur expliquait près de 45 % de la variabilité interannuelle au début du siècle. Cette divergence ne serait pas le résultat des modifications climatiques mais l'expression des émissions d'ozone qui ont fortement augmenté à cette période. La forte sensibilité du Sapin à ce composé s'est traduite par d'importantes réductions de croissance et une incapacité des arbres à répondre au climat. En Autriche, sur des pineraies de Pin noir (de 260 à 700 m ; moyenne 440 m), Leal *et al.* (2008) ont mis en évidence une baisse de sensibilité au cumul des pluies d'avril à juillet depuis les années 1950, accompagnée d'une croissance plus forte et plus instable. Les auteurs évoquent les effets combinés du rallongement de la saison de végétation, du CO<sub>2</sub> atmosphérique (effet positif sur l'efficacité d'utilisation de l'eau) et des dépôts azotés pour expliquer ces tendances.

Enfin, sous le climat méditerranéen très sec de la Grèce, la réduction de 20 à 25 % des précipitations au cours du XX<sup>e</sup> siècle a entraîné une hausse des arrière-effets, avec aujourd'hui une croissance dépendante des pluies cumulées sur les 5 années précédentes, contre seulement 2 années avant 1970 (Sarris *et al.*, 2007). Ce changement de sensibilité s'est accompagné d'une forte diminution du niveau de croissance des arbres.

En conclusion, dans les contextes de plaine, les études tendent à montrer que la sensibilité à la sécheresse printanière ou estivale a augmenté au cours des dernières décennies. Cette augmentation est d'autant plus importante sous climat chaud et sec (gradient de continentalité).

## QUELLES SONT LES CONSÉQUENCES POUR LA RECHERCHE ET LA GESTION ?

Même si les observations apparaissent parfois contradictoires, il semble bien que les écosystèmes forestiers aient déjà commencé à s'ajuster aux nouvelles conditions environnementales.

Dans le futur, il est raisonnable de penser que les arbres vont pousser dans un environnement de plus en plus contraignant et devront donc encore ajuster leur comportement à ces nouvelles conditions. La capacité adaptative des plantes à la variabilité environnementale ayant ses limites, la question est de savoir si celles-ci seront suffisantes pour faire face aux changements. On peut imaginer que les stratégies d'allocation des ressources aux différentes fonctions changeront avec des conséquences sur la croissance des arbres, sur leur reproduction et donc sur le maintien ou l'extension des espèces et des populations. À long terme, ces modifications des régimes climatiques pourraient donc compromettre dans un premier temps la croissance des arbres et, dans un second temps, leur vitalité et leur survie et ceci par le jeu des arrière-effets du climat. Des études menées en France dans les années 1980 suite aux symptômes alarmants de dépérissement observés dans de nombreux écosystèmes forestiers ont déjà illustré très clairement ces arrière-effets. Des études plus récentes en partie citées dans cet article confirment que l'instabilité climatique peut modifier ces arrière-effets et entraîner des pertes de vitalité et des mortalités chez des espèces réputées résistantes au stress hydrique comme les Pins ou les Chênes méditerranéens (Dobbertin *et al.*, 2005 ; Sarris *et al.*, 2007 ; Thabeet *et al.*, 2009) ou pour les espèces poussant à la limite de leur aire de répartition (Carcaillet et Muller, 2005).

Pour la recherche, une des conséquences de cette instabilité de la réponse au cours du XX<sup>e</sup> siècle concerne le domaine des reconstructions climatiques (Garcia-Suarez *et al.*, 2009). Ainsi, du fait de cette divergence, il devient plus difficile d'élaborer des relations sur une période et de décrire la réponse durant une autre période. De la même façon, si le déterminisme climatique de la croissance évolue au cours du temps, le paramétrage des différents modèles d'estimation des bilans de carbone et de prédiction des accroissements des peuplements forestiers sera également fortement compliqué. On peut donc envisager une augmentation de l'incertitude des diverses prédictions. Même si les modifications des conditions environnementales sont les facteurs les plus souvent envisagés pour expliquer ces divergences, des modifications de structure au sein des peuplements liées à des interventions passées ou à des phases dynamiques naturelles peuvent être évoquées (Tessier, 1989).

Pour le praticien, une modification de la composition ou de la structure des écosystèmes forestiers est tout à fait envisageable (Piedallu *et al.*, 2009). Pour atténuer les effets des modifications environnementales sur la dynamique forestière, les actions qui peuvent être mises en place rapidement concernent principalement les méthodes de gestion car on sait, par exemple, que le diamètre d'un arbre modifie fortement sa réaction au climat (Mérian et Lebourgeois, 2011). Les travaux en cours sur l'effet des mélanges, de la compétition et des éclaircies sur la réponse au climat des essences forestières devraient apporter un certain nombre d'éléments de réponse aux gestionnaires.

En conclusion, les études menées actuellement suggèrent que les écosystèmes forestiers ont commencé à s'ajuster aux nouvelles conditions de croissance. Cependant, les effets à long terme sont encore largement méconnus. Si le réchauffement peut dans certains contextes se traduire par une levée de contrainte et stimuler la croissance, le dépassement de l'optimum pourrait induire l'apparition de nouvelles limitations.

François LEBOURGEOIS – Pierre MÉRIAN

UMR1092, Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt Bois (LERFoB)

AgroParisTech, Centre de Nancy

14 rue Girardet – CS 14216

F-54042 NANCY Cedex

et

UMR1092, Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt Bois (LERFoB)

Centre INRA de Nancy

F-54280 CHAMPENOUX

(francois.lebourgeois@agroparistech.fr)

(pierre.merian@agroparistech.fr)

## BIBLIOGRAPHIE

## Thème 1 : les études menées sur les résineux

- ANDREU (L.), GUTIERREZ (E.), MACIAS (M.), RIBAS (M.), BOSCH (O.), CAMARERO (J.J.). — Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. — *Global Change Biology*, vol. 13, n° 4, 2007, pp. 804-815.
- BECKER (M.). — Bilan de santé actuel et rétrospectif du Sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Étude écologique et dendrochronologique. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 44, n° 4, 1987, pp. 379-402.
- BECKER (M.). — The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 19, 1989, pp. 1110-1117.
- BERT (D.). — 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*, vol. 14, n° 2, 1993, pp. 229-246.
- BERT (D.), BECKER (M.). — Vitalité actuelle et passée du Sapin (*Abies alba* Mill.) dans le Jura. Étude dendro-écologique. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 47, n° 5, 1990, pp. 395-412.
- BIGLER (C.), BRAKER (O.U.), BUGMANN (H.), DOBBERTIN (M.), RIGLING (A.). — Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Switzerland. — *Ecosystems*, vol. 9, n° 3, 2006, pp. 330-343.
- CARRER (M.), NOLA (P.), EDUARD (J.L.), MOTTA (R.), URBINATI (C.). — Regional variability of climate-growth relationships in *Pinus cembra* high elevation forests in the Alps. — *Journal of Ecology*, vol. 95, n° 5, 2007, pp. 1072-1083.
- DESPLANQUE (C.), ROLLAND (C.), MICHALET (R.). — Dendroécologie comparée du Sapin blanc (*Abies alba*) et de l'Épicéa commun (*Picea abies*) dans une vallée alpine de France. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 28, n° 5, 1998, pp. 737-748.
- GUIOT (J.), TESSIER (L.), SERRE-BACHET (F.). — Application de la modélisation ARMA en dendroclimatologie. — *Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris*, vol. 294, série III, 1982, pp. 133-136.
- GUTIÉRREZ (E.). — Dendroclimatological study of *Pinus sylvestris* L. in southern Catalonia (Spain). — *Tree-Ring Bulletin*, vol. 49, n° 1, 1989, pp. 1-9.
- LEBOURGEOIS (F.). — Climatic signals in earlywood, latewood and total ring width of Corsican pine from western France. — *Annals of Forest Science*, vol. 57, n° 2, 2000, pp. 155-164.
- LEBOURGEOIS (F.), RATHGEBER (C.), ULRICH (E.). — Effet de la variabilité climatique et des événements extrêmes sur la croissance d'*Abies alba*, *Picea abies* et *Pinus sylvestris* en climat tempéré français. — *Revue forestière française*, vol. LXII, n° 1, 2010a, pp. 7-23.
- LEBOURGEOIS (F.), RATHGEBER (C.), ULRICH (E.). — Sensitivity of French temperature coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). — *Journal of Vegetation Science*, vol. 21, n° 2, 2010b, pp. 364-376.
- MACIAS (M.), ANDREU (L.), BOSCH (O.), CAMARERO (J.J.), GUTIERREZ (E.). — Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* Mill.) water stress in its south-western distribution limit. — *Climatic Change*, vol. 79, n° 3-4, 2006, pp. 289-313.
- NICOLUSSI (K.), BORTENSCHLAGER (S.), KÖRRNER (C.). — Increase in Tree-ring width subalpine *Pinus cembra* from the central Alps that may be CO<sub>2</sub>-related. — *Trees*, vol. 9, n° 4, 1995, pp. 181-189.
- OBERHUBER (W.), KOFLER (W.). — Dendroclimatological spring rainfall reconstruction for an inner Alpine dry valley. — *Theoretical and Applied Climatology*, vol. 71, n° 1-2, 2002, pp. 97-106.
- OBERHUBER (W.), STUMBOCK (M.), KOFLER (W.). — Climate-tree-growth relationships of Scots pine stands (*Pinus sylvestris* L.) exposed to soil dryness. — *Trees - Structure and Function*, vol. 13, n° 1, 1998, pp. 19-27.
- PETITCOLAS (V.), ROLLAND (C.), MICHALET (R.). — Croissance de l'Épicéa, du Mélèze, du Pin cembro et du Pin à crochets en limite supérieure de la forêt dans quatre régions des Alpes françaises. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 54, n° 8, 1997, pp. 731-745.
- REBETEZ (M.), DOBBERTIN (M.). — Climate change may already threaten Scots pine stands in the Swiss Alps. — *Theoretical and Applied Climatology*, vol. 79, n° 1-2, 2004, pp. 1-9.
- RICHTER (K.), ECKSTEIN (D.), HOLMES (R.L.). — The dendrochronological signal of pine trees (*Pinus* spp.) in Spain. — *Tree-Ring Bulletin*, vol. 51, n° 1, 1991, pp. 1-13.

- ROLLAND (C.), LEMPÉRIÈRE (G.). — Effects of climate on radial growth of Norway spruce and interactions with attacks by the bark beetle *Dendroctonus micans* (Kug., *Coleoptera: Scolytidae*): a dendroecological study in the French Massif Central. — *Forest Ecology and Management*, vol. 201, n° 1, 2004, pp. 89-104.
- ROLLAND (C.), PETITCOLAS (V.), MICHALET (R.). — Changes in radial tree growth for *Picea abies*, *Larix decidua*, *Pinus cembra* and *Pinus uncinata* near the alpine timberline since 1750. — *Trees - Structure and Function*, vol. 13, n° 1, 1998, pp. 40-53.
- TARDIF (J.), CAMARERO (J.J.), RIBAS (M.), GUTIERREZ (E.). — Spatiotemporal variability in tree growth in the Central Pyrenees: Climatic and site influences. — *Ecological Monographs*, vol. 73, n° 2, 2003, pp. 241-257.
- TESSIER (L.). — Analyse dendroclimatologique comparée de six populations de *Pinus sylvestris* (L.) dans la Drôme. — *Ecologia Mediterranea*, vol. 8, n° 3, 1982, pp. 185-202.
- TESSIER (L.). — Approche dendroclimatologique de l'écologie de *Pinus sylvestris* L. et *Quercus pubescens* Willd dans le Sud-Est de la France. — *Acta Oecologica*, vol. 7(21), n° 4, 1986, pp. 339-355.
- TESSIER (L.). — Spatio-temporal analysis of climate-tree ring relationships. — *New Phytologist*, vol. 111, n° 3, 1989, pp. 517-529.
- TESSIER (L.), SERRE-BACHET (F.), GUIOT (J.). — Pollution fluorée et croissance radiale des conifères en Maurienne (Savoie France). — *Annales des Sciences forestières*, vol. 47, n° 4, 1990, pp. 309-323.
- WEBER (P.), BUGMANN (H.), RIGLING (A.). — Radial growth responses to drought of *Pinus sylvestris* and *Quercus pubescens* in an inner-Alpine dry valley. — *Journal of Vegetation Science*, vol. 18, n° 6, 2007, pp. 777-792.

## Thème 2 : les études menées sur les feuillus

- BECKER (M.), NIEMINEN (T.M.), GEREMIA (F.). — Short-term variations and long-term changes in oak productivity in northeastern France. The role of climate and atmospheric CO<sub>2</sub>. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 51, n° 5, 1994, pp. 477-492.
- DITTMAR (C.), ZECH (W.), ELLING (W.). — Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe - a dendroecological study. — *Forest Ecology and Management*, vol. 173, 2003, pp. 63-78.
- DITTMAR (C.), FRICKE (W.), ELLING (W.). — Impact of late frost events on radial growth of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Germany. — *European Journal of Forest Research*, vol. 125, n° 3, 2006, pp. 249-259.
- DOLEZAL (J.), MAZUREK (P.), KLIMESOVA (J.). — Oak decline in southern Moravia: the association between climate change and early and late wood formation in oaks. — *Preslia*, vol. 82, n° 3, 2010, pp. 289-306.
- FRIEDRICH (D.A.), TROUET (V.), BUNTGEN (U.), FRANK (D.C.), ESPER (J.), NEUWIRTH (B.), LOFFLER (J.). — Species-specific climate sensitivity of tree growth in Central-West Germany. — *Trees-Structure and Function*, vol. 23, n° 4, 2009, pp. 729-739.
- GARCIA-SUAREZ (A.M.), BUTLER (C.J.), BAILLIE (M.G.L.). — Climate signal in tree-ring chronologies in a temperate climate: a multi-species approach. — *Dendrochronologia*, vol. 27, n° 3, 2009, pp. 183-198.
- LEBOURGEOIS (F.). — Approche dendroécologique de la sensibilité du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) au climat en France et en Europe. — *Revue forestière française*, vol. LVII, n° 1, 2005, pp. 33-50.
- LEBOURGEOIS (F.). — Sensibilité au climat des Chênes sessile et pédonculé dans le réseau RENECOFOR. Comparaison avec les hêtraies. — *Revue forestière française*, vol. LVIII, n° 1, 2006, pp. 29-44.
- LEBOURGEOIS (F.), BRÉDA (N.), ULRICH (E.), GRANIER (A.). — Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). — *Trees*, vol. 19, n° 4, 2005, pp. 385-401.
- LEBOURGEOIS (F.), COUSSEAU (G.), DUCOS (Y.). — Étude d'une chênaie sessiliflore exceptionnelle : la futaie des Clos (Sarthe). — *Revue forestière française*, vol. LV, n° 3, 2003, pp. 333-346.
- LEBOURGEOIS (F.), COUSSEAU (G.), DUCOS (Y.). — Climate-tree-growth relationships of *Quercus petraea* Mill. stand in the Forest of Berce ("Futaie des Clos", Sarthe, France). — *Annals of Forest Science*, vol. 61, n° 4, 2004, pp. 361-372.
- LEBOURGEOIS (F.), SPICHER (F.), LEFÈVRE (Y.). — Relations croissance du Chêne pédonculé et climat sur deux types de sol à nappe temporaire en Lorraine (rédoxisol acide et pèlosol différencié). — *Revue forestière française*, vol. LX, n° 4, 2008, pp. 411-424.

- MÉRIAN (P.), BONTEMPS (J.-D.), BERGÈS (L.), LEBOURGEOIS (F.). — Déterminisme climatique des années de croissance extrême chez le Chêne sessile dans la moitié Nord de la France. — *Collection Edytem*, vol. 11, 2010, pp. 37-44.
- MÉRIAN (P.), BONTEMPS (J.-D.), BERGÈS (L.), LEBOURGEOIS (F.). — Temporal instability in climate sensitivity of sessile oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) under temperate conditions. — *Plant Ecology*, 2011, (accepted).
- MÉRIAN (P.), LEBOURGEOIS (F.). — Size-mediated climate-growth relationships in temperate forests: A multi-species analysis. — *Forest Ecology and Management*, vol. 261, n° 8, 2011, pp. 1382-1391.
- TESSIER (L.), NOLA (P.), SERRE-BACHET (F.). — Deciduous *Quercus* in the Mediterranean region: tree-ring/climate relationships. — *New Phytologist*, vol. 126, n° 2, 1994, pp. 355-367.

### Divergence et autres thèmes

- BARBER (V.A.), JUDAY (G.P.), FINNEY (B.P.). — Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. — *Nature*, vol. 405, n° 6787, 2000, pp. 668-673.
- BONTEMPS (J.-D.), HERVÉ (J.-C.), DHÔTE (J.-F.). — Long-Term Changes in Forest Productivity: A Consistent Assessment in Even-Aged Stands. — *Forest Science*, vol. 55, n° 6, 2009, pp. 549-564.
- BRIFFA (K.R.), OSBORN (T.J.), SCHWEINGRUBER (F.H.). — Large-scale temperature inferences from tree rings: a review. — *Global and Planetary Change*, vol. 40, n° 1-2, 2004, pp. 11-26.
- BRIFFA (K.R.), SCHWEINGRUBER (F.H.), JONES (P.D.), OSBORN (T.J.), SHIYATOV (S.G.), VAGANOV (E.A.). — Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes. — *Nature*, vol. 391, n° 2, 1998, pp. 678-682.
- BÜNTGEN (U.), FRANK (D.C.), SCHMIDHALTER (M.), NEUWIRTH (B.), SEIFERT (M.), ESPER (J.). — Growth/climate response shift in a long subalpine spruce chronology. — *Trees-Structure and Function*, vol. 20, n° 1, 2006, pp. 99-110.
- BÜNTGEN (U.), FRANK (D.), WILSON (R.), CARRER (M.), URBINATI (C.). — Testing for tree-ring divergence in the European Alps. — *Global Change Biology*, vol. 14, n° 10, 2008, pp. 2443-2453.
- CARCAILLET (C.), MULLER (S.D.). — Holocene tree-limit and distribution of *Abies alba* in the inner French Alps: anthropogenic or climatic changes? — *Boreas*, vol. 34, n° 4, 2005, pp. 468-476.
- CARRER (M.), ANFODILLO (T.), URBINATI (C.), CARRARO (V.). — High-altitude forest sensitivity to global warming: results from long-term and short-term analyses in the eastern Italian Alps. — pp. 171-189. *In* : The Impacts of Climatic Variability on Forests / M. Beniston and J.L. Innes, Editors. — Berlin : Springer-Verlag, 1998 (Lecture notes in earth sciences ; 74).
- CARRER (M.), NOLA (P.), MOTTA (R.), URBINATI (C.). — Contrasting tree-ring growth to climate responses of *Abies alba* toward the southern limit of its distribution area. — *Oikos*, vol. 119, n° 9, 2010, pp. 1515-1525.
- CARRER (M.), URBINATI (C.). — Long-term change in the sensitivity of tree-ring growth to climate forcing in *Larix decidua*. — *New Phytologist*, vol. 170, n° 4, 2006, pp. 861-871.
- CHARRU (M.), SEYNAVE (I.), MORNEAU (F.), BONTEMPS (J.-D.). — Recent changes in forest productivity: An analysis of national forest inventory data for common beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France. — *Forest Ecology and Management*, vol. 260, n° 5, 2010, pp. 864-874.
- D'ARRIGO (R.), WILSON (R.), LIEPERT (B.), CHERUBINI (P.). — On the 'Divergence Problem' in Northern Forests: A review of the tree-ring evidence and possible causes. — *Global and Planetary Change*, vol. 60, n° 3-4, 2008, pp. 289-305.
- DÉQUÉ (M.). — Frequency of precipitation and temperature extremes over France in an anthropogenic scenario: Model results and statistical correction according to observed values. — *Global and Planetary Change*, vol. 57, n° 1-2, 2007, pp. 16-26.
- DESLAURIERS (A.), ROSSI (S.), ANFODILLO (T.), SARACINO (A.). — Cambial phenology, wood formation and temperature thresholds in two contrasting years at high altitude in southern Italy. — *Tree Physiology*, vol. 28, n° 6, 2008, pp. 863-871.
- DOBBERTIN (M.), MAYER (P.), WOHLGEMUTH (T.), FELDMEYER-CHRISTE (E.), GRAF (U.), ZIMMERMANN (N.E.), RIGLING (A.). — The decline of *Pinus sylvestris* L. forests in the Swiss Rhone Valley - a result of drought stress? — *Phyton-Annales Rei Botanicae*, vol. 45, n° 4, 2005, pp. 153-156.
- IPCC. — Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the IPCC. — Cambridge, United Kingdom and New York : Cambridge University Press, 2007. — 114 p.

- LEAL (S.), EAMUS (D.), GRABNER (M.), WIMMER (R.), CHERUBINI (P.). — Tree rings of *Pinus nigra* from the Vienna basin region (Austria) show evidence of change in climatic sensitivity in the late 20th century. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, n° 4, 2008, pp. 744-759.
- LEBOURGEOIS (F.), GRANIER (A.), BRÉDA (N.). — Une analyse des changements climatiques en France entre 1956 et 1997. Réflexions en terme de conséquences pour les écosystèmes forestiers. — *Annals of Forest Science*, vol. 58, n° 7, 2001, pp. 733-754.
- LEBOURGEOIS (F.), MÉRIAN (P.), COURDIÉ (F.), LADIER (P.), DREYFUS (P.). — Instability of climate in tree-ring width in Mediterranean mountains : a multi-species analysis. — *Trees-Structure and Function*, 2011 (submitted).
- LEBOURGEOIS (F.), PIERRAT (J.-C.), PEREZ (V.), PIEDALLU (C.), CECCHINI (S.), ULRICH (E.). — Simulating phenological shifts in French temperate forests under two climatic change scenarios and four driving GCMs. — *International Journal of Biometeorology*, vol. 54, n° 5, 2010c, pp. 563-581.
- LEONELLI (G.), PELFINI (M.), BATTIPAGLIA (G.), CHERUBINI (P.). — Site-aspect influence on climate sensitivity over time of a high-altitude *Pinus cembra* tree-ring network. — *Climatic Change*, vol. 96, n° 1-2, 2009, pp. 185-201.
- LINDNER (M.), MAROSCHEK (M.), NETHERER (S.), KREMER (A.), BARBATI (A.), GARCIA-GONZALO (J.), SEIDL (R.), DELZON (S.), CORONA (P.), KOLSTROM (M.), LEXER (M.J.), MARCHETTI (M.). — Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. — *Forest Ecology and Management*, vol. 259, n° 4, 2010, pp. 698-709.
- LYOYD (A.H.), BUNN (A.G.). — Responses of the circumpolar boreal forest to 20th century climate variability. — *Environmental Research Letters*, vol. 2, n° 4, 2007, doi:10.1088/1748-9326/2/4/045013.
- MARTIN-BENITO (D.), DEL RIO (M.), CANELLAS (I.). — Black pine (*Pinus nigra* Arn.) growth divergence along a latitudinal gradient in Western Mediterranean mountains. — *Annals of Forest Science*, vol. 67, n° 4, 2010, article n° 401.
- MOISSELIN (J.-M.), SCHNEIDER (M.), CANELLAS (C.), MESTRE (O.). — Les changements climatiques en France au XX<sup>e</sup> siècle. Étude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. — *La Météorologie*, n° 38, 2002, pp. 45-56.
- OBERHUBER (W.), KOFLER (W.), PFEIFER (K.), SEEBER (A.), GRUBER (A.), WIESER (G.). — Long-term changes in tree-ring-climate relationships at Mt. Patscherkofel (Tyrol, Austria) since the mid-1980s. — *Trees-Structure and Function*, vol. 22, n° 1, 2008, pp. 31-40.
- PIEDALLU (C.), PEREZ (V.), GÉGOUT (J.-C.), LEBOURGEOIS (F.), BERTRAND (R.). — Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Épicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France. — *Revue forestière française*, vol. LXI, n° 6, 2009, pp. 567-593.
- PLANELLS (O.), GUTIERREZ (E.), HELLE (G.), SCHLESER (G.H.). — A forced response to twentieth century climate conditions of two Spanish forests inferred from widths and stable isotopes of tree rings. — *Climatic Change*, vol. 97, n° 1-2, 2009, pp. 229-252.
- PLANTON (S.), DÉQUÉ (M.), CHAUVIN (F.), TERRAY (L.). — Expected impacts of climate change on extreme climate events. — *Comptes Rendus Geoscience*, vol. 340, n° 9-10, 2008, pp. 564-574.
- ROSSI (S.), DESLAURIERS (A.), GRICAR (J.), SEO (J.W.), RATHGEBER (C.B.K.), ANFODILLO (T.), MORIN (H.), LEVANIC (T.), OVEN (P.), JALKANEN (R.). — Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. — *Global Ecology and Biogeography*, vol. 17, n° 6, 2008, pp. 696-707.
- SARRIS (D.), CHRISTODOULAKIS (D.), KÖRNER (C.). — Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. — *Global Change Biology*, vol. 13, n° 6, 2007, pp. 1187-1200.
- SAULNIER (M.), EDOUARD (J.-L.), CORONA (C.), GUIBAL (F.). — Climate/growth relationships in a *Pinus cembra* high-elevation network in the Southern French Alps. — *Annals of Forest Science*, vol. 68, n° 1, 2011, pp. 189-200.
- THABEET (A.), VENNETIER (M.), GADBIN-HENRY (C.), DENELLE (N.), ROUX (M.), CARAGLIO (Y.), VILA (B.). — Response of *Pinus sylvestris* L. to recent climatic events in the French Mediterranean region. — *Trees-Structure and Function*, vol. 23, n° 4, 2009, pp. 843-853.
- WILMKING (M.), JUDAY (G.P.), BARBER (V.A.), ZALD (H.S.J.). — Recent climate warming forces contrasting growth responses of white spruce at treeline in Alaska through temperature thresholds. — *Global Change Biology*, vol. 10, n° 10, 2004, pp. 1724-1736.
- WILMKING (M.), MYERS-SMITH (I.). — Changing climate sensitivity of black spruce (*Picea mariana* Mill.) in a peatland-forest landscape in Interior Alaska. — *Dendrochronologia*, vol. 25, n° 3, 2008, pp. 167-175.

- WILSON (R.), ELLING (W.). — Temporal instability in tree-growth/climate response in the Lower Bavarian Forest region: implications for dendroclimatic reconstruction. — *Trees-Structure and Function*, vol. 18, n° 1, 2004, pp. 19-28.
- WILSON (R.), D'ARRIGO (R.), BUCKLEY (B.), BÜNTGEN (U.), ESPER (J.), FRANK (D.), LUCKMAN (B.), PAYETTE (S.), VOSE (R.), YOUNGBLUT (D.). — A matter of divergence: Tracking recent warming at hemispheric scales using tree ring data. — *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, vol. 112, n° D17103, 2007, doi:10.1029/2006JD008318.
- ZHANG (Y.X.), WILMKING (M.). — Divergent growth responses and increasing temperature limitation of Qinghai spruce growth along an elevation gradient at the northeast Tibet Plateau. — *Forest Ecology and Management*, vol. 260, n° 6, 2010, pp. 1076-1082.

---

### **LA SENSIBILITÉ AU CLIMAT DES ARBRES FORESTIERS A-T-ELLE CHANGÉ AU COURS DU XX<sup>e</sup> SIÈCLE ? (Résumé)**

Le réchauffement important déjà observé en Europe et en France, et les prévisions à la fin du XX<sup>e</sup> siècle questionnent la communauté forestière sur la pérennité des espèces et des écosystèmes dans ce contexte en évolution rapide. L'analyse de la réponse des essences au climat peut se faire par des approches dendroclimatologiques dans lesquelles les variations interannuelles de la croissance radiale des arbres sont expliquées avec des facteurs climatiques thermiques ou hydriques. Cette analyse repose sur un principe fondamental appelé le « principe d'uniformité » qui stipule que les processus physiques et biologiques qui gouvernent la croissance des arbres poussant actuellement sont les mêmes que ceux du passé et ont le même type d'action. En d'autres termes, la réponse des arbres aux variations interannuelles du climat est supposée stable au cours du temps. Or, depuis quelques années, ce principe d'uniformité est mis à mal par les changements environnementaux qui se traduisent par une instabilité temporelle de la réponse des arbres au climat. Cette instabilité est connue sous la dénomination du « problème de la divergence ». Dans cet article, nous faisons la synthèse des connaissances actuelles sur la sensibilité au climat des principales essences forestières ainsi que des problèmes de divergence observés dans différents écosystèmes forestiers à travers l'hémisphère nord.

### **HAS SENSITIVITY OF FOREST SPECIES TO CLIMATE CHANGED IN THE 20<sup>TH</sup> CENTURY? (Abstract)**

Significant warming already observed in Europe and in France together with predictions made at the end of the 20<sup>th</sup> century raise questions in the forestry and forest-based community about the sustainability of species and ecosystems in this rapidly changing context. A dendroclimatological approach can be adopted to analyse the response of species to climate, in which inter-annual variations in radial increment are explained using temperature and water climatic factors. This analysis relies on a fundamental principle referred to as "the principle of uniformity" that sets out that the physical and biological processes that govern the growth of trees currently growing are the same as in the past and have the same type of effect. In other words, the response of trees to year-to-year climate variations is assumed to be stable over time. However, for some years now, this principle of uniformity has been challenged by environmental changes that reflect instability of tree response to climate over time. This instability is referred to as "the divergence problem". This article summarises current knowledge about the sensitivity to climate of forest species and divergence problems encountered in the various northern hemisphere forest ecosystems.