

RÉPONSE AU CLIMAT DU SAPIN (*ABIES ALBA* MILL.) ET DE L'ÉPICÉA (*PICEA ABIES* (L.) KARST.) DANS LE RÉSEAU RENECOFOR

FRANÇOIS LEBOURGEOIS

Le Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) et l'Épicéa commun (*Picea abies* (L.) Karst.) sont des espèces majeures en Europe. En France, leur aire naturelle correspond aux régions montagneuses (Alpes, Pyrénées, Vosges, Massif Central) dans lesquelles les peuplements purs ou mixtes couvrent une gamme variée de substrat et de conditions pédo-climatiques. L'habitat des deux espèces est assez comparable, mais le Sapin est absent aux altitudes les plus élevées (Becker, 1985, 1987 ; Bert et Becker, 1990 ; Pinto et Gégout, 2005). Au niveau écophysio-logique, le Sapin apparaît comme une dryade davantage sensible aux gelées et à la sécheresse que l'Épicéa qui se comporte plutôt comme une espèce post-pionnière (Becker, 1970 ; Guehl, 1985).

Au début des années 1990, différentes études ont montré que le climat, en liaison avec les conditions stationnelles et la sylviculture, jouait un rôle central sur l'état sanitaire et la vitalité des peuplements de conifères dans de nombreuses régions (Becker *et al.*, 1989 ; Bert, 1993 ; Gandolfo et Tessier, 1994). Dans le contexte du réchauffement climatique et notamment des effets potentiels des vagues de chaleur observées récemment (canicules d'août 2003 et de juillet 2006 par exemple), la question de la sensibilité des essences et de leur adaptation en réponse à ces modifications environnementales est devenue une question majeure de la communauté forestière internationale. Une meilleure connaissance des seuils de réponse des essences forestières au climat moyen mais également aux extrêmes, en liaison avec les conditions locales de croissance, devrait permettre de guider le gestionnaire dans les futurs choix des espèces à favoriser selon les contextes locaux.

C'est en partie dans cette optique que l'analyse des relations cerne-climat a été entreprise au début des années 2000 dans les peuplements du Réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers (RENECOFOR). Les résultats obtenus sur les hêtraies et les chênaies ont déjà été publiés dans la *Revue forestière française* (Lebourgeois, 2005, 2006). Cet article constitue le dernier volet de ce travail et présente les résultats obtenus dans 11 sapinières et pessières du réseau. En France, les études comparant la sensibilité au climat de ces deux essences ont été menées principalement dans des peuplements alpins de haute altitude (> 1 400 m) (Desplanque *et al.*, 1998 ; Desplanque *et al.*, 1999). À cette échelle régionale, les deux espèces ont présenté des comportements différents avec également une forte variabilité dans la réponse selon l'exposition ou l'altitude. D'une façon générale, le Sapin est apparu plus thermophile que l'Épicéa. Les conditions estivales (bilan hydrique ou température) jouent un rôle central pour les deux essences, mais l'influence des conditions de l'année précédant la mise en place du cerne est apparue plus forte chez le Sapin. Dans l'étude présentée ici, nous avons cherché à savoir si ces différences de comportement mises en évidence à une échelle spatiale assez réduite étaient également observables pour des peuplements géographiquement éloignés les uns des autres et couvrant une

gamme de milieux beaucoup plus étendue : faible altitude sous un climat frais et moyennement humide à haute altitude sous climat humide et froid. Les objectifs de cette étude sont donc :

- de définir les principaux paramètres climatiques modulant la croissance radiale pour chaque espèce,
- de mettre en évidence les effets des conditions locales sur la sensibilité au climat,
- et de comparer la réponse des deux essences.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Caractéristiques des peuplements

Les six sapinières [*Abies alba* (SP), 178 arbres] et les cinq pessières [*Picea abies* (EPC), 149 arbres] ont été échantillonnées entre 42,5° et 48,4° N et 1,2° et 7,1° E (figure 1, p. 421). Les altitudes s'échelonnent entre 400 à 1 700 m (moyenne : 1 004 m) pour une pente moyenne de 30 % (8 à 66 %) (tableau I, ci-dessous). Les peuplements sont des futaies majoritairement issues de régénération naturelle (sauf EPC 71 et EPC 88). En 1994, la densité de tiges à l'hectare variait de 315 à 746 pour une hauteur moyenne des peuplements comprise entre 22 et 34,8 m. Les âges moyens étaient compris entre 48 et 185 ans. Pour chaque site, le type de station a été identifié à partir d'une analyse floristique (Dobromez *et al.*, 1997) et de descriptions pédologiques sur deux fosses (Brêthes *et al.*, 1997). Les réserves utiles maximales en eau du sol calculées à partir des deux descriptions varient de 65 mm à 190 mm (profondeur de sol pris en compte : 150 cm) (tableau I, ci-dessous). La valeur moyenne est de 107 mm.

Analyse dendroclimatique

La méthodologie utilisée dans ce travail pour l'analyse des relations cerne-climat fait appel à des procédures classiques largement éprouvées (Fritts, 1976) et présentées en détail dans des publications précédentes (Lebourgeois, 2005, 2006, sous presse ; Lebourgeois *et al.*, 2005). Entre 29 et 30 arbres ont été carottés à cœur à 1,30 m dans chaque peuplement (une carotte par arbre). Après mesure (séparation du bois initial et final dans chaque cerne), les 327 séries individuelles (32 109 cernes) ont été interdatées à l'aide d'années caractéristiques de façon à s'assurer du bon synchronisme des séries. Ces années reflètent généralement des conditions climatiques particulières et correspondent aux années pour lesquelles au moins 75 % des arbres du peuplement présentent une variation relative de croissance d'au moins 10 % par rapport à l'année précédente. L'année sera

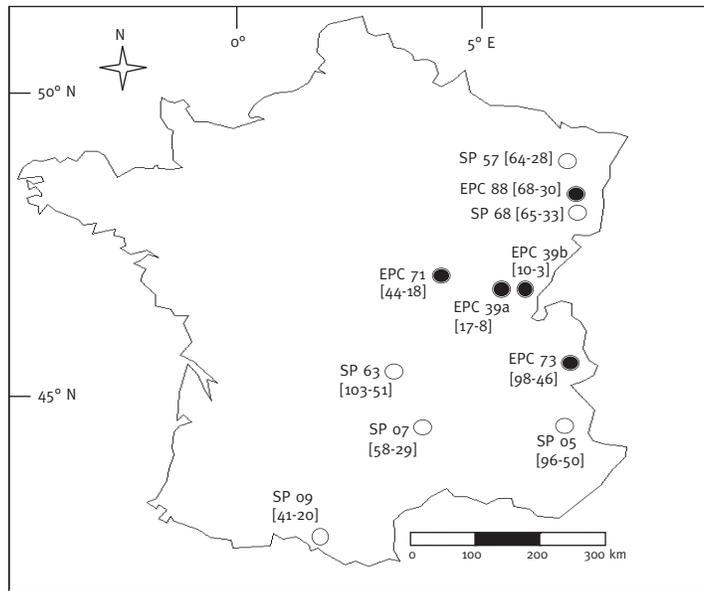
		Altitude (m)	Pente (%)	Exposition	Âge/H (ans/m)	RUM (mm)	Largeur (mm)			N
							CC	BI	BF	
<i>Picea abies</i>	EPC 39a	970	10	SE	58/30,2	65	3,09	2,31	0,78	3
	EPC 39b	1 210	8	O	106/23,6	109	1,48	1,16	0,37	3
	EPC 71	600	20	SE	48/27	149	4,00	3,15	0,85	2
	EPC 73	1 700	40	NO	185/22	118	1,13	0,82	0,31	1
	EPC 88	660	20	SO	89/34,8	88	2,21	1,46	0,75	2
<i>Abies alba</i>	SP 05	1 360	30	NE	99/28,3	190	2,51	1,42	1,09	2
	SP 07	1 300	20	O	80/25,7	92	2,84	1,84	1,00	3
	SP 09	1 100	66	NO	168/25,1	80	0,98	0,53	0,45	2
	SP 57	400	20	NO	54/27,5	103	3,38	2,16	1,22	3
	SP 63	1 040	25	SO	100/26,8	125	3,08	1,60	1,48	2
	SP 68	680	45	NO	104/29,3	60	2,03	1,26	0,77	2

positive en cas de cerne plus large et négative sinon. La part de la variation des largeurs de cernes non liée au climat a ensuite été éliminée à l'aide de programmes spécifiques (ARSTAN). Dans une seconde étape, les séries d'indices obtenus sont moyennées par date de façon à obtenir les chronologies moyennes de chaque peuplement (Lebourgeois, sous presse ; Lebourgeois *et al.*, 2005). C'est à partir de ces courbes moyennes que les relations cerne-climat sont analysées. Divers paramètres statistiques ont également été calculés afin de juger de la qualité et de la force du signal climatique contenu dans les cernes.

FIGURE 1

**LOCALISATION DES 11 PEUPELEMENTS
ET CARACTÉRISTIQUES DE LA CONTRAINTE HYDRIQUE MOYENNE
(période 1961-1990)**

La première valeur entre les crochets correspond à la durée de la sécheresse (en jours par an) et la seconde à son intensité (en millimètres ; voir texte pour explications).
SP : Sapin pectiné (*Abies alba*) EPC : Épicéa commun (*Picea abies*)



	Précipitations (mm)			Température (°C)			
	année	Njp	mai à sept.	année	mai à sept.	Tmin < 0°C	Tmax > 25°C
	1 721	167	675	5,1	11,2	168	13
	1 912	175	745	5,1	11,2	168	13
	1 283	194	493	10,3	16,0	74	49
	971	153	354	9,0	15,7	121	56
	1 142	178	504	10,2	17,1	82	58
	837	97	362	10,0	16,6	104	61
	1 394	138	489	5,8	11,7	142	14
	1 610	163	622	11,8	17,1	57	61
	973	181	401	9,1	15,6	81	33
	790	160	380	10,9	16,9	71	59
	1 860	180	612	10,2	17,1	82	58

TABLEAU I Caractéristiques des peuplements et des conditions climatiques moyennes des 11 peuplements étudiés

Âge et Hauteur moyenne (H) en 1994
RUM = réserve utile maximale en eau du sol (en mm) calculée à partir des descriptions pédologiques
CC = cerne complet, BI = bois initial, BF = bois final (moyenne en mm sur la période 1950-1994)
N = nombre de stations météorologiques du réseau Météo-France utilisées pour l'analyse (période de référence : 1961-1990)
Njp = nombre annuel de jours de pluie
Tmin < 0 °C = nombre de jours de gelée
Tmax > 25 °C = nombre de jours de forte chaleur

L'intensité et la durée de la sécheresse ont été quantifiées par le même modèle de bilan hydrique journalier que celui utilisé pour les hêtraies et les chênaies (Granier *et al.*, 1995 ; Lebourgeois, 2005, 2006). Après paramétrage précis des données stationnelles (réserve utile maximale en eau du sol, indice de surface foliaire, durée de la saison de végétation) et l'intégration des données climatiques journalières relatives aux conditions météorologiques de chaque peuplement, le modèle simule le changement du contenu en eau du sol entre deux journées successives. *In fine*, les deux variables utilisées pour l'analyse des relations cerne-climat sont un indice et un nombre de jours de déficit hydrique. Cet indice peut être cumulé mensuellement ou annuellement ou sur des périodes plus précises. Il reflète les processus de régulation stomatique des arbres selon l'évolution du contenu en eau du sol. Plus sa valeur est grande et plus l'intensité de la contrainte est forte pour les peuplements. Le nombre de jours de déficit hydrique traduit la durée de la mise en place de ces processus et donc la durée de la sécheresse. Les valeurs moyennes pour les peuplements étudiés sont présentées dans la figure 1 (p. 421). La durée moyenne de la sécheresse est de 60 jours mais varie de moins de 20 jours pour les deux pessières du Jura (EPC 39a et 39b) à environ 3 mois pour les trois peuplements (SP 63, SP 05 et EPC 73).

Pour chaque compartiment du cerne (cerne complet, bois initial et final), le déterminisme climatique des variations de croissance a été analysé sous deux angles. Dans un premier temps, seules les années caractéristiques ont été comparées aux indices de déficit issus du modèle. Cette analyse permet de mettre en évidence l'effet de conditions météorologiques extrêmes sur la croissance. Dans un second temps, les corrélations entre les paramètres climatiques et les indices de croissance ont été calculées à l'aide du programme DENDROCLIM2002 (Biondi et Waikul, 2004). Ce programme calcule les intervalles de confiance pour estimer la signification des coefficients de corrélation et des fonctions de réponse (Guiot, 1991). Les paramètres climatiques ont été organisés de façon à former des combinaisons de 24 régresseurs mensuels (12 indices de déficit hydrique et 12 températures minimales ou maximales) associant à la fois les données de l'année n et l'année $n - 1$ afin de prendre en compte d'éventuels arrière-effets. Afin de ne pas biaiser les analyses statistiques en intégrant un nombre trop important de régresseurs, seuls les arrière-effets de l'année $n - 1$ ont été testés. Les calculs permettent de préciser les variables et les périodes clés jouant un rôle significatif sur la croissance des arbres. Selon les données climatiques disponibles, les fonctions de réponse ont été calculées sur une période de 32 (1963-1994) à 46 ans (1949-1994).

RÉSULTATS

Caractéristiques des cernes annuels

Sur la période 1950-1994, la croissance radiale a varié de 1 à 1,5 mm/an pour les peuplements âgés de haute altitude (EPC 73 et 39b et SP 09) à plus de 3 mm/an pour les jeunes arbres poussant à faible altitude (SP 57 et EPC 71) (tableau I, pp. 420-421).

Concernant l'anatomie des cernes, la proportion de bois initial dans le cerne annuel est plus élevée d'en moyenne 12 % chez l'Épicéa par rapport au Sapin (tableau II, p. 423). Pour les deux espèces, cette proportion varie selon l'âge et la largeur du cerne. Globalement, la proportion diminue quand l'âge augmente mais, pour des âges cambiaux inférieurs à 50 ans, la proportion augmente avec la croissance annuelle. Ainsi, pour les âges cambiaux les plus faibles, la proportion de bois initial augmente d'environ 10 % entre 1 et 4 mm de croissance annuelle. Pour les âges cambiaux les plus élevés, le bois initial représente en moyenne 57 % du cerne annuel pour le Sapin et 72 % pour l'Épicéa.

TABLEAU II Évolution de la proportion moyenne (en %) de bois initial dans le cerne annuel selon sa largeur (en mm) et selon l'âge cambial pour chaque espèce

L'âge cambial correspond à l'âge de l'arbre au moment de l'élaboration du cerne. n = effectif de cerne

Sapin		Largeur de cerne (mm)					%	n
		< 1	[1 à 2[[2 à 3[[3 à 4[≥ 4		
Âge cambial	0-25 ans	61 %	63 %	66 %	71 %	74 %	67 %	4 104
	26-50 ans	57 %	59 %	62 %	64 %	67 %	61 %	4 440
	51-75 ans	57 %	58 %	60 %	60 %	57 %	59 %	3 832
	> 75 ans	59 %	56 %	56 %	55 %	56 %	57 %	5 496
	n	3 372	5 505	4 483	2 477	2 035	61 %	

Épicéa		Largeur de cerne (mm)					%	n
		< 1	[1 à 2[[2 à 3[[3 à 4[≥ 4		
Âge cambial	0-25 ans	70 %	72 %	75 %	77 %	82 %	77 %	3 454
	26-50 ans	71 %	72 %	72 %	73 %	76 %	72 %	3 666
	51-75 ans	72 %	71 %	69 %	69 %	74 %	71 %	2 483
	> 75 ans	72 %	72 %	74 %	72 %		73 %	4 634
	n	3 669	4 673	2 682	1 547	1 660	73 %	

Réponse aux extrêmes climatiques

Sur la période 1953-1994, le nombre d'années caractéristiques a varié de 4 à 21 (moyenne : 9). Des faibles croissances ont été observées en 1956, 1962, 1976 et 1986 (tableau III, p. 424). Une forte réduction a également été observée en 1973 pour l'Épicéa et 1991 pour le Sapin.

Les réductions des années 1986 et 1956 sont associées aux températures extrêmes de février (années les plus froides sur l'ensemble de la période étudiée). Ainsi, la moyenne des températures minimales de février a été, en moyenne, de - 8,5 °C (de - 0,5 °C à - 15,4 °C), ce qui correspond à un écart moyen par rapport à la normale de - 6,9 °C (- 1,3 °C à - 11,7 °C).

Pour les années 1962, 1976 et 1991, les réductions observées sont essentiellement la résultante d'une sécheresse dont l'intensité a été au moins deux fois supérieure à la normale (figure 2, p. 425). L'analyse de la figure 2 met clairement en évidence une dynamique d'assèchement du sol très différente pour les deux années. Pour l'année 1976, la sécheresse s'est installée entre 10 et 20 jours plus tôt que celle de 1962 (pour les deux exemples donnés), mais s'est terminée également plus tôt (environ 40 jours). L'année 1976 a donc été une sécheresse de printemps et d'été et 1962 une sécheresse d'été et d'automne.

Les années 1955, 1969 et 1977 correspondent à des fortes croissances pour le Sapin ainsi que l'année 1963 pour l'Épicéa. Elles sont essentiellement l'expression d'une absence de sécheresse ou d'une sécheresse très modérée.

Dans tous les cas, les diminutions de croissance ont été plus élevées pour le Sapin que pour l'Épicéa, confirmant la plus grande sensibilité aux conditions extrêmes (froid et sécheresse) du Sapin. Par exemple, pour les deux années froides 1956 et 1986, la réduction de croissance a été

TABEAU III Années caractéristiques observées sur le cerne complet (période 1953-1994)

Pour chaque peuplement, les années caractéristiques ont été définies comme les années pour lesquelles au moins 75 % des arbres ont présenté le même signe de changement (au moins 10 % de variation relative de croissance entre les deux années consécutives). Les chiffres indiquent les variations relatives de croissance en % (VRC %). Un signe - indique une croissance réduite. EPC et SP : *Picea abies* et *Abies alba*. Pos. : forte croissance ; Neg : faible croissance.

	<i>Picea abies</i>					<i>Abies alba</i>						N	
	EPC 39a	EPC 39b	EPC 71	EPC 73	EPC 88	SP 05	SP 07	SP 09	SP 57	SP 63	SP 68	EPC	SP
1953			32,8									1	
1954			-19,0									1	
1955		39,2		37,7			39,1		30,4	36,7		2	3
1956	-25,0	-23,9					-39,6			-35,6	-58,5	2	3
1957											76,4	1	
1958								48,3				1	
1959										34,0	-38,8	2	
1960			-24,6							-24,6	58,8	1	2
1961			34,1						23,1		50,5	1	2
1962	-26,5	-25,1	-28,0		-35,8	-30,3	-36,6		-24,5		-33,6	4	4
1963	34,4	34,8	49,5		43,6							4	
1964					-22,5	39,6	70,7		-23,1			1	3
1965			22,6			-21,4	-18,7					1	2
1966			25,6					31,0				1	1
1967			-30,4									1	
1968													
1969		36,4				21,6	25,5			54,4		1	3
1970			-20,1			-23,5						1	1
1971													
1972													
1973	-25,6		-22,6		-23,8						-27,7	3	1
1974			-32,9	-20,1								2	
1975			74,5									1	
1976	-17,9		-56,9						-42,6		-41,9	2	2
1977		24,4		31,0		26,9	23,9		72,3	28,1	110,2	2	5
1978			108,5									1	
1979													
1980			31,3	-16,6								2	
1981	32,7	27,7										2	
1982													
1983	-23,3		-35,9									2	
1984				-18,8		-19,5						1	1
1985						21,9						1	1
1986	-25,2	-22,6	-25,3			-31,5	-41,4	-37,1		-31,3	-35,6	3	5
1987						21,9						1	1
1988			45,3						38,4			1	1
1989											-21,8	1	1
1990			-23,8		-23,8							2	
1991				-20,8		-17,3			-24,4		-20,0	1	3
1992			33,5									1	
1993	56,1				43,7	29,9		43,4				2	2
1994													
Pos :	3	5	10	2	2	6	4	3	4	4	4		
Freq :	7 %	12 %	24 %	5 %	5 %	14 %	10 %	7 %	10 %	10 %	10 %		
VRC %	41,1	32,5	45,8	34,3	43,7	26,9	39,8	40,9	41,1	38,3	74,0		
Neg :	6	3	11	4	4	6	4	1	4	3	8		
Freq :	14 %	7 %	26 %	10 %	10 %	14 %	10 %	2 %	10 %	7 %	19 %		
VRC %	-23,9	-23,8	-29,0	-19,1	-26,5	-23,9	-34,1	-37,1	-28,6	-30,5	-34,7		

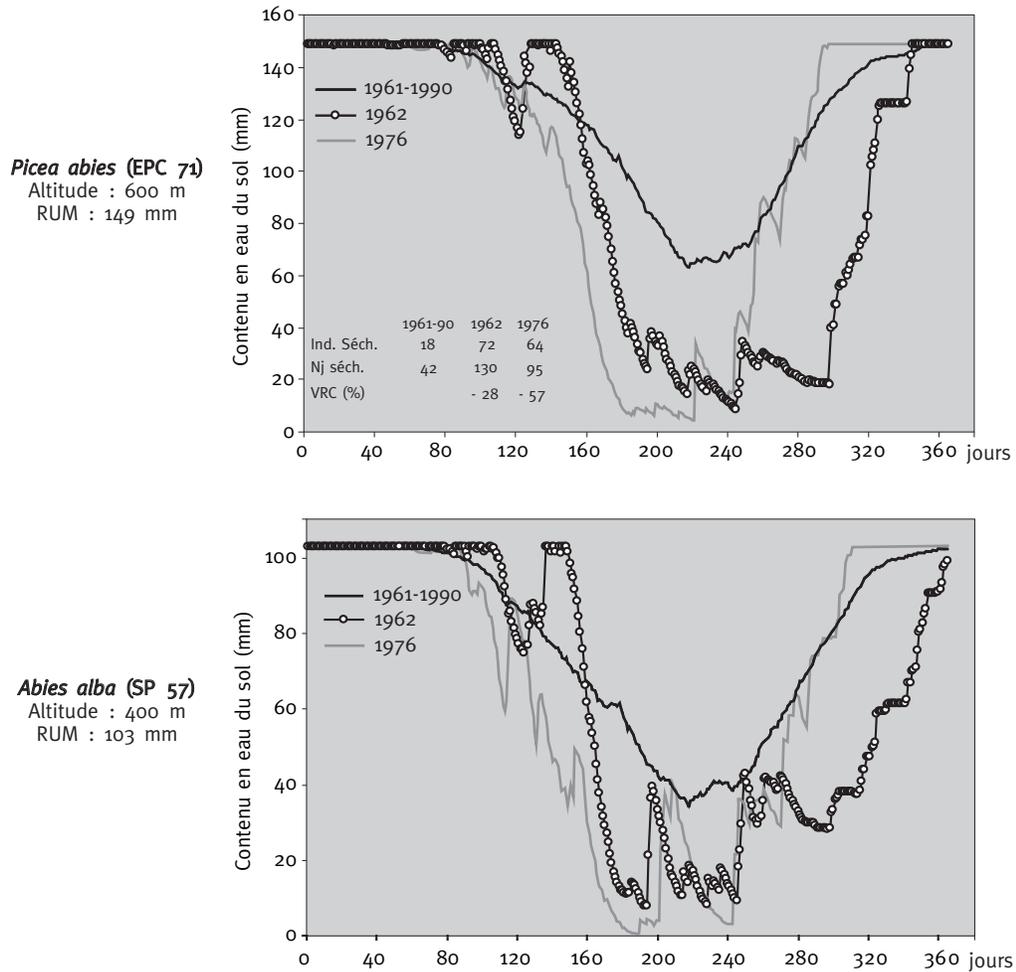
supérieure d'en moyenne 60 % dans les sapinières par rapport aux pessières. Aucune corrélation avec l'altitude n'a été observée.

Pour l'Épicéa, les années caractéristiques observées pour le bois initial sont comparables à celles observées pour le cerne complet, mais les variations de croissance sont généralement plus fortes (en moyenne + 15 %). Pour le bois final, la fréquence d'années caractéristiques est plus faible (en moyenne 4), et il n'apparaît pas d'années communes à l'ensemble des pessières. Pour le Sapin, les années 1976 et 1986 apparaissent pour tous les compartiments. En revanche, la séquence 1995 (+) et 1956 (-) est observable seulement pour le bois initial et les années 1977 (+) et 1962 (-) pour le bois final.

FIGURE 2

**ÉVOLUTION DU CONTENU EN EAU DU SOL
POUR LES DEUX ANNÉES CARACTÉRISTIQUES 1962 ET 1976
POUR DEUX DES 11 PEUPEMENTS ÉTUDIÉS**

Le trait fin indique l'évolution moyenne sur la période 1961-1990. Ind. Séch. = indice de déficit hydrique ; Nj séch. = nombre de jours de sécheresse. Pour ces deux paramètres, plus les valeurs sont élevées et plus la sécheresse est intense et longue. VRC% = Variation Relative de Croissance en % (voir texte).



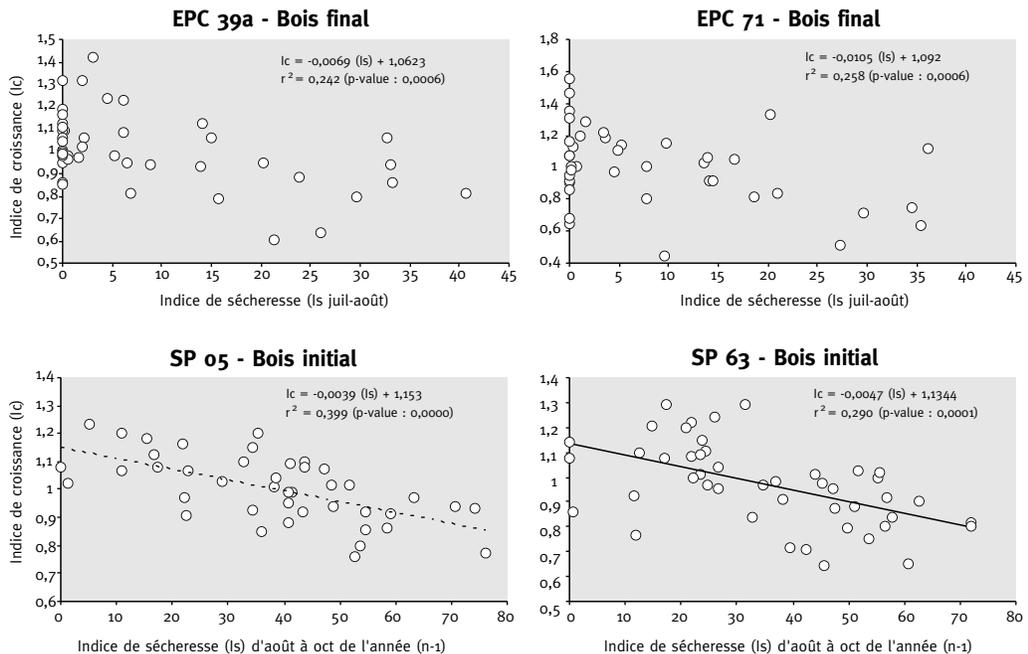
Réponse au climat moyen

Pour les deux espèces, les corrélations ont été plus fréquentes et les coefficients plus élevés avec la combinaison de l'indice de sécheresse et de la température maximale. Pour l'Épicéa commun, la largeur du bois initial et du bois final est fortement sous la dépendance de la sécheresse estivale (tableau IV, p. 426 et figure 3, ci-dessous). Ainsi, le déficit hydrique cumulé de juillet à août explique à lui seul en moyenne 15 % de la variation de la largeur du bois initial (8 à 20 %). Le taux moyen de variance expliquée est de 20 % pour le bois final (15 à 26 %). La mise en place du bois initial est également influencée en partie par les températures de juin et celle du bois final par celles du milieu d'été (juillet-août). Les mêmes résultats ont été observés pour le cerne complet. Ainsi, pour l'Épicéa commun, un cerne fin est donc essentiellement l'expression d'étés chauds et secs.

La réponse du Sapin est apparue différente. Les conditions de fin d'été et du début d'automne de l'année précédente influencent fortement la mise en place du bois initial (tableau IV, p. 426 et figure 3). Ainsi, le déficit hydrique cumulé de la fin de saison de l'année n - 1 explique entre 11 % et 40 % des variations de largeur du bois initial mis en place l'année n (moyenne : 27 %). Un hiver clément semble également jouer un rôle important pour le bois initial (effet positif des températures élevées de février pour trois peuplements). L'effet des températures de juin est également apparu pour trois peuplements avec cependant des sens d'action variables. La mise

FIGURE 3 RELATION ENTRE LES INDICES DE CROISSANCE ET LES INDICES DE SÉCHERESSE POUR 4 PEUPELEMENTS

Pour les indices de sécheresse, plus la valeur est élevée et plus l'intensité de la sécheresse est forte (cumul des indices sur la période considérée). SP = *Abies alba* ; EPC = *Picea abies*. Par exemple, pour le peuplement SP 05, l'intensité de la sécheresse de la fin saison précédente explique près de 40 % de la variation de la largeur du bois initial mis en place l'année suivante.



en place du bois final est, quant à elle, fortement influencée par l'intensité de la sécheresse du début d'été de la saison en cours. Ainsi, le déficit hydrique cumulé de juin à juillet explique entre 7 et 27 % de la largeur du bois final (moyenne : 18 %). Pour le cerne complet, le signal climatique est également essentiellement lié à la sécheresse avec un effet très important du déficit hydrique de la fin de la saison de végétation précédente. La température joue également un rôle important à travers les conditions hivernales : effet positif des températures clémentes de février ou avril (données non montrées).

L'analyse groupée des fonctions de réponse ("*cluster analysis*") met clairement en évidence une différence de comportement entre les deux essences, mais ne montre aucun effet des conditions écologiques locales (pente, altitude, exposition, etc.) ou de la localisation géographique sur la sensibilité au climat (figure non montrée). Ainsi, cette analyse sépare nettement l'ensemble des sapinières pour lesquelles les conditions de l'année précédant la mise en place du cerne jouent un rôle central, des pessières dont la croissance annuelle dépend essentiellement de la sécheresse estivale pendant la saison de végétation.

CONCLUSIONS ET DISCUSSION

L'analyse des années caractéristiques et des fonctions de réponse montre que, comme pour les hêtraies et les chênaies du réseau, le déficit hydrique du sol est le facteur le plus important pour expliquer les variations de croissance des sapinières et des pessières. Ces résultats sont cohérents avec les travaux menés dans les peuplements de basses altitudes des Alpes françaises (Desplanque *et al.*, 1998, 1999), et avec le modèle plus général de la réponse des conifères aux basses latitudes ou altitudes qui met en évidence le rôle central de la sécheresse estivale sur la mise en place du cerne (Becker *et al.*, 1995 ; Bert, 1993 ; Eckstein *et al.*, 1989 ; Mäkinen *et al.*, 2002 ; Neuwirth *et al.*, 2004 ; Wilson et Hopfmueller, 2001). En effet, par rapport au contexte européen, les 11 peuplements étudiés correspondent à des forêts de basses altitudes (moyenne : 1 004 m) du Sud-Ouest de l'Europe soumises à des climats plutôt "chauds et humides". En revanche, en Europe centrale ou du Nord, d'autres études ont montré que le facteur thermique devenait prépondérant (action directe et unique) quand la latitude ou l'altitude augmentait (Mäkinen *et al.*, 2000 ; Miina, 2000 ; Neumann et Rohle, 2001 ; Waldner et Schweingruber, 1996).

L'importance de la sécheresse est particulièrement évidente pour les cernes très fins des années 1962 et 1976. Dans le Nord-Est de la France, il a été montré que ces années étaient parmi les plus sèches des cinquante dernières années (Bréda *et al.*, 2004). En Suisse, l'année 1962 a été l'année la plus sèche sur la période 1826-1987 (Rolland *et al.*, 2000). Concernant les événements extrêmes, les grands froids hivernaux de 1956 et 1986 ont également fortement modulé la croissance. Ces deux dates apparaissent comme étant les années caractéristiques les plus fréquemment observées à travers l'Europe (Schweingruber et Nogler, 2003). Ces années ont été observées dans le Jura français et suisse (Bert et Becker, 1990 ; Neuwirth *et al.*, 2004), dans les Vosges (Becker, 1987), dans les Alpes italiennes et françaises (Desplanque *et al.*, 1999 ; Gandolfo et Tessier, 1994), dans les Ardennes belges (Misson *et al.*, 2003), en République tchèque (Sander *et al.*, 1995) ou encore en Allemagne (Wilson et Hopfmueller, 2001). Les années sèches 1962 et 1976 ont également été observées pour de très nombreux peuplements de feuillus en France (Becker *et al.*, 1994 ; Lebourgeois, 2005, 2006 ; Lebourgeois *et al.*, 2003). Dans cette étude, les deux conifères ont réagi fortement à ces aléas climatiques, mais le Sapin a été davantage affecté que l'Épicéa confirmant ainsi sa plus grande sensibilité (Becker, 1970 ; Guicherd, 1994). En conditions naturelles, le Sapin peut présenter, suite à des sécheresses intenses, des décolorations et des pertes foliaires importantes (Becker, 1985, 1987). Ces observations peuvent expliquer, en partie, l'importance des conditions climatiques de l'année précédente pour la croissance de cette essence.

Le déficit hydrique estival de l'année en cours joue un rôle clé pour les deux essences, mais la croissance du Sapin est également fortement sous la dépendance des conditions de l'année précédente. Pour le Sapin, les températures durant la première partie de la saison ainsi que l'approvisionnement en eau de l'année précédente sont les facteurs clés pour la mise en place des cellules du bois initial. Ainsi, la formation de ce compartiment semble être contrôlée essentiellement par des arrière-effets. Par la suite, les conditions hydriques du début de la saison influencent la mise en place du bois final. Les relations entre la dynamique saisonnière de stockage des réserves carbonées, la croissance racinaire et les conditions météorologiques de fin d'été et de début d'automne pourraient expliquer ces résultats (Barbaroux et Bréda, 2002). Nos observations sont cohérentes avec le comportement des sapinières vosgiennes poussant entre 550 et 1350 m. Dans ce contexte, les températures et le bilan hydrique du mois d'août jouent un rôle central, avec des arrière-effets de mauvaises conditions pendant ce mois jusqu'à 6 ans après le stress (Becker *et al.*, 1995). Les mêmes observations ont été faites dans le contexte jurassien, avec une période clé centrée sur septembre (Bert, 1993 ; Bert et Becker, 1990). Dans ces deux études, les auteurs ont également souligné l'importance du régime thermique de février. Nos résultats vont dans le même sens avec un effet stimulant des températures élevées de février sur la croissance annuelle (effet + pour trois des six sapinières). Cet effet positif des températures de février a été observé dans de nombreuses études menées sur pineraies, sapinières ou pessières, et ceci indépendamment des conditions écologiques locales ou de la localisation géographique des peuplements. En raison de la capacité de photosynthèse hivernale du Sapin (Guehl, 1985), des températures clémentes pendant l'hiver pourraient modifier le bilan carboné et favoriser un démarrage plus précoce ou une croissance plus rapide. Un hiver doux peut également diminuer l'embolie des vaisseaux, avancer le débourrement et rallonger la période de végétation. Différents modèles de croissance qui incorporent des effets des basses températures indiquent que les températures hivernales devraient être prises en compte dans les modèles utilisés pour prédire la croissance et la répartition des essences dans le cadre des changements climatiques (Bergh *et al.*, 1998).

En ce qui concerne l'Épicéa commun, les conditions de l'année précédente ou hivernales ne jouent aucun rôle sur la mise en place du cerne. Les facteurs clés de sa croissance sont donc essentiellement liés aux conditions estivales de l'année en cours. Pour cette essence, l'effet thermique s'exprime à travers le mois de juin pour le bois initial et juillet-août pour le bois final. Dans la majorité des cas, des températures élevées réduisent la largeur du cerne. L'effet des températures estivales a été également observé en Finlande (Mäkinen *et al.*, 2000 ; Miina, 2000) et en Allemagne (Wimmer et Grabner, 2000) où la sécheresse estivale influence à la fois la largeur du bois final et la proportion de cellules. Ce très fort effet des conditions estivales correspond aux résultats des études écophysiologiques sur la réponse de cette espèce à la sécheresse (Lu *et al.*, 1995).

En conclusion, les deux essences répondent très différemment aux conditions météorologiques moyennes et extrêmes. La croissance de l'Épicéa commun dépend essentiellement des conditions de l'année en cours tandis que celle du Sapin est principalement gouvernée par des arrière-effets. En cas d'événements extrêmes, la réponse du Sapin est également plus marquée. Ainsi, des changements dans la fréquence ou dans l'intensité des aléas climatiques (froids plus intenses, sécheresses plus fortes, etc.) pourraient avoir des répercussions importantes sur ces peuplements en "favorisant" la croissance ou le maintien de l'essence la moins sensible. À l'heure actuelle, des grandes incertitudes demeurent quant au devenir de très nombreux écosystèmes forestiers et notamment des sapinières. Le retour naturel du Sapin constaté dans de très nombreuses régions et contextes depuis ces dernières années ne doit pas faire oublier l'importance de la prise en compte des conditions stationnelles pour le choix des essences et des itinéraires sylvicoles. Pour éviter des dépérissements massifs dans l'avenir, il faut d'ores et déjà éviter les situations critiques (basses altitudes, exposition chaude, sol à réserve utile en eau faible, etc.) dans

lesquelles le bilan hydrique joue déjà un rôle important et jouera, très certainement, un rôle encore plus important dans les prochaines décennies.

François LEBOURGEOIS
UMR INRA-ENGREF 1092
Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois (LERFOB)
Équipe Écologie forestière
ENGREF
14, rue Girardet – CS 14216
F-54042 NANCY CEDEX
(lebourg@engref.fr)

Remerciements

Ce projet a été financé en partie par la Commission européenne dans le cadre du contrat DG VI, n° 9760FR0030. Je remercie Météo-France pour leur assistance technique lors de la sélection des stations météorologiques. Je remercie également l'Office national des Forêts et l'ensemble des gestionnaires et des responsables du réseau RENECOFOR pour leur aide.

BIBLIOGRAPHIE

- BARBAROUX (C.), BRÉDA (N.). — Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. — *Tree Physiology*, vol. 22, 2002, pp. 1201-1210.
- 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.). — Le Dépérissement du Sapin dans les Vosges. Quelques facteurs liés à la détérioration des cimes. — *Revue forestière française*, vol. XXXVII, n° 4, 1985, pp. 281-287.
- BECKER (M.). — Transpiration et comportement vis-à-vis de la sécheresse de jeunes plants forestiers (*Abies alba* Mill., *Picea abies* L. Karsten, *Pinus nigra* Arn ssp. *laricio* Poirét, *Pinus strobus* L.). — *Annales des Sciences forestières*, vol. 27, n° 4, 1970, pp. 401-420.
- BECKER (M.), BERT (D.), LANDMANN (G.), LÉVY (G.), RAMEAU (J.-C.), ULRICH (E.). — Growth and decline symptoms of silver fir and norway spruce in northeastern France : relation to climate nutrition and silviculture. *In* : Forest decline and air pollution effects in the French mountains. — Springer Verlag, 1995. — pp. 120-142.
- BECKER (M.), LANDMANN (G.), LÉVY (G.). — Silver fir decline in the Vosges mountains (France) : role of climate and silviculture. — *Water Air and Soil Pollution*, vol. 48, 1989, pp. 77-86.
- 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 CO₂. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 51, 1994, pp. 477-492.
- BERGH (J.), MCMURTRIE (R.E.), LINDER (S.). — Climatic factors controlling the productivity of Norway spruce : A model-based analysis. — *Forest Ecology and Management*, vol. 110, 1998, pp. 127-139.
- 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.
- BIONDI (F.), WAIKUL (K.). — Dendroclim2002 : a c++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. — *Computers and Geosciences*, vol. 30, 2004, pp. 303-311.
- BRÉDA (N.), GRANIER (A.), AUSSENAC (G.). — La Sécheresse de 2003 dans le contexte climatique des 54 dernières années : analyse écophysiological et influence sur les arbres forestiers. — *Revue forestière française*, vol. LI, n° 2, 2004, pp. 109-131.
- BRÉTHES (A.), ULRICH (E.), LANIER (M.), CLAUSSE (M.), COLOMBET (M.), CURT (T.), DELAHAYE-PANCHOÛT (M.), BERMAUX (B.), DOUZON (G.), DUTHY (X.), GUITTON (J.), NOUALS (D.), SAVOIE (J.-M.), SINET (J.-F.), POULIN (F.), MUSCH (J.). — Caractéristiques pédologiques des 102 peuplements du réseau. — Fontainebleau : Office national des Forêts - Département des Recherches techniques, 1997. — 573 p.

- 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.
- DESPLANQUE (C.), ROLLAND (C.), SCHWEINGRUBER (F.H.). — Influence of species and abiotic factors on extreme tree ring modulation : *Picea abies* and *Abies alba* in Tarentaise and Maurienne (French Alps). — *Trees*, vol. 13, 1999, pp. 218-227.
- DOBROMEZ (J.-F.), CAMARET (S.), BOURJOT (L.), ULRICH (E.), BRÊTHES (A.), COQUILLARD (P.), DUMÉ (G.), DUPOUEY (J.-L.), FORGEARD (F.), GAUBERVILLE (C.), GUEUGNOT (J.), PICARD (J.-F.), SAVOIE (J.-M.), SCHMITT (A.), TIMBAL (J.), TOUFFET (J.), TRÉMOLIÈRES (M.). — Renecofor. Inventaire et interprétation de la composition floristique de 101 peuplements du réseau. — Fontainebleau : Office national des Forêts - Département des Recherches techniques, 1997. — 511 p.
- ECKSTEIN (D.), KRAUSE (C.), BAUCH (J.). — Dendroecological investigation of spruce trees (*Picea abies* (L.) Karst.) of different damage and canopy classes. — *Holzforschung*, vol. 43, n° 6, 1989, pp. 411-417.
- FRITTS (H.C.). — Tree-ring and climate. — New York : Academic Press, 1976. — 576 p.
- GANDOLFO (C.), TESSIER (L.). — Analyse dendroécologique sur des sapins (*Abies alba* Mill.) et des épicéas (*Picea abies* (L.) Karst.) de différentes classes de défoliation dans la forêt de Vigo di Ton (Trento Italie). — *Annales des Sciences forestières*, vol. 51, 1994, pp. 391-406.
- GRANIER (A.), BADEAU (V.), BRÉDA (N.). — Modélisation du bilan hydrique des peuplements forestiers. — *Revue forestière française*, vol. XLVII, n° spécial "Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois", 1995, pp. 59-68.
- GUEHL (J.-M.). — Étude comparée des potentialités hivernales d'assimilation carbonée de trois conifères de la zone tempérée (*Pseudotsuga menziesii* Mirb., *Abies alba* Mill. et *Picea excelsa* Link). — *Annales des Sciences forestières*, vol. 42, n° 1, 1985, pp. 23-38.
- GUICHERD (P.). — Water relations of European silver fir (*Abies alba* Mill.) in 2 natural stands in the French Alps subject to constraining climatic conditions. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 51, 1994, pp. 599-611.
- GUIOT (J.). — The bootstrapped response function. — *Tree-ring Bulletin*, vol. 51, 1991, pp. 39-41.
- 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.). — Climatic signal in annual growth variation of Silver Fir (*Abies alba* Mill.) and Spruce (*Picea abies* L. Karst.) from the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). — *Annals of Forest Science*, in press.
- 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.
- LU (P.), BIRON (P.), BRÉDA (N.), GRANIER (A.). — Water relations of adult Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) under soil drought in the Vosges mountains : water potential stomatal conductance and transpiration. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 52, 1995, pp. 117-129.
- MÄKINEN (H.), NOJD (P.), MIELIKAINEN (K.). — Climatic signal in annual growth variation of Norway spruce (*Picea abies*) along a transect from central Finland to the Arctic timberline. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 30, n° 5, 2000, pp. 769-777.
- MÄKINEN (H.), NOJD (P.), KAHLE (H.P.), NEUMANN (U.), TVEITE (B.), MIELIKAINEN (K.), ROHLE (H.), SPIECKER (H.). — Radial growth variation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) across latitudinal and altitudinal gradients in central and northern Europe. — *Forest Ecology and Management*, vol. 171, n° 3, 2002, pp. 243-259.
- MIINA (J.). — Dependence of tree-ring, earlywood and latewood indices of Scots pine and Norway spruce on climatic factors in eastern Finland. — *Ecological Modelling*, vol. 132, n° 3, 2000, pp. 259-273.
- MISSON (L.), NICAULT (A.), GUIOT (J.). — Effects of different intensities on drought response in Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.). — *Forest Ecology and Management*, vol. 183, 2003, pp. 47-60.
- NEUMANN (U.), ROHLE (H.). — The weather-dependent annual radial increment of Norway Spruce (*Picea abies* L. Karst.) in mountainous regions of Saxony. — *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, vol. 120, n° 5, 2001, pp. 277-287.

- NEUWIRTH (B.), ESPER (J.), SCHWEINGRUBER (F.H.), WINIGER (M.). — Site ecological differences to the climatic forcing of spruce pointer years from the Lötschental, Switzerland. — *Dendrochronologia*, vol. 21, n° 2, 2004, pp. 69-78.
- PINTO (P.E.), GÉGOUT (J.-C.). — Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains. — *Annals of Forest Science*, vol. 62, n° 7, 2005, pp. 761-770.
- ROLLAND (C.), DESPLANQUE (C.), MICHALET (R.), SCHWEINGRUBER (F.H.). — Extreme tree rings in spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and fir (*Abies alba* Mill.) stands in relation to climate, site and space in the southern French and Italian Alps. — *Artic, Antarctic, and Alpine Research*, vol. 32, n° 1, 2000, pp. 1-13.
- SANDER (C.), ECKSTEIN (D.), KYNCL (J.), DOBRY (J.). — The growth of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in the Krkonose (Giant) Mountains as indicated by ring width and wood density. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 52, 1995, pp. 401-410.
- SCHWEINGRUBER (F.H.), NOGLER (P.). — Synopsis and climatological interpretation of Central european tree-ring sequences. — *Bot. Helv.*, vol. 2, n° 113, 2003, pp. 125-143.
- WALDNER (P.O.), SCHWEINGRUBER (F.H.). — Temperature influence on decennial tree-ring width and density fluctuations of subalpine and boreal conifers in western Europe since 1850 A.D. — *Dendrochronologia*, vol. 14, 1996, pp. 127-151.
- WILSON (R.), HOPFMUELLER (M.). — Dendrochronological investigations of Norway spruce along an elevation transect in the Bavarian Forest, Germany. — *Dendrochronologia*, vol. 19, 2001, pp. 67-79.
- WIMMER (R.), GRABNER (M.). — A comparison of tree-ring features in *Picea abies* as correlated with climate. — *IAWA Journal*, vol. 21, n° 4, 2000, pp. 403-416.

RÉPONSE AU CLIMAT DU SAPIN (*ABIES ALBA* MILL.) ET DE L'ÉPICÉA (*PICEA ABIES* [L.] KARST.) DANS LE RÉSEAU RENE-COFOR (Résumé)

Cet article présente les relations entre le climat et les variations des largeurs du bois initial, du bois final et du cerne complet pour cinq peuplements d'Épicéa commun (*Picea abies*) et six peuplements de Sapin pectiné (*Abies alba*) échantillonnés dans le réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers (RENECOFOR) (327 arbres). L'effet du climat sur la largeur des cernes a été analysé à partir de l'étude des années caractéristiques et l'établissement des fonctions de réponse. Les régresseurs climatiques mensuels pris en compte sont issus d'un modèle de bilan hydrique à base écophysologique qui utilise comme variables d'entrée des données météorologiques journalières et les caractéristiques du peuplement. Les années caractéristiques montrent la forte sensibilité aux froids extrêmes (1956, 1986) et aux sécheresses intenses (1962, 1976, 1991) des deux espèces avec néanmoins des variations de croissance plus marquées pour le Sapin pectiné. Pour chaque espèce, les caractéristiques écologiques locales (altitude, pente, exposition, etc.) ne modifient pas la réponse au climat. Cependant, le comportement des deux espèces apparaît très différent. Pour l'Épicéa, la mise en place du bois initial et du bois final dépend essentiellement du déficit hydrique estival de l'année en cours. Pour le Sapin, la largeur du bois initial dépend à la fois du régime thermique hivernal et du début d'été de l'année en cours et de la sécheresse de la fin de saison précédente (août à octobre). Par la suite, la sécheresse estivale de l'été en cours influence la mise en place du bois final de la largeur du bois initial mis en place l'année suivante.

CLIMATE RESPONSE OF FIR (*ABIES ALBA* MILL.) AND SPRUCE (*PICEA ABIES* [L.] KARST.) IN THE RENE-COFOR NETWORK (Abstract)

This paper explores the growth/climate relationships in earlywood, latewood and total ring-width chronologies of five Norway spruce (*Picea abies*) and six Silver fir (*Abies alba*) stands sampled in the French permanent plot network (RENECOFOR) (327 trees). The relationships between climate and ring widths were analyzed using extreme growth years, simple correlations and response functions analysis (bootstrapped coefficients). Monthly climatic regressors were derived by a physiological water balance model that used daily climatic data and stand parameters to estimate soil water deficits. Pointer years underline the high sensitivity to winter frosts (1956, 1986) and exceptional annual droughts (1962, 1976, 1991) for both species. For those years, growth variations were higher for *Abies alba* than for *Picea abies*. For each species, the climate information of tree ring series is not modified by local site characteristics (altitude, slope, aspect, soil water reserve). Moreover, strong specific differences appear among species. Earlywood and latewood Spruce growth mainly depends on current summer soil water deficit conditions. For Silver fir, winter and early summer temperatures, as well as the water supply of the previous year (August to October) play a major role for the production of earlywood, after which the current early summer water supply influences mainly latewood width.