



Approche dendroécologique de la sensibilité du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) au climat en France et en Europe.

François Lebourgeois

► To cite this version:

François Lebourgeois. Approche dendroécologique de la sensibilité du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) au climat en France et en Europe.. *Revue forestière française*, 2005, 57 (1), pp.33-50. 10.4267/2042/5021 . hal-03449513

HAL Id: hal-03449513

<https://hal.science/hal-03449513>

Submitted on 25 Nov 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

APPROCHE DENDROÉCOLOGIQUE DE LA SENSIBILITÉ DU HÊTRE (*FAGUS SYLVATICA* L.) AU CLIMAT EN FRANCE ET EN EUROPE

FRANÇOIS LEBOURGEOIS

Le roussissement précoce des feuilles en milieu d'été et leur chute prématurée observés suite à la canicule de 2003 sur une grande variété d'essences et dans une très large gamme de conditions stationnelles ont rappelé d'une façon spectaculaire le rôle clé du climat sur la vitalité des écosystèmes (Landmann *et al.*, 2003 ; Belrose *et al.*, 2004 ; Bréda *et al.*, 2004). À l'heure actuelle, la réalité d'un réchauffement climatique n'est plus à démontrer aussi bien en France (Lebourgeois *et al.*, 2001 ; Moisselin *et al.*, 2002) qu'au niveau planétaire. Même si de fortes interrogations persistent sur une augmentation éventuelle de la fréquence et de l'intensité des phénomènes exceptionnels, une meilleure connaissance de la sensibilité des essences forestières au climat est indispensable pour mieux appréhender les changements futurs.

Le Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) présente une amplitude écologique très large et constitue une essence essentielle en Europe. En France, elle occupe la seconde place, après les Chênes, aussi bien en termes de surfaces boisées que de volume sur pied. Même si plusieurs études suggèrent une augmentation notable de la croissance des hêtraies dans différents contextes climatiques et stationnels (voir synthèse dans Lebourgeois, 2005), une augmentation des déficits hydriques pendant les périodes sensibles pourrait avoir des répercussions très importantes sur la dynamique voire sur la survie des peuplements (Aussenac et Guehl, 1994).

Au début des années 1990, le Réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers (RENECOFOR) a été mis en place par l'Office national des Forêts (Ulrich, 1995). Ce réseau a pour objectifs de suivre sur au moins trente ans la dynamique de 102 peuplements forestiers répartis sur l'ensemble du territoire national. En 1997, une étude dendrochronologique, associant mesure et datation des cernes annuels de croissance, a été entreprise afin de caractériser l'histoire des 102 peuplements avant l'installation du réseau (Lebourgeois, 1997). Pour mieux caractériser le comportement du Hêtre dans une large gamme de contextes pédo-climatiques, et expliquer le déterminisme des crises de croissance observées dans les peuplements, une étude des relations cerne-climat a été menée au début des années 2000 (Lebourgeois, 1999 ; Lebourgeois *et al.*, 2005).

Cet article présente les relations entre le climat et la croissance radiale de 15 peuplements de Hêtre du réseau RENECOFOR, et une synthèse des études similaires menées en France et à travers l'Europe. L'objectif est de dégager, sur une large échelle, les facteurs climatiques prépondérants dans la dynamique de croissance radiale des hêtraies.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Caractéristiques des peuplements du RENECOFOR

Les 15 hêtraies échantillonnées couvrent une large gamme de sols et de climats : océanique, semi-continentale et montagnarde (altitudes comprises entre 50 et 1 300 m) (tableau I, ci-dessous). Tous les peuplements sont des futaies issues de régénération naturelle et éclaircies régulièrement (Cluzeau *et al.*, 1998). En 1994, la densité de tiges à l'hectare variait de 201 (HET65) à 764 (HET88). La hauteur moyenne des peuplements variait de 21,4 à 30,2 m et les âges étaient compris entre 54 et 160 ans (Lebourgeois, 1997). Pour chaque site, le type de station a été identifié à partir d'une analyse floristique (Dobremez *et al.*, 1997) et de descriptions pédologiques sur deux fosses (Brêthes et Ulrich, 1997).

Analyse dendroclimatique

Un total de 450 hêtres dominants a été carotté jusqu'à la moelle à 1,30 m à l'aide d'une tarière de Pressler (une carotte par arbre ; 30 arbres par peuplement). Les 33 810 cernes correspondants ont été mesurés avec une précision de 1/100 de mm à l'aide d'un système vidéo-informatisé spécifique (Becker, non publié). Dans chaque cerne, la largeur du bois initial et du bois final a été mesurée séparément ; la largeur totale est la somme des deux mesures. Après mesure, chaque série individuelle a été interdatée (synchronisée) à l'aide d'années "caractéristiques", afin de vérifier que chaque cerne correspond bien à la date réelle de son élaboration (Fritts, 1976). Ces années correspondent, dans la grande majorité des cas, à des années climatiquement particulières (froid, sécheresse, etc.) pour lesquelles les arbres présentent le même comportement (Schweingruber *et al.*, 1990). Pour chaque peuplement, une année *n* a été considérée comme "caractéristique" quand au moins 75 % des arbres présentaient le même signe de changement (cerne de l'année *n* au moins 10 % plus large ou plus fin que celui de l'année *n* - 1).

Afin d'éliminer la part de la variation des largeurs de cernes non liée au climat, les séries individuelles ont été standardisées à l'aide de programmes spécifiques (Lebourgeois *et al.*, 2005). Par la suite, les indices ainsi obtenus ont été moyennés par date de façon à obtenir la chronologie moyenne de chaque peuplement, chronologie à partir de laquelle les analyses dendroclimatiques ont été effectuées. Divers paramètres statistiques ont également été calculés permettant de juger de la qualité et de la force du signal climatique contenu dans les cernes.

L'intensité et la durée de la sécheresse dans les peuplements ont été quantifiées à partir d'un modèle de bilan hydrique journalier. Ce modèle a été présenté largement dans des précédents articles parus dans la *Revue forestière française* (Granier *et al.*, 1995 ; Bréda *et al.*, 2004) et ne sera donc pas développé en détail ici. Ce modèle itératif simule le changement du contenu en eau du sol entre deux journées successives. Il prend en compte certaines caractéristiques de la

Zone bioclimatique	N de stations	N de peupl.	Précipitation (mm)					Température (°C)				
			année	NjP	print.	été	autom.	année	hiver	print.	été	autom.
Ouest.....	4	2	933	179	210	164	265	11,0	5,8	9,7	16,5	11,9
Nord.....	3	2	662	160	166	163	173	10,8	4,1	9,9	17,7	11,5
Nord-Est	10	7	848	166	210	213	212	9,76	2,2	9,1	17,4	10,4
Sud-Ouest.....	6	3	1 242	167	362	254	289	12,1	6,0	10,7	18,6	13,2
Sud-Est	1	1	750	111	187	172	221	12,5	4,9	11,2	20,7	13,1

station et du peuplement [réserve utile maximale en eau du sol (RUM), surface de feuilles, etc.], les pluies incidentes, l'interception par le couvert, la transpiration des arbres, l'évaporation du sous-étage et du sol et le drainage (Granier *et al.*, 1999). L'indice de déficit hydrique et le nombre de jours de déficit hydrique sont les sorties principales du modèle. Cet indice correspond à l'écart entre le contenu en eau du sol au moment *t* et le contenu critique à partir duquel il y a régulation stomatique, et donc diminution de la transpiration et arrêt de la croissance. Il a été montré que ce contenu critique correspondait au seuil de 40 % de la réserve utile maximale en eau du sol (Granier *et al.*, 1999). Cet indice peut être cumulé mensuellement ou annuellement ou sur des périodes plus précises. Plus sa valeur est grande et plus l'intensité de la contrainte est forte pour les peuplements. Le nombre de jours de déficit correspond au nombre de jours où la réserve se situe au-dessous du contenu critique. Il indique donc la durée de la contrainte. Les valeurs moyennes pour les peuplements étudiés sont présentées dans la figure 1 (ci-dessous). Les déficits les plus faibles sont observés pour les hêtraies pyrénéennes. Pour les hêtraies du quart Nord-Est, le déficit dure deux à trois mois avec une intensité moyenne.

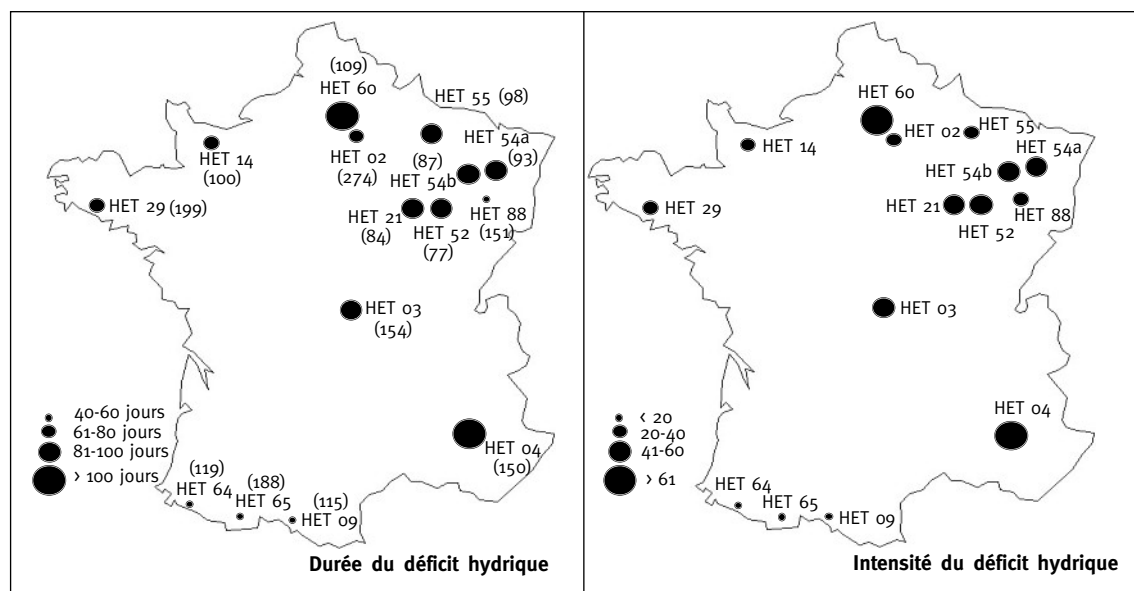


FIGURE 1 DURÉE ET INTENSITÉ DU DÉFICIT HYDRIQUE ANNUEL POUR LES 15 HÊTRAIES DU RÉSEAU RENECOFOR (moyenne 1961-1990)

La taille des symboles est proportionnelle à la durée et à l'intensité de la sécheresse. Pour la carte de gauche, les valeurs entre parenthèses correspondent à la réserve utile maximale en eau du sol (RUM en mm).

Pour HET29, avec une RUM de 199 mm, la sécheresse dure entre 60 et 80 jours avec une intensité faible comprise entre 20 et 40.

	Nb de jours avec			
	Jan	Juil	Tmin < 0 °C	Tmax > 25 °C
	5,4	17,3	38	26
	3,5	18,5	55	41
	1,5	18,3	83	45
	5,5	19,5	50	61
	4,3	22,0	60	94

TABEAU I Caractéristiques climatiques moyennes des zones échantillonnées (période de référence : 1961-1990)

NjP = nombre de jours de pluie.

Hiver = décembre-janvier-février ; printemps = mars-avril-mai ; été = juin-juillet-août ; automne = septembre-octobre-novembre.

N de stations = nombre de stations météorologiques du réseau Météo-France utilisées pour l'analyse dendroclimatique.

Les effets du climat sur la croissance ont été analysés en trois étapes. 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 phénomènes climatiques peu fréquents mais "extrêmes" sur la croissance. Dans un second temps, les corrélations simples entre les chronologies moyennes et les paramètres climatiques considérés au niveau annuel ont été analysées. Dans une dernière étape, des "fonctions de réponse" ont été calculées en combinant des paramètres climatiques au niveau mensuel et les indices de croissance (Fritts, 1976). Ces paramètres ont été organisés de façon à former des combinaisons de 24 régresseurs (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 climatiques. Les calculs permettent de préciser la relation linéaire moyenne entre les cernes et chaque facteur climatique et d'élaborer des modèles climatiques permettant de reconstruire les variations inter-annuelles de croissance. Les procédures utilisées pour l'établissement de ces fonctions de réponse font appel à des calculs classiques largement éprouvés pour ce type d'analyse (Lebourgeois *et al.*, 2004, 2005). Selon les données climatiques disponibles, les fonctions de réponse ont été calculées sur une période de 27 (1968-1994) à 46 ans (1949-1994).

RÉSULTATS

Variabilité des cernes des hêtraies

La croissance moyenne des hêtraies dépend bien évidemment directement des conditions stationnelles et de l'âge des arbres.

Les cernes les plus fins (< 2 mm) sont observés pour les peuplements les plus vieux (> 150 ans) poussant en altitude (HET09, 1 250 m ; HET65, 850 m) ou sur les stations les plus sèches (HET21, RUM = 84 mm ; HET52, RUM = 77 mm). À l'opposé, le jeune peuplement HET02 sur la station la mieux alimentée en eau (RUM > 250 mm) présente la croissance moyenne la plus forte (près de 4 mm par an). Les conditions stationnelles modulent également fortement la réactivité des hêtraies au climat. L'analyse de certains paramètres statistiques caractérisant les cernes (sensibilité moyenne⁽¹⁾ MC, autocorrélation AC, etc.) montre que plus la station est sèche et plus les variations inter-annuelles sont fortes (valeurs élevées de MS), mais que l'élaboration du cerne de l'année n est relativement indépendante de celui de l'année précédente (peu d'effet "mémoire", faibles valeurs de AC). La même analyse peut être pour les deux compartiments du cerne. La formation du bois initial (BI), qui représente entre 70 % et 90 % du cerne complet, dépend davantage du climat que celle du bois final, et sa largeur est plus fortement dépendante de celle de l'année précédente.

Analyse des années caractéristiques

Chaque peuplement a traversé au cours de son histoire des crises plus ou moins intenses. On peut citer, par exemple, la crise des années 1940-1950 observable pour les peuplements HET09, HET54b et HET21 ; la forte réduction en 1945 pour HET04 ; la crise du début des années 1990 pour HET29 et HET14, etc. Sur la période 1949-1994, le nombre d'années caractéristiques calculé sur le cerne complet a varié de 8 à 23 (moyenne : 14 années) (tableau II, p. 37).

(1) La sensibilité moyenne est une mesure de la variabilité entre deux cernes successifs et l'autocorrélation d'ordre 1 exprime l'influence de la croissance de l'année $n - 1$ sur l'année n .

	Peuplement																Total		n(+)		n(-)	
	02	03	04	09	14	21	29	52	54a	54b	55	60	64	65	88	n	Fréq. (%)	n	EcR%	n	EcR%	
1994					+	+	+	+		+						5	33	5	+33			
1993	+					+	+	+	+			+		+		7	47	7	+51			
1992					+	+	+				+		+			5	33	5	+125			
1991					+		-	-								3	20	1	+96	2	-31	
1990					-		-									2	13			2	-50	
1989	-	-	-	+	-	-			-	-		-	-			10	67	1	+60	9	-34	
1988		+			+			+			+		+	+		7	47	7	+54			
1987	+	+	+	-					+	+		+				7	47	6	+40	1	-77	
1986		-						-	-			-	-			5	33			5	-30	
1985				+	+	+			+	+						5	33	5	+61			
1984			-	-												2	13			2	-30	
1983				+		-		-	-	-					-	6	40	1	+67	5	-35	
1982														+		1	7	1	+40			
1981				-						-		-		-		4	27			4	-32	
1980		+				+		+	+	+	+	+	+	+	+	7	47	7	+42			
1979												-	-	-		3	20			3	-27	
1978				+	+	+		+		+						5	33	5	+57			
1977	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	12	80	12	+62			
1976	-	-			-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	80			12	-43	
1975						+		+		+		+	+			5	33	5	+35			
1974					-											1	7			1	-19	
1973						-		-								2	13			2	-31	
1972						+			+							2	13	2	+36			
1971									-							1	7			1	-24	
1970			-													1	7			1	-28	
1969			+	+			+									3	20	3	+37			
1968				-							+		+			3	20	2	+44	1	-39	
1967				+												1	7	1	+29			
1966						+		+								2	13	2	+45			
1965					+						+	+	+		+	5	33	5	+47			
1964				+		-		-	-	-			-			6	40	1	+31	5	-29	
1963	-								+		-					3	20	1	+60	2	-23	
1962			-			-		-	-	-					-	6	40			6	-29	
1961								+	+	+				+		4	27	4	+91			
1960								-				+				2	13	1	+77	1	-30	
1959	-	-			-	-		-	-	-	-	-	-			9	60			9	-35	
1958			+	+		+		+	+	+	+	+	+		+	9	60	9	+64			
1957				-			-					-			-	5	33			5	-27	
1956			-								-					2	13			2	-18	
1955	+		+			+		+	+	+				+		7	47	7	+65			
1954			-													1	7			1	-20	
1953			+									+	+		+	4	27	4	+39			
1952	-			+		-		-	-	-	-	-	-		+	9	60	2	+90	7	-31	
1951		+				+		+	+	+					+	6	40	6	+60			
1950										+		+			-	3	20	2	+48	1	-54	
1949					-			-			-					3	20	3	-33			
n	9	9	11	15	14	21	9	23	19	23	10	21	9	12	8	n = nombre d'a (+) : croissance (-) : croissance EcR% = écart re Par exemple, pour HETo2, la pour les 4 années positives						
Fréq. (%)	20	20	24	33	30	46	20	50	41	50	22	46	20	26	17							
n(+)	4	5	5	10	8	13	5	12	10	14	6	11	6	7	4							
EcR%	+53	+43	+44	+70	+55	+51	+59	+58	+64	+53	+39	+59	+36	+48	+67							
n(-)	5	4	6	5	6	8	4	11	9	9	4	10	3	5	4							
EcR%	-23	-30	-23	-46	-37	-36	-37	-34	-35	-35	-30	-35	-27	-33	-28							

TABEAU II
Années caractéristiques observées
sur le cerne complet
sur la période 1949-1994
pour les 15 hêtraies
du RENECOFOR (le chiffre
indique le numéro
du département).
Une année n
est caractéristique
quand au moins 23
des 30 arbres du peuplement
présentent le même signe
de changement
(au moins 10 % par rapport à
l'année précédente).

n = nombre d'années

(+) : croissance plus forte

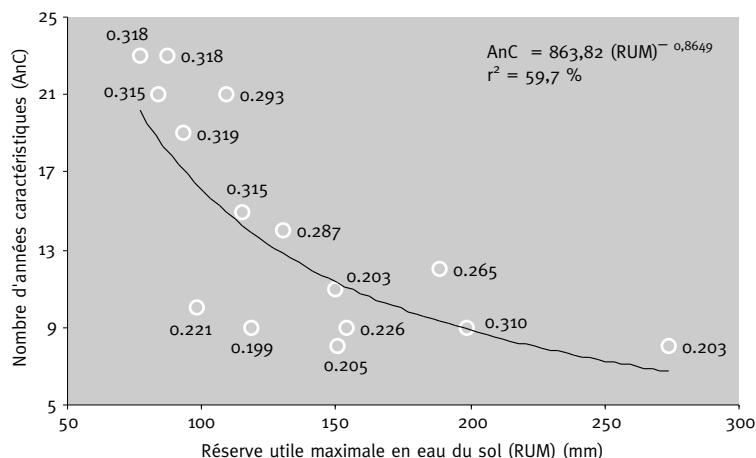
(-) : croissance plus faible

EcR% = écart relatif moyen en %

Par exemple, pour HET02, la variation moyenne de croissance pour les 4 années positives est de + 53 %.

FIGURE 2 ÉVOLUTION DU NOMBRE D'ANNÉES CARACTÉRISTIQUES OBSERVÉES
POUR LE CERNE COMPLET SELON LA RÉSERVE UTILE MAXIMALE EN EAU DU SOL
(RUM en mm) (période 1949-1994)

Les chiffres sous les symboles correspondent à la sensibilité moyenne : plus les valeurs sont élevées et plus la variabilité des largeurs de cerne entre deux années successives est forte.



Les années positives sont plus fréquentes que les années négatives. La station module clairement la sensibilité aux extrêmes qui apparaît d'autant plus forte que la station est sèche. Ainsi, sous le seuil de 100 mm de réserve utile maximale en eau du sol, la fréquence d'années caractéristiques dépasse le seuil de 40 % (plus de 18 années caractéristiques pour la période 1949-1994) (figure 2, ci-dessus).

Les hêtraies ont réagi fortement et négativement en 1959, 1976 et 1989, avec des réductions respectives de croissance de - 35 %, - 43 % et - 34 % en moyenne (tableau II, p. 37). Ces années font partie des trois ou quatre années les plus sèches sur l'ensemble de la période analysée (1949-1994). L'année 1959 est caractérisée par un indice de déficit hydrique (Is) supérieur de + 50 % à plus de + 250 % (moyenne : + 120 %) par rapport à la normale, et un nombre de jours (n) supérieur de près de + 60 % (+ 28 à + 100 %). Pour 1976 et 1989, les écarts moyens par rapport à la normale sont de + 118 % (pour Is) et + 59 % (pour n), et + 93 % et + 71 %. À l'opposé, les années 1958 et 1977 à très faibles déficits sont des années à forte croissance avec des écarts relatifs de plus de + 60 %.

La figure 3 (p. 39) illustre l'évolution de la réserve utile en eau du sol pendant ces 5 années pour la hêtraie de la forêt de Cérisy (HET 14, Basse-Normandie). La sécheresse, qui dure en moyenne 2 mois et demi (7 juillet au 15 septembre), a une intensité très faible (Is < 20). En 1959, la sécheresse a duré 4 mois (10 juin-9 octobre) et a été environ 6 fois plus intense (Is = 93). À l'opposé, pour l'année 1958, seulement 12 jours ont été secs avec une intensité très faible (Is = 4).

Les années caractéristiques observées pour le bois initial sont très similaires à celles observées pour le cerne complet. Leur déterminisme est également lié à des conditions climatiques exceptionnelles, notamment à des déficits hydriques très supérieurs à la normale (Lebourgeois *et al.*, 2005). En revanche, très peu d'années caractéristiques ont été observées pour le bois final. La moyenne est de 4 par site (1 à 8), mais 4 peuplements ne présentent aucune année repère. Aucune tendance claire n'a pu être dégagée quant à leur déterminisme.

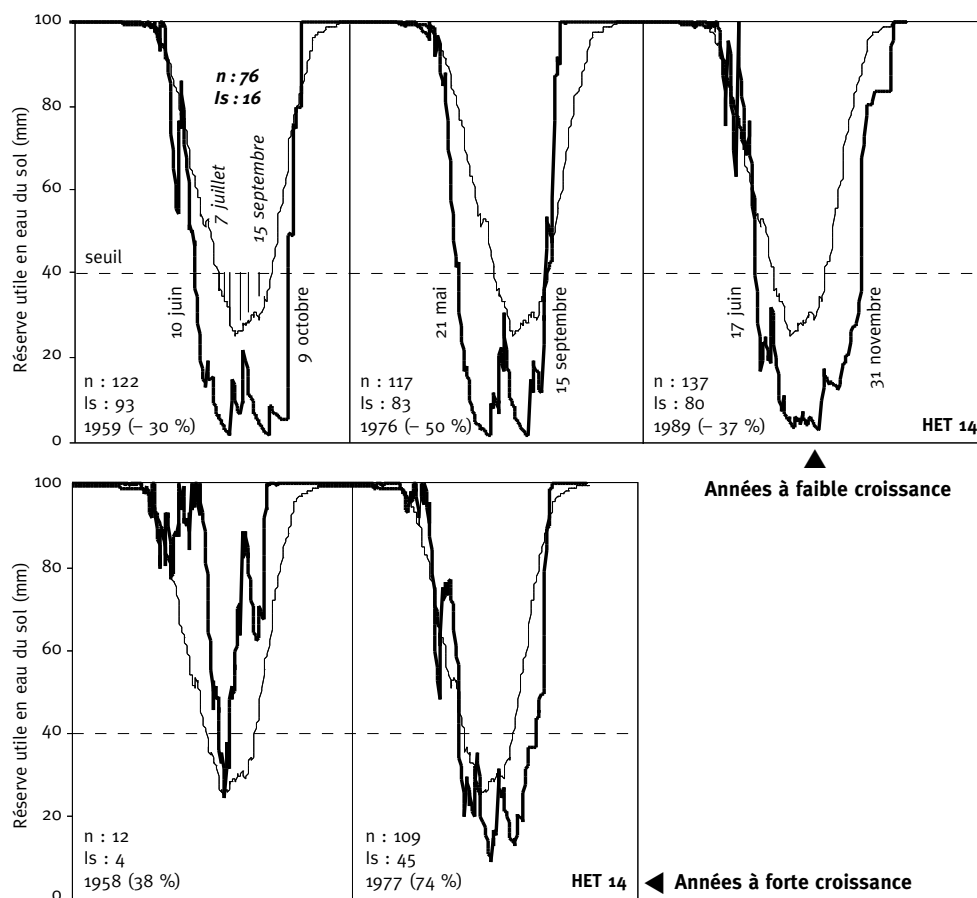
FIGURE 3 ÉVOLUTION DE LA RÉSERVE UTILE EN EAU DU SOL POUR 5 ANNÉES CARACTÉRISTIQUES DANS LA HÊTRAIE DE LA FORÊT DE CÉRISY (HET₁₄)

Le trait fin indique l'évolution moyenne de la réserve en eau (1961-1990).

Les données en italiques indiquent les conditions moyennes : dates de début et de fin de la sécheresse ; n = nombre moyen de jours de sécheresse ; ls = indice moyen de déficit hydrique (zone hachurée dans la première figure).

Le trait en pointillé indique le seuil de 40 % de la réserve à partir duquel il y a régulation stomatique (arrêt de la transpiration et de la croissance).

Les traits épais retracent l'évolution de la réserve pour les années considérées. Les dates de début et de fin de la sécheresse sont indiquées, ainsi que les deux valeurs des indices de stress. La variation de croissance (en + ou en -) est indiquée entre parenthèses à côté de l'année.

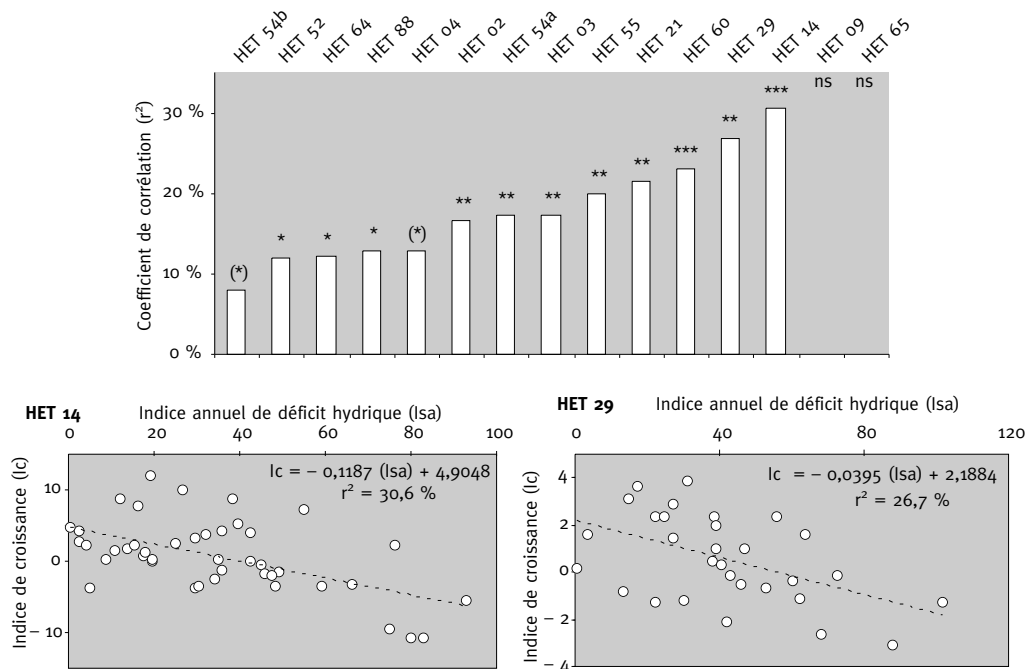


Analyse des relations cerne-climat

L'indice de déficit hydrique cumulé sur l'année (lsa) explique entre 7,9 % (HET_{54b}) et 30,6 % (HET₁₄) de la variation de la croissance des peuplements (moyenne = 17,2 %) (figure 4, p. 40). Avec ce paramètre, aucune corrélation significative n'est observée pour les deux hêtraies d'altitude des Pyrénées (HET₆₅ et HET₀₉). Les corrélations avec le nombre de jours de stress sont moins fréquentes (9 peuplements sur 15) et moins fortes (8,8 % à 19,7 % ; moyenne = 13,7 %).

FIGURE 4 CORRÉLATION ENTRE L'INDICE DE DÉFICIT HYDRIQUE CUMULÉ SUR L'ANNÉE (Isa) ET L'INDICE DE CROISSANCE DES HÊTRAIES (cerne complet)

(*), *, **, *** : significatif au seuil de 10 %, 5 %, 1 % et 1 %. Ns = non significatif



Les résultats des fonctions de réponse sont présentés dans le tableau III (p. 41). **Les différents modèles climatiques expliquent en moyenne 34 % de la variabilité de la croissance des hêtraies** (de 16 % à 57 % selon le peuplement et la combinaison des régresseurs climatiques) (figure 5, p. 42).

Le déficit hydrique estival de l'année et, dans une moindre mesure, celui de juin et de l'automne (septembre ou octobre) de l'année précédente influencent négativement la croissance. **Le déficit du mois de juin explique à lui seul entre 22,2 % et 35,6 % (moyenne = 26,6 %) de la variabilité de la croissance inter-annuelle des hêtraies.** La température joue un rôle secondaire. Cependant, quand elle agit, son action est souvent positive. Par exemple, les températures automnales et hivernales entrent dans 5 ou 6 modèles avec des seuils de signification souvent de 10 % seulement. Là encore, les caractéristiques stationnelles modulent nettement la réponse moyenne des hêtraies au climat. Les stations les plus sèches (HET21 et HET52) s'individualisent nettement avec une sensibilité très forte au déficit du début de l'été. Pour ces peuplements, le climat explique plus de 50 % de la variation inter-annuelle de croissance. Les stations mésophiles forment un groupe de sensibilité comparable aux facteurs climatiques, tandis que les sites d'altitude (HET04, HET09, HET65) ou les stations "humides" (HET02, HET29) sont séparées.

Les fonctions de réponse obtenues pour le bois initial sont comparables à celles observées pour le cerne complet, mais le pourcentage de variance expliquée par les modèles est généralement

TABEAU III Synthèse des variables climatiques entrant significativement dans les modèles.
La première ligne correspond à l'association indice de déficit et température minimale,
et la seconde au cas indice de déficit et température maximale.

Pour HET_{54a} et 54b (**), le modèle a été élaboré à partir de la seule combinaison (Indice-Tmoyenne). Une flèche dirigée vers le haut indique une relation "directe" et vers le bas une relation inverse (effet négatif des fortes valeurs du facteur). Les doubles flèches indiquent les variables significatives au seuil de 1 % ou 1 ‰ (10 % et 5 % sinon).

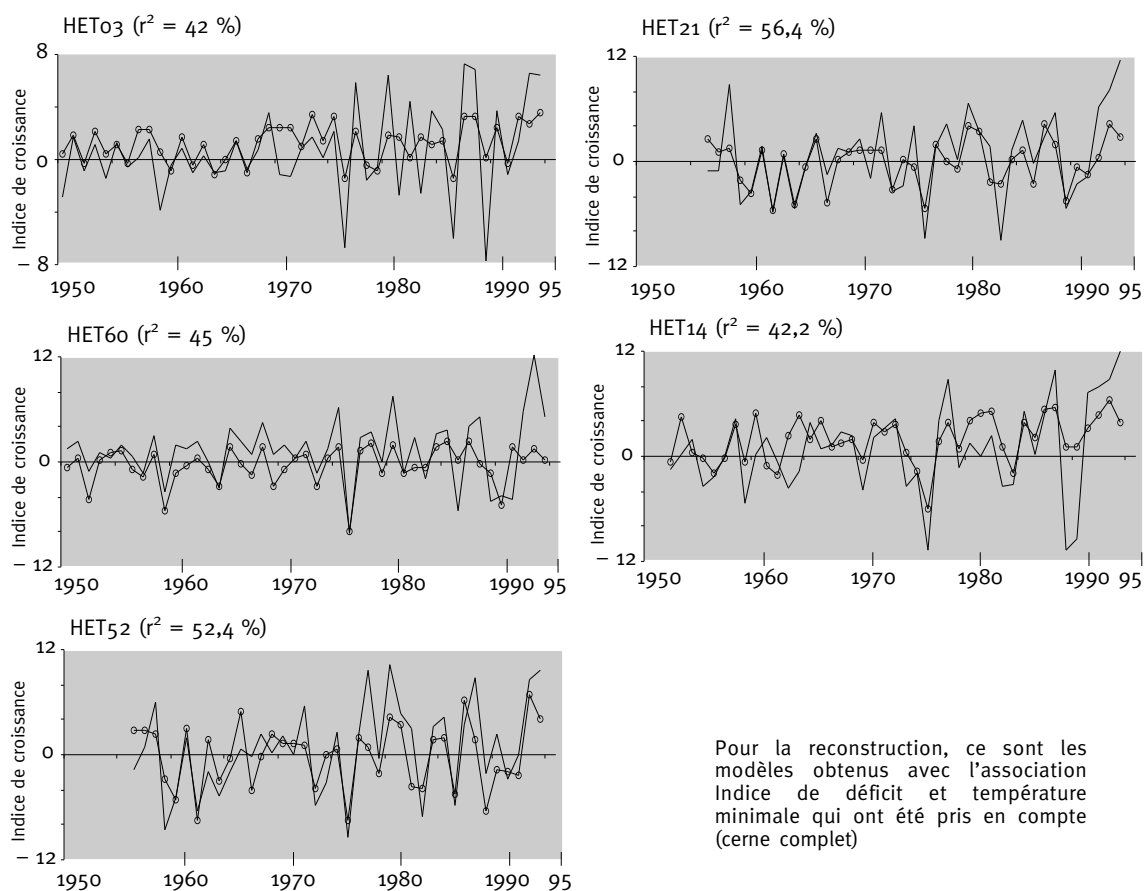
Le r^2 indique la corrélation entre les indices de croissance observés et les indices reconstruits à partir des seules variables climatiques (voir figure 5, p. 42).

Pour HET₀₄(*), ce sont les corrélations avec le bois initial qui sont précisées car aucune corrélation avec le cerne complet n'a été observée. N1 et D1 = novembre et décembre de l'année précédente.

	Indices de déficit hydrique												Température												r² (%)
	année n						année n-1																		
	M	Ju	J	A	S	O	M	Ju	J	A	S	O	N1	D1	J	F	M	A	M	Ju	J	A	S	O	
HET 02											↑		↑						↑						17,0
1949-94													↑						↑						18,5
HET 03			↓									↓							↑						42,0
1950-94			↓			↓						↓			↑↑										43,8
HET 04*			↑																		↑	↑			39,7
1968-94			↑					↑				↓						↓			↑	↑			48,6
HET 09										↓									↑						21,6
1956-94										↓								↓	↑						28,3
HET 14		↓	↓															↑	↑						42,2
1952-94		↓	↓																						33,5
HET 21		↓	↓					↓				↓													56,4
1956-94		↓	↓					↓				↓													57,0
HET 29					↓																				20,4
1965-94					↓																				20,4
HET 52	↓	↓	↓					↓			↓	↓													52,4
1956-94	↓	↓	↓					↓			↓	↓													50,1
HET 54a**		↓	↓								↑↑														24,3
HET 54b**		↓																							24,5
HET 55		↓														↑					↓				32,3
1962-94		↓													↑					↓					37,6
HET 60	↓	↓						↑	↑				↑								↓				45,0
1949-94	↓	↓														↑					↓				44,2
HET 64			↓														↓								15,8
1955-94			↓															↑							27,5
HET 65					↑								↑							↓		↑	↓		35,1
1956-94					↑			↓							↑					↓					36,1
HET 88	↓			↓		↑												↓							33,8
1956-94	↓																	↓							26,2
total	3	14	13	1	4	2	0	5	2	3	4	7	3	2	2	2	2	6	3	3	5	3	1	0	
effet +			2		2	1		1	1	1	2		3	2	2	2		4	3		2	3			
effet -	3	14	11	1	2	1		4	1	2	2	7					2	2		3	3		1		

plus élevé (26,2 % à 57,8 % ; moyenne : 39,4 %). Comme pour le cerne complet, la largeur du bois initial dépend essentiellement du déficit hydrique en juin et juillet. Les autres mois et les températures (surtout hivernales) jouent un second rôle.

FIGURE 5 VARIATIONS DES INDICES DE CROISSANCE OBSERVÉS (trait fin)
ET PRÉDITS PAR LE MODÈLE CLIMATIQUE (ronds blancs) POUR CINQ HÊTRAIES



Pour le bois final, les différents modèles sont moins explicatifs. Le taux moyen de variance expliquée est de 30,5 % (de 8,8 % à 67,4 %). La température en fin d'été joue souvent le rôle le plus important. Son effet s'exprime essentiellement à travers les valeurs minimales, et les valeurs élevées en août ou septembre favorisent la mise en place d'une bande large de bois final (corrélation observée sur 8 des 15 sites). Les effets négatifs du déficit hydrique en fin d'été sont significatifs pour seulement trois peuplements (HET14, HET21, HET29).

Comparaison avec d'autres hêtraies en France et en Europe

En France, en dehors des peuplements du réseau RENECOFOR, les études visant à expliquer le déterminisme climatique de la croissance radiale du Hêtre par une approche dendroécologique sont peu nombreuses. La seule étude comparable avec les travaux présentés ici est le travail de Badeau (1995) dans le contexte pédo-climatique des plateaux calcaires de Lorraine. En utilisant le même modèle de bilan hydrique journalier que celui appliqué ici, cet auteur a montré que le cumul des déficits hydriques de juin à août expliquait près de 60 % de la variabilité de la croissance de la hêtraie (période 1950-1991 ; RUM fixée à 140 mm). Dans ces modèles, l'effet positif

des températures minimales élevées d'automne ressort également avec une part d'explication faible mais significative (3 à 7 %).

Au niveau européen, les principaux résultats ont été synthétisés dans le tableau IV (pp. 44-45). L'étude la plus complète a été réalisée par Dittmar *et al.* (2003) sur 36 peuplements et plus de 400 arbres. Ces auteurs ont montré que le déficit hydrique estival (juin à août), relatif à des températures élevées et des pluies réduites, intervenait dans 70 % des cas pour expliquer les variations inter-annuelles de croissance des peuplements. Dans cette étude, les modèles climatiques expliquent entre 13 % et 69 % des variations de la croissance radiale (valeur moyenne : 29,6 %). La grande majorité des autres études confirment l'importance des conditions hydriques du début de l'été dans la formation du cerne annuel. En Belgique, sur un sol profond lessivé hydromorphe, Penninckx (2001) a montré que la croissance annuelle était presque exclusivement sous l'influence des précipitations de mai. Sur une station sèche à moyenne altitude (800 m) dans les Alpes suisses, Sass et Eckstein (1995) ont montré que la croissance dépendait étroitement des pluies de mai à juillet (effet +) et de la température de juin (effet -). Le modèle climatique associant ces quatre paramètres explique 66 % de la variation de la croissance. En Allemagne de l'Ouest (Vogelsberg), la croissance des hêtraies est apparue dépendre non seulement fortement du bilan hydrique de juin, mais également de celui de l'automne précédant la mise en place du cerne (octobre) (Eckstein *et al.*, 1984). Au Danemark, ce sont les pluies durant les mois d'été (mai à août) qui influencent positivement la croissance annuelle, avec un effet particulièrement important pour les précipitations de juin et de juillet (Holmsgaard, 1962). Dans la péninsule italienne (les Apennins), ce sont essentiellement les précipitations pendant le mois de juin qui gouvernent la mise en place du cerne annuel des hêtraies d'altitude (Biondi, 1993). Au nord de l'Espagne (climat atlantique de plaine), ce sont les températures estivales (juin-juillet) de l'année en cours et les températures de juillet de l'année précédant la mise en place du cerne qui influencent négativement la croissance radiale (Rozas, 2001). Les mêmes observations ont été faites par Gutiérrez (1988) dans des hêtraies d'altitude soumises à un climat méditerranéen montagnard. La sécheresse estivale (fortes températures associées à des précipitations faibles) module nettement la croissance radiale et ceci d'autant plus que l'altitude est faible ou l'exposition sèche (sud). Si les conditions stationnelles jouent un rôle central, la compétition au sein des peuplements peut également moduler fortement la réponse des arbres au climat. Dans un contexte de hêtraie d'altitude (> 1 200 m) dans les Préalpes italiennes, la température est prépondérante pour expliquer les variations interannuelles de la croissance radiale des arbres. Cependant, alors que celle-ci influence positivement la croissance des hêtres peu concurrencés (pour toutes les saisons), l'effet est négatif pour les niveaux de compétition de plus en plus élevés (surtout au printemps et en été). L'augmentation de la concurrence se traduit également par une augmentation progressive de l'importance du bilan hydrique : plus forte interception des pluies et diminution de la quantité d'eau disponible par arbre quand la densité des tiges augmente (Piutti et Cescatti, 1997).

CONCLUSIONS ET DISCUSSION

Les résultats obtenus dans les 15 hêtraies du réseau RENECOFOR et l'analyse du tableau IV (pp. 44-45) montrent que les conditions climatiques de juin ou juillet interviennent dans plus de 80 % des études ; le seul mois de juin jouant un rôle central dans plus de 50 % des cas. Il apparaît donc clairement que le Hêtre est particulièrement sensible à la sécheresse en début de saison et ceci dans une très large gamme de conditions pédo-climatiques en Europe. **Une sécheresse en début d'été, associant principalement des faibles pluies et des fortes températures, aboutit à la mise en place d'un cerne étroit.**

Pays	Région et Site	Alt. (m)	Climat	Âge (ans)	N	Période	N°
France	Forêts de Malay, Lachens, Brouis (Haut Var)	1 200-1 300	Montagnard	93-111	45	1907-1966	F1
	Forêts de Haute-Sève (Ille-et-Vilaine)	<100	Océanique breton	> 50	6	1966-1985	F2
Belgique	Forêt de Soignes	97 à 120	Atlantique	140-160	25	1900-1995	B1
	Bois d'Enghein et Brakelbos (Belgique)	95-110	Atlantique	140-160	12	1954-1996	B2
	FD d'Herbeumont, Bois de Smuid (Haute Belgique)	350-410	Atlantique	140-160	13		B3
	Bois de Musson, Bois de Bonaubois (Gaume)	380-300	Atlantique	> 100	11		B4
	Vallée centre-alpine dans le canton de Valais	800	Chaud et sec (< 600 mm)	70-100	10	1914-1988	S1
Allemagne	Vogelsberg-Büdingen (4 sites)	<400	Continental	111-168	60	1922-1960	A1
	Vogelsberg-Lich-Nidda-Grünberg (13 sites)	<400	Continental	100-190	169	1922-1960	A2
	Vogelsberg-Büdingen-Schotten-Nidda (6 sites)	<400	Continental	100-160	62	1922-1960	A3
	Vogelsberg-Lich-Nidda (3 sites)	<400	Continental	70-147	41	1922-1960	A4
Europe Centrale (Allemagne, Autriche, Roumanie...)	Altitude > 800 - 14 sites	830-1240	Continental (montagnard)	110 à > 250	>100	1952-1995	EC1
	Altitude < 800 - 10 sites	330-600	Continental (plaine)	120 à 150	>100	1952-1995	EC2
Roumanie	Baile Basna/Transsilvania	460	Continental	100	11	1910-1994	R1
Sud de la Suède	Skane/Söderasen	160	Continental	120	10	1921-1995	Su1
	Skane/Skär	100	Continental	120	5	1921-1995	Su2
Danemark	Forêt de Vallo						D1
Italie	Plateau karstique de Cansiglio ; faible densité (H/D = 0,58)	1250-1425	Mont. à influence océan.	80-140	13	1974-1993	I1
	Plateau karstique de Cansiglio ; forte densité (H/D = 1,14)	1250-1425	Mont. à influence océan.	80-140	12	1974-1993	I2
	Apennins - Italie centrale	700 à 1500	Méditerranéen mont.	> 50		1933-1995	I3
	Apennins - Parco d'Abruzzo	1290 à 1895	Méditerranéen mont.	319	22	1950-1985	I4
	Apennins - Bosco di San't Antonio	1320 à 1375	Méditerranéen mont.	204	10	1950-1985	I5
	Foresta Umbra ; Péninsule de Gargano (Sud Italie)	790	Méditerranéen	130	10	1930-1994	I6
	Foresta Umbra ; Péninsule de Gargano (Sud Italie)	580	Méditerranéen	200	10	1930-1994	I7
	Forêt naturelle de Cantabria	40-240	Atlantique	> 150	23	1925-1980	E1
	Montagne "Turo de l'Homme" - Site 1	1180	Méditerranéen mont.	72	7	1941-1982	E2
Espagne	Montagne "Turo de l'Homme" - Site 2	1275	Méditerranéen mont.	192	9	1941-1983	E3
	Montagne "Turo de l'Homme" - Site 3	1400	Méditerranéen mont.	105	6	1941-1984	E4
	Montagne "Turo de l'Homme" - Site 4	1550	Méditerranéen mont.	110	6	1941-1985	E5
	Pyrénées (Ansobi)	950	Montagnard	175	10	1946-1995	E6
	Pyrénées (Lindux)	1170	Montagnard	175	10	1946-1995	E7

		Température												Précipitation																
		année n-1						année n						année n-1						année n										
N°		Jul	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	Ju	Jul	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	Ju	Jul	A	S		
F1								↓												↑										
F2																														
B1		↓												↑						↑										
B2								↓ ↓												↑										
B3														↓						↑										
B4																				↑										
S1								↓												↑										
A1		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↓		↑		↑		↑				
A2		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑				
A3		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑				
A4		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑				
EC1		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑				
EC2		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑				
R1								↑												↑										
Su1								↑												↑										
Su2														↓						↑										
D1																				↑										
I1		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑				
I2		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑				
I3		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑				
I4		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑				
I5		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑				
I6		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑				
I7		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑		↑				
E1	↓	↑						↑						↑						↑										
E2	↓	↑						↑						↑						↑										
E3	↓	↑						↑						↑						↑										
E4	↓	↑						↑						↑						↑										
E5	↓	↑						↑						↑						↑										
E6	↓	↑						↑						↑						↑										
E7	↓	↑						↑						↑						↑										
effet - effet +	8	4	9	8	4	8	8	11	7	10	11	16	10	9		1	7	6	4	9	6	5	6	6	8	6	13	21	14	7
	8	4	7	2	3	1	5	6	8	6	14	8	5			1	1	2	1	2	1	4	1	4	4	4	2	2	1	
			2	6	4	5	7	6	1	2	5	2	2	4		1	6	5	2	8	4	4	2	5	4	2	9	19	12	6

TABLEAU IV

Synthèse des variables climatiques entrant significativement dans les modèles pour 31 sites en Europe

Une flèche vers le haut indique une corrélation positive au seuil de 5 % (négative sinon).

Pour chaque étude, la zone grisée signifie que le mois n'a pas été pris en compte dans l'étude des corrélations.

F1, Borel et Serre (1969) ; F2, Dabouineau et Touffet (1988) ;

B1 à B4, Penninckx (2001) ; S1, Sass et Eckstein (1995) ;

A1 à A4, Eckstein *et al.* (1984) ; EC1 à EC2 ; I6 et I7 ; E6 et E7,

Dittmar *et al.* (2003) ; D1, Holmsgaard (1962) ;

I1 et I2, Piutti et Cescatti (1997) ; I3, Piovesan et Schirone (2000) ;

I4 et I5, Biondi (1993) ; E1, Rozas (2001) ;

E2 à E5, Gutiérrez (1988).

Les connaissances récemment acquises en écophysiologie apportent des éléments d'explication à ces observations. Les petits vaisseaux du bois de Hêtre sont peu sensibles à l'embolie hivernale (Hacke et Sauter, 1996 ; Lemoine *et al.*, 1999 ; Cruziat *et al.*, 2002). Ainsi, contrairement aux espèces à bois poreux (Chênes, Frêne, Orme, etc.), la réactivation de la croissance au printemps est donc moins dépendante des réserves carbonées stockées (amidon, etc.) en fin de saison précédente. Le transport de l'eau du sol à la cime étant possible (bien que non maximal), la croissance radiale du Hêtre commence quelques jours après l'expansion des feuilles et l'assimilation carbonée (Lachaud et Bonnemain, 1981 ; Lebaube *et al.*, 2000 ; Schmitt *et al.*, 2000 ; Barbaroux et Bréda, 2002). Ainsi, la croissance augmente très rapidement de la mi-mai à juillet. Fin juin, entre 30 et 70 % de l'accroissement radial a déjà eu lieu et la croissance s'arrête entre fin août et mi-septembre (Schmitt *et al.*, 2000 ; Barbaroux et Bréda, 2002 ; Bouriaud *et al.*, 2003). De plus, contrairement aux Chênes pour lesquels seuls quelques cernes restent fonctionnels pour le transport de l'eau (en conditions normales), un nombre important de cernes est utilisé pour le flux d'eau chez le Hêtre, ce qui rend cette essence beaucoup moins dépendante des vaisseaux formés pendant l'année (Suzuki *et al.*, 1996). Ceci explique en grande partie l'importance du bilan hydrique en début de saison pour la mise en place du cerne annuel, et plus particulièrement pour celle du bois initial. Des travaux récents utilisant comme indicateur du fonctionnement physiologique des arbres le rapport isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) ont confirmé ce modèle de croissance. En cas de sécheresse en début de saison, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ augmentent, ce qui traduit une fermeture des stomates et une diminution de la fourniture en CO_2 atmosphérique et aboutit à la mise en place d'un cerne étroit (Dupouey *et al.*, 1995 ; Saurer *et al.*, 1997).

En conclusion, il apparaît que le Hêtre est particulièrement sensible aux conditions climatiques du début de saison, et ceci d'autant plus que la station est "sèche" (faible réserve utile maximale en eau du sol, exposition chaude, etc.). Un déficit hydrique pendant cette période clé aboutit à la mise en place d'un cerne étroit. Les observations du Département de la Santé des Forêts ont montré que le Hêtre était l'une des essences feuillues dont le houppier s'était le plus fortement dégradé au cours de l'année sèche et exceptionnellement chaude 2003 (Belrose *et al.*, 2004). Il est encore trop tôt pour se prononcer sur les arrière-effets de 2003 et donc sur les capacités de récupération et le comportement à long terme des hêtraies. De plus, il est important de rappeler que les pertes foliaires provoquées par la chaleur ou la sécheresse sont généralement l'expression d'un mécanisme d'adaptation dont l'objectif est de conserver l'intégrité des organes pérennes en sacrifiant les organes caduques (Belrose *et al.*, 2004). Ainsi, même si celles-ci ont été importantes pour cette essence, ceci ne doit pas être interprété comme un signe avant-coureur de dépérissement important. Les analyses des cernes annuels montrent également que, même si le Hêtre réagit fortement à un stress par une croissance réduite, il est capable de retrouver rapidement un niveau satisfaisant d'accroissement si les conditions redevennent favorables. Par exemple, pour les sécheresses de 1976 ou 1989-1990, il a été très souvent observé un retour à une forte croissance un ou deux ans après le stress (voir les courbes figure 5, p. 42). Même s'il est impossible de prédire avec certitude la dynamique future des écosystèmes forestiers dans le cadre de l'augmentation envisagée de la fréquence et de l'intensité de ces extrêmes, il apparaît cependant très important de bien considérer dès maintenant le choix des stations et de la sylviculture à mener pour minimiser les risques de dysfonctionnement futur.

François LEBOURGEOIS

Unité mixte de Recherche INRA-ENGREF 1092
Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois
Équipe Écologie forestière
ENGREF
CS 14216
F-54042 NANCY CEDEX
(lebourg@engref.fr)

Remerciements

L'auteur remercie le Service central d'Exploitation de la Météorologie (SCEM) de Toulouse pour l'aide apportée lors de la sélection des stations du réseau Météo-France. Ce travail a été soutenu financièrement par l'Union européenne, DG VI, projet n° 9760FR0030, INRA-CEE.

BIBLIOGRAPHIE

- AUSSENAC (G.), GUEHL (J.-M.). — Dépérissements et accidents climatiques. — *Revue forestière française*, vol. XLVI, n° 5, 1994, pp. 458-470.
- BADEAU (V.). — Étude dendroécologique du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) sur les plateaux calcaires de Lorraine. Influence de la gestion sylvicole. — Université de Nancy I Henri Poincaré, 1995 (Thèse).
- 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.
- BELROSE (V.), NAGELEISEN (L.-M.), RENAUD (J.-P.). — Les conséquences de la canicule et de la sécheresse sur la santé des forêts : bilan à la fin de l'année 2003. — *Information Santé des Forêts*, décembre 2004. — 14 p.
- BIONDI (F.). — Climatic signals in tree rings of *Fagus sylvatica* L. from the central Apennines, Italy. — *Acta Oecologica*, vol. 14, 1993, pp. 57-71.
- BOREL (L.), SERRE (F.). — Phytosociologie et analyse des cernes ligneux : l'exemple de trois forêts du Haut Var (France). — *Oecologia Plantarum*, vol. 4, n° 2, 1969, pp. 155-175.
- BOURIAUD (O.), BRÉDA (N.), LE MOGUÉDEC (G.), NEPVEU (G.). — Modeling variability of wood density in beech as affected by ring age, radial growth and climate. — *Trees*, vol. 18, n° 3, 2003, pp. 264-276.
- 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. LVI, n° 2, 2004, pp. 109-131.
- BRÊTHES (A.), ULRICH (E.). — Renecofor. Caractéristiques pédologiques des 102 peuplements du réseau. — Fontainebleau : Office national des Forêts - Département des Recherches techniques, 1997. — 573 p.
- CLUZEAU (C.), ULRICH (E.), LANIER (M.), GARNIER (F.). — Renecofor. Interprétation des mesures dendrométriques de 1991 à 1995 des 102 peuplements du réseau. — Fontainebleau : Office national des Forêts - Département des Recherches techniques, 1998. — 309 p.
- CRUIZIAT (P.), COCHARD (H.), AMÉGLIO (T.). — Hydraulic architecture of trees : main concepts and results. — *Annals of Forest Science*, vol. 59, 2002, pp. 723-752.
- DABOUINEAU (E.), TOUFFET (J.). — Influence des facteurs climatiques stationnels sur la croissance radiale du Chêne pédonculé, du Chêne sessile et du Hêtre en Bretagne. — *Botanica Rhedonica*, vol. 1, 1988, pp. 21-35.
- 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.
- DOBREMEZ (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.

- DUPOUEY (J.-L.), BERT (D.), LEAVITT (S.W.), BECKER (M.). — Utilisation des isotopes stables du carbone dans les cernes du bois comme bio-indicateurs des variations environnementales. In : Utilisation des isotopes stables pour l'étude du fonctionnement des plantes. Paris (France), 16-17 décembre 1993. — Paris : Éditions INRA, 1995. — pp. 103-113 (Les Colloques, n° 70).
- ECKSTEIN (D.), RICHTER (K.), ANIOL (R.W.), QUICHEL (F.). — Dendroklimatologische Untersuchungen zum Buchensterben im sudwestlichen Vogelsberg. — *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, vol. 103, 1984, pp. 274-290.
- FRITTS (H.C.). — Tree-ring and climate. — New York : Academic Press, 1976. — 576 p.
- GRANIER (A.), BADEAU (V.), BRÉDA (N.). — Modélisation du bilan hydrique des peuplements forestiers. — *Revue forestière française*, vol. XLII, n° spécial "Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois", 1995, pp. 59-68.
- GRANIER (A.), BRÉDA (N.), BIRON (P.), VILLETTE (S.). — A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. — *Ecological Modeling*, vol. 116, 1999, pp. 269-283.
- GUTIÉRREZ (E.). — Dendroecological study of *Fagus sylvatica* L. in the Montseny mountains (Spain). — *Acta Oecologica. Oecologia Plantarum*, vol. 9, 1988, pp. 301-309.
- HACKE (U.), SAUTER (J.J.). — Xylem dysfunction during winter and recovery of hydraulic conductivity in diffuse-porous and ring-porous trees. — *Oecologia*, vol. 105, 1996, pp. 425-439.
- HOLMSGAARD (E.). — Influence of weather on growth and reproduction of beech. — *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*, vol. 55, n° 5, 1962, pp. 1-4.
- LACHAUD (S.), BONNEMAIN (J.-L.). — Xylogénèse chez les dicotylédones arborescentes. I. Modalités de la remise en activité du cambium et de la xylogénèse chez les hêtres et les chênes. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 59, 1981, pp. 1222-1230.
- LANDMANN (G.), BRÉDA (N.), HOULLIER (F.), DREYER (E.), FLOT (J.-L.). — Sécheresse et canicule de l'été 2003 : quelles conséquences pour les forêts françaises. — *Revue forestière française*, vol. L, n° 4, 2003, pp. 229-306.
- LEBAUBE (S.), LE GOFF (N.), OTTORINI (J.-M.), GRANIER (A.). — Carbon balance and tree growth in a *Fagus sylvatica* stand. — *Annals of Forest Science*, vol. 57, 2000, pp. 49-61.
- LEBOURGEOIS (F.). — Analyse du bilan hydrique et de la croissance des arbres dans le RENECOFOR. Rapport scientifique final, Union européenne, DG VI, projet n° 9760FR0030, INRA-CEE. — INRA - Unité d'Écophysologie forestière, 1999. — 72 p.
- LEBOURGEOIS (F.). — Augmentation de la productivité des forêts françaises : bilan actuel et conséquences prévisibles. — *Forêt-Entreprise*, n° 162/2, dossier spécial changements climatiques, 2005, pp. 30-34.
- LEBOURGEOIS (F.). — Renecofor. Étude dendrochronologique des 102 peuplements du réseau. — Fontainebleau : Office national des Forêts - Département des Recherches techniques, 1997. — 307 p.
- 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, 2005, pp. 385-401.
- LEBOURGEOIS (F.), COUSSEAU (G.), DUCOS (Y.). — Climate-tree-growth relationships of *Quercus petraea* Mill. stand in the Forest of Bercé ("Futaie des Clos", Sarthe, France). — *Annals of Forest Science*, vol. 61, 2004, pp. 361-372.
- LEBOURGEOIS (F.), GRANIER (A.), BRÉDA (N.). — Une analyse des changements climatiques régionaux en France entre 1956 et 1997. — *Annals of Forest Science*, vol. 58, 2001, pp. 733-754.
- LEMOINE (D.), GRANIER (A.), COCHARD (H.). — Mechanism of freeze-induced embolism in *Fagus sylvatica* L. — *Trees*, vol. 13, 1999, pp. 206-210.
- MOISSELIN (J.-M.), SCHNEIDER (M.), CANELLAS (C.), MESTRE (O.). — Les Changements climatiques en France au XX^e siècle. — *La Météorologie*, n° 38, 2002, pp. 45-56.
- PENNINCKX (V.). — Utilisation du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et du Chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) en tant que bioindicateurs de l'évolution de l'environnement forestier. Approche dendroécologique et dendrochimique. — Bruxelles : Université libre de Bruxelles, 2001. — 351 p. (Thèse).
- PIOVESAN (G.), SCHIRONE (B.). — Winter North Atlantic oscillation effects on the tree rings of the Italian beech (*Fagus sylvatica* L.). — *International Journal of Biometeorology*, vol. 44, n° 3, 2000, pp. 121-127.
- PIUTTI (E.), CESCATTI (A.). — A quantitative analysis of the interactions between climatic response and intra-specific competition in European beech. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, 1997, pp. 277-284.

- ROZAS (V.). — Detecting the impact of climate and disturbances on tree-rings of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in a lowland forest in Cantabria, Northern Spain. — *Annals of Forest Science*, vol. 58, 2001, pp. 237-251.
- SASS (U.), ECKSTEIN (D.). — The variability of vessel size in beech (*Fagus sylvatica* L.) and its ecophysiological interpretation. — *Trees*, vol. 9, 1995, pp. 247-252.
- SAURER (M.), BORELLA (S.), SCHWEINGRUBER (F.), SIEGWOLF (R.). — Stable carbon isotopes in tree rings of beech : climatic versus site-related influences. — *Trees*, vol. 11, 1997, pp. 291-297.
- SCHMITT (U.), MÖLLER (R.), ECKSTEIN (D.). — Seasonal wood formation dynamics of beech (*Fagus sylvatica* L.) and black locust (*Robinia pseudacacia* L.) as determined by the “pinning” technique. — *Journal of Applied Botany*, vol. 74, 2000, pp. 10-16.
- SCHWEINGRUBER (F.H.), AELLEN-RUMO (K.), WEBER (U.), WEHRLI (U.). — Rhythmic growth fluctuations in forest trees of Central Europe and the Front Range in Colorado. — *Trees*, vol. 4, 1990, pp. 99-106.
- SUZUKI (M.), YODA (K.), SUZUKI (H.). — Phenological comparison of the onset of vessel formation between ring-porous and diffuse-porous deciduous trees in a Japanese temperate forest. — *IAWA Journal*, vol. 17, 1996, pp. 431-444.
- ULRICH (E.). — Le Réseau RENECOFOR : objectifs et réalisation. — *Revue forestière française*, vol. XLVII, n° 2, 1995, pp. 107-124.

APPROCHE DENDROÉCOLOGIQUE DE LA SENSIBILITÉ DU HÊTRE (*Fagus sylvatica* L.) AU CLIMAT EN FRANCE ET EN EUROPE (Résumé)

Les relations entre le climat et la croissance radiale de 15 hêtraies (450 arbres) du réseau RENECOFOR ont été étudiées à travers l'analyse des années “caractéristiques” et l'établissement de “fonctions de réponse”. Les bilans hydriques mensuels utilisés pour expliquer la croissance sont issus d'un modèle à base écophysiologique qui utilise des données climatiques journalières et des paramètres stationnels pour estimer le déficit hydrique du sol. Sur la période 1949-1994, les sécheresses particulièrement intenses et longues des années 1959, 1989 et 1976 se sont traduites par des croissances très réduites pour la majorité des peuplements. À l'opposé, les années humides 1977 et 1958 ont coïncidé avec des années à forte croissance. Pour le cerne complet, les modèles expliquent, en moyenne, 34 % de la variabilité interannuelle (16 % à 57 %). Le déficit hydrique estival joue un rôle essentiel, et les conditions du mois de juin expliquent, à elles seules, entre 22 % et 36 % (moyenne = 27 %) de la croissance des hêtraies. La largeur du bois initial est très dépendante du climat et les fonctions de réponse obtenues sont similaires à celles observées avec le cerne complet. Le signal climatique est moins fort dans le bois final dont la largeur dépend essentiellement des températures minimales de fin de saison (août-septembre). La réserve utile maximale en eau du sol module clairement la réponse des arbres. La sensibilité aux aléas et la force des corrélations entre la croissance et le climat augmentent quand la capacité en eau du sol diminue. L'analyse des études menées à travers l'Europe confirme que le Hêtre est particulièrement sensible à la sécheresse en début de saison et ceci dans une très large gamme de conditions pédo-climatiques. Une sécheresse en début d'été, associant principalement des faibles pluies et des fortes températures, aboutit à la mise en place d'un cerne étroit.

**A DENDROECOLOGICAL APPROACH TO BEECH SENSITIVITY (*FAGUS SYLVATICA* L.) TO CLIMATE IN FRANCE AND EUROPE
(Abstract)**

The influence of climate on the radial growth of *Fagus sylvatica* was investigated using 15 chronologies developed from mature stands of the French Permanent Plot Network (RENECOFOR) growing under different climatic and soil conditions. The relationships between climate and ring widths were analyzed using extreme growth years, simple correlations and response functions analysis. Monthly climatic regressors were derived by a physiological water balance model that used daily climatic data and stand parameters to estimate soil water deficits. The three most frequent negative pointer years (1959, 1989, 1976) result from a particularly intense and durable drought, whereas positive years (1977, 1958) coincide with wet conditions. The total ring chronology variance attributable to climate averages 34.1% (15.8% to 57%). Current early-summer soil water deficit enters in 10 models and the deficit in June explains alone a large part of the radial growth variability (mean value: 26.6%). Temperature or soil water deficit for the other months and weather conditions during the previous season were of little consistency across stands. The response pattern of earlywood is very similar and the percentage of variance explained is higher (16.2% to 57.8%). Latewood widths present a different response pattern. High minimum temperature in August and/or September often favour wide latewood widths and monthly water deficits play a secondary role. The percentage of variance explained ranges from 8.8% to 67.4%. Soil water capacity strongly modulates ring characteristics and climate-growth relationships. Mean sensitivity, expressed population signal, signal-to-noise ratio and the strength of growth-climate correlations increase with decreasing soil water capacity. The analysis of the studies lead throughout Europe confirms the major role of the water deficit in early summer for the radial growth of beech stands growing in different environmental contexts.
