

## CARACTÉRISATION DE LA CROISSANCE DES CHÊNAIES PÉDONCULÉES ATLANTIQUES DÉPÉRISSENTES : EFFETS DES SÉCHERESSES ET RELATION AVEC L'ARCHITECTURE DES HOUPPIERS

FRANÇOIS LEBOURGEOIS – CHRISTOPHE DRÉNOU – MARINE BOUVIER – JEAN LEMAIRE

Depuis les dernières décennies, les dépérissements des arbres forestiers et plus particulièrement des chênes ont suscité de nombreuses inquiétudes auprès des gestionnaires (Cater, 2015 ; Delatour, 1983 ; Eickenscheidt et Wellbrock, 2014 ; Gustafson et Sturtevant, 2013 ; Landmann, 1994 ; Martinez-Vilalta *et al.*, 2012 ; Nageleisen, 1994 ; Niu *et al.*, 2014 ; Vitale *et al.*, 2014) et la compréhension de leur déterminisme a fait l'objet de nombreux travaux (Becker et Lévy, 1983 ; Bréda *et al.*, 1999 ; Durand *et al.*, 1983 ; Galiano *et al.*, 2012 ; Landmann *et al.*, 1993 ; Lee *et al.*, 2014 ; Lemaire, 2014b ; Lévy *et al.*, 1994 ; Martinez-Vilalta *et al.*, 2012 ; Thomas *et al.*, 2002 ; Tulik, 2014). Ces travaux ont très souvent conclu à l'importance des sécheresses dans leur déclenchement en interactions étroites entre les conditions stationnelles (fertilité, conditions d'approvisionnement locales en eau) et de compétition (surface terrière, statut social).

Les sécheresses récentes (Bréda *et al.*, 2004 ; Landmann *et al.*, 2003) et les évolutions climatiques déjà observées ont relancé les interrogations sur la réactivité au climat des chênaies (Gricar *et al.*, 2013 ; Helama *et al.*, 2009 ; Mérian *et al.*, 2014 ; Mérian *et al.*, 2011 ; Scharnweber *et al.*, 2011 ; Sohar *et al.*, 2014) et sur leur capacité à répondre aux augmentations des contraintes hydriques (Allen *et al.*, 2010 ; Bréda et Badeau, 2008 ; Bréda *et al.*, 2006 ; Lemaire, 2014a). L'enjeu est essentiel car la France est le premier producteur de chênes en Europe avec 30 à 40 % de la superficie européenne de Chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) et Chêne sessile (*Quercus petraea* [Mattus.] Liebl.) (Lemaire et Maréchal, 2011 ; Weben, 2011). La question se pose par ailleurs particulièrement pour le Chêne pédonculé dont la résistance à la sécheresse apparaît moindre que celle du Chêne sessile (Becker et Lévy, 1990 ; Gieger et Thomas, 2002 ; Gieger et Thomas, 2005 ; Urli *et al.*, 2013).

Les dépérissements sont toujours des phénomènes complexes dont l'analyse peut se faire à partir de différents indicateurs de réponse : réponse biochimique à travers l'analyse des modifications des réserves carbonées (Barbaroux et Bréda, 2002 ; Galiano *et al.*, 2012 ; Gerard et Bréda, 2014 ; Michelot *et al.*, 2012 ; Rosas *et al.*, 2013) ; réponse anatomique par les dysfonctionnements du cambium et les pertes de croissance (Becker et Lévy, 1983 ; Gricar *et al.*, 2013 ; Gricar *et al.*, 2014 ; Helama *et al.*, 2009 ; Helama *et al.*, 2014 ; Lévy *et al.*, 1992 ; Lévy *et al.*, 1994 ; Tulik, 2014 ; Van der Werf *et al.*, 2007) ; réponse morphologique par les modifications de l'architecture des houppiers et les pertes foliaires (Becker *et al.*, 1990 ; Lee *et al.*, 2014).

Pour le gestionnaire, une réduction du houppier et l'apparition de branches mortes sont les critères visuels les plus opérationnels de diagnostic des dépérissements (Drénou *et al.*, 2011, 2012 ; Flot *et al.*, 2007). Après une crise, un arbre peut mourir rapidement, rester moribond pendant plusieurs années puis mourir ou récupérer. L'architecture des arbres est étudiée depuis de nombreuses années

(Barczi *et al.*, 2008 ; Barthélémy et Caraglio, 2007 ; Fourcaud *et al.*, 2008) mais les dépérissements rencontrés dans les années 1980-1990 ont fait émerger la nécessité de mettre en place des protocoles de suivi permettant un diagnostic de l'état sanitaire des forêts. Ainsi, le protocole DEPEFEU (dépérissement des peuplements feuillus), régulièrement utilisé par les observateurs du département de la santé des forêts (Nageleisen, 1994, 2012), donne une information de l'état sanitaire au moment de l'observation mais sans juger la capacité de récupération (on parlera alors de résilience) de l'arbre diagnostiqué. Le diagnostic de cette capacité de récupération étant très délicat, une étude spécifique sur le rôle des gourmands dans le houppier dans la résilience de chênes pédonculés dépérissants a été entreprise dans le cadre d'un projet français intitulé « les chênaies atlantiques face aux changements climatiques : comprendre et agir » (Bouvier, 2010 ; Drénoü *et al.*, 2011, 2012 ; Lemaire et Maréchal, 2011). Grâce à cette étude, l'analyse de l'architecture des houppiers a été affinée, aboutissant à la mise en place d'un nouvel outil de prévision intégrant une nouvelle terminologie, typologie des gourmands et clé de détermination (méthode de diagnostic ARCHI). Au total, cinq morphotypes fondés sur les types de gourmands produits après un stress ont été définis (sain, stressé, résilient, descente de cime et moribond) (Drénoü *et al.*, 2011, 2012). Des travaux sont actuellement en cours pour étendre ce protocole aux autres essences forestières et des résultats prometteurs ont déjà été obtenus sur le Sapin pectiné (Drénoü *et al.*, 2013) et le Douglas (Drénoü et Rosa, 2014).

Afin de voir si ces différences d'architecture se traduisaient par des dynamiques de croissance radiale différentes et de mettre en évidence les relations entre le climat passé et l'état actuel des arbres, une étude dendroclimatologique a été entreprise sur les chênes ayant fait l'objet de notation architecturale.

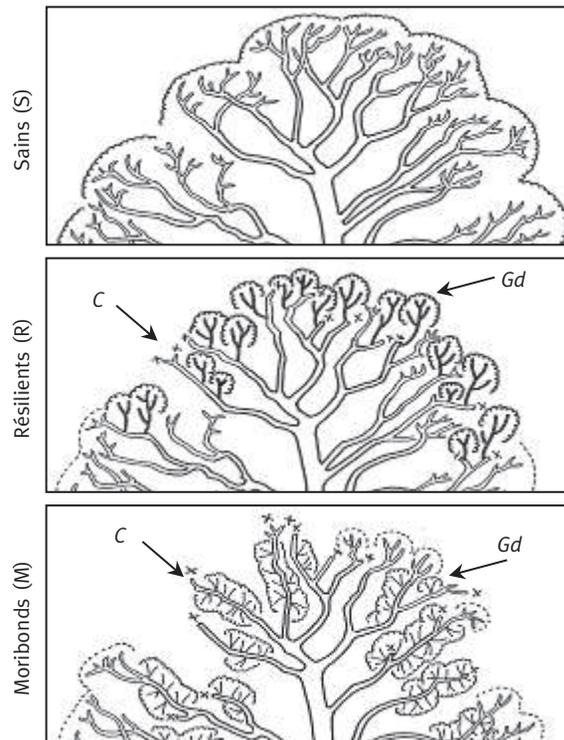
## MATÉRIEL ET MÉTHODE

### Choix des arbres et caractéristiques des peuplements

Pour l'étude « Chênaies atlantiques », 40 peuplements à dominance de Chêne pédonculé ont été sélectionnés en région Poitou-Charentes et Pays-de-la-Loire et plus précisément dans le secteur du Nord-Vienne - Sud-Maine-et-Loire (Bouvier, 2010). Cette région a été choisie car elle est soumise régulièrement à des fortes contraintes hydriques (Dubreuil, 1997). C'est également dans ce secteur que le plus fort taux de peuplements dépérissants de Chêne pédonculé a été observé en 2009-2010 par rapport à toute la zone atlantique (Lemaire, 2014b). Enfin, les contraintes devraient encore augmenter particulièrement dans cette zone selon les différentes prédictions climatiques (source Météo-France). Pour les chênaies (échantillonnées en forêts privées exclusivement), les critères de choix étaient : aucune éclaircie depuis 2003, hauteur dominante supérieure à 16 m, arbres issus de régénération naturelle ou d'anciens taillis-sous-futaie. Parmi les différents morphotypes possibles, seuls les trois principaux ont été retenus suite à l'échantillonnage (les autres étant trop peu fréquents) : les arbres sains (S), les arbres moribonds (M) (pas de possibilité de récupération après le stress) et les arbres résilients (R) (récupération après le stress) (figure 1, p. 335). Les arbres classés sains (S) présentent une ramification des branches sommitales normale et sans mortalité (notations effectuées en période défeuillée en 2010). Le houppier des arbres résilients (R) se caractérise par plus de 25 % de branches sommitales mortes ou cassées (pourcentage exprimé en volume du houppier occupé par les branches mortes et les « vides » associés aux branches cassées) et par un développement important de gourmands orthotropes (c'est-à-dire à développement vertical) reproduisant la ramification normale d'un chêne. Enfin, les arbres moribonds (M) sont des arbres avec plus de 25 % de branches sommitales mortes ou cassées, mais sans développement de gourmands, ou alors des gourmands plagiotropes (à développement horizontal) à ramification

**FIGURE 1**  
**SCHÉMATISATION DES TROIS**  
**MORPHOTYPES DE CHÊNE PÉDONCULÉ**  
**ÉCHANTILLONNÉS POUR L'ÉTUDE**

C : Chicots et branches mortes de diamètre supérieur à 3 cm. Gd : Gourmands. Pour les résilients, Gd orthotrophes vigoureux à plus de 50 % de l'effectif total des gourmands, souvent hiérarchisés entre eux et reformant la cime. Pour les moribonds, Gd agéotropes à plus de 50 % de l'effectif total des gourmands avec très peu de gourmands orthotrophes ou plagiotrophes et une mortalité importante (modifié d'après Bouvier, 2010).



appauvrie et des gourmands agéotropes (sans direction particulière de développement et à très faible croissance primaire et secondaire) (Drénou *et al.*, 2011).

Parmi les 40 chênaies, 23 ont fait l'objet de carottages en 2010 (à un niveau entre 0,5 et 1,30 m du sol). Dans chaque peuplement, la présence de plusieurs types d'arbres a été recherchée de façon à minimiser les effets des conditions stationnelle et sylvicole sur la croissance radiale. L'objectif de l'étude présentée ici étant d'analyser la réponse moyenne au climat des trois morphotypes à l'échelle régionale, nous n'avons retenu que les peuplements présentant des conditions de croissance (climat, sol, pH, réserve utile maximale en eau...) et de gestion (âge, hauteur, surface terrière...) comparables. Ainsi, parmi les 23 peuplements et 127 arbres carottés (43 M, 63 R et 21 S) pour l'étude initiale, l'analyse dendroclimatique a été menée sur 94 arbres (33 M, 44 R et 17 S) issus de 16 peuplements (3 à 10 arbres dominants par peuplement) (figure 2, p. 337 et tableau I, p. 336). Pour 3 peuplements, les 3 types étaient présents en même temps ; 2 types sur 3 étaient présents pour 10 peuplements (essentiellement M et R). Enfin, pour les trois derniers peuplements, seul un type était présent par peuplement (R ou S).

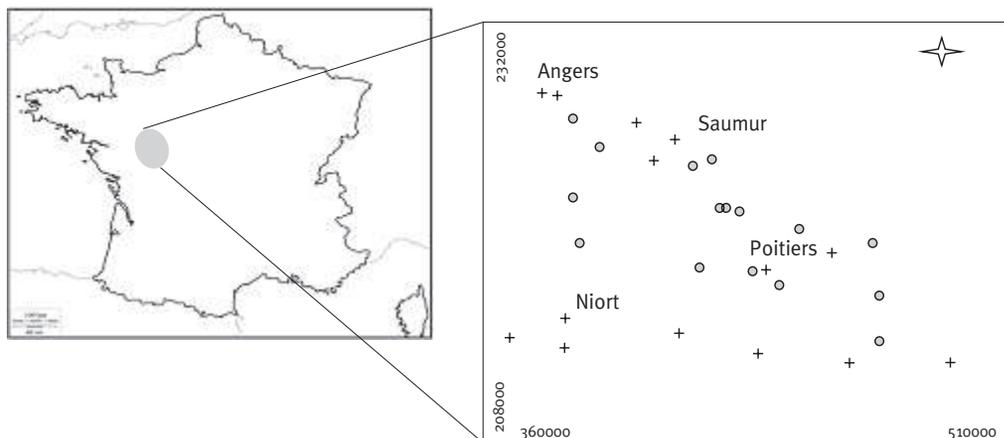
Même si l'échantillonnage global peut paraître faible (moins de 100 arbres) au regard d'autres études régionales menées sur le Chêne (Lebourgeois, 2006 ; Mérian *et al.*, 2014 ; Mérian *et al.*, 2011), la stratégie adoptée (3 à 10 arbres par site x nombre de sites supérieur à 10) minimise les biais d'estimation des relations cerne-climat et assure l'assise statistique des résultats (Mérian, 2013 ; Mérian et Lebourgeois, 2013 ; Mérian *et al.*, 2013a). Cependant, afin d'éviter les biais statistiques liés aux différences du nombre d'arbres par strate (44, 33, 17), les corrélations cerne-climat ont été corrigées selon la méthode proposée par Mérian *et al.* (2013b).

**TABLEAU I Caractéristiques dendrométriques des arbres (N = 94) par type de notation ARCHI, stationnelles (moyenne et écart-type) et des séries de cerne.**

RUM = réserve utile maximale en eau du sol. L = largeur des cerne en mm. CC, BI, BF = cerne complet, bois initial et bois final. SM = sensibilité moyenne. AR1 = autocorrélation d'ordre 1. Rbar = corrélation entre les séries. EPS = *Expressed Population Signal*. Ces quatre statistiques ont été calculées sur les séries défendancées sur la période 1950-2009 (voir texte pour détails).

	Sain			Résilient			Moribond			
Peuplement	Nombre d'arbres	17			44			33		
	Âge (st) [min-max]	68 (20) [48-133]			75 (23) [49-131]			90 (26) [53-136]		
	G totale (m <sup>2</sup> /ha)	24,9 (0,8)			25,9 (1,8)			25,5 (1,7)		
	G Chêne péd. (m <sup>2</sup> /ha)	19,1 (6,4)			19,7 (9,3)			19 (9,1)		
	Hauteur dominante (m)	23,6 (4,4)			23,9 (2,4)			24 (2,8)		
Station	Diamètre dominant (cm)	41,3 (9,2)			44,8 (8)			44,1 (7,9)		
	Altitude (m)	79 (44)			108 (55)			108 (53)		
	pH	4,5 (0)			4,4 (0,2)			4,4 (0,2)		
	RUM (mm)	116 (54)			118 (38)			120 (41)		
	Épaisseur du sol (cm)	82 (33)			81 (15)			83 (21)		
Cernes	Nb cerne (1950-2009)	983			2 538			1960		
		CC	BI	BF	CC	BI	BF	CC	BI	BF
	L en mm (1950-2009)	2,49 (1,40)	0,71 (0,38)	1,78 (1,19)	2,18 (1,31)	0,61 (0,26)	1,57 (1,16)	1,62 (1,06)	0,55 (0,26)	1,07 (0,89)
	L en mm (2000-2009)	1,91 (1,0)	0,66 (0,28)	1,25 (0,81)	1,77 (1,10)	0,60 (0,27)	1,17 (0,93)	1,05 (0,73)	0,44 (0,21)	0,61 (0,57)
	SM	0,170	0,103	0,233	0,167	0,079	0,237	0,177	0,074	0,260
	AR1	0,572	0,716	0,500	0,387	0,504	0,341	0,361	0,536	0,273
	Rbar	0,304	0,190	0,300	0,252	0,140	0,264	0,252	0,132	0,237
	EPS	0,877	0,794	0,876	0,935	0,874	0,938	0,917	0,832	0,91

FIGURE 2 LOCALISATION DES 16 PEUPELEMENTS DE CHÊNE PÉDONCULÉ ÉCHANTILLONNÉS DANS LES RÉGIONS PAYS-DE-LA-LOIRE ET POITOU-CHARENTES (RONDS GRIS) ET DES 14 STATIONS MÉTÉOROLOGIQUES (CROIX) DU RÉSEAU MÉTÉO-FRANCE DISPONIBLES PROCHES DES CHÊNAIES



### Mesure des cernes, interdatation et caractéristiques des séries chronologiques

Après préparation, les carottes ont été mesurées sur une plateforme de mesure comprenant un banc manuel (Lintab), un stéréomicroscope (Leica) et un ordinateur équipé du logiciel TSAPWIN. Pour chaque cerne, la largeur du bois initial et du bois final a été mesurée séparément. Après les mesures, les séries de largeurs de cerne (cerne complet, bois initial et bois final) ont été interdatées (période 1950-2009) à l'aide d'années caractéristiques. Ces dernières témoignent de la réponse des arbres aux conditions climatiques exceptionnelles (sécheresse, froid) (Lebourgeois, 2006 ; Lebourgeois *et al.*, 2003 ; Mérian, 2012 ; Mérian *et al.*, 2014) et sont donc utilisées pour vérifier le bon calage temporel des données de croissance. Pour l'interdatation, les années de croissances extrêmes (ou années caractéristiques) correspondent aux années pour lesquelles au moins 75 % des arbres présentent le même signe de changement : cerne de l'année  $n$  au moins 10 % plus large ou plus fin que celui de l'année  $n - 1$ . Les années caractéristiques ont été calculées pour chaque type de notation ARCHI (S, R, M) et chaque indicateur de croissance (CC : cerne complet, BI : bois initial et BF : bois final).

Par la suite, les procédures classiques de dendroclimatologie ont été appliquées pour l'étude du déterminisme climatique de la croissance radiale (période 1950-2009) (Mérian, 2012). Une double standardisation a été appliquée aux 94 séries individuelles afin de retirer les signaux non liés au climat. Enfin, les chronologies standardisées ont été moyennées par double pondération afin d'obtenir une chronologie moyenne par type ARCHI (S, R, M) pour les trois indicateurs de croissance (CC, BI et BF), soit 9 chronologies moyennes. Différentes statistiques ont été calculées afin de caractériser la qualité et la force du signal climatique contenues dans les séries de croissance ayant servi à construire les chronologies moyennes : sensibilité moyenne (SM), autocorrélation d'ordre 1 (AR1), corrélation entre les séries ( $R_{bar}$ ) et signal commun de la population (*expressed population signal*, EPS) (Lebourgeois et Mérian, 2012). Plus la valeur de SM est élevée et plus la réactivité aux conditions climatiques interannuelles est forte. Pour AR1, plus sa valeur est élevée et plus la croissance de l'année en cours dépend de celle de l'année précédente. Pour  $R_{bar}$  et EPS, des valeurs élevées témoignent d'un signal climatique commun fort entre les séries de cernes (tableau I, p. 336).

### Caractéristiques climatiques de la région étudiée et tendances sur la période 1950-2009

Les données climatiques des 10 stations pluviométriques et des 4 stations thermiques disponibles dans la région étudiée ont été extraites de la base Météo-France (figure 2, p. 337). En climatologie, on sait qu'il existe une très forte similitude entre des régions géographiquement proches surtout si celles-ci sont en plaine (comme c'est le cas ici). Ainsi, l'analyse des séries climatiques a montré une très forte cohérence spatiale du signal interannuel. On peut citer, par exemple, une corrélation ( $r^2$ ) supérieure à 0,9 entre les températures mensuelles observées à Saumur et Niort (période 1950-2009). Compte tenu de cette très forte cohérence et pour correspondre au niveau régional d'analyse de la croissance radiale, nous avons moyenné les données issues de ces différentes stations pour définir les 24 séries climatiques régionales mensuelles utilisées dans la suite de l'analyse.

L'analyse des données thermiques montrent que le climat s'est fortement réchauffé entre 1950 et 2009 (figure 3, p. 339). En considérant les deux périodes 1951-1980 et 1981-2009, on observe un réchauffement variant de + 0,45 °C en septembre à + 1,32 °C en août pour une moyenne de + 0,89 °C. Les températures annuelle et estivale (juin-juillet-août) ont ainsi évolué respectivement de 11,3 °C à 12,2 °C et de 18 °C à 19,3 °C entre les deux périodes. Le régime pluviométrique est resté à peu près constant (720 à 740 mm/an) avec cependant une tendance à des pluies plus abondantes au printemps (avril) et en automne (octobre) (environ + 20 mm) et une réduction en fin d'été (août et septembre, - 5 à - 10 mm) (figure 3, p. 339).

### Modélisation du bilan hydrique et analyse des relations cerne-climat

Pour cette étude, nous avons caractérisé les contraintes régionales en eau à partir du calcul du bilan hydrique développé par Thornthwaite et Mather (1955). C'est un calcul simple, ne nécessitant pas de données complexes, et applicable à des larges échelles spatiales. Il a déjà été utilisé en dendroclimatologie (Lebourgeois *et al.*, 2013) ou pour appréhender la niche écologique des espèces forestières (Piedallu *et al.*, 2013). Ce calcul a utilisé :

- les 12 séries mensuelles de précipitation (P en mm),
- les 12 séries d'évapotranspiration potentielle (ETP en mm calculée ici selon la méthode de Turc) (Lebourgeois et Piedallu, 2005),
- la valeur moyenne de réserve utile maximale en eau du sol calculée dans les peuplements échantillonnés (RUM de 120 mm).

L'évolution mensuelle du contenu en eau du sol (CES) dépend des fluctuations des précipitations (P) et de l'évapotranspiration potentielle (ETP). Quand la demande évapotranspirative est supérieure aux précipitations, la demande en eau est suppléée par la réserve en eau du sol. Cette compensation par le sol se traduit par une diminution de son contenu en eau selon une courbe de forme exponentielle décroissante. L'évapotranspiration réelle (ETR) est définie comme la somme de l'eau qui peut être évaporée et transpirée selon le niveau de la disponibilité du sol. L'ETR est inférieure à l'ETP quand la somme de l'eau restant dans le sol diminue. Un surplus d'eau apparaît (SA) quand P dépasse les variations de l'ETP et de CES. Un déficit hydrique (DH) apparaît quand la demande évapotranspirative n'est pas satisfaite par la quantité d'eau disponible. Pour un mois donné  $t$ , l'évolution du contenu en eau du sol (CES) est donc fondée sur les différences entre P et ETP selon le principe suivant :

- Si  $P_t \geq ETP_t$ , alors

$$CES_t = \text{minimum} (CES_{t-1} + P_t - ETP_t ; RUM)$$

$$ETR_t = ETP_t$$

$$DH_t = ETP_t - ETR_t = 0$$

$$SA_t = P_t - ETP_t - (CES_t - CES_{t-1})$$

- Si  $P_t < ETP_t$ , alors

$$CES_t = CES_{t-1} \times \exp \frac{P_t - ETP_t}{RUM}$$

$$ETR_t = P_t - (CES_t - CES_{t-1})$$

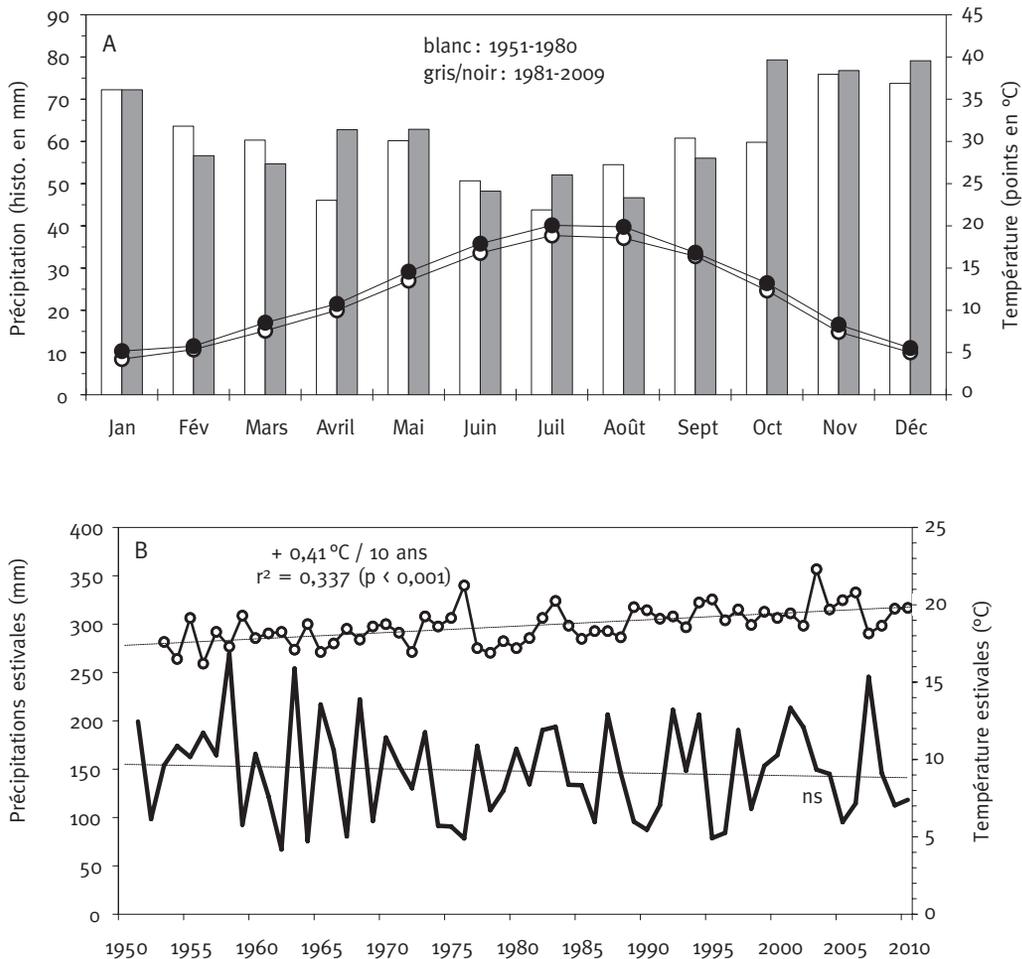
$$DH_t = ETP_t - ETR_t$$

$$SA_t = 0$$

FIGURE 3 CARACTÉRISTIQUES CLIMATIQUES RÉGIONALES

[A] : Climatogramme pour 2 périodes de référence (1951-1980 et 1981-2009). P et T = cumul et moyenne annuels.

[B] : Tendances d'évolution des précipitations (traits pleins) et de la température moyenne estivales (juin, juillet, août, ronds blancs). Les moyennes ont été calculées à partir des 10 stations pluviométriques et 4 stations thermiques disponibles dans la région échantillonnée (Source Météo-France).



Les corrélations entre les 9 chronologies « régionales » (S, R, M et CC, BI, BF) et les données climatiques ont été calculées par la technique des corrélations *bootstrapped* sur la période 1950-2009 (Mérian, 2012). Les paramètres climatiques mensuels ont été considérés selon l'année biologique, c'est-à-dire de novembre de l'année  $n - 1$  à octobre de l'année  $n$ . Les analyses ont été menées en utilisant 12 variables de bilan hydrique et 12 variables de température moyenne. Pour les variables de bilan hydrique, c'est le surplus d'eau (la pluie excédentaire quand la réserve en eau du sol est totalement remplie, SA en mm) qui a été utilisé pour les mois de novembre à avril et le déficit hydrique (DH en mm) de mai à octobre (Lebourgeois *et al.*, 2013).

## RÉSULTATS

### Aspect des houppiers, croissance des chênaies et sécheresse

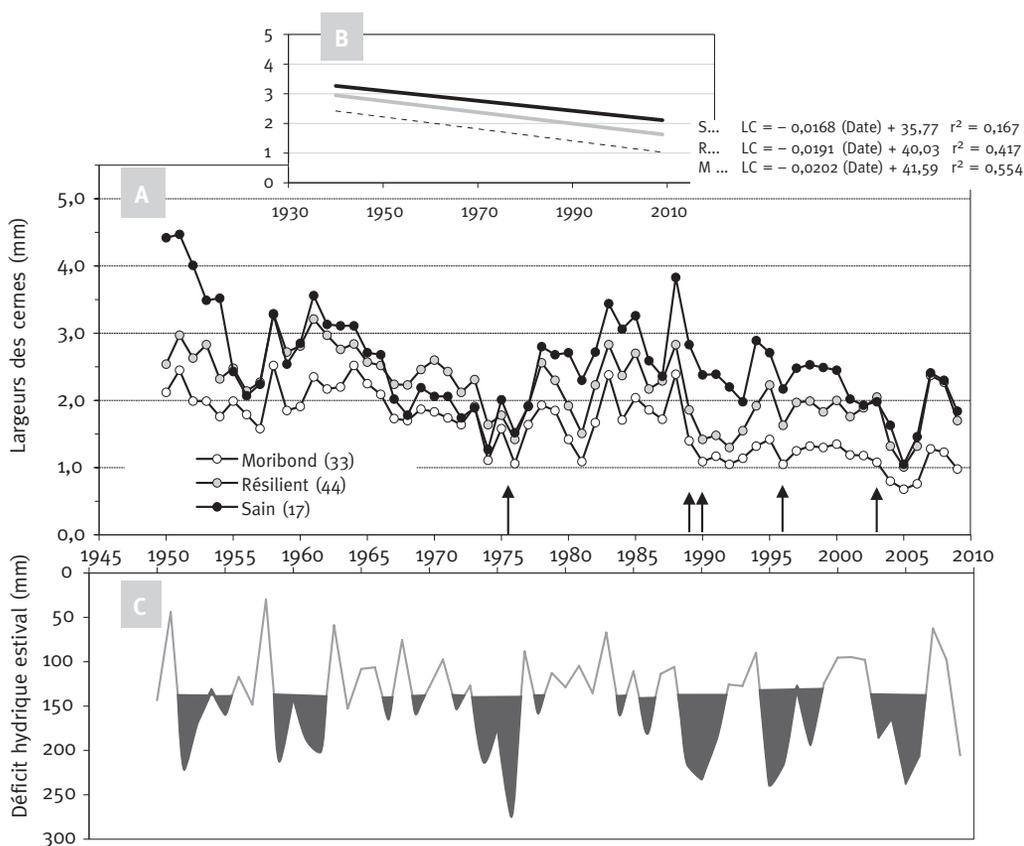
Sur la période 1950-2009, les trois morphotypes ont présenté une décroissance des largeurs de cernes entre 0,16 et 0,20 mm par décennie, décroissance normale attribuée à l'effet de l'âge (figure 4A, ci-dessous).

**FIGURE 4** VARIATION DE LA LARGEUR MOYENNE DES CERNES (en mm) SELON LE TYPE ARCHI ET RELATION AVEC LE DÉFICIT HYDRIQUE ESTIVAL

Sur le **graphe A**, seules les dates pour lesquelles au moins 5 arbres étaient disponibles ont été prises en compte (période présentée 1950-2009).

Le **graphe B** présente les droites et les équations des régressions linéaires entre les largeurs de cernes et la date pour chaque type ARCHI.

Le **graphe C** donne les déficits hydriques estivaux (cumul juin, juillet et août) par année (voir texte pour les explications). Les zones en gris indiquent les périodes avec des déficits hydriques supérieurs à la moyenne 1950-2009 (145 mm). Les flèches sur le graphe A indiquent les sécheresses des années 1976, 1989, 1990, 1996 et 2003. Pour ces années, les déficits hydriques ont été respectivement de 274, 215, 232, 216, 186 mm.



On observe également des niveaux de croissance moyenne différents sur toute la période. Ainsi, par rapport aux arbres moribonds (M), la croissance des arbres sains (S) et résilients (R) a été supérieure respectivement de + 53 % et + 35 % ; l'écart étant de + 14 % entre S et R (tableau I, p. 336). Là encore, une partie de ces différences peut être attribuable à l'effet de l'âge. Si la discrimination des niveaux de croissance selon l'état sanitaire relevé en 2010 apparaît très ancienne, on observe cependant une séparation de plus en plus nette et systématique au cours du temps, notamment après 1976 et 1989-1990 (figure 4B, p. 340). Sur la période récente (2000-2009), la croissance des arbres M a ainsi été d'à peine 1 mm/an alors que celle des arbres S est restée supérieure à 2 mm/an (1,7 mm/an pour les arbres R).

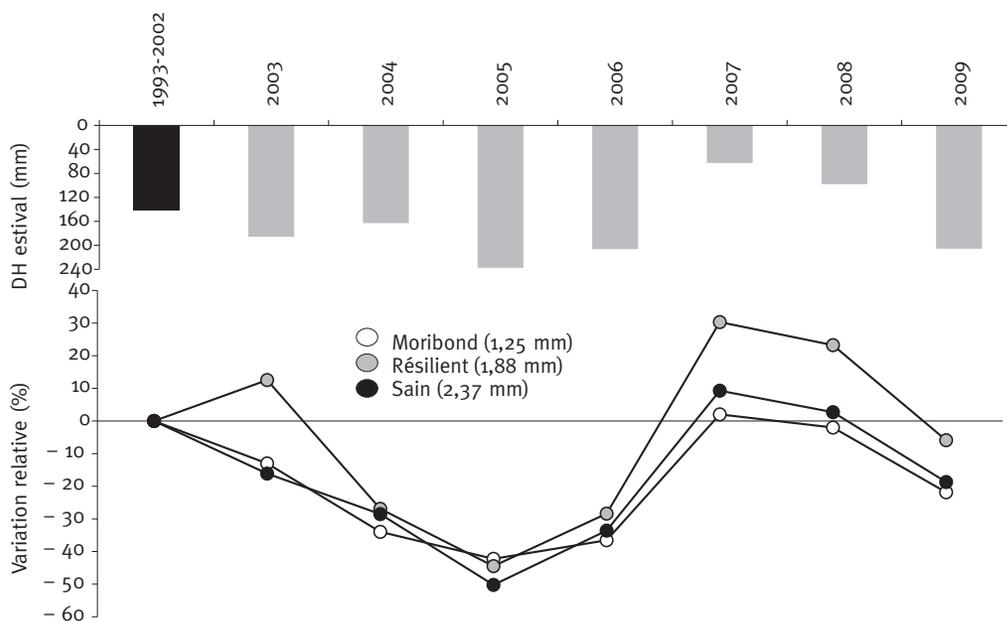
Entre 1950 et 2009, le déficit hydrique a été de 145 mm en moyenne mais est apparu nettement supérieur pour certaines périodes (figure 4C, p. 340) : 1959-1962 (moyenne : 185 mm), 1974-1976 (220 mm), 1989-1991 (212 mm), 1995-1998 (194 mm) et 2003-2006 (198 mm). Il apparaît également que 6 des 10 années les plus sèches (206 à 272 mm ; moyenne 227 mm) ont été observées depuis 1989, l'année la plus sèche, 1976, étant hors de cette période (274 mm). La discrimination des courbes observées depuis les dernières décennies semble donc trouver une partie d'explication dans les sécheresses et leur récurrence.

Si on considère les évolutions relatives de croissance sur la période 2003-2009, par rapport à la période de référence 1993-2002 (figure 5, ci-dessous), on constate que, pour les années 2004 à 2006 très sèches, les baisses de croissance ont été fortes et comparables pour tous les arbres (- 30 à - 50 %).

**FIGURE 5** **RÉSISTANCE ET RÉSILIENCE DES ARBRES SELON LEUR NOTATION ARCHI**  
**SUITE À LA SÉCHERESSE DE 2003**

La valeur entre parenthèses correspond à la largeur moyenne du cerne complet sur la période 1993-2002 (LCm en mm).

Pour chaque année (LCa), la variation relative a été calculée comme suit :  $VR \% = [(L_{Ca} - LC_m) / LC_m] \times 100$ . Le graphique du haut présente le déficit hydrique estival (DH) (cumul de juin, juillet et août en mm).



Le retour à des conditions plus favorables (années très humides 2007 et 2008) s'est traduit par une récupération rapide de tous les arbres. Cependant, alors que les arbres moribonds ont tout juste récupéré le niveau d'avant crise, les arbres sains et surtout résilients ont vu leur croissance augmenter fortement. Ainsi, pour les résilients, la croissance 2007 et 2008 a été supérieure de 30 % par rapport au niveau moyen d'avant sécheresses. En 2009, alors que le déficit hydrique a été du même ordre que celui observé en 2003, les arbres résilients ont maintenu un niveau de croissance plus haut que les arbres sains ou moribonds.

### **Sensibilité au climat moyen : importance du bilan hydrique estival**

L'analyse des statistiques des séries suggère une sensibilité au climat plus forte des arbres moribonds par rapport aux arbres sains et résilients (valeurs plus élevées de sensibilité moyenne) et un moindre effet des conditions climatiques précédentes sur la mise en place du cerne annuel (plus faibles valeurs d'autocorrélation AR1) (tableau I, p. 336). Les constatations sont les mêmes entre les deux compartiments anatomiques avec un signal plus marqué mais des arrière-effets moindres pour le bois final par rapport au bois initial.

L'analyse des relations cerne-climat montre que, dans le contexte étudié, la mise en place du cerne dépend quasiment exclusivement des conditions hydriques, les températures ne jouant qu'un rôle mineur (figure 6, p. 343). Ainsi, pour tous les arbres, ce sont les bonnes conditions en décembre et en avril qui favorisent la mise en place d'un cerne large (coefficients de corrélation positifs avec le surplus d'eau) alors que les déficits hydriques en juin et juillet réduisent fortement ce dernier (corrélations négatives). Des différences notables apparaissent également entre les trois types d'arbres. Ainsi, pour les arbres sains, les conditions de décembre modulent plus fortement la croissance que pour les autres arbres et le déficit hydrique estival joue un moindre rôle (figure 6, p. 343). En revanche, la mise en place du cerne est également positivement influencée par les bonnes conditions en eau au mois de mars. Pour les arbres résilients et moribonds, le rôle du déficit hydrique estival (juin et juillet) augmente avec également une forte réponse aux conditions du mois de mai.

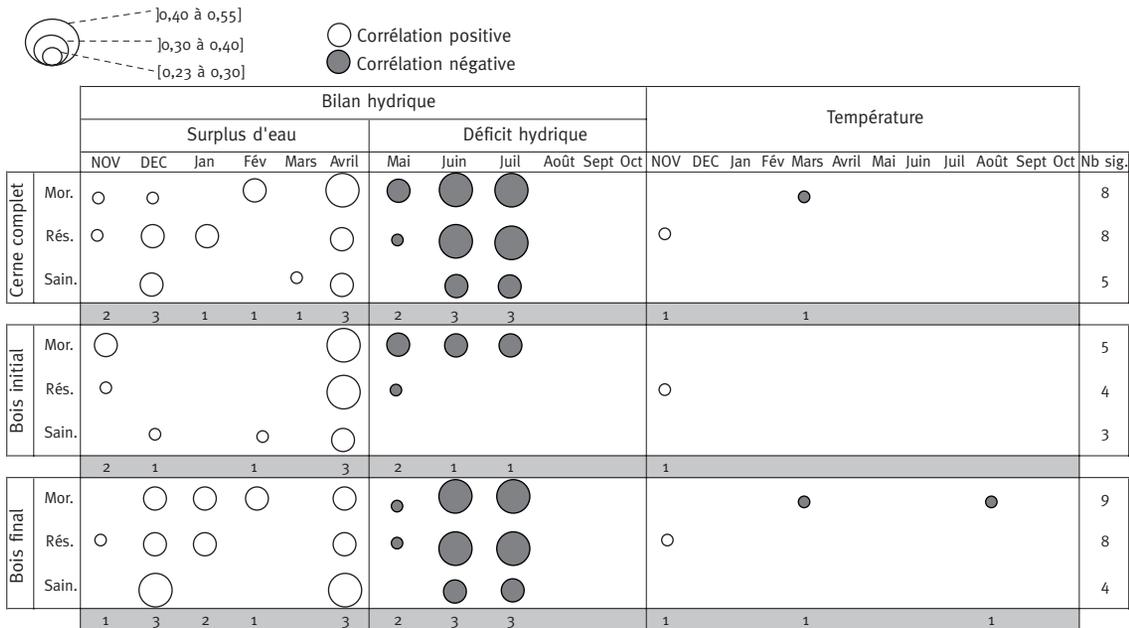
Pour les trois morphotypes, les corrélations observées avec le bois final sont très proches de celles observées pour le cerne complet (figure 6, p. 343). Pour le bois initial, la réponse au climat est plus faible et les déficits hydriques estivaux influencent négativement la mise en place du bois initial seulement pour les arbres moribonds.

Si le déficit hydrique estival semble avoir toujours joué le même rôle pour expliquer le déterminisme climatique de la croissance des arbres moribonds ( $r^2 > 0,30$ ) (figure 7, p. 344), l'importance de la sécheresse a augmenté au cours du temps pour les arbres résilients et sains. Ainsi, sur la période récente 1981-2009, le déficit hydrique estival a expliqué à lui seul entre 25 % et 30 % de la variabilité de la croissance alors qu'il en expliquait moins de 20 % et moins de 10 % sur la période précédente pour respectivement les arbres R et S.

FIGURE 6

**CORRÉLATIONS ENTRE LES 24 PARAMÈTRES CLIMATIQUES CONSIDÉRÉS SUR LA PÉRIODE 1950-2009 ET LES INDICES DE CROISSANCE DES ARBRES SELON LE TYPE ARCHI ET LE COMPARTIMENT ANATOMIQUE CONSIDÉRÉ**

La taille des symboles est proportionnelle à la valeur du coefficient de corrélation *bootstrapped*. Seuls les coefficients significatifs au seuil de 5 % ont été considérés. Les mois en majuscules correspondent à l'année précédente. Voir texte pour les explications du calcul du surplus d'eau et du déficit hydrique (modèle de bilan hydrique de Thornthwaite et Mather, 1955).



**DISCUSSION**

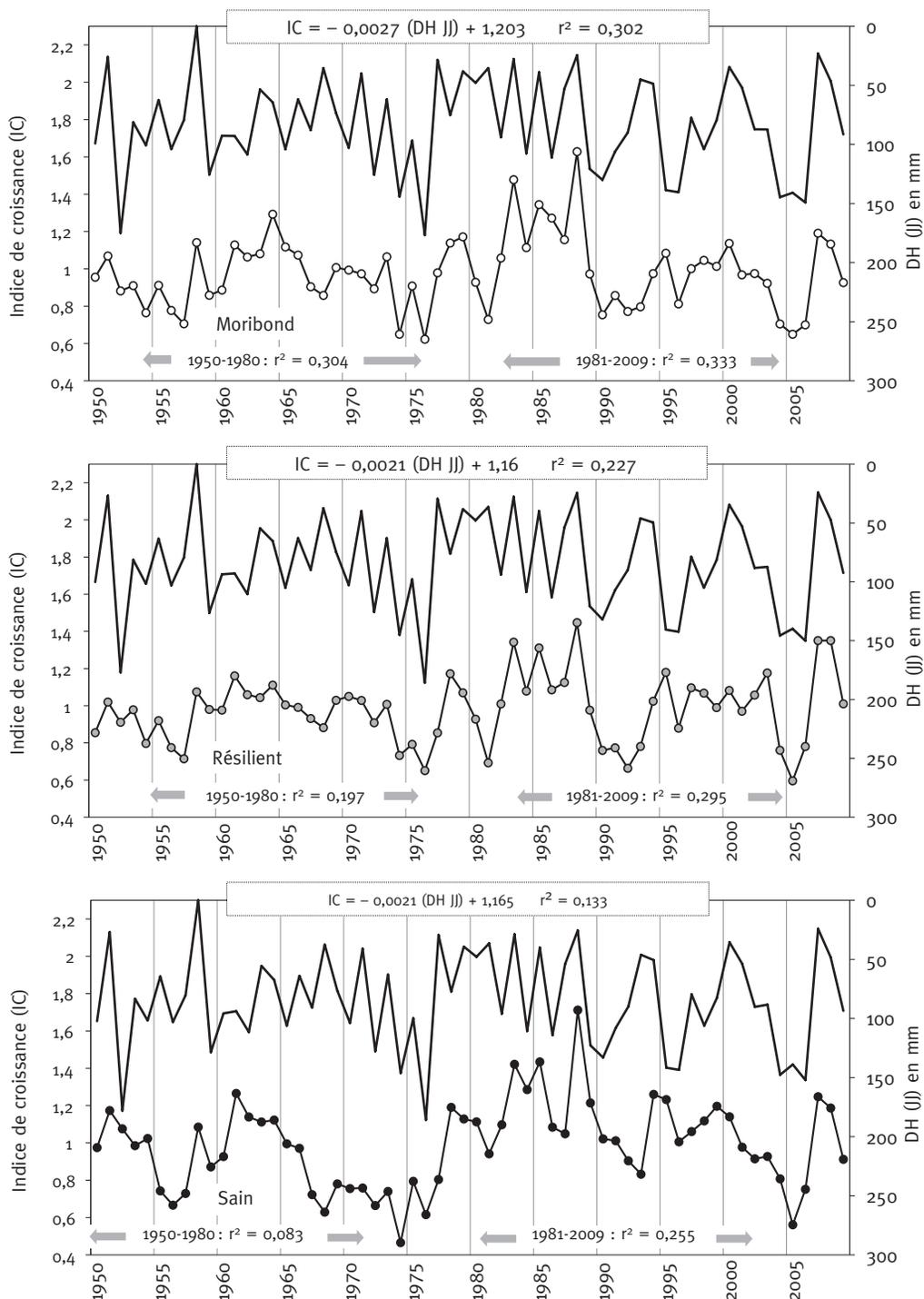
**Rôle clé des déficits hydriques estivaux pour la croissance du Chêne pédonculé**

Les résultats de cette étude confirment l'importance des pluies hors saison de végétation (effet positif en hiver) et du déficit hydrique estival (effet négatif) pour la croissance des chênaies sur la façade océanique (Lebourgeois, 2006 ; Lebourgeois *et al.*, 2003 ; Mérian *et al.*, 2014 ; Mérian *et al.*, 2011). Dans ce contexte non limité thermiquement, et sur des sols dont l'alimentation en eau est moyenne (réserve utile en eau du sol de 120 mm sur 80 à 100 cm), ce sont bien les conditions hydriques qui gouvernent la croissance et l'état sanitaire des arbres. Hors saison de végétation, des processus complexes de mobilisation de réserves carbonées, de croissance racinaire... sont souvent évoqués pour expliquer ces corrélations. Pour la période estivale, de nombreuses études écophysologiques ont montré que des stress hydriques marqués réduisent, par exemple, la turgescence cellulaire dans les feuilles et augmentent le taux d'embolie dans le xylème (Cochard et Delzon, 2013), ce qui conduit à une baisse générale de l'activité photosynthétique et de la croissance. Cette étude confirme également la réponse climatique forte et similaire entre bois final et cerne complet alors que le bois initial se révèle moins déterminé climatiquement.

FIGURE 7

**RELATION ENTRE LES VARIATIONS D'INDICE DE CROISSANCE  
(IC POUR LE CERNE COMPLET SANS UNITÉ, RONDS)  
ET CELLES DU DÉFICIT HYDRIQUE ESTIVAL (DH CUMULÉ DE JUIN ET JUILLET EN MM, TRAIT PLEIN)  
SUR LA PÉRIODE 1950-2009 POUR CHAQUE TYPE ARCHI**

Pour chaque cas, la régression linéaire entre IC et DHJJ est donnée pour la période entière 1950-2009 (en haut) ainsi que les coefficients de corrélation pour la période ancienne 1950-1980 et récente 1981-2009 (en bas) (voir texte pour les explications).



On sait que la survie d'un arbre dépend fortement de son efficacité à assurer la conduction hydraulique (Levanic *et al.*, 2011 ; Tulik, 2014 ; Tyree, 2003 ; Tyree et Ewers, 1991 ; Urfli *et al.*, 2013). Les vaisseaux du bois initial jouant un rôle crucial dans cette conduction, il est essentiel de maintenir au mieux l'intégrité de ce compartiment anatomique. Ainsi, alors que la proportion de bois initial dans le cerne varie de 15 à 25 % pour ces cernes larges (de plus de 6 mm à 2,5 mm), elle monte jusqu'à 40 à 60 % pour les cernes les plus fins (< 1,5 mm) (données non montrées ici), largeurs qui correspondent pour les chênaies étudiées aux années de très fortes sécheresses. Par exemple, pour les années 2004-2005, le bois initial a représenté environ 37 % pour les arbres sains mais plus de 50 % pour les arbres résilients et moribonds qui semblent donc avoir « essayé de maintenir au mieux » le transport de l'eau. Ces observations vont dans le même sens que les travaux récents menés en Pologne par Tulik (2014) sur l'anatomie du bois de chênes pédonculés sains, dépérissants et morts. Cet auteur montre que les arbres dépérissants ont beaucoup moins de vaisseaux de bois initial que les arbres sains (2-8 contre 15-20 ; période 1998-2007) et que les vaisseaux sont nettement plus petits (0,25-0,30 contre 0,40 mm). Pour les arbres dépérissants, il observe également une fréquence supérieure de vaisseaux bouchés (tyloses). À partir de ces observations, il estime que la conduction hydraulique est réduite de 4 à 7 fois chez les arbres dépérissants par rapport aux arbres en bonne santé.

### **Le diagnostic ARCHI : un révélateur des crises climatiques passées et de la sensibilité à la sécheresse estivale**

La méthode de diagnostic ARCHI a été mise au point de façon à fournir aux gestionnaires un outil décisionnel le plus simple possible permettant de faire une analyse sanitaire des peuplements et d'en tirer des enseignements quant aux interventions à préconiser (Drénou *et al.*, 2011, 2012). L'analyse couplée du diagnostic sanitaire (effectué en 2010) et de la dynamique d'accroissement des arbres depuis les années 1950 montre clairement que l'état sanitaire actuel révèle des pertes de vitalité anciennes en grande partie liées à des sécheresses extrêmes passées. Ainsi l'année 1976 avec un déficit hydrique estival près du double de la normale (+ 90 %) paraît être une année charnière avec une amplification de la discrimination des courbes de croissance. Moins de 20 ans après cette première crise, les sécheresses aussi exceptionnelles des années 1989 et 1990 (+ 50 à + 60 % de déficit par rapport à la normale) ont redonné un coup de frein à la croissance. Les sécheresses suivantes (1996, 2003, 2004) ont « enfoncé le clou » en empêchant les arbres moribonds de récupérer des niveaux de croissance suffisants pour refaire un houppier fonctionnel. Comme ce qui avait été observé pour les dépérissements du Sapin dans les Vosges et le Jura (Becker, 1985, 1987 ; Bert et Becker, 1990 ; Lebourgeois *et al.*, 1993 ; Lévy et Becker, 1987) ou des chênaies en plaine (Becker, 1984 ; Becker et Lévy, 1982, 1983 ; Lévy *et al.*, 1994) à la fin des années 1980, les années extrêmes et leur répétition sont bien les facteurs déclenchant des pertes de croissance et les notations d'état des houppiers révèlent bien des stress du passé qui peuvent remonter jusqu'à 20 ou 30 ans. Pour les arbres résilients et sains, la croissance est aussi fortement stoppée en cas de stress extrêmes mais le niveau de croissance reste supérieur. L'analyse climatique confirme cette plus grande sensibilité des arbres actuellement moribonds aux sécheresses estivales qui ont toujours joué un rôle majeur pour leur croissance en influençant à la fois la mise en place du bois initial et celle du bois final. Pour les arbres sains, l'importance du déficit hydrique est moindre mais il apparaît que le rôle de celui-ci augmente significativement depuis les dernières années avec un déterminisme de la mise en place du cerne qui devient aussi « bilan hydrique-dépendant ». Cette modification de la réponse des arbres au cours du temps a déjà été observée dans de nombreux contextes à travers l'Europe (Lebourgeois et Mérian, 2011) et souvent interprétée comme une homogénéisation de la réponse des écosystèmes à l'augmentation des contraintes environnementales.

Les peuplements ont été soigneusement sélectionnés de façon à minimiser les différences quant aux conditions écologiques et sylvicoles dont on sait qu'elles peuvent fortement moduler la réponse

entre les arbres. L'absence de coupes sanitaires après 2003 dans tous les peuplements retenus permet d'analyser leur récupération sans introduire un biais d'interprétation lié aux conséquences de réduction de surface terrière post-sécheresse. Ainsi, selon les définitions données par Lloret *et al.* (2011), on peut conclure que sur la période 2003-2009 les arbres ont présenté la même résistance (capacité à maintenir un niveau de croissance pendant un stress). Concernant la résilience, les arbres qualifiés de résilients d'un point de vue architectural sont apparus également résilients du point de vue de la croissance avec une capacité à récupérer le niveau d'accroissement d'avant crise voire de présenter un niveau supérieur. Le diagnostic visuel mis en place depuis 2011 est donc en bonne adéquation avec les dynamiques d'accroissement radial. Les arbres moribonds sont des arbres poussant très peu (moins de 1,5 mm sur le rayon) depuis de nombreuses années et dont la résilience (en termes de croissance) est moindre que les autres types architecturaux. Les résilients sont capables de récupérer plus fortement après une crise et donc de mettre en place un houppier fonctionnel.

Dans les prochaines années, il est fort probable que le réchauffement continue, soumettant les chênaies à des évolutions climatiques encore jamais égalées sur des périodes si courtes. Ainsi, il est essentiel pour le gestionnaire de disposer d'outils opérationnels pour diagnostiquer les problèmes et minimiser les contraintes. Des études récentes ont clairement montré que la diversité génétique des chênes était très importante (Kremer *et al.*, 2002). À la suite de ces travaux, il est apparu qu'une meilleure connaissance de leur diversité permettrait, à travers la sélection des individus les plus résistants et résilients, de préparer au mieux les chênaies à ces changements. Dans notre étude, les arbres sains sont apparus un peu plus jeunes que les arbres résilients ou moribonds. Cependant, les différences sont faibles et ne semblent pas pouvoir expliquer à elles seules les différences de comportement. Les arbres ayant été échantillonnés dans les mêmes peuplements, des différences de conditions stationnelles ou de gestion ne semblent pas non plus expliquer les comportements différentiels. La capacité de stockage d'amidon étant un facteur important dans la résistance au stress (Michelot *et al.*, 2012), il serait important de mener de telles études dans les chênaies océaniques de façon à mieux comprendre les relations entre la croissance, l'architecture des arbres et les réserves carbonées. Les peuplements échantillonnés présentent une surface terrière assez élevée, autour de 25 m<sup>2</sup>/ha. Sachant qu'une surface terrière trop élevée rend plus sensibles les peuplements forestiers aux sécheresses (Lebourgeois *et al.*, 2014 ; Trouvé *et al.*, 2014), une des adaptations possibles pour le gestionnaire est de mettre en place une sylviculture plus dynamique, sylviculture par ailleurs très favorable pour la production de bois de qualité de Chêne pédonculé.

**François LEBOURGEOIS**

AgroParisTech, centre de Nancy  
UMR1092, Laboratoire d'étude des ressources  
forêt-bois (LERFoB)  
14 rue Girardet  
F-54042 NANCY CEDEX  
et  
INRA – Centre de Nancy-Lorraine  
UMR1092, Laboratoire d'étude des ressources  
forêt-bois (LERFoB)  
F-54280 CHAMPENOUX  
(francois.lebourgeois@agroparistech.fr)

**Christophe DRÉNOU**

CNPF, Institut pour le développement forestier  
Toulouse  
Maison de la Forêt  
7 chemin de la Lacade  
F-31320 AUZEVILLE-TOLOSANE  
(christophe.drenou@cnpf.fr)

**Marine BOUVIER**

CNPF, centre régional de la propriété forestière  
de Bretagne  
8 place du Colombier  
F-35000 RENNES  
(marine.bouvier@cnpf.fr)

**Jean LEMAIRE**

CNPF, Institut pour le développement forestier  
175 cours Lafayette  
F-69006 LYON  
(lemairejean@yahoo.fr)

## Remerciements

Le projet « les chênaies atlantiques face aux changements climatiques : comprendre et agir » a bénéficié de financements de l'Europe, de l'État ainsi que des régions Normandie, Bretagne, Pays-de-la Loire, Île-de-France, Centre, Poitou-Charentes, Aquitaine et Midi-Pyrénées. Nous tenons à remercier Bruno Jacquet (CRPF Île-de-France-Centre) ; Yves Lacouture (CETEF Charente) ; Arnaud Guyon, Marc Mounier et Jean-Marc Demené (CRPF Poitou-Charentes) ; Maël Soleau, Christian Weben (CRPF Pays-de-la-Loire) ; l'échelon Nord-Ouest du DSF ; Grégory Sajdak et Mireille Thollet (IDF Toulouse) ; Laurent Burnel, Alain Cabanettes et Jérôme Willm (Dynafor, INRA-Toulouse).

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (C.D.), MACALADY (A.K.), CHENCHOUNI (H.), BACHELET (D.), MCDOWELL (N.), VENNETIER (M.), KITZBERGER (T.), RIGLING (A.), BRESHEARS (D.D.), HOGG (E.H.), GONZALEZ (P.), FENSHAM (R.), ZHANG (Z.), CASTRO (J.), DEMIDOVA (N.), LIM (J.H.), ALLARD (G.), RUNNING (S.W.), SEMERCI (A.), COBB (N.). — A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. — *Forest Ecology and Management*, vol. 259, n° 4, 2010, pp. 660-684.
- 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.
- BARCZI (J.F.), REY (H.), CARAGLIO (Y.), DE REFFYE (P.), BARTHÉLÉMY (D.), DONG (Q.X.), FOURCAUD (T.). — AmapSim : A structural whole-plant simulator based on botanical knowledge and designed to host external functional models. — *Annals of Botany*, vol. 101, n° 8, 2008, pp. 1125-1138.
- BARTHÉLÉMY (D.), CARAGLIO (Y.). — Plant architecture : A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — *Annals of Botany*, vol. 99, n° 3, 2007, pp. 375-407.
- BECKER (M.). — À propos du dépérissement du Chêne : réflexion sur la place actuelle de cette espèce dans la forêt française. — *Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest*, vol. 55, n° 2, 1984, pp. 173-180.
- 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.). — 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.), LÉVY (G.). — Le Dépérissement du Chêne en forêt de Tronçais. Les causes écologiques. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 39, n° 4, 1982, pp. 439-444.
- BECKER (M.), LÉVY (G.). — Le Dépérissement du Chêne. Les causes écologiques. Exemple de la forêt de Tronçais et premières conclusions. — *Revue forestière française*, vol. XXXV, n° 3, 1983, pp. 341-356.
- BECKER (M.), LÉVY (G.). — Le Point sur l'écologie comparée du Chêne sessile et du Chêne pédonculé. — *Revue forestière française*, vol. XLII, n° 2, 1990, pp. 148-154.
- BECKER (M.), BRÄKER (O.U.), KENK (K.), SCHNEIDER (O.), SCHWEINGRUBER (F.H.). — Aspects des houppiers et croissance des arbres au cours des dernières décennies dans les régions frontalières d'Allemagne, de France et de Suisse. — *Revue forestière française*, vol. XLII, n° 3, 1990, pp. 284-300.
- 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.
- BOUVIER (M.). — Mise en place d'un protocole de pronostic visuel de la capacité de réaction au dépérissement du Chêne pédonculé (*Quercus robur* L.). — ENITA de Bordeaux, 2010. — 40 p. (Mémoire).
- BRÉDA (N.), BADEAU (V.). — Forest tree responses to extreme drought and some biotic events : Towards a selection according to hazard tolerance? — *Comptes Rendus Geoscience*, vol. 340, n° 9-10, 2008, pp. 651-662.
- 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.
- BRÉDA (N.), HUC (R.), GRANIER (A.), DREYER (E.). — Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. — *Annals of Forest Science*, vol. 63, n° 6, 2006, pp. 625-644.
- BRÉDA (N.), PEIFFER (M.), DUPOUEY (J.-L.), GEREMIA (F.), SCHIPFER (R.), KIEFFER (C.). — Le Rôle clé des déficits hydriques dans le dépérissement de chênaies en forêt de la Harth (Alsace du Sud) établi par une analyse dendroécologique et écophysiological. — *Les cahiers du DSF (La santé des Forêts [1998])*. — Ministère de l'Agriculture, de la Pêche et de l'Alimentation (DERF), vol. 1-1999, pp. 92-94.

- CATER (M.). — A 20-Year Overview of *Quercus robur* L. Mortality and Crown Conditions in Slovenia. — *Forests*, vol. 6, n° 3, 2015, pp. 581-593.
- COCHARD (H.), DELZON (S.). — Hydraulic failure and repair are not routine in trees. — *Annals of Forest Science*, vol. 70, 2013, pp. 659-661.
- DELATOUR (C.). — Le Dépérissement des chênes en Europe. — *Revue forestière française*, vol. XXXV, n° 3, 1983, pp. 199-204.
- DRÉNOU (C.), ROSA (L.). — Comment le Douglas réagit-il aux sécheresses ? Application de la méthode ARCHI au suivi des dépérissements de Douglas. — *Forêt-Entreprise*, vol. 216, 2014, pp. 6-17.
- DRÉNOU (C.), BOUVIER (M.), LEMAIRE (J.). — La Méthode de diagnostic ARCHI. Application aux chênes pédonculés dépérissants. — *Forêt-Entreprise*, vol. 200, n° 8, 2011, pp. 4-15.
- DRÉNOU (C.), BOUVIER (M.), LEMAIRE (J.). — Rôles des gourmands dans la résilience des chênes pédonculés dépérissants. — *Forêt wallonne*, vol. 116, n° 1, 2012, pp. 42-55.
- DRÉNOU (C.), GIRAUD (G.), GRAVIER (H.), SABATIER (S.), CARAGLIO (Y.). — Le Diagnostic architectural : un outil d'évaluation des sapinières dépérissantes. — *Forêt méditerranéenne*, vol. 34, n° 2, 2013, pp. 87-98.
- DUBREUIL (V.). — La Sécheresse dans la France de l'Ouest : une contrainte climatique trop souvent oubliée. — *Sécheresse*, vol. 1, n° 8, 1997, pp. 47-55.
- DURAND (P.), GELPE (J.), LEMOINE (B.), RIOM (J.), TIMBAL (J.). — Le Dépérissement du Chêne pédonculé dans les Pyrénées-Atlantiques. — *Revue forestière française*, vol. XXXV, n° 5, 1983, pp. 357-368.
- EICKENSCHIEDT (N.), WELLBROCK (N.). — Consistency of defoliation data of the national training courses for the forest condition survey in Germany from 1992 to 2012. — *Environmental Monitoring and Assessment*, vol. 186, n° 1, 2014, pp. 257-275.
- FLOT (J.-L.), CAROULLE (F.), LUCAS (S.). — Dépérissement et mortalité : un éclairage de la situation en France. — *L'IF*, vol. 16, n° 3, 2007, pp. 1-8.
- FOURCAUD (T.), ZHANG (X.), STOKES (A.), LAMBERS (H.), KORNER (C.). — Plant growth modelling and applications: The increasing importance of plant architecture in growth models. — *Annals of Botany*, vol. 101, n° 8, 2008, pp. 1053-1063.
- GALIANO (L.), MARTINEZ-VILALTA (J.), SABATE (S.), LLORET (F.). — Determinants of drought effects on crown condition and their relationship with depletion of carbon reserves in a Mediterranean holm oak forest. — *Tree Physiology*, vol. 32, n° 4, 2012, pp. 478-489.
- GERARD (B.), BRÉDA (N.). — Radial distribution of carbohydrate reserves in the trunk of declining European beech trees (*Fagus sylvatica* L.). — *Annals of Forest Science*, vol. 71, n° 6, 2014, pp. 675-682.
- GIEGER (T.), THOMAS (F.). — Effects of defoliation and drought stress on biomass partitioning and water relations of *Quercus robur* and *Quercus petraea*. — *Basic and Applied Ecology*, vol. 3, n° 2, 2002, pp. 171-181.
- GIEGER (T.), THOMAS (F.M.). — Differential response of two Central-European oak species to single and combined stress factors. — *Trees - Structure and Function*, vol. 19, n° 5, 2005, pp. 607-618.
- GRICAR (J.), DE LUIS (M.), HAFNER (P.), LEVANI (T.). — Anatomical characteristics and hydrologic signals in tree-rings of oaks (*Quercus robur* L.). — *Trees - Structure and Function*, vol. 27, n° 6, 2013, pp. 1669-1680.
- GRICAR (J.), JAGODIC (S.), SEFC (B.), TRAJKOVIC (J.), ELER (K.). — Can the structure of dormant cambium and the widths of phloem and xylem increments be used as indicators for tree vitality? — *European Journal of Forest Research*, vol. 133, n° 3, 2014, pp. 551-562.
- GUSTAFSON (E.J.), STURTEVANT (B.R.). — Modeling Forest Mortality Caused by Drought Stress: Implications for Climate Change. — *Ecosystems*, vol. 16, n° 1, 2013, pp. 60-74.
- HELAMA (S.), LAANELAID (A.), RAISIO (J.), TUOMENVIRTA (H.). — Oak decline in Helsinki portrayed by tree-rings, climate and soil data. — *Plant and Soil*, vol. 319, n° 1-2, 2009, pp. 163-174.
- HELAMA (S.), LAANELAID (A.), RAISIO (J.), MAKELA (H.M.), HILASVUORI (E.), JUNGNER (H.), SONNINEN (E.). — Oak decline analyzed using intraannual radial growth indices, delta C-13 series and climate data from a rural hemiboreal landscape in southwesternmost Finland. — *Environmental Monitoring and Assessment*, vol. 186, n° 8, 2014, pp. 4697-4708.
- KREMER (A.), PETIT (R.-J.), DUCOUSSO (A.). — Biologie évolutive et diversité génétique des Chênes sessile et pédonculé. — *Revue forestière française*, vol. LIV, n° 2, 2002, pp. 111-130.
- LANDMANN (G.). — Concepts, définitions et caractéristiques générales des dépérissements forestiers. — *Revue forestière française*, vol. XLVI, n° 5, 1994, pp. 405-415.
- LANDMANN (G.), BECKER (M.), DELATOUR (C.), DREYER (E.), DUPOUEY (J.L.). — Oak dieback in France: historical and recent records possible causes current investigations. — *Rundgespräche der Kommission für Ökologie. Bd 5 : Zustand und Gefährdung der Laubwälder*, 1993, pp. 97-114.

- LANDMANN (G.), BRÉDA (N.), HOULLIER (F.), DREYER (E.), FLOT (J.). — Sécheresse et canicule de l'été 2003 : quelles conséquences pour les forêts françaises. — *Revue forestière française*, vol. LV, n° 4, 2003, pp. 299-306.
- 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.), PIEDALLU (C.). — Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière à partir d'indices bioclimatiques. — *Revue forestière française*, vol. LVII, n° 3, 2005, pp. 331-356.
- LEBOURGEOIS (F.), MÉRIAN (P.). — La Sensibilité au climat des arbres forestiers a-t-elle changé au cours du XX<sup>e</sup> siècle ? — *Revue forestière française*, vol. LXIII, n° 1, 2011, pp. 17-32.
- LEBOURGEOIS (F.), MÉRIAN (P.). — Manuel de dendrochronologie. — AgroParisTech - Centre de Nancy, UFR Forêts, arbres et milieux naturels, UMR LERFOB, 2012. — 85 p.
- LEBOURGEOIS (F.), BECKER (M.), BONNEAU (M.). — Influence d'une fertilisation minérale sur la croissance radiale de sapinières dépérissantes dans les Vosges. — *Revue forestière française*, vol. XLV, n° 6, 1993, pp. 639-650.
- LEBOURGEOIS (F.), COUSSEAU (G.), DUCOS (Y.). — Étude d'une chênaie sessiliflore exceptionnelle : la futaie des clos (Sarthe). — *Revue forestière française*, vol. LV, n° 3, 2003, pp. 333-346.
- LEBOURGEOIS (F.), GOMEZ (N.), PINTO (P.), MÉRIAN (P.). — Mixed stands reduce *Abies alba* tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. — *Forest Ecology and Management*, vol. 303, n° 9, 2013, pp. 61-71.
- LEBOURGEOIS (F.), EBERLÉ (P.), MÉRIAN (P.), SEYNAVE (I.). — Social status-mediated tree-ring responses to climate of *Abies alba* and *Fagus sylvatica* shift in importance with increasing stand basal area. — *Forest Ecology and Management*, vol. 328, 2014, pp. 209-218.
- LEE (C.A.), VOELKER (S.), HOLDO (R.M.), MUZIKA (R.M.). — Tree architecture as a predictor of growth and mortality after an episode of red oak decline in the Ozark Highlands of Missouri, U.S.A. — *Canadian Journal of Forest Research - Revue canadienne de Recherche forestière*, vol. 44, n° 9, 2014, pp. 1005-1012.
- LEMAIRE (J.). — La Théorie du boxeur : exemple du Chêne pédonculé. — *Forêt-Entreprise*, n° 218, 2014a, pp. 26-33.
- LEMAIRE (J.). — Lien entre le déficit hydrique climatique et le dépérissement du Chêne pédonculé sur la façade atlantique. — *Forêt-Entreprise*, n° 218, n° spécial Bioclimsol, 2014b, pp. 18-25.
- LEMAIRE (J.), MARÉCHAL (N.). — Les chênaies atlantiques face aux changements climatiques : comprendre et agir. — *Forêt-Entreprise*, n° 198, 2011, pp. 48-50.
- LEVANIC (T.), CATER (M.), MCDOWELL (N.G.). — Associations between growth, wood anatomy, carbon isotope discrimination and mortality in a *Quercus robur* forest. — *Tree Physiology*, vol. 31, n° 3, 2011, pp. 298-308.
- LÉVY (G.), BECKER (M.). — Le Dépérissement du Sapin dans les Vosges. Rôle primordial du déficit d'alimentation en eau. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 44, n° 4, 1987, pp. 403-416.
- LÉVY (G.), BECKER (M.), DUHAMEL (D.). — A comparison of the ecology of pedunculate and sessile oaks: radial growth in the centre and northwest of France. — *Forest Ecology and Management*, vol. 55, 1992, pp. 51-63.
- LÉVY (G.), DELATOUR (C.), BECKER (M.). — Le Dépérissement du Chêne des années 1980 dans le centre de la France, point de départ d'une meilleure compréhension de l'équilibre de la productivité de la chênaie. — *Revue forestière française*, vol. XLVI, n° 5, 1994, pp. 495-503.
- LLORET (F.), KEELING (E.G.), SALA (A.). — Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. — *Oikos*, vol. 120, n° 12, 2011, pp. 1909-1920.
- MARTINEZ-VILALTA (J.), LLORET (F.), BRESHEARS (D.D.). — Drought-induced forest decline: causes, scope and implications. — *Biology Letters*, vol. 8, n° 5, 2012, pp. 689-691.
- MÉRIAN (P.). — POINTER et DENDRO : deux applications sous R pour l'analyse de la réponse des arbres au climat par approche dendroécologique. — *Revue forestière française*, vol. LXIV, n° 6, 2012, pp. 789-798.
- MÉRIAN (P.). — Conseils pour l'échantillonnage des arbres en peuplements purs et réguliers en vue de l'estimation de leur sensibilité au climat par analyse dendroécologique. — *Revue forestière française*, vol. LXV, n° 1, 2013, pp. 21-36.
- MÉRIAN (P.), LEBOURGEOIS (F.). — Quantifying the risk of mis-estimating correlation significance of climate-tree growth relationships. — *Trees - Structure and Function*, vol. 27, n° 5, 2013, pp. 1467-1476.
- MÉRIAN (P.), PIERRAT (J.-C.), LEBOURGEOIS (F.). — Effect of sampling effort on the regional chronology statistics and climate-growth relationships estimation. — *Dendrochronologia*, vol. 31, n° 1, 2013a, pp. 58-67.
- MÉRIAN (P.), BERT (D.), LEBOURGEOIS (F.). — An approach for quantifying and correcting sample-size-related bias in population estimates of climate-tree growth relationships. — *Forest Science*, vol. 59, n° 4, 2013b, pp. 444-452.

- MÉRIAN (P.), BERGÈS (L.), LEBOURGEOIS (F.). — Variabilité spatiale de la réponse au climat du Chêne sessile dans la moitié Nord de la France. — *Revue forestière française*, vol. LXVI, n° 2, 2014, pp. 107-123.
- MÉRIAN (P.), BONTEMPS (J.D.), BERGÈS (L.), LEBOURGEOIS (F.). — Spatial variation and temporal instability in climate-growth relationships of sessile oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) under temperate conditions. — *Plant Ecology*, vol. 212, n° 11, 2011, pp. 1855-1871.
- MICHELOT (A.), SIMARD (S.), RATHGEBER (C.), DUFRENE (E.), DAMESIN (C.). — Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics. — *Tree Physiology*, vol. 32, n° 8, 2012, pp. 1033-1045.
- NAGELEISEN (L.-M.). — Dépérissement actuel des chênes. — *Revue forestière française*, vol. XLVI, n° 5, 1994, pp. 504-511.
- NAGELEISEN (L.-M.). — Guide de notation de l'aspect des houppiers des arbres feuillus dans un contexte de dépérissement (protocole DEPEUFEU). Rapport scientifique. — Département Santé des Forêts - MAAF, 2012. — pp. 1-17.
- NIU (S.L.), LUO (Y.Q.), LI (D.J.), CAO (S.H.), XIA (J.Y.), LI (J.W.), SMITH (M.D.). — Plant growth and mortality under climatic extremes: An overview. — *Environmental and Experimental Botany*, vol. 98, 2014, pp. 13-19.
- PIEDALLU (C.), GÉGOUT (J.-C.), PÉREZ (V.), LEBOURGEOIS (F.). — Soil water balance performs better than climatic water variables in tree species distribution modelling. — *Global Ecology and Biogeography*, vol. 22, 2013, pp. 470-482.
- ROSAS (T.), GALIANO (L.), OGAYA (R.), PENUELAS (J.), MARTINEZ-VILALTA (J.). — Dynamics of non-structural carbohydrates in three Mediterranean woody species following long-term experimental drought. — *Frontiers in Plant Science*, vol. 4, 2013.
- SCHARNWEBER (T.), MANTHEY (M.), CRIGEE (C.), BAUWE (A.), SCHRODER (C.), WILMKING (M.). — Drought matters - Declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. — *Forest Ecology and Management*, vol. 262, n° 6, 2011, pp. 947-961.
- SOHAR (K.), HELAMA (S.), LAAZZNELAID (A.), RAISIO (J.), TUOMENVIRTA (H.). — Oak decline in a southern forest as affected by a drought sequence. — *Geochronometria*, vol. 41, n° 1, 2014, pp. 92-103.
- THOMAS (F.M.), BLANK (R.), HARTMANN (G.). — Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. — *Forest Pathology*, vol. 32, 2002, pp. 277-307.
- THORNTHWAITE (C.W.), MATHER (J.R.). — The water balance. — *Drexel Institute of Climatology Laboratory, Climatology publication*, vol. 8, 1955, pp. 1-104.
- TROUVÉ (R.), BONTEMPS (J.D.), COLLET (C.), SEYNAVE (I.), LEBOURGEOIS (F.). — Growth partitioning in forest stands is affected by stand density and summer drought in sessile oak and Douglas fir. — *Forest Ecology and Management*, vol. 334, n° 12, 2014, pp. 358-368.
- TULIK (M.). — The anatomical traits of trunk wood and their relevance to oak (*Quercus robur* L.) vitality. — *European Journal of Forest Research*, vol. 133, n° 5, 2014, pp. 845-855.
- TYREE (M.T.). — Hydraulic limits on tree performance: transpiration, carbon gain and growth of trees. — *Trees - Structure and Function*, vol. 17, n° 2, 2003, pp. 95-100.
- TYREE (M.T.), EWERS (F.W.). — The hydraulic architecture of trees and other woody-plants. — *New Phytologist*, vol. 119, n° 3, 1991, pp. 345-360.
- URLI (M.), PORTE (A.J.), COCHARD (H.), GUENGANT (Y.), BURLETT (R.), DELZON (S.). — Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. — *Tree Physiology*, vol. 33, n° 7, 2013, pp. 672-683.
- VAN DER WERF (G.W.), SASS-KLAASSEN (U.), MOHREN (G.M.J.). — The impact of the 2003 summer drought on the intra-annual growth pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L.) on a dry site in the Netherlands. — *Dendrochronologia*, vol. 25, 2007, pp. 103-112.
- VITALE (M.), PROIETTI (C.), CIONNI (I.), FISCHER (R.), DE MARCO (A.). — Random Forests Analysis: a Useful Tool for Defining the Relative Importance of Environmental Conditions on Crown Defoliation. — *Water Air and Soil Pollution*, vol. 225, n° 6, 2014.
- WEBER (C.). — Les chênaies atlantiques, premiers résultats d'études. — *Forêt-Entreprise*, n° 196-1, 2011, pp. 6-8.

---

**CARACTÉRISATION DE LA CROISSANCE DES CHÊNAIES PÉDONCULÉES ATLANTIQUES DÉPÉRISSANTES: EFFETS DES SÈCHERESSES ET RELATION AVEC L'ARCHITECTURE DES HOUPPIERS (Résumé)**

Les relations entre l'architecture des houppiers (arbres sains, résilients, moribonds ; protocole ARCHI), la croissance radiale et le climat (période 1950-2009) ont été étudiées sur 94 chênes pédonculés (*Quercus robur* L.) échantillonnés dans l'Ouest de la France dans les mêmes conditions stationnelles (sol acide à réserve en eau du sol de 120 mm) et sylvicoles ( $H_0 = 24$  m ;  $G = 25$  m<sup>2</sup>/ha ; pas d'éclaircie depuis 2003). Si la discrimination des niveaux de croissance selon l'architecture des houppiers relevée en 2010 apparaît ancienne, les courbes d'accroissement se sont séparées de plus en plus nettement et systématiquement au cours du temps et notamment après les sécheresses de 1976 et de 1989-1990. L'analyse des relations cerne-climat montre que des pluies abondantes en décembre et en avril favorisent la mise en place d'un cerne large alors que les déficits hydriques en juin et juillet réduisent fortement ce dernier, le rôle du déficit hydrique estival étant d'autant plus important que le houppier est dégradé. La comparaison des réponses sur la période 1950-1980 et 1981-2009 montre que les arbres moribonds ont toujours été particulièrement sensibles au déficit hydrique estival et printanier (de mai à juillet) alors que, pour les arbres sains et résilients, la sensibilité à la sécheresse estivale a fortement augmenté sur la période récente suggérant une homogénéisation de la réponse des chênaies à l'augmentation des contraintes environnementales (sécheresses de plus en plus fréquentes). Sur la période 2003-2009, les trois morphotypes ont présenté la même résistance (c'est-à-dire la capacité à maintenir un niveau de croissance pendant un stress). Concernant la résilience, les arbres qualifiés de résilients d'un point de vue architectural sont apparus également résilients du point de vue de la croissance, avec une capacité à récupérer le niveau d'accroissement d'avant la crise, voire de présenter un niveau supérieur.

**CHARACTERISATION OF DECAYING ATLANTIC PEDUNCULATE OAK STANDS – EFFECTS OF DROUGHT AND RELATIONS WITH CROWN ARCHITECTURE (Abstract)**

The relations between crown architecture (healthy, resilient, dying trees; the ARCHI [architectural tree analysis method] Protocol), radial growth and climate (1950-2009) were investigated on 94 pedunculate (*Quercus robur* L.) oaks sampled in Western France, living in comparable site conditions (acidic soil with a 120 mm water reserves in the subsoil) and similarly managed ( $H_0 = 24$  m ;  $G = 25$  m<sup>2</sup>/ha ; no thinning since 2003). While the differences in growth levels according to crown architecture as observed in 2010 appear to go back a long time, the growth curves have consistently diverged more and more over time, in particular following the droughts of 1976 and 1989-1990. An analysis of the growth ring/climate relationship shows that abundant rainfall in December and April contributes to the formation of wider rings whereas water shortages in the summer have a strong opposite effect and one that is intensified in the case of degraded crowns. A comparison of the responses for the 1950-1980 and 1981-2009 periods shows that dying trees were always very susceptible to summer and spring water shortages (from May to July), whereas for the healthy and resilient trees, susceptibility to summer drought has increased very strongly in the recent period. This suggests that the response of all oak stands to the intensification of environmental stresses (increasingly frequent drought) is becoming more homogeneous. Over the 2003-2009 period, all three morphotypes exhibited the same resistance (i.e., the ability to maintain a growth level while subject to a stress). Concerning resilience, the trees characterised as resilient from an architectural standpoint also appeared resilient in terms of growth, showing an ability to return to the pre-crisis level of growth, or even a higher level.

---