



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-memoires-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

2013-2014

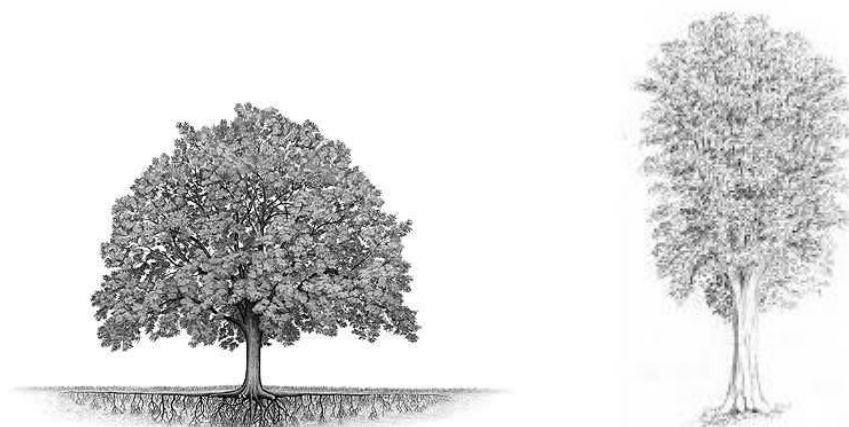
MASTER FAGE

Biologie et Ecologie pour la Forêt, l'Agronomie et l'Environnement

Spécialité

Fonctionnement et Gestion des Ecosystèmes

MODELISATION DE LA CROISSANCE SAISONNIERE DU CHENE ET DU HETRE



Marie GROSDIDIER

Mémoire de stage, soutenu à Nancy le 03/09/2014

Maître de stage : **Nathalie BRED**A
(directrice de recherche équipe
Phytoécologie Forestière)

Tuteur universitaire : **Daniel EPRON**
(directeur adjoint de l'unité EEF)

Structure d'accueil :
UMR Ecologie Ecophysiologie Forestière
Centre Inra de Nancy-Lorraine
Site de Champenoux
Rue d'Amance
54280 Champenoux

REMERCIEMENTS

Ce stage de fin d'étude m'a permis de découvrir et d'apprécier une seconde fois le monde de la recherche.

Pour cela, je tiens à remercier particulièrement ma maitre de stage Nathalie BREDAS (directrice de recherche) qui m'a proposé le sujet malgré une connaissance limitée, ainsi qu'un engagement important dans de multiples projets et activités. Je la remercie également pour sa capacité à redonner espoir et confiance dans les moments difficiles, de sa patience, et de son précieux encadrement en tant que tutrice.

Je remercie particulièrement André GRANIER (directeur de recherche) pour m'avoir fourni la moitié des données traitées durant ce stage (Hesse), pour m'avoir encadrée les premières semaines et pour avoir partagé ses connaissances tout au long de ces six mois.

Je tiens également à remercier :

- Vincent BADEAU (ingénieur de recherche) pour m'avoir donné une chance de travailler au sein de l'équipe à la fin de mon master 1, ainsi que pour son aide et sa bonne humeur transmise quotidiennement.

- Pierre MONTPIED (ingénieur de recherche) pour son appui essentiel en statistiques, modélisation et R.

- François GEREMIA (technicien de recherche) pour m'avoir initiée au terrain.

Je remercie Jean-Luc DUPOUEY (directeur de l'équipe) et Jean-Marc GUEHL (directeur de l'unité) de m'avoir accueillie si chaleureusement et de m'avoir apportée leurs conseils lors de ce stage.

Enfin, je remercie les stagiaires, thésards et post-doctorants de l'unité pour les bons moments passés avec eux.

Une dernière pensée sera pour ma famille.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
1- <i>CONTEXTE ET ETAT DE L'ART.....</i>	<i>1</i>
a. <i>Phénologie foliaire et plan ligneux</i>	<i>1</i>
b. <i>Mécanismes hydriques ou croissance vraie ?</i>	<i>2</i>
c. <i>Méthodes d'étude de la croissance</i>	<i>3</i>
d. <i>Sylviculture via des éclaircies.....</i>	<i>3</i>
e. <i>Modélisation d'accroissement saisonnier</i>	<i>4</i>
2- <i>PRESENTATION DE L'ORGANISME D'ACCUEIL ET DE SES MISSIONS</i>	<i>4</i>
3- <i>MISSION CONFIEE ET OBJECTIFS POURSUIVIS</i>	<i>4</i>
MATERIEL ET METHODES.....	5
1- <i>CAS D'ETUDE</i>	<i>5</i>
a. <i>Espèces étudiées.....</i>	<i>5</i>
b. <i>Site de HESSE</i>	<i>5</i>
c. <i>Site de CHAMPENOUX</i>	<i>6</i>
2- <i>BILAN HYDRIQUE ET PHOTOSYNTHESE.....</i>	<i>6</i>
3- <i>MESURE D'ACCROISSEMENT DE LA CIRCONFERENCE</i>	<i>7</i>
4- <i>MODELISATION</i>	<i>8</i>
a. <i>Relation circonférence et accroissement de l'arbre.....</i>	<i>8</i>
b. <i>Choix du modèle</i>	<i>9</i>
c. <i>Données ajustées par le modèle de Gompertz et paramètres obtenus.....</i>	<i>10</i>
a. <i>Variables testées</i>	<i>11</i>
RESULTATS	12
1- <i>INTERPRETATION DES PARAMETRES DU MODELE DE GOMPERTZ, VARIABILITE INTERANNUELLE</i>	<i>12</i>
b. <i>Interprétation du paramètre C</i>	<i>12</i>
c. <i>Interprétation du paramètre B</i>	<i>14</i>
d. <i>Interprétation du paramètre A</i>	<i>14</i>
e. <i>Conclusion</i>	<i>17</i>
2- <i>TAUX DE CROISSANCE, VARIABILITE INTRA-ANNUELLE</i>	<i>17</i>
DISCUSSION.....	21
CONCLUSION-PERSPECTIVES	24
BIBLIOGRAPHIE	24
ANNEXES	
RESUMES	

INTRODUCTION

1- Contexte et état de l'art

L'écosystème forestier est un écosystème particulier présentant la caractéristique spécifique de produire une biomasse ligneuse, dont le rôle économique et environnemental est important dans notre société. La cinétique de croissance influence en grande partie la qualité et la quantité du bois produit chaque année. Face aux inquiétudes actuelles des forestiers et à leurs incertitudes de gestion par rapport au changement climatique, l'étude de la croissance des arbres en lien avec le climat est une problématique d'actualité. Pour comprendre quels phénomènes biologiques et climatiques pilotent la croissance du tronc, la modélisation est un outil très utilisé dans le monde scientifique. Cependant, modéliser la croissance est une tâche complexe, mettant en relation de multiples processus. La phénologie, les mécanismes hydriques, l'anatomie du bois, la sylviculture ainsi que la façon de modéliser (empirique, phénoménologique, basé sur les processus...) sont des points importants à considérer. La phénologie peut se définir comme « l'étude de la répartition dans le temps des événements biologiques cycliques de la flore ou de la faune qui sont influencés par le climat » (Swartz, 2003 in : Vitasse, 2009). Dans nos travaux, nous nous intéresserons à la phénologie foliaire et cambiale uniquement, chez les espèces décidues.

a. Phénologie foliaire et plan ligneux

La durée de la saison de végétation est conditionnée par la date de débourrement et la sénescence ou la chute des feuilles dans le cas des espèces décidues. La croissance secondaire chez les feuillus est dépendante de cette durée de saison de végétation puisque lors de cette phase la photosynthèse est active et les échanges de carbone entre l'atmosphère et la biosphère terrestre permettent à l'arbre de croître.

Chaque espèce a sa stratégie de débourrement qui a été mise en relation avec le fonctionnement hydraulique et son plan ligneux. Les vaisseaux du bois de printemps du chêne sont plus larges et hétérogènes que ceux du bois d'été (bois à zone initiale poreuse) tandis que le bois de hêtre possède des vaisseaux petits et homogènes (bois à pores diffus). L'aubier (cellules vivantes et éléments conducteurs de sève) et le duramen (parenchyme mort) du chêne sont bien différenciés, contrairement au hêtre qui utilise tout son xylème pour faire circuler sa sève sans former de duramen (Granier *et al.*, 2000). Les espèces à bois à pores diffus comme le hêtre vont développer leurs feuilles, photosynthétiser et commencer leur croissance secondaire ensuite (Dougherty *et al.*, 1979). Les nouveaux assimilats produits sont transportés par la sève phloémienne et pourront être utilisés en tant que substrat pour l'accroissement radial (Michelot *et al.*, 2012a). Au contraire, pour les espèces à bois à zone initiale poreuse comme le chêne, les réserves accumulées lors de la saison précédente sont particulièrement importantes. Les carbohydrates disponibles chez le chêne régulent sa croissance (Dunn *et al.*, 1990 ; Bréda et Granier, 1996). En effet, leur utilisation lui permet de former les gros vaisseaux du bois initial, ceux de l'année précédente ayant été embolisés pendant l'hiver. La mise en place du bois initial est nécessaire pour restaurer la conductivité hydraulique et permettre la circulation d'un nouveau flux de sève abondant. Ainsi, 43% de la croissance annuelle aurait lieu avant le développement des feuilles chez le chêne et avant que la transpiration et l'assimilation du CO₂ aient commencé (Hinckley et Lassoie, 1981). Plus précisément, certains auteurs montrent que la croissance du chêne apparaît 14 à 20 jours avant le débourrement alors que celle du hêtre commence 2 jours après le débourrement. Il existe un synchronisme entre le développement des bourgeons et la réactivation du cambium chez les espèces à pores diffus (Denne et Atkinson, 1986). Ainsi le délai entre la phénologie des feuilles et la croissance varie selon les espèces (Michelot *et al.*, 2012a). De plus, le développement des bourgeons est dépendant de plusieurs facteurs, intrinsèques comme les réserves carbonées et extrinsèques, comme les facteurs climatiques : la somme des températures chaudes du début d'année, la période de froid, la température du sol, l'accessibilité à l'eau, la photopériode, ou encore au rayonnement pendant la saison de croissance (Denne et Atkinson, 1986). Les auteurs

semblent en accord sur le fait que la température est le principal facteur du climat affectant les événements phénologiques des arbres. Pour cela, les modèles phénologiques sont essentiellement basés sur un calcul de sommes de températures. *Vitasse et al.* (2009) met en évidence un lien étroit entre les dates d'apparition des feuilles et la température des premiers mois de l'année (jour 32 au jour 120) pour le chêne.

Enfin, la phénologie comprend également la floraison et la fructification des arbres. Celle-ci est souvent anti-corrélée à la croissance radiale du tronc car les ressources étant limitées, elles sont allouées soit à la croissance soit à la fructification lors de cette période (*Dittmar et al.*, 2003). *Mund* (2010) nomme « switching ressources » ce passage d'un puits de ressource à un autre entre croissance végétative et la reproduction. On trouve également des variations selon les espèces puisque pour le chêne par exemple, la croissance et la reproduction semblent indépendantes l'une de l'autre (*Knops et al.*, 2007).

L'un des paramètres du couvert influençant fortement la production d'un écosystème est le LAI (Leaf Area Index ou indice foliaire) du peuplement. Le LAI décrit la structure du couvert, défini comme la surface foliaire par unité de surface de sol (m^2 de feuilles/ m^2 de sol). C'est donc la surface par où les échanges photosynthétiques et transpiratoires surviennent. *Bréda* (1994) admet que le LAI d'un écosystème, forestier ou non, dépend de la composition en espèces, de la structure du couvert, de la physiologie des arbres et des facteurs hydriques du peuplement. En interceptant une partie des précipitations, il est essentiel dans le calcul de la disponibilité en eau dans le sol. Le LAI en tant que paramètre phénologique limite la saison de végétation, donc la période de croissance, de prélèvements d'eau et d'éléments minéraux. Une forte relation est trouvée entre la croissance radiale, le GPP (photosynthèse brute), le LAI et le SWD (déficit hydrique du sol) (*Granier et al.*, 2008). Le LAI (valeur maximale), sa dynamique saisonnière et interannuelle sont indispensables pour comprendre les bilans hydriques et carbonés d'un peuplement.

b. Mécanismes hydriques ou croissance vraie ?

Le terme « croissance » se définit selon (*Kahle*, 2006) comme l'augmentation de la taille par assimilation de matériel dans l'organisme vivant. La croissance varie énormément pendant la saison de croissance, entre les années et selon les sites (*Kahle*, 2006). Les changements dus à la croissance de l'arbre, ne sont pas réversibles contrairement aux processus de rétraction et gonflement associés aux changements de contenu en eau dans le tronc. Distinguer la croissance radiale de la rétraction diurne de l'écorce et du bois est un prérequis difficile à obtenir (*Zweifel et al.*, 2005).

La rétraction (= shrinkage en anglais) peut se définir comme le retard (ou déséquilibre) d'absorption d'eau derrière des pertes d'eau par transpiration pendant la journée avec une demande évaporatoire élevée. Le gonflement (= swelling en anglais) peut se définir comme le processus qui durant la nuit rééquilibre des potentiels hydriques dans le tronc et faisant augmenter le diamètre (rééquilibrage thermodynamique de potentiels hydriques au sein des tissus élastiques de l'arbre et se traduisant par des variations d'eau stockées dans le bois d'aubier et le phloème). Trois périodes peuvent être identifiées dans les variations intra-saisonnières de circonférence de l'arbre : une période de repos pendant l'hiver jusqu'au début du printemps avec beaucoup de phénomènes passifs de retrait-gonflement ; une période avec de petits et soudains gonflements suivis d'une période d'initiation de croissance radiale de la fin avril à fin mai ; et une période de croissance active pendant l'été débutant fin mai (*Bouriaud et al.*, 2005 ; *Deslauriers et al.*, 2003 ; *Deslauriers et al.*, 2007b ; *Herzog et al.*, 1995 ; *Hinckley et Bruckerhoff*, 1975 ; *Jezik et al.*, 2011 ; *Kahle*, 2006 ; *Klepper et al.*, 1971 ; *Offenthaler et al.*, 2001 ; *Turcotte et al.*, 2009 ; *Zweifel et Hasler*, 2000 ; *Zweifel et Hasler*, 2001 ; *Zweifel et al.*, 2001). Il faut donc bien distinguer quel phénomène est étudié lorsque l'on travaille sur la croissance radiale.

Différents facteurs agissent sur la croissance (celle non réversible) et diffèrent selon les années (par exemple la température du sol, la quantité d'eau dans le sol, la date d'initiation de la croissance, les sites et les conditions climatiques). *Bréda et Granier* (1996) considèrent que le 1er facteur du bilan hydrique explicatif de l'accroissement est le rapport T/ETP, directement lié au déficit hydrique (REW) (*Barbaroux et Bréda*, 2002), et au LAI. L'effet drastique du déficit hydrique dans le sol affecte donc la

croissance radiale. *Barbaroux* (2002) et *Michelot et al.* (2012b) rapportent une réponse identique de comportement pour les trois espèces étudiées (hêtre, chêne et pin) aux années sèches à travers une diminution de la croissance ainsi qu'une corrélation forte avec les précipitations pour le hêtre. Au cours d'une année humide, le diamètre du tronc augmente 3 fois plus qu'au cours d'une année sèche, la croissance radiale est corrélée au déficit hydrique de l'année en cours et celui de l'année précédente (*Badeau*, 1995 ; *Granier et al.*, 1995). Les contraintes hydriques affectent la croissance radiale en réduisant la turgescence des cellules et en interférant avec le métabolisme, l'élargissement des cellules et indirectement en diminuant la synthèse d'auxine, de carbohydrates ainsi que leurs transports vers le cambium (*Huber*, 1984). Par exemple chez le hêtre, le déficit hydrique de 2003 a limité la reconstruction du stock de réserves nécessaire pour l'année suivante (*Granier et al.*, 2008 ; *Van der Maaten*, 2013). Cependant, les auteurs ne sont pas en accord sur les facteurs limitant la croissance radiale. *Oberhuber* (2004) explique que le déficit en eau n'est pas un facteur limitant pour l'activité cambiale pendant la saison de croissance. *Jezik et al.* (2011) et *Goldammer et Fereres* (2001), avancent que le principal facteur limitant de la croissance radiale est le déficit hydrique durant l'été. De manière globale, l'ensemble des précipitations et des températures affectent significativement la croissance radiale et déterminent son démarrage contrairement aux phénomènes de réhydratations qui arrivent au même moment (*Nicault et al.*, 2001 ; *Bouriaud et al.*, 2005 ; *Turcotte et al.*, 2009). Pour le chêne, le tronc ferait office de réservoir pour faire face au déficit hydrique foliaire (*Hinckley et Bruckerhoff*, 1975). Pour le hêtre, le début de sa croissance étant lente, il peut le compenser à la fin de la saison grâce aux bonnes conditions de températures et de précipitations (*Van der Werf et al.*, 2007). Le taux de croissance dépend de la capacité hydrique du sol de l'année précédente (via le stockage de carbone), et du gel du printemps actuel (*Bréda et Granier*, 1996). Le bilan hydrique explique ainsi une partie des variations interannuelles de croissance radiale (*Becker et Lévy*, 1988 ; *Daudet*, 2005 ; *Lebourgeois et al.*, 2005).

Oberhuber et Gruber (2010) concluent en avançant le fait que la durée de croissance radiale est affectée par le déficit hydrique de l'été (REW inférieur à 0,4 amène à une fermeture des stomates et à un arrêt de croissance), la température du printemps qui a un effet sur la reprise de croissance, ainsi que l'humidité de l'air et la transpiration.

c. Méthodes d'étude de la croissance

Les mesures anatomiques sont à la base de la connaissance de la croissance et du fonctionnement cambial. Mais récemment, les mesures de croissance radiale par dendromètres se généralisent de plus en plus (*Deslauriers et al.*, 2007a ; *Downes et al.*, 2009 ; *Michelot*, 2011). Le dendromètre est un instrument servant à mesurer les dimensions d'un arbre. Le micro-dendromètre est bien adapté pour étudier les cinétiques de croissance des arbres (*Drew et Downes*, 2009). En effet, la variation du diamètre des troncs d'arbres sur de longues périodes de temps peut être suivie avec précision grâce à l'utilisation de micro-dendromètres automatiques. Ils renseignent sur la dynamique de la croissance secondaire. Le problème majeur rencontré avec ces instruments est la quantité de données importante difficilement interprétables du point de vue biologique (problème d'extraction d'un signal de croissance pur). Ainsi pour limiter cette quantité et garder des données de qualité, le nombre d'échantillon (arbre) est assez faible. Comme l'explique *Kahle* (2006), la haute précision de données dendrométriques permet d'atténuer la faiblesse du nombre de répliquas d'échantillonnage.

En fonction des auteurs, on ne retrouve pas les mêmes périodes d'activité cambiale pour le chêne et le hêtre. Selon *Lachaud et Bonnemain* (1981) dans la région de Vienne, la réactivation du cambium chez le chêne s'effectue dès le mois d'avril de manière générale, indépendante des bourgeons, alors que pour le hêtre elle arrive fin avril et serait plutôt lente. Pour *Cufar et al.* (2008) le hêtre en Slovénie présente une activité cambiale qui commence la deuxième semaine d'avril diminuant par la suite vers le 20 juin et avec un maximum de production cellulaire vers la fin mai à début juin.

d. Sylviculture via des éclaircies

Lors d'une éclaircie dans un peuplement, le LAI est modifié permettant de caractériser par la suite l'intervention de manière fonctionnelle (*Bréda*, 1994). L'ouverture du couvert par une éclaircie modifie l'interception des précipitations et de la lumière par le peuplement et le sous-étage. Chaque

arbre réagit individuellement à la sylviculture (facteur compétition avec ses voisins enlevés). En effet, la densité et l'âge d'un peuplement influencent la croissance radiale (compétition pour les réserves hydriques et trophiques, la lumière) (Nicault et al., 2001). L'éclaircie en général stimule la croissance radiale (Granier et al., 2008 ; Dittmar et al., 2003 ; Van der Maaten, 2013). En effet, l'atténuation des contraintes hydriques permet le maintien d'une croissance plus tard dans la saison (Bréda et al., 1995).

e. Modélisation d'accroissement saisonnier

La modélisation est une démarche très utilisée en recherche pour comprendre les variations naturelles (croissance ou phénologie) mais aussi de les prédire. Un modèle permet de décrire le comportement de la variable d'intérêt (variable dépendante). L'équation de régression utilise des coefficients inconnus (paramètres) pour définir l'apparence du modèle. La relation vraie entre la variable dépendante et les variables indépendantes (variables explicatives) est représentée par la courbe de réponse (Sit et Poulin-Costello, 1994). Il existe de nombreux modèles d'accroissement saisonnier comme le montrent Zeide (1993) et Differt (2007). Quatre modèles sont particulièrement utilisés dans la littérature pour modéliser l'accroissement diamétral ou radial : le modèle de Weibull (Van der Maaten, 2013), le modèle de Gompertz (Deslauriers et al., 2003), le modèle Logistique et le modèle de Peters (Peters et Baskin, 2006). Ces modèles sont tous les quatre basés sur une courbe de forme sigmoïde. Ils diffèrent entre eux de par la complexité de la fonction et le nombre de paramètres utilisés (Yin et al., 2003).

Une des difficultés lorsque l'on veut modéliser des données, est de savoir choisir le bon modèle et de juger de sa qualité. Plusieurs indices peuvent nous aider à choisir le meilleur modèle calé sur nos données : l'utilisation de l'efficacité du modèle (1 étant la valeur jugeant de la meilleure qualité du modèle) ; l'utilisation de l'erreur de prédiction (meilleur modèle est celui qui a la plus faible erreur de prédiction) ; l'utilisation du critère d'information d'Akaike corrigé (AICc le plus faible est le meilleur modèle) (Vitasse, 2009).

2- Présentation de l'organisme d'accueil et de ses missions

Ce stage a été réalisé au sein de l'unité mixte de recherches EEF « écologie et écophysiologie forestières » associant des personnels de l'INRA et de l'université de Lorraine.

Leurs recherches s'intéressent au rôle de la forêt dans les cycles de l'eau et du carbone, à la vulnérabilité des écosystèmes forestiers aux accidents climatiques, à l'optimisation de la gestion de l'eau, aux évolutions passées, présentes et futures des écosystèmes forestiers, de leur biodiversité sous pression anthropiques et climatiques.

3- Mission confiée et objectifs poursuivis

A partir de longues séries d'enregistrements automatiques de variation journalière de circonférence du tronc de chênes et de hêtres sur deux sites instrumentés, il s'agit de modéliser les variations de dimension du tronc aux pas de temps saisonnier et interannuel. Il s'agit de séparer les signaux liés aux paramètres climatiques, édaphiques (état hydrique du sol) et phénologiques (débourrement, chute des feuilles, cinétiques d'indice foliaire). Une analyse initiale de la littérature permet de sélectionner des modèles et mécanismes les plus importants pour les deux essences décidues étudiées, à anatomie et phénologie contrastées. La finalité de ce travail, par une avancée des connaissances sur les « drivers » de la croissance radiale, serait d'identifier les leviers d'action sylvicole pour atténuer l'effet des contraintes, ainsi que sur les hypothèses futures de production des écosystèmes forestiers face à de grands enjeux actuels comme le changement climatique et l'impact des activités humaines.

Problématique : Quels facteurs climatiques et intrinsèques (écophysiologie, phénologie) sont corrélés à l'accroissement saisonnier et interannuel, et comment ces relations statistiques peuvent-elles améliorer notre compréhension des mécanismes sous-jacents ?

MATERIEL ET METHODES

1- Cas d'étude (Bréda et Granier, 1996 ; Barbaroux & Bréda, 2002)

a. Espèces étudiées

Notre étude s'est focalisée sur deux espèces principales décidues des forêts françaises, le complexe chênes sessile-pédonculé et le hêtre.

Le chêne sessile (*Quercus petraea* L.) est une espèce européenne à tendance subatlantique. Elle est commune partout en plaine sauf dans le sud-ouest. C'est une espèce de demi-ombre, mésoxérophile à mésophile, tolérant les sols à pseudogley, et retrouvée dans des forêts calcicoles à acidoclines collinéennes, acidiphiles et xérothermophiles. Rameau qualifie cette espèce de postpionnière (Rameau *et al.*, 1989).

Le chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) est une espèce eurasiatique subocéanique, commune partout en plaine sauf en région méditerranéenne. C'est une espèce héliophile, mésophile à mésohygrophile contraignant les fortes sécheresses estivales, et retrouvée dans des forêts ripicoles, collinéennes fraîches à très fraîches. Rameau (Rameau *et al.*, 1989) qualifie cette espèce de postpionnière nomade. Ces deux chênes souvent co-occurents en mélange, ont un bois à zone initiale poreuse dont le cambium se réactive dès la mi-avril indépendamment des bourgeons, d'abord de manière basipète puis de manière globale dans le tronc (Lachaud et Bonnemain, 1981). Leur croissance démarre avant le débourrement par une restauration des vaisseaux embolies pendant l'hiver en mobilisant les réserves carbonées de l'année précédente.

Le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) est une espèce européenne à tendance subatlantique, commune en plaine dans la moitié nord de la France et en montagne dans la moitié sud. C'est une espèce sciaphile, espèce mésoxérophile à mésophile, qui a besoin de 750 mm de précipitations minimum par an, est favorisée par une humidité atmosphérique importante, mais craignant l'hydromorphie. Elle supporte les sols peu profonds de large amplitude pH-métrique (enracinement superficiel). Rameau qualifie cette espèce de dryade (Rameau *et al.*, 1989). Le hêtre a un bois à pores diffus dont le cambium se réactive vers la mi-avril, d'abord dans les branches puis dans le tronc (Lachaud et Bonnemain, 1981). Son débourrement précède sa croissance (les vaisseaux du hêtre étant petits sont peu vulnérables à l'embolie hivernale, permettant un apport d'eau aux bourgeons et leur fonctionnement plusieurs années de suite).

b. Site de HESSE (Granier *et al.*, 2000 ; Granier *et al.*, 2008)



Photo 1 : Peuplement de hêtres à Hesse

Le site de Hesse se situe au centre de la forêt domaniale de Hesse (48°0.453 N, 7°03.877 E, 300m a.s.l.). Le peuplement est géré par l'ONF avec des éclaircies fréquentes (1999, 2005 et 2010), et s'étend sur une superficie de 0,6 ha. Ce site est suivi par l'INRA depuis 1996 et se compose de 95% de hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Les arbres, tous issus de régénération naturelle, sont âgés de 48 ans (+/- 5 ans) en 2013. Le peuplement bénéficie de la meilleure classe de fertilité définie par Schober (1967 in : Granier *et al.*, 2008). Le sol est caractérisé par un type intermédiaire entre luvisol et luvisol stagnique. La proportion d'argile est comprise entre 25% et 35% dans le premier mètre de profondeur et environ 40% sous 1 mètre.

Les paramètres climatiques sont mesurés conjointement à un système d'eddy-covariance depuis 1996, installé sur une tour au-dessus du site expérimental. Le rayonnement global, net et photosynthétiquement actif, la pluie, la température et l'humidité de l'air, la vitesse du vent sont mesurés toutes les 10 secondes par un enregistreur de données (Model CR7 data logger, Campbell Scientific, Courtaboeuf, France) et une moyenne est calculée et enregistrée toutes les 30 minutes.

Le LAI est estimé par récolte de litières tous les ans dans 45 collecteurs (0,5 x 0,5m) distribués systématiquement sur une grille recouvrant l'ensemble du site. Toutes les feuilles collectées sont séchées à l'étuve puis pesées. Un sous-échantillon de feuilles (5 bacs sur les 45) est planimétré (Delta-T, Cambridge, UK) pour calculer le ratio surface foliaire / poids sec. Le LAI est calculé en multipliant le poids sec total des feuilles collectées par ce ratio rapporté ensuite à la surface échantillonnée (45 x 0,25 m²).

c. Site de CHAMPENOUX (Bréda, 1994)

La forêt de Champenoux est une forêt domaniale située à 15 km à l'Est de Nancy (48°44 N, 6°14 E, altitude : 237 m). Le chêne sessile et le chêne pédonculé occupent 88% de son volume et constituent l'étage dominant du peuplement, avec un effectif du chêne pédonculé plus faible (caractéristiques des stations plus favorables au chêne sessile et effet de la compétition). Le dispositif a été installé en 1989 sur une superficie de 0,64 ha dans la parcelle 52, dont le peuplement est issu de la glandée exceptionnelle de 1949 et de la glandée partielle de 1961. L'âge des arbres est compris entre 53 et 65 ans (2014). Le sol est un sol brun lessivé à pseudogley avec une profondeur permettant une bonne réserve hydrique (Bréda *et al.*, 1995).

Le site est partagé en deux traitements : une modalité « Témoin » évoluant sans interventions sylvicoles depuis 1989 et une modalité « Eclaircie » ayant subi plusieurs éclaircies fortes depuis sa mise en place (hiver 1991-1992, tempête de décembre 1999 et hiver 2007-2008).

Le développement des bourgeons et le début de feuillaison a été noté tous les 2 ou 3 jours de manière directe depuis le sol avec des jumelles et selon l'échelle utilisé de Schütte (1957) comportant 6 stades. Une note de 0 à 100 a été attribuée à chaque arbre et à chaque date d'observation. Pour chaque arbre, la proportion de bourgeons dans chacun des stades est observée et une note moyenne est calculée (Courty *et al.*, 2007 ; El Zein *et al.*, 2011).

L'indice foliaire du peuplement est déterminé par deux approches complémentaires, sans distinguer les deux espèces (large dominance de chêne sessile) : ramassage de litière en pièges fixes (1998-2013) (cf. ANNEXE 1), et méthode par inversion de la loi d'extinction de la lumière de Beer-Lambert (1998-2013) (cf. ANNEXE 2). La dernière méthode permet d'obtenir une mesure continue et automatique de l'évolution saisonnière de LAI ; elle nécessite l'enregistrement au pas de temps semi-horaire du rayonnement sous-couvert à l'aide de thermopiles linéaires (Delta-T Devices, Cambridge, UK) et la détermination annuelle du coefficient d'extinction. Celui-ci est obtenu en période de LAI maximum déterminé par collecte de litières.

Les données climatiques (le rayonnement global (pyranomètre), la température moyenne de l'air, le déficit de saturation (psychromètre ventilé), le vent (anémomètre), les précipitations (pluviomètre automatique)) sont enregistrées au poste météo INRA d'Amance situé à 6 km de la parcelle d'étude, au pas de temps semi-horaire par une centrale Campbell CR7.

2- Bilan hydrique et photosynthèse

Pour calculer le bilan hydrique et la photosynthèse des sites de Hesse et de Champenoux, le modèle de bilan hydrique Biljou (version recherche) a été utilisé avec les paramètres de sol déterminés sur chaque site (Bréda *et al.*, 1995 ; Granier *et al.*, 2008, Tableau 1). Les paramètres de phénologie (dates de débourrement et de chute des feuilles, et indice foliaire) ont été déterminés chaque année à partir des mesures décrites ci-dessus. Les fichiers climatiques journaliers sont issus des mesures INRA



Photo 2 : Peuplement de chênes à Champenoux



Photo 3 : Thermopile plot 52, Champenoux

réalisées sur les postes météo d'Amance et de Hesse. Les calculs réalisés avec Biljou®¹ fournissent les variables suivantes, au pas de temps journalier et pour chaque année : interception de la pluie (en mm), ETP (EvapoTranspiration Potentielle selon la formule de Penman en mm), ETR (EvapoTranspiration Réelle en mm), transpiration des arbres (en mm), réserve en eau du sol (en mm), REW (réserve en eau relative du sol extractible sans dimension), drainage (en mm), nombre de jours de déficit hydrique (en jours), date de début de déficit hydrique en jour julien, et indice de déficit hydrique (sans unité), photosynthèse (en grammes de Carbone/m²/jour) (*Granier et al.*, 1999). Ces variables seront testées comme variables explicatives de l'accroissement.

Tableau 1 : Paramètres sol-racines des sites utilisés dans Biljou

Site	HESSE		CHAMPENOUX	
	couche 1	couche 2	couche 1	couche 2
profondeur de sol (cm)	80	160	80	200
réserve en eau utile (mm)	100	50	98	55
humidité pondérale au point de flétrissement permanent	0,1387	0,1055	0,16	0,175
densité apparente	1,1	1,5	1,15	1,5
proportion de racines fines	0,75	0,25	0,8	0,2

3- Mesure d'accroissement de la circonférence

La circonférence des arbres a été mesurée par des micro-dendromètres automatiques fabriqués en interne utilisant des potentiomètres de précision (Megatron, Allinges, France). Quinze hêtres et douze chênes ont été équipés. L'échantillonnage des arbres a été réalisé à partir d'un inventaire en plein des peuplements permettant de construire un histogramme de distribution des diamètres. Les arbres porteurs de micro-dendromètres ont été choisis selon un échantillon stratifié dans les classes de diamètres des dominants et des co-dominants.



Photo 4 : Micro-dendromètre plot 52, Champenoux

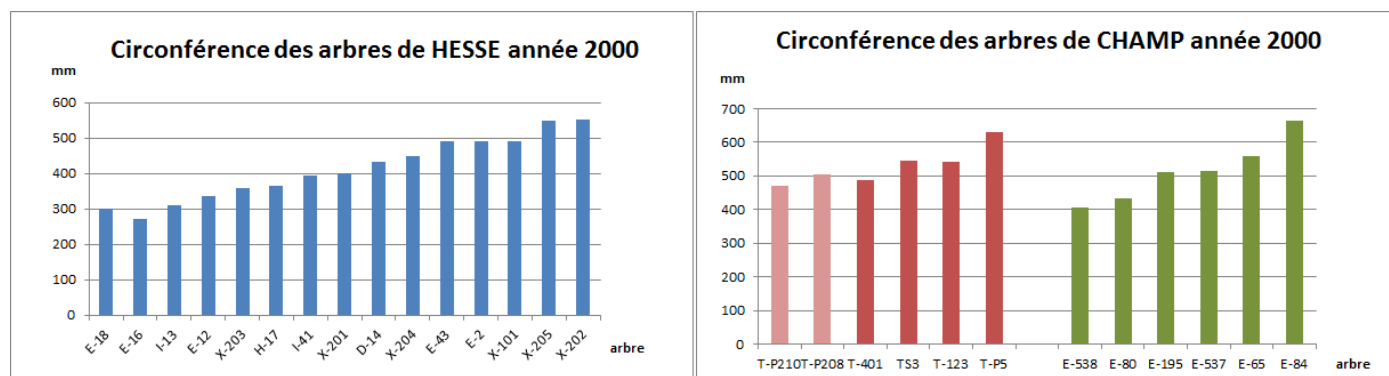


Figure 1 : Distribution des circonférences de notre échantillon d'arbres selon les 3 sites-traitements

Les fluctuations de dimension des arbres ont été collectées chaque minute et stockées au pas de temps semi-horaire sur un enregistreur de données CR10X (Campbell Scientific Inc, Leicestershire, Royaume-Uni). Ici, l'accroissement journalier est calculé à minuit, afin de s'affranchir de l'interaction avec les transferts hydriques circadiens (*Courty et al.*, 2007). A la sortie de la centrale d'acquisition, les fichiers bruts semi-horaires (signal électrique en mV) doivent être convertis en accroissement en mm par une formule simple dépendant des caractéristiques des capteurs de déplacement (x3 /250). Chaque année, les mesures sont réinitialisées en début de saison et si nécessaire recalés en cours de saison.

¹ <https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/index.php?p=accueil>

4- Modélisation

Pour choisir un modèle qui convienne à nos objectifs, nous avons testés cinq modèles de croissance parmi les plus efficaces selon la littérature : le modèle Logistique, le modèle de Weibull, le modèle de Gompertz, le modèle de Peters (Zeide, 1993 ; Garcia et Ruiz, 2003 ; Deslauriers et al., 2003 ; Peters et Baskin, 2006 ; Yin et al., 2003 ; Nokoe et Okojie, 1984) et le modèle déjà utilisé sur Hesse par A. Granier.

a. Relation circonférence et accroissement de l'arbre

Pour analyser la variabilité interannuelle et intra-annuelle, la moyenne d'accroissement des 15 hêtres ou des 6 chênes par traitement sera utilisée. Cependant, les arbres n'ayant par construction de l'échantillonnage pas la même circonférence, nous avons vérifié si celle-ci influence le taux de croissance de l'arbre et biaise ainsi nos moyennes. Les graphes d'accroissement cumulé (jusqu'au jour 350, jour fixé arbitrairement comme un jour où la croissance est terminée) par arbre et par année en fonction de la circonférence pour chaque sites-traitement sont présentés.

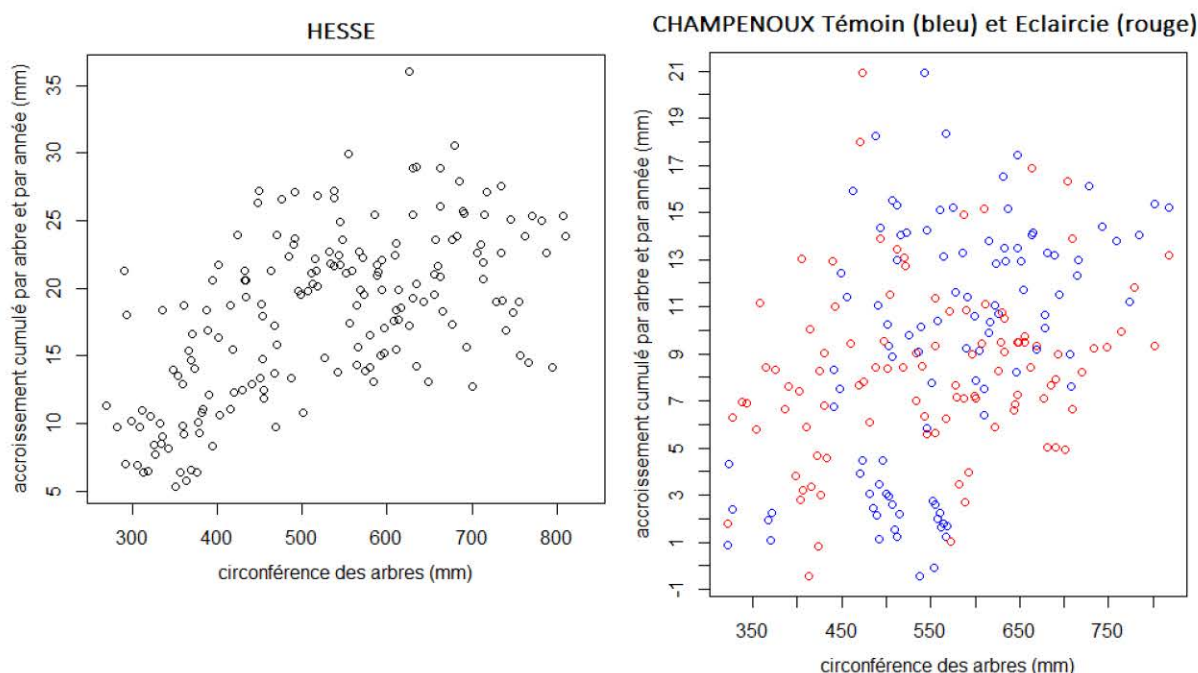


Figure 2 : Relation entre la circonférence et l'accroissement annuel des arbres pour les 3 sites-traitements

Pour Champenoux Eclaircie, aucune relation n'est clairement mise en évidence contrairement à Hesse et Champenoux Témoin où l'on peut observer une légère tendance. En effet, si on transforme les

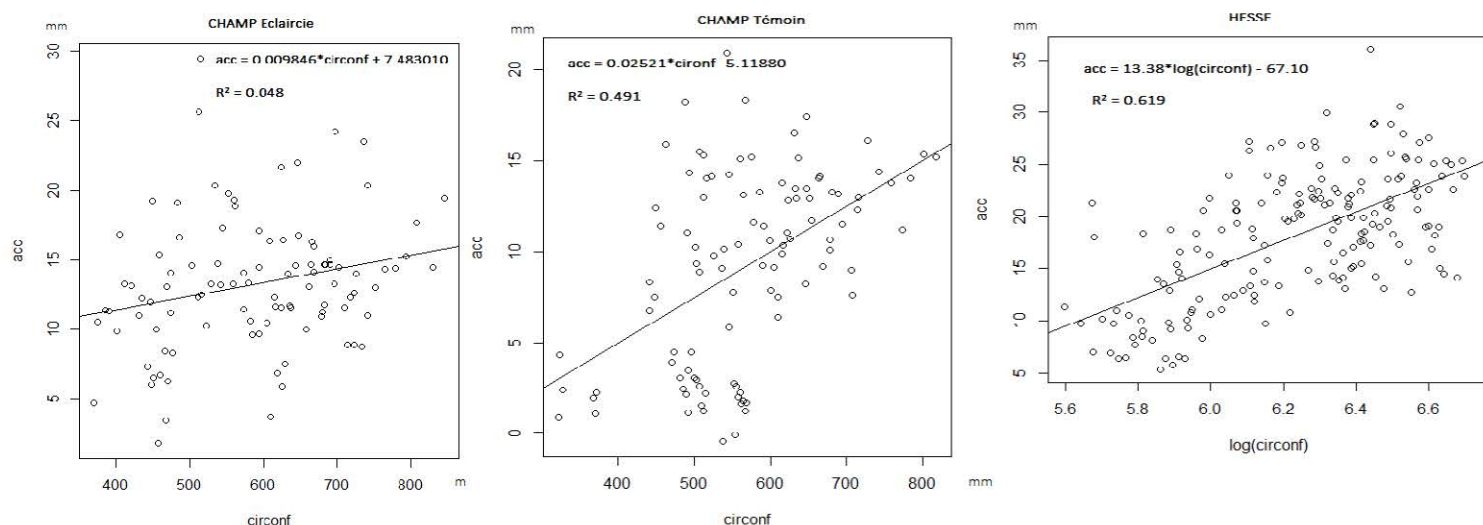


Figure 3 : Corrélation entre les valeurs observées d'accroissement et la circonférence (log ou non)

accroissements en circonférence par le log de la circonférence pour Hesse et que l'on garde les données brutes pour Champenoux, on peut réaliser une régression linéaire entre la circonférence et l'accroissement.

Ainsi, pour évaluer le biais dû à la circonférence de l'arbre, nous avons testé les accroissements bruts et standardisés sur le modèle de Gompertz. Les accroissements standardisés ont été obtenus de la manière suivante : en considérant le jour 350 comme le jour de fin de croissance générale pour tous les arbres et toutes les années, la moyenne glissante du jour 340 à 350 de l'accroissement cumulé a été prise comme asymptote et pour chaque arbre cette asymptote a été moyennée sur les années 1997 à 2013 (MD). Pour chaque année, une relation est observée entre la circonférence de l'année et le MD de l'arbre telle que par exemple pour 2010 (Hesse), $y = -0,0000905 * x^2 + 0,14003 * x - 31,49424$ (x est la circonférence de l'arbre au début de l'année 2010 et y le MD de l'arbre). Par cette relation, on obtient une valeur d'asymptote modélisée pour chaque année. On peut ainsi corriger cette moyenne (MD) par le pourcentage de la valeur modélisée ($MD * 100 / \text{valeur modélisée}$) pour obtenir l'asymptote corrigée de l'effet de la circonférence de l'arbre. Les couleurs distinguent les arbres en trois classes de diamètre (<500mm, 500-700mm, >700mm).

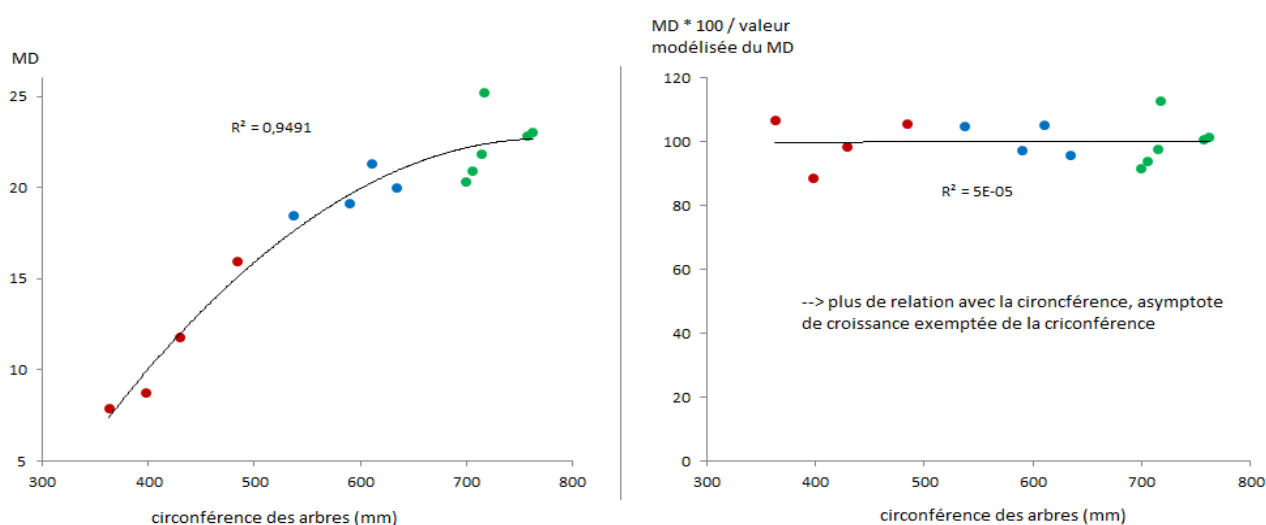


Figure 4 : Relation liant la circonférence des arbres à l'accroissement ou à l'accroissement standardisé

De plus, selon les années, les périodes d'enregistrement des données sont de longueur variable (nombre de jours d'enregistrement diffère selon les années). L'importance de la longueur de la période d'enregistrement a été également testée avec le modèle de Gompertz (données brutes ou données du jour 1 au jour 365 ou 366 selon les années grâce à l'ajout de la première valeur pour les jours manquants avant celle-ci et la dernière pour les jours manquants après celle-ci). Aucune influence de la longueur de la période d'enregistrement ou une faible influence (pour le coefficient A) de la circonférence sur les accroissements est observée sur les paramètres du modèle de Gompertz. L'effet de la standardisation est illustré en ANNEXE 3.

b. Choix du modèle

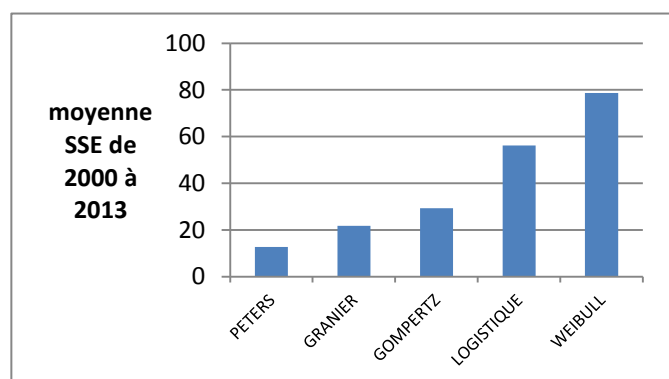


Figure 5 : Somme des carrés des écarts selon les 5 modèles

Les 5 modèles ont été testés sur les valeurs moyennées des données brutes. Les paramètres des modèles sont donnés pour chaque année en ANNEXE 4. Le modèle utilisé par la suite a été choisi en tenant compte la SSE des différents modèles, bon indicateur de la capacité du modèle à ajuster les accroissements. Notre choix a également tenu compte du nombre de paramètres utilisés dans le modèle et de la forme des résidus (*Sit et Poulin-Costello, 1994*). En effet, un modèle à 4 ou 6

paramètres comme celui de Granier ou de Peters sont des modèles difficilement ajustables, et l'interprétation des paramètres par la suite est compliquée de par leur nombre et leurs possibles autocorrélations (Yin *et al.*, 2003). Les trois autres modèles sont des modèles à 3 paramètres, plus simples à interpréter. Le modèle de Gompertz offre un bon compromis i.e., un faible SSE et peu de paramètres.

Pour mieux visualiser l'incidence du choix du modèle, les accroissements de Hesse (la moyenne des accroissements par jour de toutes les années) pour une année moyenne ont été ajustés par les 5 modèles (cf. ANNEXE 5). Concernant les résidus, plus leur distribution est dispersée autour du 0, moins le modèle ajuste correctement les données. On constate que le modèle de Gompertz semble bien convenir à nos critères.

c. Données ajustées par le modèle de Gompertz et paramètres obtenus

Pour chaque année, les paramètres du modèle de Gompertz et les courbes représentant le modèle ajusté, les données observées et les résidus sont obtenus. Par exemple, pour l'accroissement moyen des arbres du traitement Eclaircie de Champenoux (MOY_E) années 2001 à 2004 :

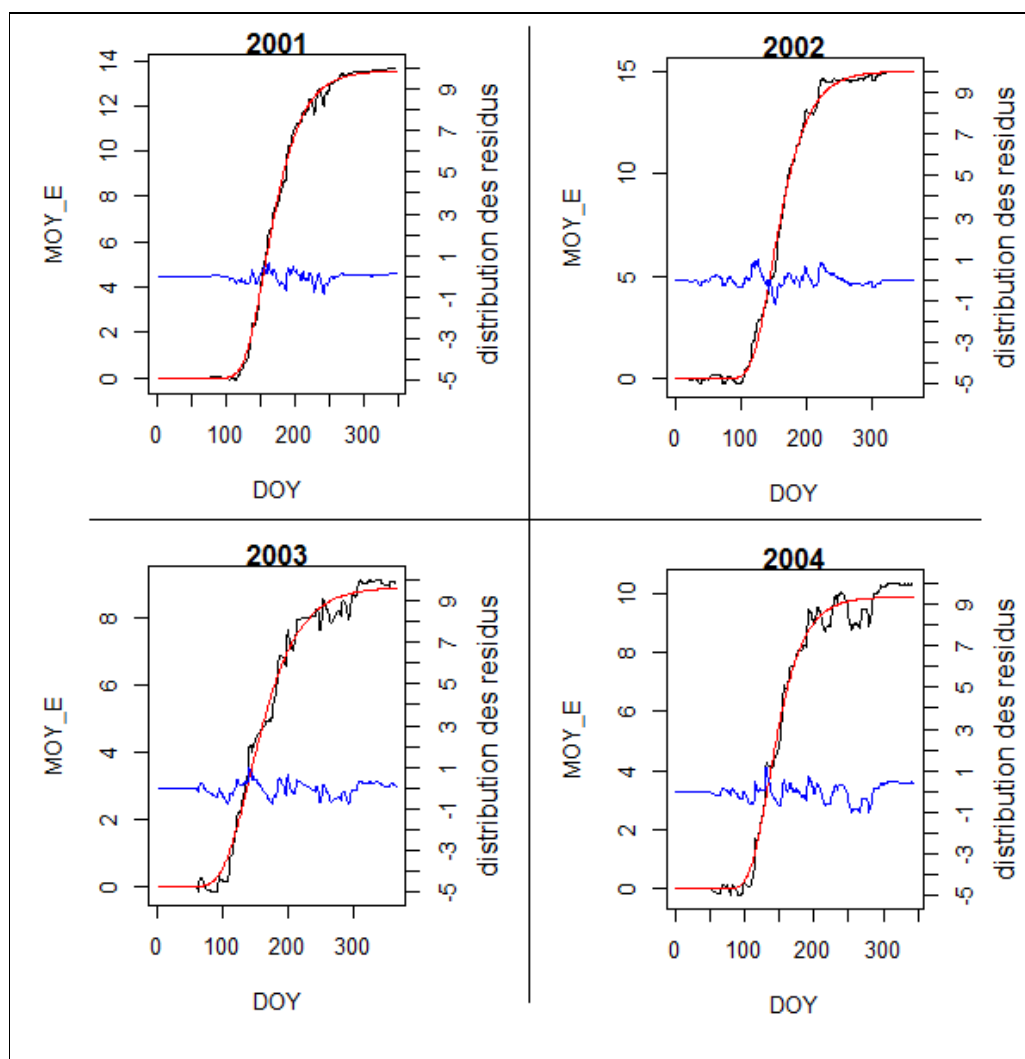


Figure 6 : Courbes des valeurs observées (noires), des valeurs modélisées par Gompertz (rouges) et des résidus (bleues) de 2001 à 2004 Champenoux Eclaircie (DOY = jour)

Ainsi pour chaque site-traitement, le modèle de Gompertz a été ajusté sur les données observées et les valeurs des trois paramètres ont été extraites pour être ensuite interprétées.

Tableau 2 : Paramètres du modèle de Gompertz pour les 3 sites-traitements
(E = Champenoux Eclaircie, T = Champenoux Témoin, H = Hesse)

ANNEE	A_E	A_T	A_H	B_E	B_T	B_H	C_E	C_T	C_H
1997	10,87	6,85		0,04	0,05		246,42	969,95	
1998	11,75	8,63		0,03	0,02		134,33	27,59	
1999	15,84	10,94		0,04	0,04		267,78	206,67	
2000	19,76	13,71	19,85	0,03	0,03	0,03	60,50	54,38	160,89
2001	13,55	13,46	17,99	0,03	0,03	0,04	196,19	67,05	445,72
2002	15,03	11,84	20,06	0,03	0,03	0,03	130,48	78,54	177,95
2003	8,92	8,85	15,85	0,02	0,03	0,05	31,69	82,48	2800,61
2004	9,89	8,87	11,85	0,04	0,03	0,05	138,21	57,18	1896,25
2005	9,78	6,83	18,05	0,04	0,03	0,04	205,19	149,62	403,01
2006	11,77	9,24	18,18	0,03	0,03	0,04	152,48	76,12	907,72
2007	15,55	11,16	25,58	0,03	0,03	0,03	118,30	121,49	110,55
2008	16,50	9,76	19,76	0,03	0,03	0,03	76,86	117,13	168,33
2009	12,54	9,19	21,72	0,02	0,03	0,03	34,97	67,76	161,01
2010	16,82	7,88	20,80	0,02	0,03	0,03	36,90	94,16	102,05
2011	18,44	12,66	19,61	0,02	0,02	0,03	16,08	10,16	93,95
2012	14,76	9,11	18,19	0,02	0,03	0,04	42,67	58,46	361,97
2013	18,06	9,64	15,40	0,02	0,02	0,04	48,56	36,26	1450,75

a. Variables testées

Différentes variables ont été testées pour interpréter les paramètres de Gompertz.

Concernant le climat brut, les températures, le rayonnement, l'ETP et les pluies cumulés à partir de différentes dates dans l'année (jour 305 de l'année n-1, 1^{er} janvier, jour 120, jour 150 de l'année n) ont été testés.

Les variables du bilan hydriques analysées sont : le REW cumulé sur différentes périodes, l'indice de déficit hydrique, le nombre de jours de déficit hydrique sur la saison de végétation.

Concernant la photosynthèse, un cumul de celle-ci a pu être testé sur toute la saison de végétation et cumulé entre la date d'arrêt de croissance et la chute des feuilles, comme proxy des réserves accumulées, pour expliquer un effet différé l'année suivante.

Des indicateurs de phénologie foliaire ont été pris en compte : nombre de jours entre le 1^{er} janvier et le jour de débourrement, vitesse du débourrement ($\text{LAI max} - \text{LAI min} / \text{nombre de jours pour atteindre le LAI max}$), LAI max.

Ces différentes variables ont également été considérées à plusieurs échelles de temps. En effet, l'importance des arrières effets observés dans la littérature a été mise en évidence avec des autocorrélations significatives de croissance entre l'année n et n-1 pour le chêne et le hêtre. Les variables climatiques ou phénologiques ont été prises en compte dans les analyses pour les années n-1 à n-3. L'autocorrélation de chaque variable ajoutée dans l'équation de régression linéaire avec celles déjà présentes est prise en compte en supprimant et remplaçant toutes variables auto-corrélées (test de corrélation *cor.test* sous R).

Parmi ces variables testées par ACP puis par régression linéaire, seules les variables explicatives significatives sont présentées.

RESULTATS

1- Interprétation des paramètres du modèle de Gompertz, variabilité interannuelle

L'équation de Gompertz contient trois paramètres qui varient selon les années. Mathématiquement, ces paramètres sont des coefficients permettant de déterminer la forme de la courbe. Le paramètre C permet d'orienter la première courbure de la courbe. Le paramètre B définit la pente de la partie linéaire qui suit la première courbure. Le paramètre A détermine l'asymptote de la courbe. Ce modèle représentant la croissance annuelle d'un arbre ou d'un peuplement, les trois paramètres peuvent ainsi délimiter ce phénomène biophysique en trois périodes : le paramètre C représente le début de la croissance (l'initiation), le paramètre B la vitesse de croissance (taux maximal de croissance) et le paramètre A la croissance totale annuelle.

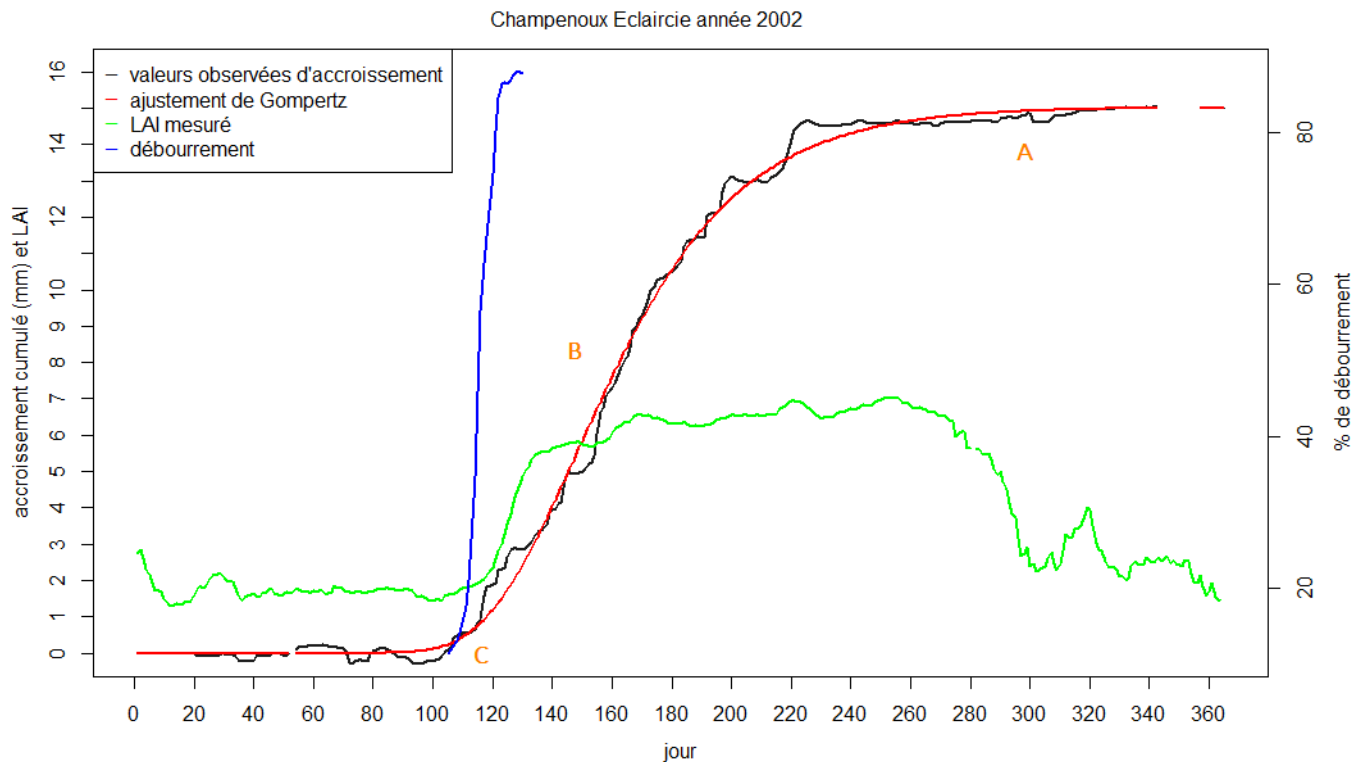


Figure 7 : Paramètres A, B et C du modèle de Gompertz décomposant la croissance du site-traitement Champenoux Eclaircie pour l'année 2002, associés aux courbes de débourrement et de LAI observés

b. Interprétation du paramètre C

Le paramètre C de l'équation du modèle de Gompertz détermine le début de la courbe de croissance.

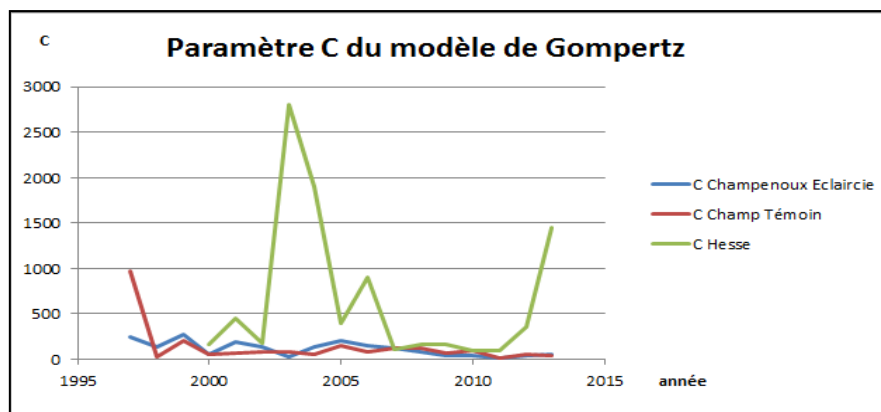


Figure 8 : Valeurs du paramètre C pour les 3 sites-traitements

Les relations entre le paramètre C et le jour de débourrement ou le nombre de jours entre le début de la croissance et le jour de débourrement (spécialement pour le chêne qui initie sa croissance avant le débourrement) ont été analysés. Aucune relation significative avec la phénologie foliaire n'a pu être mise en évidence. Au contraire, l'hypothèse d'une correspondance entre le paramètre C et le jour de début de croissance (jour où la courbe de Gompertz est supérieure ou égale à 0,1) est vérifiée de manière hautement significative selon une équation exponentielle.

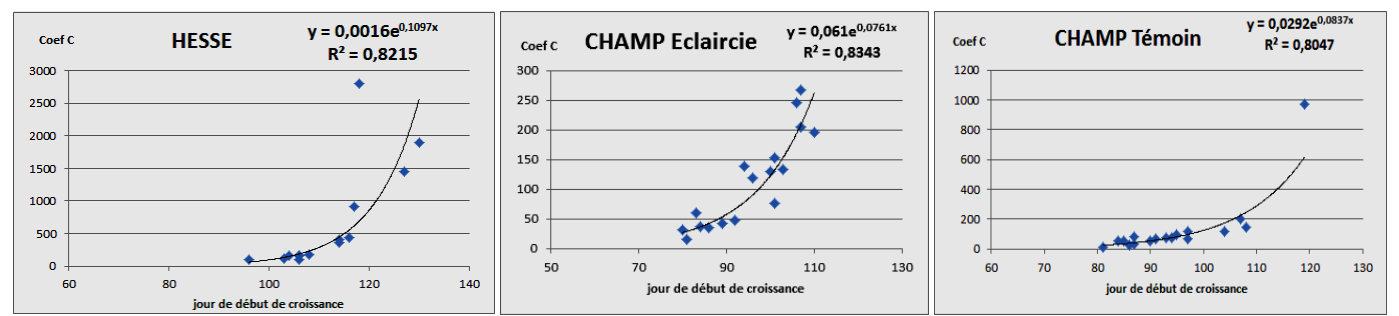


Figure 9 : Corrélation entre le jour de début de croissance et le paramètre C pour les 3 sites-traitements

Par la suite, l'hypothèse suivante a été testée : la réactivation cambiale est-elle liée à une accumulation de chaleur ? Le paramètre C a été mis en relation avec la température cumulée (à partir du 1^{er} janvier) observée au jour de début de croissance, ainsi qu'avec le nombre de jours pour atteindre une température cumulée de 500°C. Ce seuil de 500°C a été défini arbitrairement. Pour le chêne Témoin, les températures ne suffisent pas à interpréter ce paramètre. Le cumul de photosynthèse entre l'arrêt de la croissance (90% de la croissance totale) et la chute des feuilles de l'année n-1 doit être ajouté au modèle linéaire pour expliquer le paramètre C.

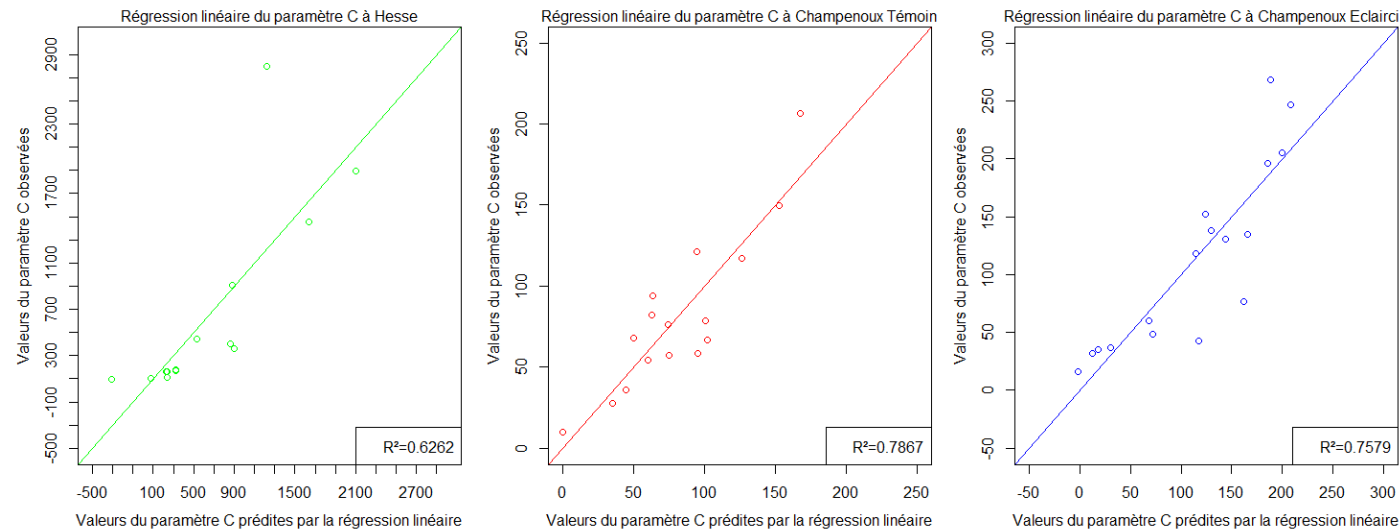


Figure 10 : Régression linéaire entre les valeurs prédites du modèle linéaire et les valeurs observées du paramètre C pour les 3 sites-traitements

Tableau 3 : Coefficient multiplicateur et variance de chaque variable du modèle linéaire pour interpréter le paramètre C pour les 3 sites-traitements

Régression linéaire	Hesse		Champenoux Témoin		Champenoux Eclaircie	
	coefficient multiplicateur	variance expliquée	coefficient multiplicateur	variance expliquée	coefficient multiplicateur	variance expliquée
température cumulée au jour de début de croissance	6,747	5,405815799	0,49315	29,1319204	0,7262	41,46794612
nombre de jours pour atteindre 500°C	64,28	57,21672624	4,68971	43,4045404	6,9087	34,32388896
cumul de la photosynthèse n-1 une fois la croissance arrêtée			-0,04757	6,13421611		
Intercept	-9817,536		-567,09314		-904,2749	
résidus du modèle linéaire		37,37745796		21,32932309		24,20816492

Le modèle de Gompertz ajuste moins bien les mesures d'accroissement chez le chêne que chez le hêtre, en particulier il ne reproduit pas la rétraction du tronc observée avant le débourrement (voir Figures 6 et 7). Cela peut influencer les analyses, les mécanismes hydriques plus marqués chez le chêne n'étant pas pris en compte. Cependant, le paramètre C du modèle semble bien lié au début de la croissance et vraisemblablement déterminé par le cumul de températures pour le hêtre et le chêne Eclaircie alors que pour le chêne Témoin une autre variable rentre en jeu (la photosynthèse cumulée une fois la croissance arrêtée, photosynthèse alimentant les réserves de l'arbre). On constate que pour le hêtre et le chêne Témoin, le nombre de jours pour atteindre le seuil de 500°C explique une grande partie du paramètre, contrairement au chêne Eclaircie où c'est le cumul de températures au jour de début de croissance. Avec ces deux variables, la variabilité des 3 sites-traitements par rapport aux températures peut être prise en compte.

c. Interprétation du paramètre B

Le paramètre B du modèle détermine la partie linéaire croissante du milieu de courbe.

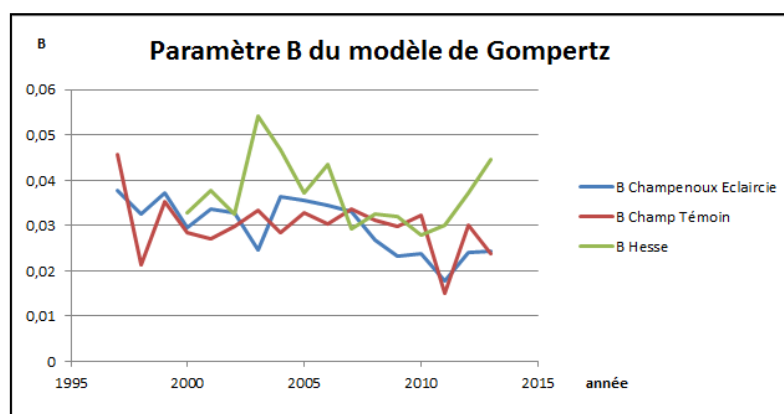


Figure 11 : Valeurs du paramètre B pour les 3 sites-traitements

Granier *et al.* (2008) ont observé une correspondance étroite entre la croissance et l'assimilation nette de carbone (GPP). La partie linéaire de la courbe de croissance pourrait être liée à la partie linéaire de la courbe de photosynthèse cumulée. En effet, un cumul de photosynthèse jusqu'au jour d'arrêt de croissance (jour où l'on observe 90% de la croissance totale de l'année) a été calculé et est significativement relié au paramètre B. Par ailleurs, différentes variables ont été testées comme le LAI max, l'indice de déficit hydrique, le jour de début de déficit hydrique sur l'année n et n-1 ; ainsi qu'un cumul de photosynthèse du jour d'arrêt de croissance de l'année n-1 jusqu'à la fin de la saison de végétation : aucune de ces variables n'est significativement lié au paramètre B.

Tableau 4 : Valeurs du R^2 et du coefficient de l'équation de régression linéaire entre la photosynthèse cumulée au jour de fin de croissance et le paramètre B

Régression linéaire selon les 3 sites-traitements	Champenoux Témoin	Champenoux Eclaircie	Hesse
R^2	0,5949	0,6665	0,8276
Intercept	0,04906	0,04928	0,07363945
Coefficient multiplicateur de la photosynthèse cumulée jusqu'au jour de fin de croissance	-0,00001842	-0,00001801	-3,50246E-05

La photosynthèse apparaît être la variable explicative du paramètre B.

d. Interprétation du paramètre A

Le paramètre A correspond à l'asymptote de la courbe de Gompertz. Il représente la croissance totale de l'arbre et en raisonnant de manière dendrochronologique, il représente le cerne entier.

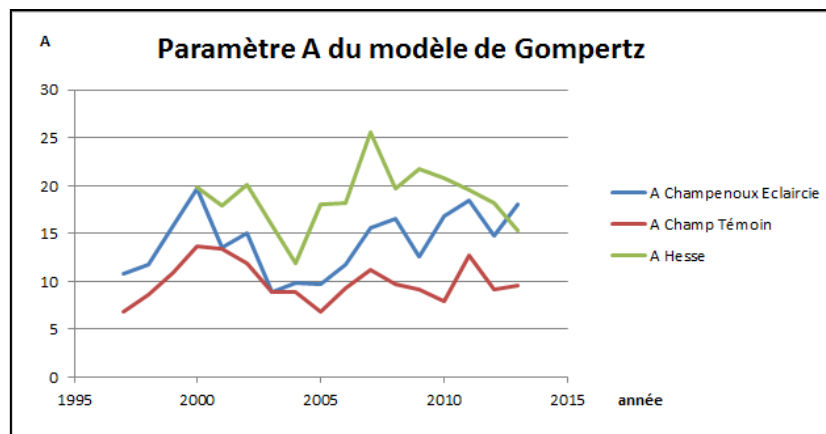


Figure 12 : Valeurs du paramètre A pour les 3 sites-traitements

L'hypothèse concernant ce paramètre A est issue de connaissances vérifiées en dendrochronologie : la largeur du cerne total dépend de celle du cerne précédent, de la photosynthèse de l'année (extrapolation des variables climatiques comme la température, le rayonnement, la pluie ; et d'une variable phénologique : le LAI) ainsi que des réserves accumulées lors des années précédentes (Bréda et Granier, 1996 ; Barbaroux, 2002 ; Lebourgeois et al., 2005.).

Par régression linéaire multiple, on a pu mettre en évidence ici que ce paramètre A est lié à la photosynthèse, l'indice de déficit hydrique, le jour du début du déficit hydrique, le LAI et la pluie sur plusieurs années consécutives (cf. ANNEXE 6).



Figure 13 : Corrélation entre les valeurs prédites par régression linéaire et les valeurs observées du paramètre A à Hesse

En séparant les années avec ou sans déficit hydrique, on affine notre interprétation du paramètre A. Les années sèches, le paramètre A est expliqué par le jour de début et l'indice du déficit hydrique, le LAI maximal, ainsi que la photosynthèse cumulée au jour de fin de croissance de l'année n. Le paramètre A lors des années humides est expliqué par la photosynthèse cumulée jusqu'au jour de fin de croissance de l'année n et n-1 et les pluies cumulées du jour 150 à 300 de l'année n.

L'analyse du chêne a été effectuée comme pour le hêtre sur toutes les années mais également en séparant les années avec et sans déficit hydrique.

Pour Hesse où toutes les années ont été considérées, la photosynthèse de l'année explique 52% de la variance totale, celle de l'année précédente 8%, l'indice de déficit hydrique 26% et le reste ce sont les résidus (14%). L'équation multiple explique 85% du paramètre A.

Pour Champenoux Eclaircie en considérant toutes les années (R^2 de 76%), la pluie cumulée explique 50% de la variance totale, la pluie de l'année précédente et la photosynthèse de l'année précédente expliquent 28% et le reste par les résidus (22%).

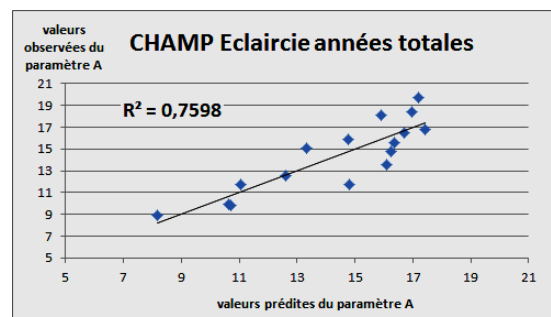
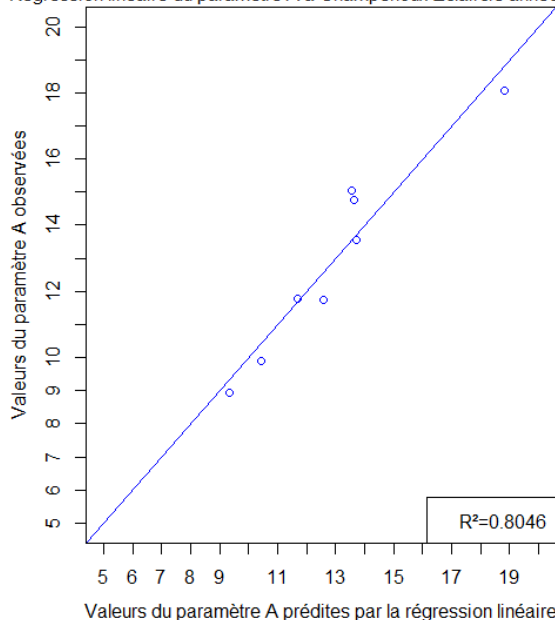


Figure 14 : Corrélation entre les valeurs prédites par régression linéaire et les valeurs observées du paramètre A

Régression linéaire du paramètre A à Champenoux Eclaircie années sèches



Régression linéaire du paramètre A à Champenoux Eclaircie années humides

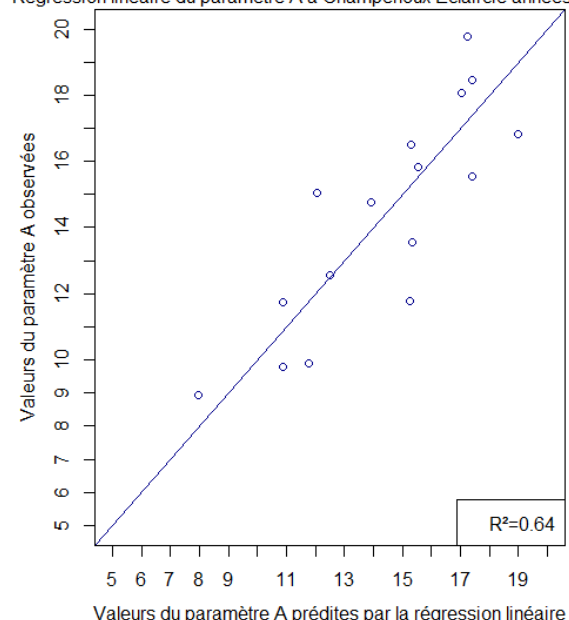


Figure 15 : Corrélation entre les valeurs prédites par régression linéaire et les valeurs observées du paramètre A à Champenoux Eclaircie années humides et sèches séparées

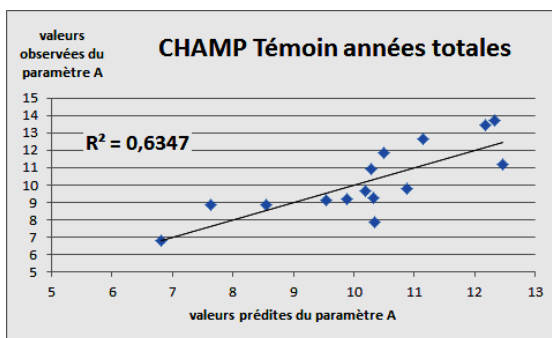
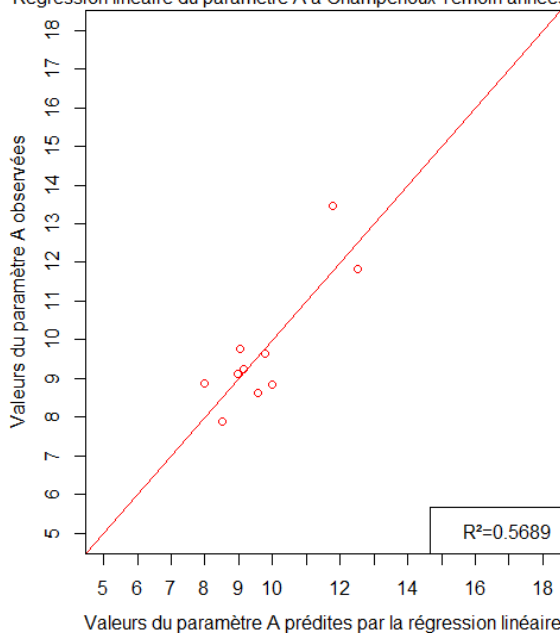


Figure 16 : Corrélation entre les valeurs prédites par régression linéaire et les valeurs observées du paramètre A à Champenoux Témoin toutes années considérées

Pour CHAMPENOUX Témoin en considérant toutes les années (R^2 de 63%), les pluies (de l'année et de l'année précédente) expliquent 43% de la variance totale, les photosynthèses et l'indice de déficit hydrique (année n-2) expliquent 14% et le reste étant les résidus (43%) du modèle de régression.

Les années avec déficit hydrique, le paramètre A est expliqué par la photosynthèse cumulée après l'arrêt de la croissance de l'année n-1, la photosynthèse cumulée jusqu'au jour de fin de croissance et le jour de début du déficit hydrique de l'année n. Lors des années humides, le paramètre A est expliqué seulement par les pluies cumulées du jour 150 à 300 de l'année n et n-1.

Régression linéaire du paramètre A à Champenoux Témoin années sèches



Régression linéaire du paramètre A à Champenoux Témoin années humides

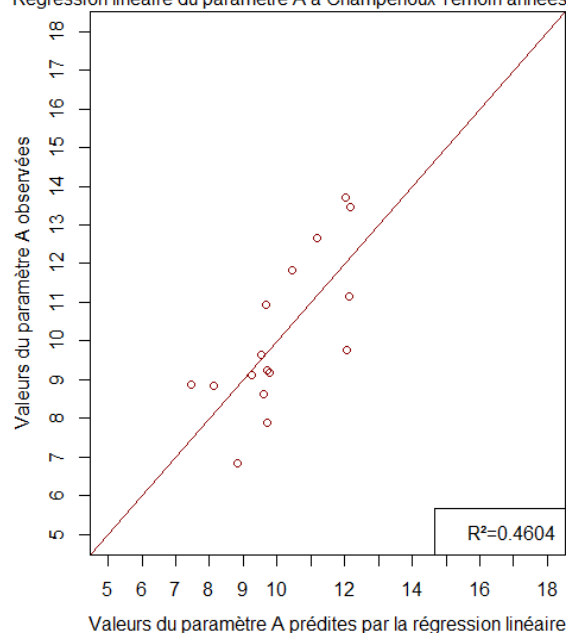


Figure 17 : Corrélation entre les valeurs prédites par régression linéaire et les valeurs observées du paramètre A à Champenoux Témoin années humides et sèches séparées

e. Conclusion

La forme des équations diffère selon les paramètres (forme linéaire pour les 3 paramètres et forme exponentielle pour les premières équations interprétées du paramètre C).

Les principales variables explicatives des paramètres B et C sont identiques pour les 3 sites-traitements.

On constate qu'il est plus difficile d'expliquer le paramètre A chez le chêne, et en particulier dans le traitement Témoin (grande importance des résidus dans le modèle et R^2 plus faible que dans les 2 autres sites-traitements). La variabilité interannuelle semble ainsi dépendre de l'essence-site (notre étude ne permet pas de séparer l'effet espèce de l'effet site), de la sylviculture et du climat avec des rétroactions des années précédentes.

2- Taux de croissance, variabilité intra-annuelle

Les données enregistrées par les micro-dendromètres permettent d'analyser la vitesse de croissance du tronc à l'échelle journalière en calculant la différence d'un jour à l'autre. On obtient ainsi des courbes de vitesse de croissance journalière, qui diffèrent entre le chêne et le hêtre de par leur croissance intrinsèque et l'effet de la rétraction et du gonflement dû à l'écorce des arbres. Pour essayer idéalement d'éliminer les variations dues à ces phénomènes hydriques, des moyennes glissantes de la vitesse de croissance et des variables climatiques ont été réalisées sur une semaine pour le hêtre et deux semaines pour le chêne (le chêne présentant bien plus de variations dues au gonflement et rétrécissement de son écorce que le hêtre).

Tout d'abord, les accroissements cumulés sont illustrés pour deux années climatiquement contrastées et pour les 3 sites-traitements :

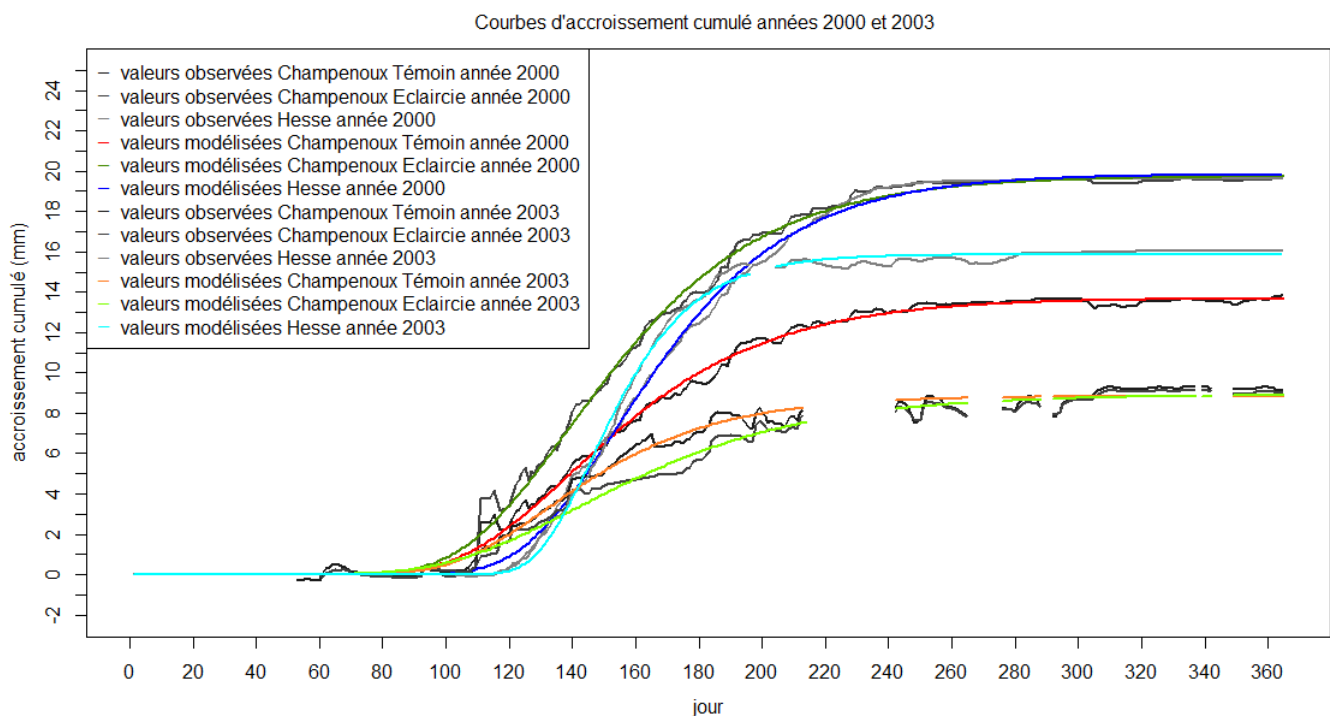


Figure 18 : Accroissements cumulés d'une année humide (2000) et une année sèche (2003) pour les 3 sites-traitements

Les vitesses d'accroissement sont présentées figures 19 et 20.

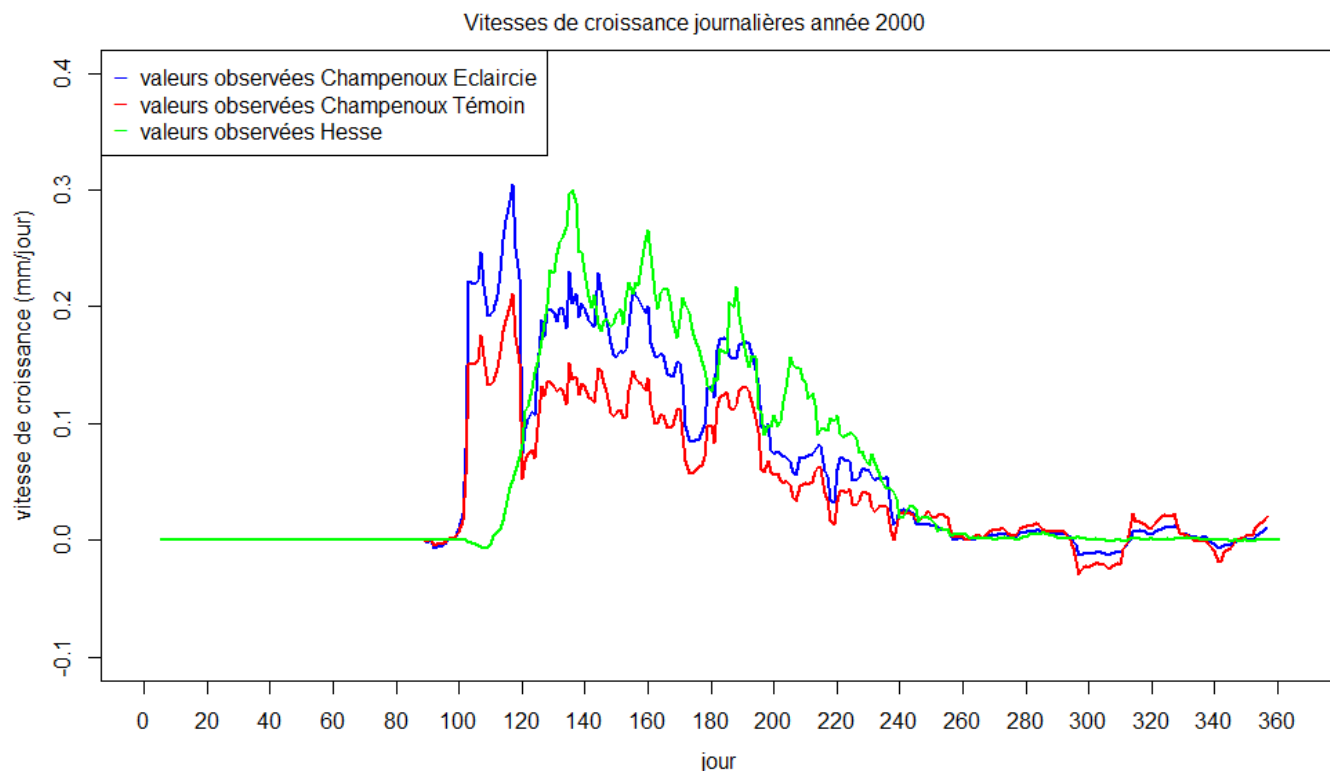


Figure 19 : Vitesses d'accroissement d'une année humide (2000) pour les 3 sites-traitements

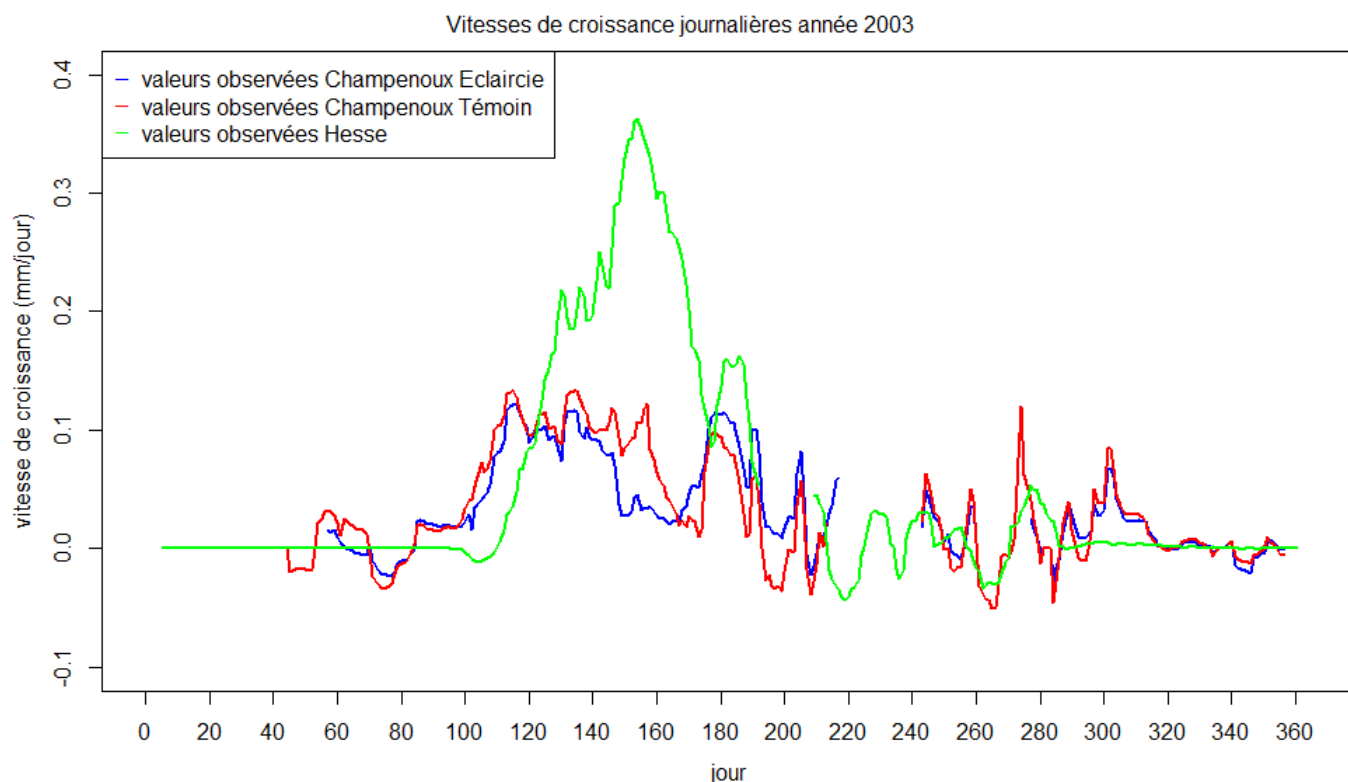


Figure 20 : Vitesses d'accroissement d'une année sèche (2003) pour les 3 sites-traitements

Sur ces courbes, des modèles de régression linéaire ont été appliqués pour expliquer la vitesse de croissance avec des variables climatiques pour ces deux années climatiquement contrastées 2000 et 2003. Pour cela, les années ont été divisées en plusieurs phases en fonction de l'évolution de l'état hydrique du sol caractérisé par le REW (cf. ANNEXE 7).

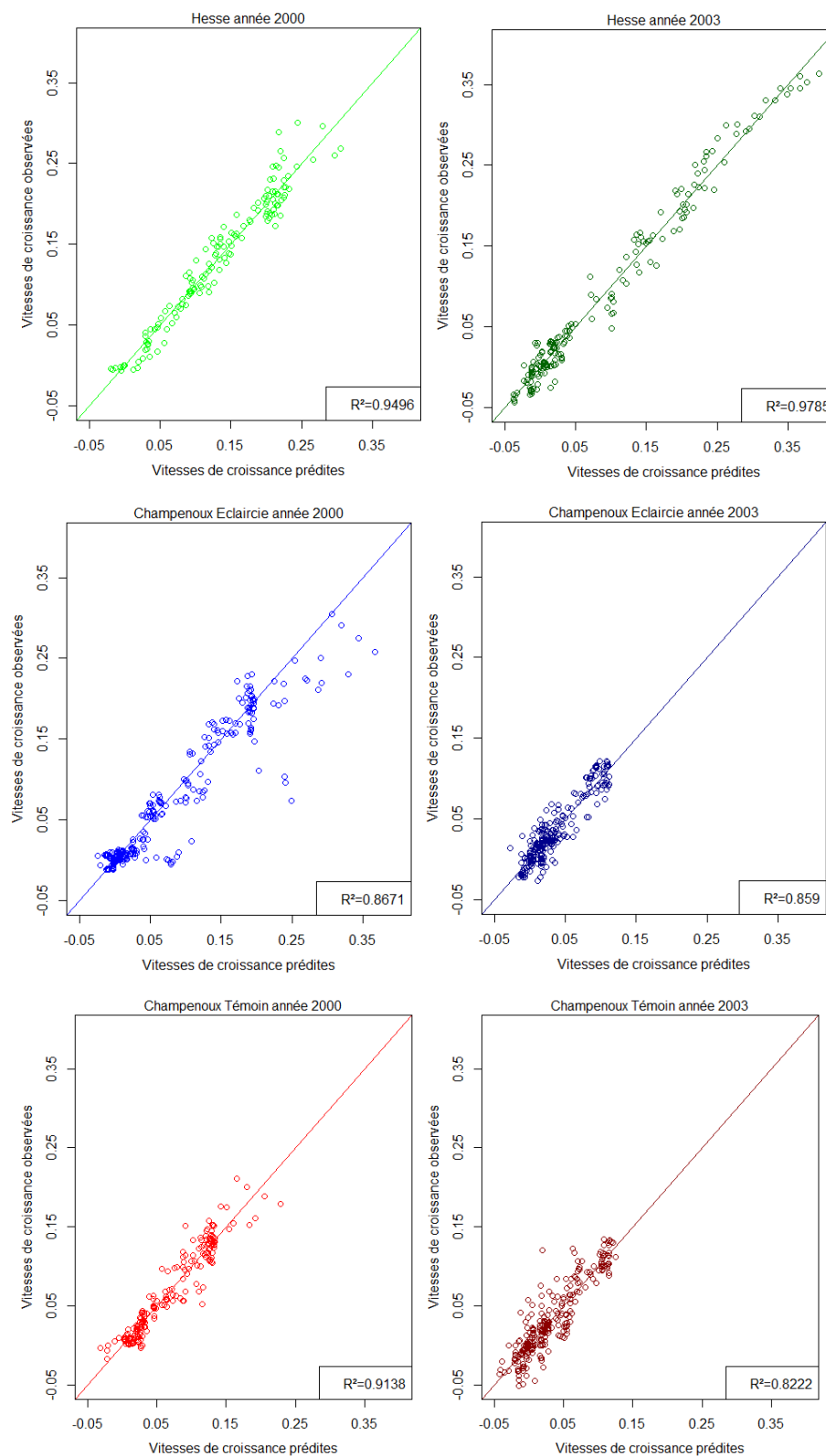


Figure 21 : Corrélations entre les valeurs observées et les valeurs prédites par l'ensemble des modèles utilisés dans les différentes phases des années 2000 (gauche) et 2003 (droite) pour les 3 sites-traitements

On observe une similitude entre les variables explicatives de la croissance intra-annuelle et celles expliquant le paramètre A du modèle de Gompertz de façon interannuelle. En effet, on retrouve la pluie en période sans sécheresse et le REW. La photosynthèse n'est pas significativement liée à la vitesse de croissance, qui semble en revanche toujours influencée par la température.

Grâce aux modèles expliquant la vitesse de croissance intra-annuelle, on peut essayer d'obtenir la croissance réelle corrigée des effets du gonflement et de la rétraction de l'écorce. Pour cela, il est nécessaire de retirer à l'ensemble des modèles le signal qui prend en compte la température et la pluie sur une période où la croissance est totalement finie avec certitude. Pour l'année 2000, Hesse n'est pas présenté car il y a très peu de gonflement et de rétraction.

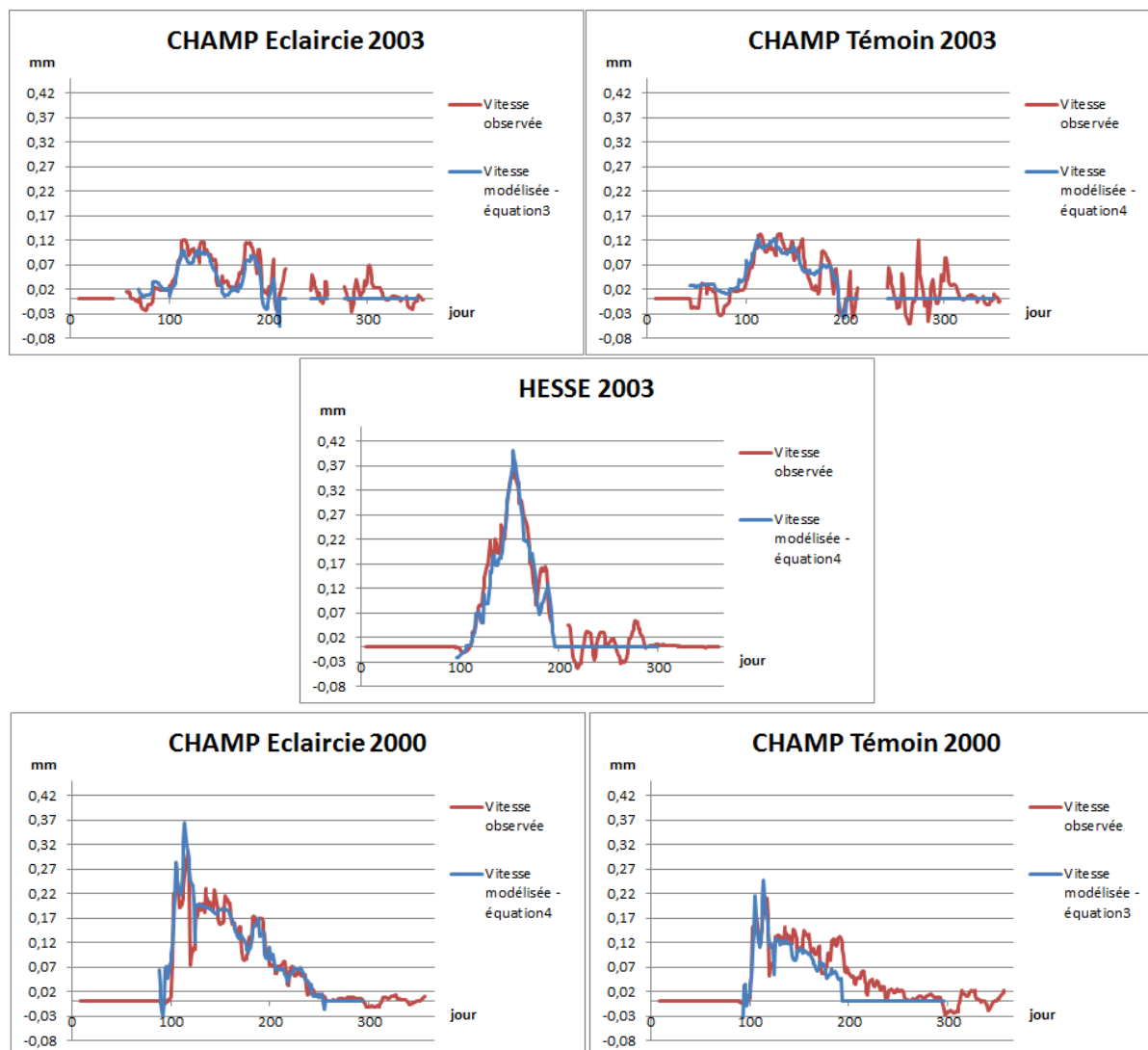


Figure 22 : Vitesses d'accroissements observées (courbe rouge) et déduites de l'effet de gonflement - rétraction de l'écorce (courbe bleue) pour les 3 sites-traitements et les années 2000 et 2003

En soustrayant ces modèles, on élimine également une partie de l'effet de la température et non pas uniquement l'effet produit par la pluie. En outre, le gonflement et la rétraction de l'écorce ne semblent pas influencer la mesure de la croissance par les micro-dendromètres de façon importante. On observe un plus fort pic de croissance au début de la saison de croissance (surement dû à l'effet du gonflement de l'écorce le jour précédent puisque l'on fait la différence d'accroissement entre deux jours pour obtenir la vitesse de croissance) et une diminution par la suite sauf pour l'année 2003 chez le chêne où seulement une diminution est observée.

DISCUSSION

Une approche de modélisation a permis d'interpréter la croissance intra- et interannuelle du tronc du chêne et du hêtre mesurée par des micro-dendromètres sur des séries d'enregistrements d'une longueur exceptionnelle (17 années). Les deux espèces étudiées sont des espèces décidues qui présentent une saison de végétation (période feuillée avec un apport de néo-carbone via la photosynthèse) et une saison défeuillée (période sans entrée de carbone correspondant à une phase autotrophe pour l'arbre puisqu'il va utiliser seulement le carbone interne issu de ses réserves). La croissance du tronc n'a pas lieu sur toute l'année.

Nos résultats confirment bien l'initiation de la croissance avant le débourrement pour le chêne tandis que la croissance du tronc et le débourrement interviennent concomitamment pour le hêtre. Le paramètre C du modèle de Gompertz traduit bien cette différence, puisque il est très élevé pour le hêtre est plus faible pour le chêne. Or il augmente de manière exponentielle avec la date de début de croissance. Plus le paramètre C est élevé, plus la mise en place de la croissance est tardive dans l'année. A contrario, aucun lien n'a pu être mis en évidence entre le jour de débourrement et le début de la croissance que ce soit directement chez le hêtre ou avec un délai chez le chêne. Or pour le hêtre cette hypothèse semblait être une évidence (*Denne et Atkinson*, 1986). Comme plusieurs auteurs le démontrent dont *Vitasse* (2009), le débourrement est fonction d'un cumul de températures. Aucune relation entre la croissance et le débourrement n'a pu être démontrée mais un effet des températures cumulées a été mis en évidence sur le début de la croissance. *Oberhuber et Gruber* (2010) observent pareillement que les températures affectent la reprise de croissance. Comme *Differt et al.* (2007) le suggèrent pour le débourrement, ce cumul de température doit être initié au 1^{er} janvier de l'année étudiée pour débiter la croissance que ce soit pour le hêtre ou pour le chêne. Le chêne du traitement Témoin contrairement aux autres, nécessite d'ajouter la photosynthèse cumulée après l'arrêt de la croissance de la saison précédente pour interpréter le paramètre C. Pour cette espèce et ce traitement, il est déduit une plus forte dépendance des réserves accumulées de l'année précédente lors de la réactivation de la croissance l'année suivante. Etant donné que la croissance démarre avant le débourrement, cette partie est autotrophe et doit mobiliser les réserves accumulées de l'année précédente pour croître. Pour le chêne du traitement Eclaircie, cette contribution des réserves n'a pas été mise en évidence de manière significative. On peut formuler l'hypothèse que les réserves s'accumulent toutes les années de manière identique, sans grande variabilité interannuelle pour ce traitement sylvicole qui atténue les contraintes hydriques. Cette régularité supposée éviterait aux arbres de la modalité « Eclaircie » une limitation par le carbone stocké. Ces observations montrent que le début de la croissance est dépendant essentiellement de la température, mais aussi de la photosynthèse de fin d'année précédente (notre proxy "réserves"), de la sylviculture et sûrement d'autres paramètres intrinsèques (comme par exemple, des composantes hydriques qui pourraient être impliquées à cette période pour l'élargissement des cellules divisées par le cambium, des composantes hormonales...). L'espèce ou le site n'influent pas sur la reprise du cambium. *Antonova* (1997) a démontré que les températures pouvaient en effet, agir directement sur le cambium du mélèze de Sibérie. Le chêne et le hêtre semblent présenter la même propriété. *Lachaud et al.* (1999) montrent que le cambium du chêne et du hêtre est réactivé *via* la phytohormone IAA (ou auxine) dont la synthèse et le transport semblent dépendant de la température. En effet, le transport de l'auxine diminuerait pendant les sécheresses (*Huber*, 1984). Avec les micro-dendromètres, la division cellulaire du cambium ne peut être décelée, seul un changement dimensionnel (positif ou négatif) est détecté. Juste avant la reprise de croissance, on observe une phase de contraction du tronc à 1.30m, qui pourrait correspondre à un déplacement des masses d'eau vers la couronne pour réhydrater les tissus des branches. En effet, la mobilisation et le transport des sucres simples comme le glucose et l'hydrolyse de l'amidon stocké dans le bois vivant, nécessitent de l'eau. La réactivation cambiale chez le chêne est d'abord basipète (*Lachaud et Bonnemain*, 1981) : elle débute par l'apex de l'arbre et n'apparaît à 1.30m que dans un second temps, après rééquilibrage hydrique des tissus élastiques du tronc, qui permet alors une réactivation cambiale d'ensemble. Ceci se traduit lors de cette période de

début de croissance par une petite baisse dans la courbe de croissance cumulée des valeurs observées ou dans la courbe de vitesse de croissance chez le hêtre au niveau de la date de débourrement (début de croissance cumulée du hêtre souvent négative) et également parfois chez le chêne. De plus, *Mund et al.* (2010) observent que le développement des feuilles de hêtre provoque un effet négatif sur sa croissance. Etant donné qu'il n'y a pas de croissance chez le hêtre avant son débourrement, cet effet se traduit par un accroissement cumulé temporairement négatif juste avant le début de la croissance.

Le paramètre B du modèle de Gompertz est interprété par la photosynthèse cumulée jusqu'à la date d'arrêt de croissance. La croissance dimensionnelle s'arrête bien avant la chute des feuilles. Après l'arrêt de croissance en dimension, le carbone fixé peut être alloué à la mise en réserve et à la densification du bois (*El Zein, 2011 ; Cuny, 2013*). Plus la photosynthèse cumulée est importante plus le paramètre B est faible. Pour toutes les années, seule la quantité de carbone assimilée pendant la saison de croissance permet de moduler ce paramètre. On constate que l'espèce a un effet important sur le paramètre B. Le coefficient multiplicateur de la variable explicative ainsi que *l'Intercept* de l'équation sont très proches pour le chêne Témoin et Eclaircie, et très différent du hêtre. La sylviculture n'a donc pas d'effet sur cette partie de la croissance mais une part intrinsèque à l'espèce *via* la variable photosynthèse semble responsable de ce paramètre B.

L'accroissement total de l'année (correspondant au paramètre A du modèle de Gompertz) varie fortement selon l'espèce-site, l'année et selon la sylviculture contrairement aux deux autres paramètres. A partir de ce point, lorsque nous parlerons de « pluie » en réalité nous parlerons des pluies cumulées sur la période du jour 150 à 300 et lorsque nous parlerons de « photosynthèse » en réalité nous parlerons de la photosynthèse cumulée jusqu'au jour de fin de croissance.

Nous avons montré que chez le chêne Témoin en considérant toutes les années, l'indice de déficit hydrique d'il y a deux ans influe encore sur sa croissance ainsi que la photosynthèse de l'année en cours (contrairement aux arbres de la modalité Eclaircie). Le hêtre nécessite seulement l'assimilation du carbone sur l'année *n* et *n-1*, limitée par le déficit hydrique, pour croître. Ces résultats sont cohérents avec les études dendrochronologiques, qui observent ces autocorrélations de croissance avec les années précédentes chez le hêtre et le chêne (*Badeau, 1995 ; Barbaroux, 2002*).

Chez le chêne, la sylviculture affecte bien la croissance comme retrouvé dans la littérature, l'éclaircie améliore la croissance radiale (*Dittmar et al., 2003 ; Van der Maaten, 2013*). En effet, les arbres de la modalité Eclaircie croient plus fortement que ceux de la modalité Témoin (paramètre A plus élevé pour l'Eclaircie que pour le Témoin). On sait que l'éclaircie améliore le bilan hydrique de la parcelle (*Bréda et al., 1995*) en réduisant le LAI et la compétition. En considérant seulement les années sans déficit hydrique, la croissance du chêne réagit surtout aux pluies de mai à octobre que ce soit de l'année en cours ou ajouté à celles de l'année précédente. Un petit biais semble apparaître ici puisque la croissance est normalement finie en octobre. Une des limites de nos analyses est la difficulté d'extraire le signal de croissance des phénomènes de gonflement et de rétraction de l'écorce et des tissus élastiques enregistrés par les micro-dendromètres. En effet, le gonflement et la rétraction de l'écorce plus ou moins synchrones avec les pluies sont très difficilement déductibles de nos mesures. L'analyse intra-annuelle des accroissements a permis d'identifier ces périodes de gonflement et de rétraction hors période de croissance. Cependant, d'autres facteurs comme la température semblent brouter ces périodes sans croissance et rendent ainsi l'extraction du signal « parasite » très difficile. On retrouve ainsi dans l'explication de la croissance totale du chêne des variables non directement liées à la croissance mais à ce phénomène réversible. Chez le hêtre il n'est que très peu présent car son écorce est beaucoup plus mince. C'est peut être une des raisons de sa réaction préférentielle à la variable déficit hydrique plutôt qu'aux pluies. Comme pour le hêtre, le chêne Eclaircie nécessite de la photosynthèse en plus pour expliquer le paramètre A lors d'une année sans déficit hydrique. Pour une année avec déficit hydrique, la date de début de déficit hydrique ainsi que la photosynthèse de l'année *n* sont des variables explicatives communes aux deux traitements du chêne. La sylviculture conditionne ce paramètre A d'une part avec la photosynthèse significative de l'année *n-1* cumulée

entre l'arrêt de la croissance et la chute des feuilles pour le Témoin et d'autre part avec l'influence du LAI maximal ajouté à l'indice de déficit hydrique pour l'Eclaircie.

Le site de Hesse est géré avec des éclaircies amenant une similitude sylvicole avec la modalité chêne Eclaircie *via* la variable explicative photosynthèse (années humides et sèches) contrairement au chêne Témoin qui prend en compte la photosynthèse uniquement lors des années avec déficit hydrique. Pour une forêt gérée sans éclaircies, nous n'avons pas la comparaison chêne/hêtre mais nous pouvons étudier l'impact sur le chêne Témoin. On s'aperçoit que l'impact des variables climatiques sur la croissance totale remonte à deux années précédentes au lieu d'une seule pour les chênes gérés avec des éclaircies. La sylviculture semble influencer la durée de l'arrière effet du climat sur la croissance des arbres pour toutes les années et les années sèches également avec la nature différente par rapport à l'éclaircie des variables explicatives. Cette dernière différence avec l'Eclaircie peut aussi venir du fait que dans la partie Témoin nous avons un mélange de chêne sessile et chêne pédonculé alors que dans la partie Eclaircie nous n'avons que des chênes sessiles. Or nous savons que le chêne pédonculé est une espèce qui tolère moins bien les fortes sécheresses que le chêne sessile (*Bréda et al.*, 1993). L'implication de la photosynthèse de fin de saison n-1 dans ce traitement ajouté à l'indice de déficit hydrique pour les années sèches pourrait s'expliquer par ce mélange d'espèces, le chêne pédonculé nécessiterait une plus grande quantité de réserves glucidiques que le chêne sessile pour fabriquer un bois initial plus large.

Pour résumer, l'éclaircie limiterait la durée des arrière effets des précipitations (pluies ou sécheresses), l'espèce (avec des différences essentiellement attribuées à l'écorce et à la présence d'aubier) jouerait sur la variable pluie ou sécheresse à prendre en compte et également sur la photosynthèse de l'année.

Pour mieux comprendre ce paramètre, il est mentionné dans la littérature que les réserves occupent une place importante dans l'explication de la croissance. *Skomarkova et al.* (2006) confirment l'existence d'une interaction significative positive entre la croissance radiale et les réserves de carbohydrates. Dans notre étude, nous avons modélisé la photosynthèse et estimé un proxy des réserves (cumul de photosynthèse entre la date d'arrêt de croissance et la chute des feuilles). Une perspective pour aller plus loin dans ces interprétations serait la quantification des carbohydrates non structuraux totaux (sucres solubles et amidon) accumulés en fin de chaque saison de croissance (*Barbaroux et Bréda*, 2002).

Lorsque l'on regarde les accroissements de manière intra-annuelle (vitesse de croissance par jour pour les 3 sites-traitements), on retrouve la croissance du chêne qui débute avant le débourrement et la croissance du hêtre par la suite. Lors d'une année sans déficit hydrique comme en 2000, le pic maximal de croissance se trouve au début de la saison de croissance puis la vitesse de croissance diminue progressivement jusqu'à son arrêt. En modélisant ces courbes de vitesse de croissance en plusieurs périodes selon l'état de remplissage de la réserve en eau relative (REW), on s'aperçoit que la température est prépondérante, associée à une variable de précipitation ou de déficit hydrique. Lorsque l'on descend à une échelle plus fine, les variables qui expliquent la vitesse de croissance diffèrent de celles expliquant la croissance totale de manière interannuelle (cf. paramètre A). A l'échelle interannuelle plusieurs années précédentes interviennent encore sur la croissance totale de l'année, ainsi que la photosynthèse. Pour les vitesses de croissance, seules les variables températures, pluies et REW de l'année rentrent en jeux. De plus, le fait de retrouver exactement les mêmes variables explicatives pour les 3 sites-traitements (même si les combinaisons des variables entre elles varient selon les sites-traitements) montre que le climat agit directement et de manière primordiale sur la vitesse de croissance. Le consensus sur la nature des variables explicatives pour ces deux espèces quelques soit la sylviculture laissent penser à un déterminisme similaire. En outre, selon la période considérée les variables explicatives agissent de manière positive ou négative, amenant l'hypothèse supplémentaire d'un processus à effets de seuils. Pour l'année sans déficit hydrique, les vitesses de croissance sont expliquées par la température et les pluies chez le chêne alors que pour l'année 2003, la croissance est limitée aussi par le REW. Pour le hêtre que ce soit l'année 2000 ou

l'année 2003, seul le REW rentre en compte. Cette analyse méritera d'être étendue à toutes les années disponibles.

D'autres limites à notre étude peuvent être soulignées. Tout d'abord, le modèle de photosynthèse couplé au modèle Biljou a été construit à partir des mesures de flux de carbone sur le hêtre à Hesse. Il n'a à ce jour pas été validé sur le chêne. Ensuite, le modèle de Gompertz n'ajuste pas les accroissements à 100%. Lorsque l'on utilise ce modèle pour réaliser nos analyses, il y a un léger biais qui peut subvenir et jouer sur nos conclusions.

CONCLUSION-PERSPECTIVES

La modélisation des accroissements à des échelles intra- et interannuelles a permis de hiérarchiser les facteurs climatiques, phénologiques et intrinsèques pouvant agir sur les différentes périodes de la saison de croissance radiale. Le premier résultat repose sur la différence de cinétique de mise en place des feuilles et du bois entre chêne et hêtre. De plus, nous montrons que la sylviculture (*via* les éclaircies) influence la croissance radiale indépendamment de l'effet espèce. La température joue un rôle capital dans la vitesse de croissance intra- et la reprise de croissance en interannuel. La photosynthèse ainsi que le déficit hydrique sont deux variables primordiales de contrôle de l'accroissement des arbres. Cependant, cette méthode d'analyse ne nous a pas permis d'extraire un signal de croissance intra-annuelle dégagé des phénomènes de gonflement ou rétraction de l'écorce. Pour cela les précipitations prennent une place surévaluée dans nos interprétations de la croissance lors des années sans déficit hydrique pour le chêne.

Plusieurs perspectives de ce travail pourraient être envisagées : obtenir un signal de croissance dégagé des effets de l'écorce, travailler à l'échelle individuelle (rôle du statut de l'arbre, de sa largeur d'aubier et épaisseur d'écorce par exemple), quantifier les quantités de réserves glucidiques totales pour comprendre leur influence sur la dynamique du bois initial chez le chêne, affiner l'interprétation des effets température (vrai ou indirect *via* des voies hormonales). Au final, une modélisation mécaniste complète serait envisageable pour améliorer les modèles de productivité.

BIBLIOGRAPHIE

Antonova G. F., Victoria V. et Stasova V., 1997. Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stems. *Trees*, vol. 11, n°8, p. 462-468

Badeau V., 1995. *Etude dendroécologique du hêtre (Fagus sylvatica L.) sur les plateaux calcaires de Lorraine. Influence de la gestion sylvicole*. Thèse : Biologie forestière, Université Henri Poincaré de Nancy I, 13 juin 1995.

Barbaroux C., 2002. *Analyse et modélisation des flux de carbone de peuplements forestiers pour la compréhension de la croissance de deux espèces feuillues Quercus petraea et Fagus sylvatica*. Thèse : Université de Paris XI-Orsay, 7 juin 2002.

Barbaroux C. et Bréda N., 2002. Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology*, vol. 22, n°17, p. 1201-1210

Becker M. et Lévy G., 1988. A propos du dépérissement des forêts : climat, sylviculture et vitalité de la sapinière vosgienne. *Revue Forestière Française*, vol.40, n°5, p. 345-358

Bouriaud O. et al., 2005. Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. *Tree physiology*, vol. 25, n°6, p. 651-660

Bréda N. et al., 1993. Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*): seasonal evolution and effects of a severe drought. *Revue canadienne de recherche forestière*, vol.23, n°6, p. 1136-1143

Bréda N., 1994. *Analyse du fonctionnement hydrique des chênes sessile (Quercus petraea) et pédonculé (Quercus robur) en conditions naturelles ; effets des facteurs du milieu et de l'éclaircie*. Thèse : Biologie forestière, Université Henri Poincaré de Nancy I, 9 juin 1994.

- Bréda N., Granier A. et Aussenac G.,** 1995. Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiology*, vol.15, n°5, p. 295-306
- Bréda N. et Granier A.,** 1996. Intra- and interannual variations of transpiration, leaf area index and radial growth of a sessile oak stand (*Quercus petraea*). *Annals of Forest Science*, vol. 53, n°2-3, p. 521-536
- Courty P-E., Bréda N. et Garbaye J.,** 2007. Relation between oak tree phenology and the secretion of organic matter degrading enzymes by *Lactarius quietus* ectomycorrhizas before and during bud break. *Soil Biology & Biochemistry*, vol. 39, n°7, p. 1655-1663
- Cufar K. et al.,** 2008. Cambial activity and wood formation in beech (*Fagus sylvatica*) during the 2006 growth season. *Wood Research*, vol. 53, n°4, p. 1-12
- Cuny H.E.,** 2013. *Dynamique intra-annuelle de la formation du bois de trois espèces de conifères (sapin pectiné, épicéa commun, pin sylvestre) dans les Vosges. De la description des patrons saisonniers de la croissance à l'étude de l'influence de l'environnement sur la cinétique du développement cellulaire et les caractéristiques anatomiques du xylème.* Thèse : Biologie végétale forestière. UMR 1092 INRA-AgroParisTech, Champenoux, 28 mai 2013.
- Daudet F-A. et al.,** 2005. Experimental analysis of the role of water and carbon in tree stem diameter variations. *Journal of Experimental Botany*, vol. 56, n°409, p. 135-144
- Denne M.P. et Atkinson C.J.,** 1986. Reactivation of vessel expansion in relation to budbreak in sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 17, n°10, p. 1166-1174
- Deslauriers A. et al.,** 2003. Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Québec (Canada). *Trees*, vol. 17, n°6, p. 477-484
- Deslauriers A., Rossi S. et Anfodillo T.,** 2007a. Dendrometer and intra-annual tree growth : What kind of information can be inferred ? *Dendrochronologia*, vol. 25, n°2, p. 113-124
- Deslauriers A. et al.,** 2007b. Using simple causal modeling to understand how water and temperature affect daily stem radial variation in trees. *Tree Physiology*, vol. 27, n°9, p. 1125-1136
- Differt J.,** 2007. *Phénologie des espèces arborées. Synthèse bibliographique. Analyse des données du Réseau National de Suivi à long terme des Ecosystèmes Forestiers (RENECOFOR).* Ecosystèmes Forestiers et Dynamique du Paysage.
- Dittmar C., Zech W. et Elling W.,** 2003. 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, n°1-3, p. 63-78
- Dougherty et al.,** 1979. Net Photosynthesis and Early Growth Trends of a Dominant White Oak (*Quercus alba* L.). *Plant Physiology*, vol. 64, n°6, p. 930-935
- Downes G.M. et al.,** 2009. Measuring and modelling stem growth and wood formation: An overview. *Dendrochronologia*, vol. 27, n°2, p. 147-157
- Drew D.M. et Downes G.M.,** 2009. The use of precision dendrometers in research on daily stem size and wood property variation: A review. *Dendrochronologia*, vol. 27, n°2, p. 159-172
- Dunn J.P., Potter D.A. et Kimmerer T.W.,** 1990. Carbohydrate reserves, radial growth, and mechanisms of resistance of oak trees to phloem-boring insects. *Oecologia*, vol. 83, n°4, p. 458-468
- El Zein R.,** 2011. *Dynamiques saisonnières des réserves carbonnées et azotées chez le chêne sessile (Quercus petraea) et le hêtre (Fagus sylvatica) adultes.* Thèse : Biologie végétale et forestière. Université Henri Poincaré, Nancy, janvier 2011, 174p.
- El Zein R. et al.,** 2011. Seasonal changes of C and N non-structural compounds in the stem sapwood of adult sessile oak and beech trees. *Tree Physiology*, vol. 31, n°8, p. 843-854
- Garcia O. et Ruiz F.,** 2003. A growth model for eucalyptus in Galicia, Spain. *Forest Ecology and Management*, vol. 173, n°1-3, p. 49-62
- Goldhamer D.A. et Fereres E.,** 2001. Irrigation scheduling protocols using continuously recorded trunk diameter measurements. *Irrigation Science*, vol. 20, n°3, p. 115-125
- Granier A., Badeau V. et Bréda N.,** 1995. Modélisation du bilan hydrique des peuplements forestiers. *Revue Forestière Française*, vol. 47, n° spécial, p. 59-68
- Granier A. et al.,** 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling*, vol. 116, n°2-3, p. 269-283
- Granier A., Biron P. et Lemoine D.,** 2000. Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. *Agricultural and Forest Meteorology*, vol. 100, n°4, p. 291-308

Granier A. et al., 2008. Ten years of fluxes and stand growth in a young beech forest at Hesse, North-eastern France. *Annals of Forest Science*, vol. 64, n°704, 13p.

Herzog K.M., Häsler R. et Thum R., 1995. Diurnal changes in the radius of a subalpine Norway spruce stem their relation to the sap flow and their use to estimate transpiration. *Trees*, vol. 10, n°2, p. 94-101

Hinckley T.M. et Bruckerhoff D.N., 1975. The effects of drought on water relations and stem shrinkage of *Quercus alba*. *Canadian Journal of Botany*, vol. 53, n°1, p. 62-72

Hinckley T.M. et Lassoie J.P., 1981. Radial growth in conifers and deciduous trees a comparaison. *In : Mitteilungen der forstlichen bundesversuchsanstalt wien*. Vienne : Centre de recherché forestière fédérale, 1981, n°142, p. 17-56 ISBN 3 7040 0743-9

Huber F., 1984. Influence du froid, de la lumière et de stress hydriques sur la formation du bois de hêtre. *Annals of Forest Science*, vol. 41, n°3, p. 323-334

Jezik M. et al., 2011. The impact of the 2003-2008 weather variability on intra-annual stem diameter changes of beech trees at a submontane site in central Slovakia. *Dendrochronologia*, vol. 29, n°4, p. 227-235

Kahle H.P., 2006. Impact of the drought in 2003 on intra- and inter-annual stem radial growth of beech and spruce along an altitudinal gradient in the Black Forest, Germany. *In : Heinrich I., Gärtner H., Monbaron M., Schleser G. (eds.), TRACE -Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology*, vol. 4 : Proceedings of the DENDROSYMPOSIUM 2005, April 21st – 23rd 2005, Fribourg, Switzerland. Schriften des Forschungszentrums Jülich, Reihe Umwelt, vol. 61, p. 152-164.

Klepper B., Browning V.D. et Taylor H.M., 1971. Stem Diameter in Relation to Plant Water Status. *Plant Physiology*, vol. 48, p. 683-685

Knops J.M.H., Koenig W.D. et Carmen W.J., 2007. Negative correlation does not imply a tradeoff between growth and reproduction in California oaks. *PNAS*, vol. 104, n°43, p. 16982-16985

Lachaud S. et Bonnemain J-L., 1981. Xylogénèse chez les Dicotylédones arborescentes. I. Modalités de la remise en activité du cambium et de la xylogénèse chez les hêtres et les chênes âgés. *Canadian Journal of Botany*, vol. 59, n°7, p. 1222-1230

Lachaud S., Cateson A-M. et Bonnemain J-L., 1999. Structure and function of the vascular cambium. *Compte rendu Académie des Sciences Paris, Sciences de la vie*, vol. 322, p. 633-650

Lebourgeois F. et al., 2005. Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees*, vol. 19, n°4, p. 385-401

Michelot A., 2011. *Croissance et $\delta^{13}C$ des cernes de trois essences forestières tempérées (Fagus sylvatica, Quercus petraea et Pinus sylvestris) face aux variations climatiques à l'échelle interannuelle et saisonnière*. Thèse : Ecophysiologie végétale. Université Paris-sud 11-Orsay, 2011.

Michelot A. et al., 2012a. Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* et *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics. *Tree Physiology*, vol. 00, p. 1-13

Michelot A. et al., 2012b. Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest. *Forest Ecology and Management*, vol. 265, p. 161-171

Mund M. et al., 2010. The influence of climate and fructification on the inter-annual variability of stem growth and net primary productivity in an old-growth, mixed beech forest. *Tree Physiology*, vol. 30, n°6, p.689-704

Nicault A. et al., 2001. Observations sur la mise en place du cerne chez le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) : confrontation entre les mesures de croissance radiale, de densité et les facteurs climatiques. *Annals of Forest Science*, vol. 58, n°7, p. 769-784

Nokoe S. et Okojie J.A., 1984. Relationship of stand attributes of some plantation mahoganies with estimated Weibull parameters. *Ecological Modelling*, vol. 24, n°3-4, p. 231-240

Oberhuber W., 2004. Influence of climate on radial growth of *Pinus cembra* within the alpine timberline ecotone. *Tree Physiology*, vol. 24, n°3, p. 291-301

Oberhuber W. et Gruber A., 2010. Climatic influences on intra-annual stem radial increment of *Pinus sylvestris* (L.) exposed to drought. *Trees*, vol. 24, n°5, p. 887-898

Offenthaler I., Hietz P. et Richter H., 2001. Wood diameter indicates diurnal and long-term patterns of xylem water potential in Norway spruce. *Trees*, vol. 15, n°4, p. 215-221

- Peters W.S. et Baskin T.I.**, 2006. Tailor-made composite functions as tools in model choice: the case of sigmoidal vs bi-linear growth profiles. *Plant Methods*, vol. 2, n°11, p. 1-14
- Rameau J-C. et al.**, 1989. *Flore forestière française. Guide écologique illustré*. Dijon-Quetigny : Institut pour le développement forestier, octobre 1989. Plaines et collines, n°1. ISBN 2-904740-16-3
- Schütte F.**, 1957. Untersuchungen über die Populationsdynamik des Eichenwicklers (*Tortrix viridana* L.): Teil I. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, vol. 40, n°1, p. 1-36
- Sit V. et Poulin-Costello M.**, 1994. *Catalogue of curves for curve fitting*. Victoria: Ministry of Forests Research Program, 1994. Biometrics information handbook series, n°4. ISBN 0-7726-2049-0
- Skomarkova M.V. et al.**, 2006. Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios in tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) growing in Germany and Italy. *Trees*, vol. 20, n°5, p. 571-586
- Turcotte A. et al.**, 2009. The timing of spring rehydration and its relation with the onset of wood formation in black spruce. *Agricultural and Forest Meteorology*, vol. 149, n°9, p. 1403-1409
- Van der Maaten E.**, 2013. Thinning prolongs growth duration of European beech (*Fagus sylvatica* L.) across a valley in southwestern Germany. *Forest Ecology and Management*, vol. 306, p. 135-141
- Van der Werf G.W., Sass-Klaassen U.G.W. et Mohren G.M.J.**, 2007. 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, n°2, p. 103-112
- Vitasse Y. et al.**, 2009. Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees : Do within-species populations exhibit similar responses ? *Agricultural and Forest Meteorology*, vol. 149, n°5, p. 735-744
- Vitasse Y.**, 2009. *Déterminisme environnemental et génétique de la phenology des arbres de climat tempéré – suivi des dates de débourrement et de sénescence le long d'un gradient altitudinal et en tests de provenances* – Thèse : Ecologie évolutive, fonctionnelle et des communautés. Université Bordeaux 1, 27 avril 2009.
- Yin X.Y. et al.**, 2003. A flexible Sigmoid Function of Determinate Growth. *Annals of Botany*, vol. 91, n°2, p. 361-371
- Zeide B.**, 1993. Analysis of Growth Equation. *Forest Science*, vol. 39, n°3, p. 594-616
- Zweifel R. et Häsler R.**, 2000. Frost-induced reversible shrinkage of bark of mature subalpine conifers. *Agricultural and Forest Meteorology*, vol. 102, n°4, p. 213-222
- Zweifel R. et Häsler R.**, 2001. Dynamics of water storage in mature subalpine *Picea abies*: temporal and spatial patterns of change in stem radius. *Tree Physiology*, vol. 21, n°9, p. 561-569
- Zweifel R., Item H. et Häsler R.**, 2001. Link between diurnal stem radius changes and tree water relations. *Tree Physiology*, vol. 21, n°12-13, p. 869-877
- Zweifel R., Zimmermann L. et Newbery D.M.**, 2005. Modeling tree water deficit from microclimate: an approach to quantifying drought stress. *Tree Physiology*, vol. 25, n°2, p. 147-156

ANNEXE 1

Calcul du LAI par la méthode de ramassage des litières en pièges fixes (Bréda, 1994) :

21 bacs disposés sur 3 lignes dans chaque traitement permettent de ramasser les litières (feuilles uniquement) pour déterminer l'indice foliaire maximum du peuplement atteint en fin de saison végétale (i.e. polycyclisme compris). Cette méthode permet de suivre la cinétique de chute des feuilles. Selon les années les dates de récoltes sont variables. Les litières ont été récoltées et séchées bac par bac permettant de tester la variabilité inter-bac et l'effet du nombre de bacs sur la valeur du LAI. En effet, pour obtenir le LAI litière, un sous-échantillonnage a été pesé et mesuré au planimètre calculant un coefficient (cm²/g). Chaque bac fut pesé et multiplié par ce coefficient propre à chaque année et à chaque traitement ou si aucune différence significative n'a été observée entre les traitements, la moyenne du coefficient témoin et du coefficient éclaircie est utilisée pour multiplier le poids des bacs. Ensuite ces valeurs sont divisées par la surface du bac qui est de 0,025 m² pour obtenir le LAI.

ANNEXE 2

Calcul du LAI par la méthode d'inversion de la loi d'extinction de la lumière de Beer-Lambert à partir de mesures d'interception du rayonnement (Bréda, 1994) :

$R_g = R_{g0} * e^{-k * LAI}$ d'où : $LAI = -1 / k * \log (R_{g0} / R_g)$

Avec R_g = Rayonnement global sous couvert

R_{g0} = Rayonnement global incident par-dessus le couvert du jour 200 au jour 220

LAI = indice foliaire

K = coefficient d'extinction

Un pyranomètre établi 1 m au-dessus du couvert a permis de mesurer le rayonnement global (R_{g0}), des thermopiles linéaires (modèle INRA, Baldy *et al.*, 1973 in : Bréda, 1994) fixés horizontalement à 1,50 m au-dessus du sol ont permis d'enregistrer le rayonnement transmis sous couvert (R_g). Chaque thermopile a été étalonné par un coefficient déterminé par comparaison avec des mesures au pyranomètre Kipp (Combres *et al.*, 1970 in : Bréda, 1994).

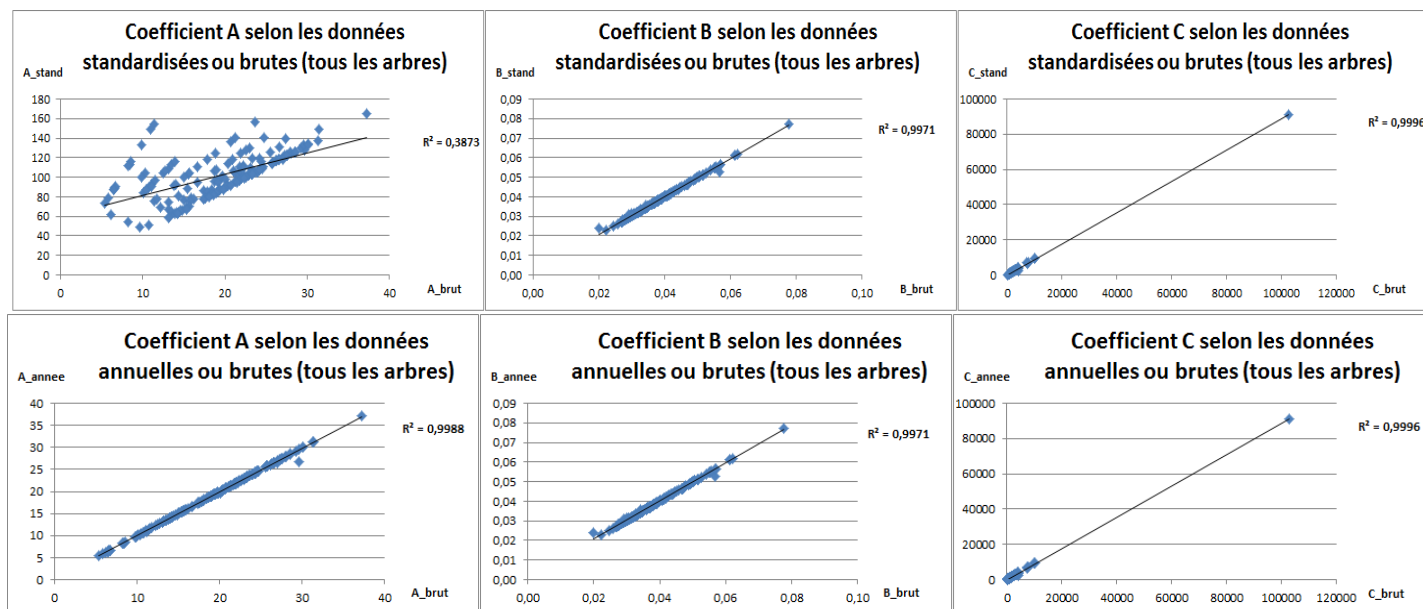
Le ratio R_g / R_{g0} définit la transmittance. Grâce à celle-ci on peut calculer l'interception du rayonnement par la formule : $ln = 1 - (R_g / R_{g0})$. Le coefficient d'extinction k peut être mesuré indépendamment sur le site expérimental par condition d'éclairement diffus (ciel uniformément couvert) en mesurant R_g , R_{g0} et en déterminant l'indice foliaire par une méthode indépendante (comme la méthode des litières). $K = -1 / (LAI * ln)$.

année	Rtem/Rg	Recl/Rg	LAI litière témoin	LAI litière éclaircie	PAI témoin LICOR	PAI éclaircie LICOR	k témoin LICOR	k éclaircie LICOR	k témoin litière	k éclaircie litière
1997	0,18	0,26	5,54	5,44	4,57	4,32	0,443	0,390	0,310	0,248
1998	0,08	0,12	6,33	5,89	5,6	5,34	0,451	0,397	0,399	0,360
1999	0,12	0,11	5,46	6,01	4,57	5,05	0,464	0,437	0,388	0,367
2000	0,13	0,13	5,67	6,47	4,2	4,7	0,486	0,434	0,360	0,315
2001	0,07	0,07	6,1	6,01	5,52	4,27	0,482	0,623	0,436	0,442
2002	0,08	0,077	6,61	6,58	5,39	5,35	0,469	0,479	0,382	0,390
2003	0,1	0,106	5,58	5,52	4,47	5,2	0,515	0,432	0,413	0,407
2004	0,14	0,14	3,9	4,07	4,23	4,03	0,465	0,488	0,504	0,483
2005	0,12	0,1	4,48	4,5	4,28	4,65	0,495	0,495	0,473	0,512
2006	0,09	0,08	6,16	6,51	5,83	6,23	0,413	0,405	0,391	0,388
2007	0,077	0,076	6,86	7	5,87	6,13	0,437	0,420	0,374	0,368
2008	0,08	0,16	6,25	4,95	5,37	3,68	0,470	0,498	0,404	0,370
2009	0,08	0,13	5,24	4,56	5,06	3,82	0,499	0,534	0,482	0,447
2010	0,11	0,14	5,3	4,8	4,81	4,16	0,459	0,473	0,416	0,410
2011	0,08	0,11	5,9	5,4	5,19	4,76	0,487	0,464	0,428	0,409
2012	0,09	0,11	5,67	5,49	4,95	4,74	0,425	0,402	0,425	0,402
2013	0,07	0,07	7,3	7,11	5,83	5,83	0,456	0,456	0,364	0,374

ANNEXE 3

Paramètres A, B, C et SSE du modèle de Gompertz selon les accroissements de l'arbre E_43 de Hesse
(brut = données brutes, année = données sur toutes l'année (jour 1 à 365 ou 366), stand = données standardisées,
SSE = somme des carrés des écarts)

ANNEE	A_brut	B_brut	C_brut	SSE_brut	A_annee	B_annee	C_annee	SSE_annee	A_stand	B_stand	C_stand	SSE_stand
2000	23,61	0,04	213,16	25,91	23,58	0,04	217,12	26,59	105,93	0,04	217,18	537,14
2001	20,40	0,04	545,78	25,52	20,40	0,04	547,73	25,53	91,64	0,04	547,69	515,30
2002	22,04	0,04	528,02	8,90	22,03	0,04	532,63	8,96	98,97	0,04	532,48	180,88
2003	18,06	0,06	2652,03	39,16	18,10	0,06	2526,24	40,74	81,33	0,06	2527,33	821,87
2004	13,92	0,05	2310,05	3,50	13,93	0,05	2277,38	3,69	62,60	0,05	2278,45	74,39
2005	21,30	0,04	429,72	23,47	21,29	0,04	431,48	23,49	95,67	0,04	431,30	474,18
2006	22,75	0,04	671,81	92,81	22,73	0,04	684,31	93,41	102,12	0,04	684,30	1885,48
2007	29,61	0,03	121,56	67,45	29,53	0,03	128,17	71,93	132,67	0,03	128,21	1452,97
2008	21,80	0,04	282,82	21,11	21,75	0,04	298,60	22,02	97,69	0,04	298,91	444,69
2009	24,67	0,03	159,40	45,04	24,63	0,03	162,39	45,64	110,67	0,03	162,45	921,81
2010	23,34	0,03	174,44	22,37	23,32	0,03	176,33	22,51	104,77	0,03	176,27	454,24
2011	19,45	0,03	55,88	72,32	19,34	0,03	63,12	81,41	86,87	0,03	63,14	1643,98
2012	18,41	0,04	632,03	9,09	18,43	0,04	619,93	9,41	82,79	0,04	619,74	190,14



Régressions linéaires entre deux mêmes paramètres mais calculés différemment

ANNEXE 4

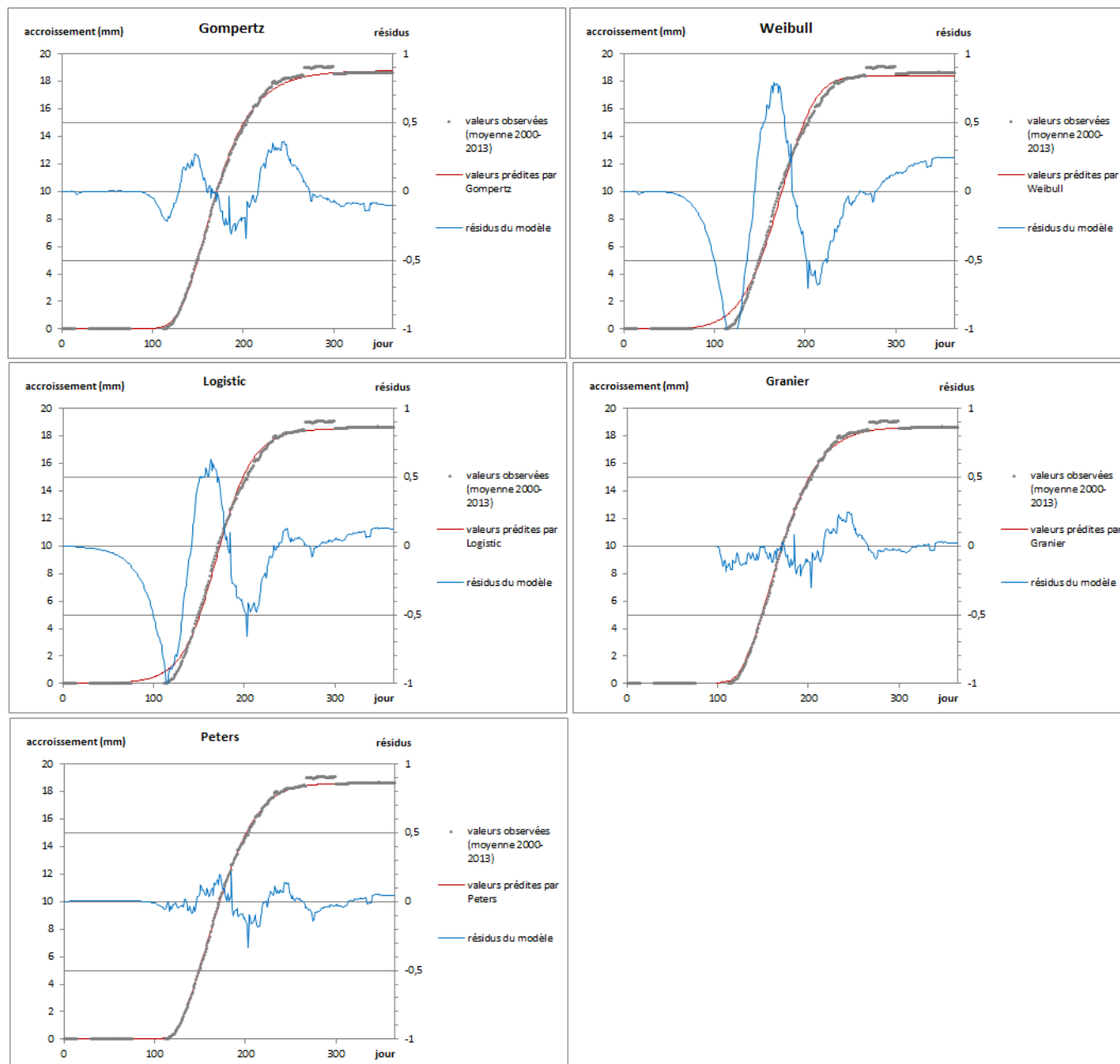
Paramètres des 5 modèles (SSE est la somme des carrés des écarts)

ANNEE	Gompert A	Gompert B	Gompert C	SSE	Weibull A	Weibull B	Weibull C	SSE	Logistic A	Logistic B	Logistic C	SSE
2000	19,8	0	160,9	24,5	19,5	0	5,5	100,6	19,6	0	8,1	66
2001	18	0	445,7	21,2	17,6	0	6,7	79,6	17,8	0,1	9,4	39,7
2002	20,1	0	177,9	31,9	19,6	0	6	90	19,8	0	8,5	66,2
2003	15,9	0,1	2800,6	24,1	15,7	0	8,8	45,5	15,8	0,1	12,4	24
2004	11,8	0	1896,2	4,3	11,6	0	8,3	47,3	11,7	0,1	12	25,6
2005	18	0	403	13,2	17,7	0	6,5	57,1	17,9	0,1	9,3	23,7
2006	18,2	0	907,7	49,8	17,9	0	7,5	25,2	18	0,1	10,8	19,9
2007	25,6	0	110,5	48	24,9	0	5,3	116,1	25,1	0	7,9	101,5
2008	19,8	0	168,3	30,2	19,4	0	5,5	154,3	19,5	0	8,3	109,1
2009	21,7	0	161	29,8	21,3	0	5,6	87,1	21,4	0	8,3	70,7
2010	20,8	0	102	47,9	20,2	0	5,1	101	20,4	0	7,6	91
2011	19,6	0	94	30,9	19,2	0	5	90,8	19,3	0	7,4	82,7
2012	18,2	0	362	10	17,8	0	6,4	70,4	18	0,1	9,5	42,9
2013	15,4	0	1450,8	44,8	15,2	0	7,9	35,8	15,3	0,1	11,5	23,1

ANNEE	Peters B1	Peters B2	Peters C1	Peters C2	Peters D1	Peters D2	SSE	Granier A	Granier B	Granier C	Granier D	SSE
2000	0	0,2	119,8	208,1	3,1	0,2	5,4	19,7	0	1,7	110,2	12,3
2001	0	0,2	131,3	209,8	2,6	0,3	5,8	17,9	0	1,8	121,6	11,5
2002	0	0,2	124,9	212,2	1,2	0,2	19,7	19,9	0	1,8	112,8	24,7
2003	0	1,4	141,4	69,4	0,1	0	19,6	15,8	0	2,4	109,1	23,5
2004	0	0,7	146	101,7	0,3	0,1	2,3	11,9	0	1,4	136,8	3,6
2005	0	0,2	132,3	206,6	0,7	0,3	4,9	17,9	0	2,1	113,3	6,4
2006	0	0,3	138,2	195,8	0,3	0,3	15,2	18	0	2,1	111	27,7
2007	0	0,2	119,6	226,5	1,6	0,3	9,4	25,2	0	2,1	101	21,6
2008	0	0,3	125	193,1	1,8	0,1	14,1	19,8	0	1,4	119,9	13,9
2009	0	0,2	122,7	216,9	1,1	0,3	9,3	21,5	0	2	107	14
2010	0	0,2	126,3	231,2	0,8	0,3	32,9	20,5	0	1,8	108	58,8
2011	0	0,2	113,1	213,2	3,1	0,3	9,7	19,5	0	1,8	99	20
2012	0	0,3	131	198,4	0,6	0,2	7,6	18	0	2	112	32,4
2013	0	1,4	166,5	62,6	0	0	22,7	15,2	0	2,1	117	33,8

ANNEXE 5

Graphes d'une année moyenne calculée sur les données de Hesse (la moyenne des données par jour de toutes les années) et ajustée par les 5 modèles (courbe noire = données moyennes brutes, courbe rouge = ajustement du modèle, courbe bleue = distribution des résidus).



ANNEXE 6

Tableau des coefficients des équations qui modélisent le paramètre A selon les 3 sites-traitements et selon toutes les années ou en distinguant les années avec et sans déficit hydrique dans deux modèles différents :

Régression linéaire		Hesse	Champenois Témoin			Champenois Eclaircie		
variables	années	totales	totales	sèches	humides	totales	sèches	humides
photosynthèse cumulée après l'arrêt de la croissance	n-1			-0,0046				
indice de stress hydrique	n	-0,00367					-0,18843	
	n-1							
	n-2							
photosynthèse cumulée jusqu'à l'arrêt de la croissance	n	0,011259	-6,49E-08	0,007593			0,017504	0,00000251
	n-1	-0,00513						
pluies cumulées du jour 150 au jour 300	n		0,00004533		0,013561	0,0457		0,05359
	n-1				0,021904			
le jour du début du déficit hydrique	n			-0,07144			-0,08843	
LAI max	n						2,175599	
pluies du jour 150 au jour 300*photosynthèse jusqu'au jour de fin de croissance	n-1					0,00001693		
Intercept		13,09433	5,343	20,26265	-1,78458	-7,15	5,548156	-6,763

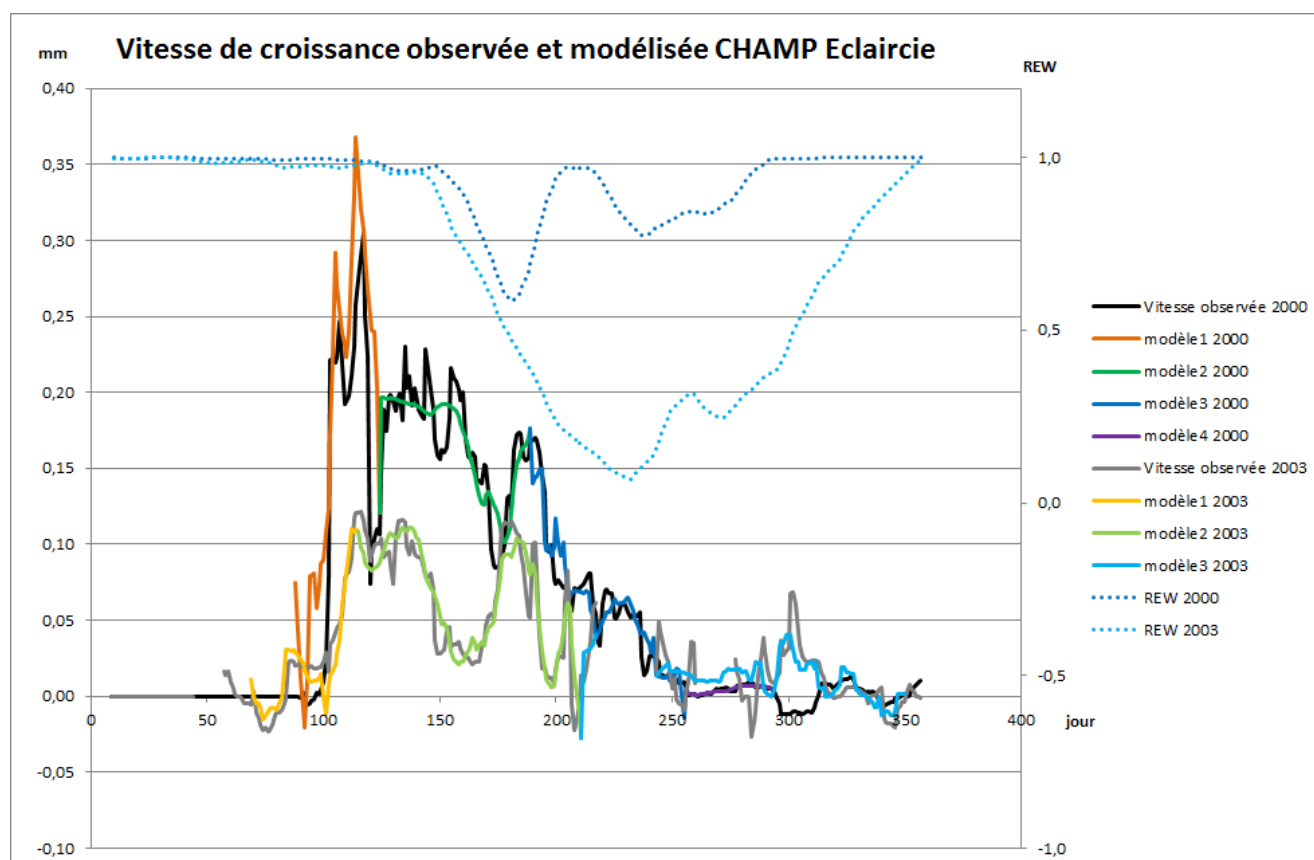
ANNEXE 7

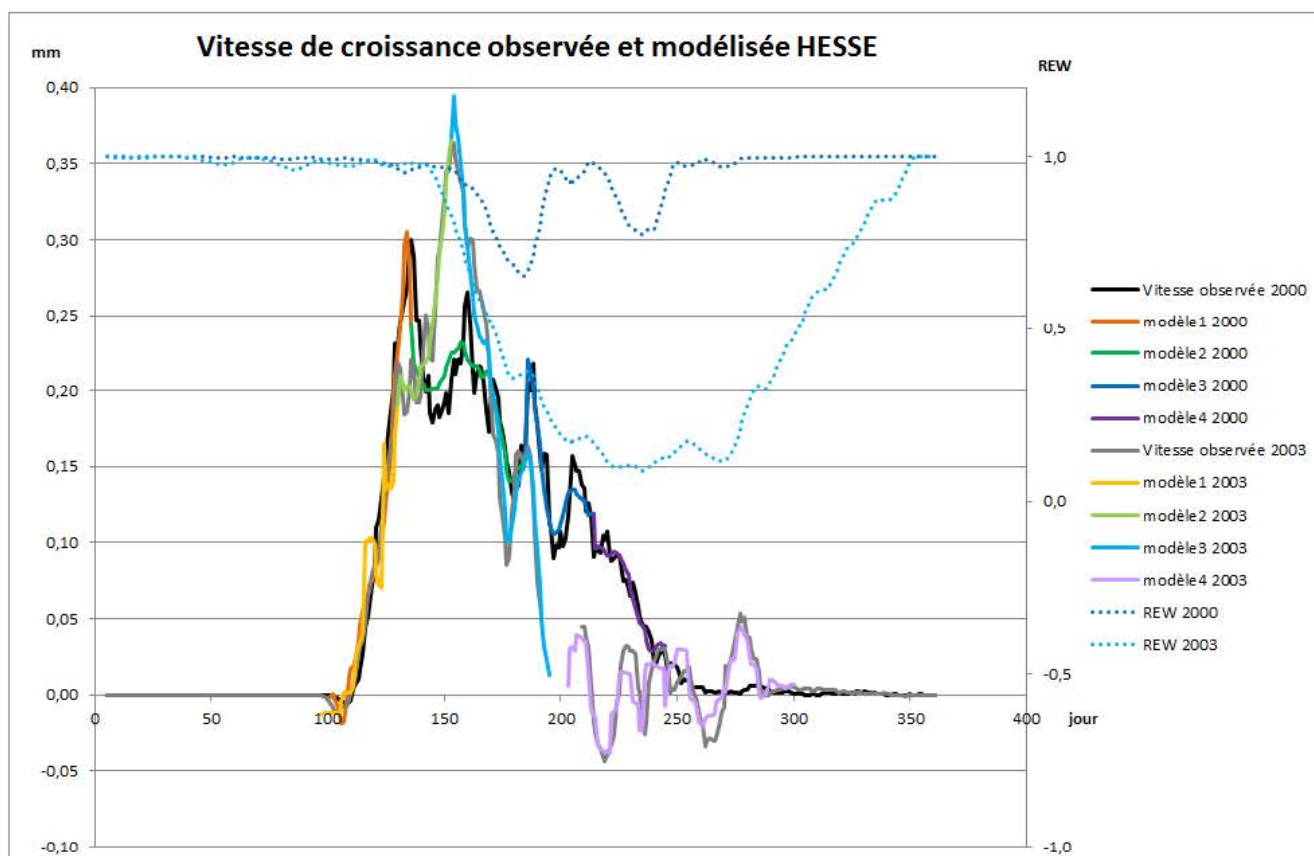
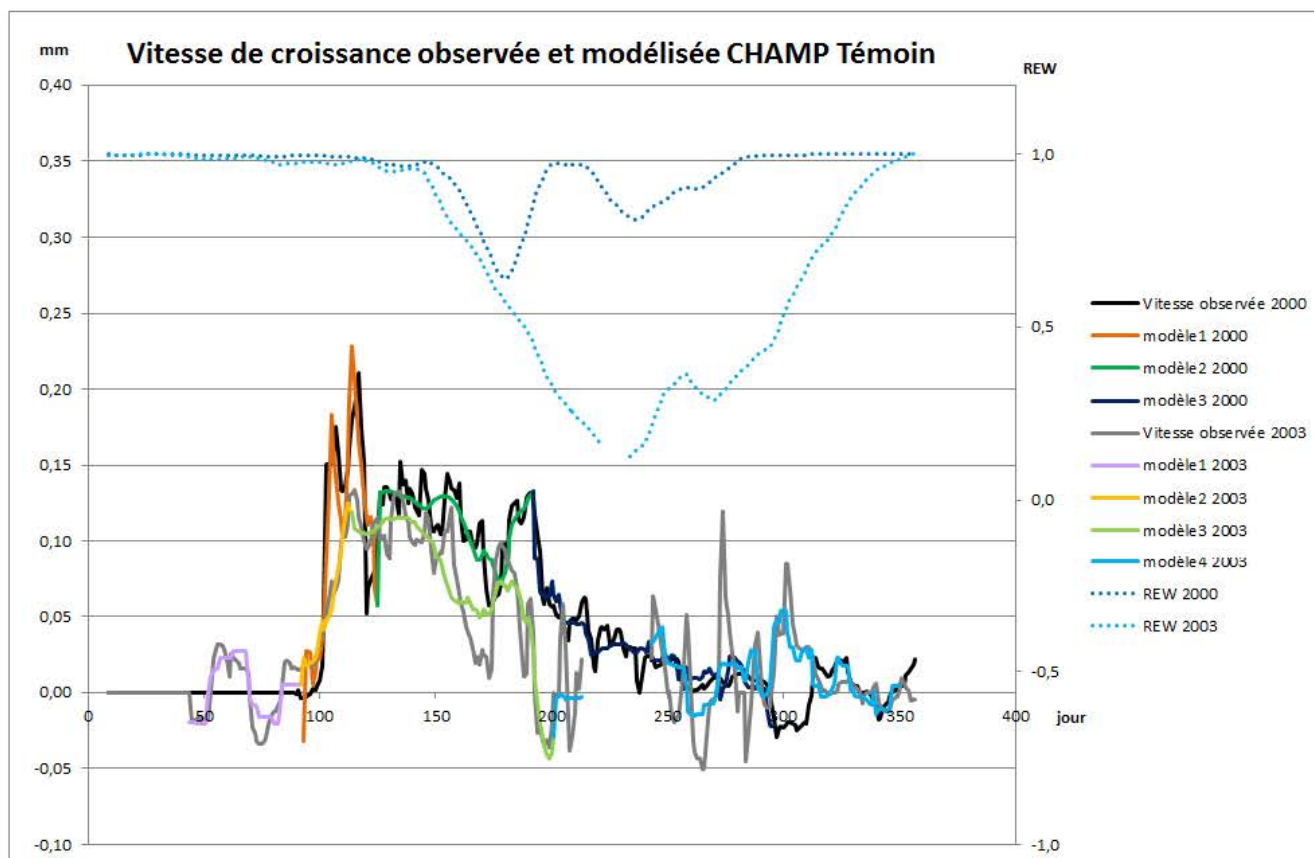
Tableau des coefficients des équations qui modélisent les vitesses de croissance par site-traitement et par année (Tp ou Température = température moyenne journalière, pluie = pluie journalière, REW = Relative Extractive Water journalière) :

Sites-traitement année	Période (jours) = 1 modèle	Température	REW	pluie	Tp*REW	Tp*pluie	Intercept	R²	R² total
CHAMP Eclaircie									
2000	88-124	-11,77	-187,01		11,84		186,08	0,83	0,87
	125-189	-0,087	-1,376		0,092		1,488	0,67	
	190-256	0,029		0,136		-0,0069	-0,511	0,87	
	257-294	-0,00091		0 ,0012			0,0136	0,76	
2003	69-115	0,0095		0,045			-0,0869	0,87	0,86
	116-211	-0,052	-0,945		0,0424		1,1651	0,83	
	212-350	0,0035		0,0295		-0,00174	-0,04524	0,41	

CHAMP Témoin									
2000	93-125	-8,991	-152,45		9,031		151,75	0,80	0,91
	126-192	-0,0778	-1,269		0,08259		1,32	0,64	
	193-296	0,0101		0,0576		-0,00284	-0,17	0,80	
2003	44-92			0,03951			-0,0206	0,73	0,82
	93-114	0,0077		-0,0917		0,0083	-0,0132	0,95	
	115-201	-0,054	-0,9779		0,05358		1,0932	0,80	
	202-350	0,001721		0,0343		-0,00133	-0,0459	0,34	
HESSE									
2000	100-136	0,005	-6,44				6,35	0,96	0,95
	137-185	0,007	0,26				-0,14	0,62	
	186-214	0,004	-0,32				0,36	0,80	
	215-245	0,012	0,38				-0,49	0,93	
2003	95-130			0,04			-0,026	0,91	0,98
	131-153	0,08	-0,64				0,73	0,93	
	154-195	-0,014	0,66				0,14	0,96	
	196-300	-0,0019		-0,0059		0,0014	0,015	0,66	

Graphes des vitesses de croissance observées et modélisées pour les deux années 2000 et 2003 et les 3 sites-traitements :





RESUMES

Dans le contexte actuel du changement climatique, comprendre quels sont les facteurs climatiques, phénologiques et intrinsèques pilotant la croissance saisonnière importe les gestionnaires forestiers. L'analyse d'accroissements intra- et interannuels mesurés avec des micro-dendromètres sur 17 années consécutives *via* une approche de modélisation a permis d'interpréter ces différents facteurs influençant la croissance radiale du chêne et du hêtre. L'équation de Gompertz a été utilisée pour ajuster les accroissements mesurés sur 3 sites-traitements (hêtre éclaircie, chêne éclaircie et chêne témoin), et les différents paramètres de celle-ci ont été interprétés. A l'échelle interannuelle, la photosynthèse de l'année en cours et précédente, le déficit hydrique ou la date de début de déficit hydrique, le LAI, les pluies et les températures influencent la croissance du tronc tout au long de l'année ou à un stade particulier (exemple de l'initiation de la croissance). A l'échelle intra-annuelle, seules les températures, l'indice de déficit hydrique et les pluies suffisent à expliquer la dynamique de croissance. Le bilan hydrique semble piloter les épisodes de croissance amenant un enjeu essentiel du climat dans l'avenir pour la productivité des forêts.

In the current context of climate change, understanding which the climate, phenology and intrinsic factors controlling the seasonal stem growth is a key issue for forest managers. The analysis of intra- and inter-annual stem increments measured with micro-dendrometers of 17 consecutive years through a modeling approach helped to interpret these different factors influencing stem increment of oak and beech. The Gompertz equation was used to adjust the increments measured at 3 sites-treatments (thinning beech, thinning oak and control oak), and the parameters of the equation were interpreted. At the interannual scale, photosynthesis of current or previous years, water deficit or starting day of water deficit, the LAI, rainfall and temperature influence the growth throughout the year or at a particular stage (for example the initiation of growth). At the intra-annual scale, temperature, soil water deficit and rain fully explain the momentum of growth. The water balance seems to drive the growth episodes bringing a critical issue of climate in the future for forest productivity.