



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-theses-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>



Université de Nancy I
U.F.R. 182

I.N.R.A. Centre de Nancy
Laboratoire de Phytoécologie forestière
54 280 Champenoux

Influence du climat, des facteurs stationnels et de la pollution
sur la croissance et l'état sanitaire
du Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) dans le Jura.
Etude phytoécologique et dendrochronologique

THESE

présentée en vue de l'obtention du
Doctorat de l'Université de Nancy I
en Sciences du Bois, Biologie Végétale et Forestière

par **Guy Didier BERT**

Soutenue le 5 mai 1992 devant la commission d'examen

Composition du Jury :

Président	J. DEXHEIMER	Professeur à l'Université de Nancy I
Rapporteurs	A. HERBILLON	Professeur à l'Université de Nancy I
	L. TESSIER	CNRS. Faculté Saint-Jérôme. Marseille
Directeur de Thèse	M. BECKER	Directeur de recherches. INRA-Nancy
Membres du Jury	O.U. BRÄKER	Institut Fédéral de Recherches sur la Forêt, la Neige et le Paysage (Birmensdorf. Suisse)
	M. GAIFFE	Maître de conférences à l'Université de Besançon



AVANT-PROPOS

Les recherches présentées ont fait suite à un travail effectué en 1987-1988, dans le cadre d'un Diplôme d'Etudes Approfondies en Biologie Végétale et Forestière de l'Université de Nancy. Les travaux ont été réalisés au sein du Laboratoire de Phytoécologie forestière (Centre de recherches Forestières INRA-Nancy).

Je remercie son directeur, M. Becker, de m'avoir donné la possibilité de les accomplir. Au cours des quatre années consacrées à cette étude, j'ai pu apprécier son encadrement dans les différents domaines abordés : dendroécologie, phytoécologie, informatique, publications... L'ensemble très conséquent de programmes et de méthodes d'analyses de données floristiques, dendrochronologiques ou statistiques élaborés par ses soins a permis l'obtention de nombreux résultats présentés dans ce document.

Je suis très honoré que Mme M. Gaiffe et MM. J. Dexheimer, A. Herbillon, L. Tessier, O.U. Bräker aient bien voulu accepter de juger mon travail.

Les travaux ont été cofinancés par l'INRA et la Direction de l'Espace Rural et de la Forêt, dans le cadre du programme DEFORPA. Je remercie tous les acteurs, réalisateurs et gestionnaires de ce financement : G. Aussenac, M. Becker, M. Bonneau, M. Kaennel, G. Landmann et F. Le Tacon.

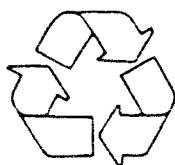
Je suis particulièrement reconnaissant à R. Schipfer pour son aide essentielle lors de la longue phase de terrain.

Je remercie les services forestiers qui ont accordé les autorisations de carottage et nous ont apporté de nombreux renseignements facilitant l'échantillonnage des placettes : MM. Guibert et Depierre (Direction Régionale de l'O.N.F. Franche-Comté), Leroy (O.N.F. département de l'Ain), et en Suisse, MM. Bernasconi, J.P. Farron, L. Farron, Gauchat, Jeantet et Neuhaus.

J'aimerais également exprimer ma gratitude à toutes les personnes qui m'ont apporté leurs conseils et suggestions :

- Mme Gaiffe et B.S. Tan, du laboratoire de pédologie de Besançon ;
- O.U. Bräker, Pichard, B. Primault, Petter, P. Biron pour la communication de données climatiques ;
- J. Bachacou, M. Bonneau, E. Dambrine, E. Dreyer, J.P. Garrec, A. Granier, J.M. Guehl, G. Lévy, G. Nepveu, J.C. Rameau, J. Ranger... avec lesquels les discussions ont été fructueuses ;
- J.L. Dupouey, pour ses conseils lors des analyses et pour ses informations informatiques inépuisables ;
- l'équipe du laboratoire de phytoécologie, souvent sollicitée : J.F. Picard, P. Behr, F. Géréma, C. Kieffer, Mme M.T. Friley, Anne Thimonier, V. Badeau et F. Lebourgeois ;
- Ute Grankoff, Michèle Kaennel, D. Evans et J. Klumpers, pour leurs "wirksam und/and efficient" traductions ; and also my partner in English training, "the" J.L. Dupouey ;
- H. Cochard, particulièrement pour son programme "3Dmoniac", ainsi que Catherine Cluzeau, Catherine Collet et Véronique Philippe, pour leurs informations "Mac".

Think Recycling!



Pensez à recycler!

Les pages blanches de ce document sont en papier recyclé.

*"Influence du climat, des facteurs stationnels et de la pollution sur la croissance
et l'état sanitaire du Sapin pectiné dans le massif du Jura.
Etude phytoécologique et dendrochronologique."*

Avant-propos

INTRODUCTION	1
---------------------------	---

PREMIERE PARTIE : "Echantillonnage"
--

I. PRESENTATION DE L'ESPECE ET DE LA REGION ETUDIEES	4
---	---

1. Le Sapin pectiné	4
1.1. Autécologie	
1.2. Données forestières	
2. Le Jura	10
2.1. Cadre géographique	
2.2. Données géologiques	
2.3. Sols	
2.4. Climat	
2.5. Végétation	

II. AIRE D'ETUDE, ECHANTILLONNAGE	19
--	----

1. Limites géographiques	19
2. Echantillonnage	21
3. Observations stationnelles	21
4. Observations sur les arbres	22
4.1. Données dendrométriques	
4.2. Etat sanitaire	
4.3. Carottage	
5. Structure de l'échantillon	26
5.1. Structure des données stationnelles	
5.2. Structure des données dendrométriques	

DEUXIEME PARTIE : "Typologie"

I. ETUDE PHYTOECOLOGIQUE : "Les principaux types de sapinières dans le massif du Jura"	32
---	----

1. Introduction	32
2. Méthodes d'analyse	32
3. Résultats	34
3.1. Interprétation de l'analyse factorielle des correspondances	
3.2. Structuration des relevés	
3.3. Associations végétales et unités stationnelles	39
3.3.1. Hêtraie à Laïches	
3.3.2. Hêtraie à Laïches neutrophile	
3.3.3. Hêtraie à Sesslerie	
3.3.4. Hêtraie à Tilleul	
3.3.5. Hêtraie à Dentaire	
3.3.6. Hêtraie à Adénostyle	

3.3.7. Hêtraies-Sapinières	
3.3.8. Hêtraies à Erable	
3.3.9. Pessière à Doradille	
3.4. Composition de la strate arborescente.....	45
3.5. Phytogéographie.....	47
4. Discussion	47
4.1. Les unités stationnelles sont des "ensembles flous"	
4.2. Comparaisons avec les études antérieures	
5. Conclusions	48
II. PRODUCTION DU SAPIN ET QUALITE DE SON BOIS SELON LES TYPES DE STATIONS.....	51
1. Introduction	51
2. Méthodes d'analyses.....	51
3. Résultats	52
3.1. Traitement sylvicole.....	52
3.2. Production du Sapin selon les stations.....	53
3.3. Qualité du bois	57
4. Conclusions	60
III. ETAT SANITAIRE DES SAPINS ET RELATIONS AVEC LE MILIEU.....	61
1. Introduction	61
2. Méthodes	61
3. Défoliation	61
4. Jaunissement	67
5. Etat sanitaire et caractéristiques de la placette et de l'arbre.....	67
5.1 Relations avec les caractéristiques de la placette et celles de l'arbre	
5.2. Modélisations	
5.3. Influence de la situation géographique	
6. Etat sanitaire et caractéristiques pédologiques.....	73
6.1. Etat sanitaire et type de sol	
6.2. Prise en compte de la corrélation entre la défoliation et le jaunissement	
6.3. Relations entre l'état sanitaire et le type de station	
7. Discussion et conclusions partielles.....	76
7.1. Etat sanitaire	
7.2. Rôle du sol	
7.3. Influence probable de la pollution atmosphérique.....	79

TROISIEME PARTIE : "Etude dendroécologique"
--

Introduction	81
I. ETUDE DENDROCHRONOLOGIQUE.....	82
1. Introduction	82
2. Matériel et méthode	83
2.1. Technique de mesure des largeurs de cerne sur les carottes de sondage	
2.2. Interdatation ou "synchronisation" : les années caractéristiques	
2.3. Cernes manquants	
3. Effet de l'âge courant sur l'accroissement radial exprimé en largeur de cerne.....	90
3.1. Croissance radiale à un âge courant donné	
3.2. Etude de la relation existant entre l'accroissement courant et l'âge	

4. Effet de l'âge sur l'accroissement radial exprimé en surface de cerne	96
4.1. Transformation des largeurs de cerne en surface terrière	
4.2. Effet de l'âge à différentes dates	
5. Pondération des surfaces terrières en fonction de l'effectif à chaque date	98
5.1. Méthode	
5.2. Résultats	
6. Effet de la concurrence interindividuelle sur l'accroissement : coefficients "Cd" et "Ch"	101
6.1. Méthode	
6.2. Définition d'un indice de hauteur indépendant de la concurrence et de l'âge : correction par "Ch"	
6.3. Effet de l'âge sur l'accroissement en surface terrière avec "pondération" et correction des effets de la compétition	
6.4. Ajustement mathématique de l'effet de l'âge sur l'accroissement	
7. Prise en compte de l'effet de l'âge par standardisation	104
8. Evolution de la croissance radiale de la sapinière jurassienne au cours des 200 dernières années	107
8.1. Variations interannuelles	108
8.2. Périodes de crises au cours du 20ème siècle	109
8.3. Tendance à long terme	109
8.4. Comparaison avec le Sapin dans les Vosges	111
8.5. Comparaison avec l'Epicéa dans le Jura	112
8.6. Discussion	113
8.6.1. Autres tendances à long terme observées en France et dans d'autres pays	
8.6.2. Influence de l'évolution de la sylviculture	
8.6.3. Effet des corrections sur la tendance à long terme	
8.6.4. Rôle de la standardisation	
9. Conclusions	118

II. INFLUENCE DU MILIEU ET DES CARACTERISTIQUES DE L'ARBRE SUR LA CROISSANCE RADIALE

1. Introduction	119
2. Méthodes	119
2.1. Stratification de l'échantillon	
2.2. Calcul d'indices de croissance synthétiques (IcmpL et IcmpST)	
2.3. Prise en compte de l'effet de l'âge sur certains paramètres dendrométriques	
2.3.1. Surface d'aubier	
2.3.2. Longueur relative de houppier	
3. Relations entre la croissance et les caractéristiques de l'arbre et du milieu	122
3.1. Influence des caractéristiques stationnelles liées à la température	123
3.1.1. Altitude	
3.1.2. Indice de climat radiatif : Ir	
3.2. Influence des caractéristiques stationnelles liées à l'alimentation en eau	125
3.2.1. Alimentation en eau moyenne de la placette : If2	
3.2.2. Influences océano-continentales : If3	
3.2.3. Position topographique	
3.2.4. Type de substrat	
3.2.5. Profondeur de sol	
3.3. Type de sol : niveaux trophique et hydrique	128
3.4. Sylviculture	129
3.4.1. Position sociale	
3.4.2. Type de traitement	
3.4.3. Longueur relative de houppier	
3.4.4. Concurrence en cime	
3.5. Type de station	133
3.5.1. Hêtraie à Laïches typique et Hêtraie à Laïches neutrophile	
3.5.2. Hêtraie à Tilleul, Hêtraie à Dentaire et Hêtraie à Adénostyle	
3.5.3. Hêtraies-Sapinières	

3.5.4. Hêtraies à Erable et Pessière à Doradille	
3.5.5. Conclusions partielles	
3.6. Vitalité / Etat sanitaire	138
3.6.1. Largeur d'aubier et indice de surface d'aubier	
3.6.2. Défoliation	
3.6.3. Jaunissement	
4. Modélisation des indices de croissance synthétiques et de la section d'aubier	142
4.1. Modélisation du niveau de croissance en fonction des caractéristiques du milieu	
4.2. Modélisation de l'indice de surface d'aubier "ISa"	
5. Discussion	144
6. Conclusions	145
III. ETUDE DENDROCLIMATOLOGIQUE	146
1. Introduction	146
2. Méthodes	150
2.1. Régressions progressives	
2.2. Méthode "bootstrap"	
2.3. Prise en compte des tendances à long terme	
3. Données climatiques	151
3.1. Stations météorologiques	
3.2. Séries climatiques	
3.2.1. Précipitations et températures	
3.2.2. Climat moyen	
3.2.3. Tendances à long terme	
4. Modélisation de la croissance radiale	157
4.1. Variables	157
4.2. Résultats	157
4.2.1. Modélisations à partir des données de Besançon (1885-1988)	157
4.2.2. Modélisations régionales.....	166
4.2.3. Modélisations à partir d'une série climatique moyenne	169
4.2.4. Validation du modèle final retenu	174
5. Comparaison des modèles jurassien et vosgien	180
6. Autocorrélation et arrière-effets climatiques.....	182
6.1. Principe	
6.2. Résultats	
6.3. Rôle de la date dans la part de la croissance due aux arrière-effets	
6.4. Discussion	
7. Limites de la période de végétation.....	186
7.1. Méthode	
7.2. Résultats	
8. Discussion. Conclusions	187
8.1. Rôle du climat sur la croissance radiale	187
8.2. Rôle du CO ₂ sur la croissance	188
8.3. Rôle des dépôts azotés	190
8.4. Modifications des écosystèmes observés ou prévisibles.....	190
RAPPEL DES PRINCIPAUX RESULTATS ET CONCLUSIONS	192
CONCLUSION GENERALE.....	200
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	I à XIV
ANNEXES	1 à 17
SUMMARY	
RESUME	

INTRODUCTION

Observé en Bavière dès le début des années soixante-dix sur le Sapin, puis sur l'Epicéa, le dépérissement s'est étendu à l'ensemble de l'Allemagne à partir de 1980, particulièrement en Forêt-Noire. Il semble avoir fait son apparition dans les Vosges en 1983. Dès 1927, Wiedemann avait établi le rapport étroit qui existait entre le dépérissement du Sapin au cours des années 20 et certaines sécheresses, de même que König (1979) pour celui qui a sévi à partir du milieu des années 70. Au cours des années 1940, la pratique forestière avait également été confrontée en Suisse, sur le Plateau et dans les régions basses du Jura, à un dépérissement du Sapin. On évoqua à cette époque la sécheresse de ces années comme cause principale. Par la suite, le froid subit et extrêmement rigoureux de février 1956 provoqua à nouveau la perte de nombreux sapins (Lenz *et al.*, 1988).

Cependant, la dégradation alarmante de l'état de santé de nombreuses essences importantes, au début des années 80, amena à se demander si des facteurs autres que climatiques ne jouaient pas un rôle déterminant. On redoutait qu'une forte augmentation du niveau de pollution atmosphérique n'ait eu des conséquences néfastes sur la santé des arbres, sur leur croissance et sur certains paramètres stationnels, en particulier sur le sol. Ces craintes conduisirent à engager des études approfondies sur la croissance des arbres, notamment dans le sud-ouest de l'Allemagne, en Suisse et dans l'Est de la France. En France, de nombreux travaux ont été réalisés dans le cadre du programme interministériel national **DEFORPA (Dépérissement des Forêts et Pollution Atmosphérique)**, dont l'un des volets était destiné à évaluer la responsabilité des conditions naturelles sur le dépérissement (Bonneau, 1987a)(tableau 0). En effet, il est essentiel pour la compréhension de ce phénomène de pouvoir distinguer les éventuels effets de la pollution atmosphérique, directs ou par l'intermédiaire du sol, des phénomènes à déterminisme climatique et/ou stationnel (carences minérales...).

L'état des houppiers et la croissance sont fortement liés et, depuis longtemps, on a fait appel à l'un ou à l'autre de ces critères pour caractériser l'état de santé des arbres. Des **études dendroécologiques** ont donc été entreprises pour estimer précisément la vitalité des principales essences forestières, et évaluer l'influence des conditions écologiques sur celle-ci. Ces travaux associent étroitement **une étude phytoécologique**, destinée à analyser finement le milieu, et **une étude dendrochronologique** qui reconstitue l'évolution de la croissance radiale des arbres depuis leur naissance.

Le Sapin, essence parmi les plus sensibles au dépérissement, a été la première étudiée dans les Vosges (Becker, 1987 ; Becker et Lévy, 1988). Le contexte de ce massif gréseux et granitique, recouvert de sols en moyenne très acides, a permis d'obtenir d'importants résultats pour la compréhension du dépérissement. L'approche dendroécologique ayant ainsi montré ses possibilités dans le cadre d'études du fonctionnement et du dysfonctionnement d'un écosystème forestier, une nouvelle étude dendroécologique a été entreprise en 1987 dans le contexte phytogéographique du Jura. En effet, les substrats calcaires jurassiques offrent la possibilité d'observer à proche distance des sols humo-calcaïques neutres, saturés en calcium, et des sols acides, oligotrophes, dans des chaînes de sols originales (Bruckert et Gaiffe, 1980 ; Gaiffe, 1987). Les premiers résultats de l'étude dendrochronologique ont montré que, comme dans les Vosges, les sapinières jurassiennes considérées dans leur ensemble ont subi une période de crise entre 1973 et 1982, due en grande partie à des sécheresses prononcées (Bert, 1988 ; Bert et Becker, 1990 ; Bert, 1992c). Depuis 1983, les peuplements ont généralement bénéficié d'un net rétablissement du point de vue de la croissance radiale. Toutefois, certains d'entre eux montrent toujours des signes de dépérissement. Nous avons donc cherché à tester l'hypothèse d'une plus grande sensibilité de certains arbres ou de certaines stations vis-à-vis de stress climatiques, éventuellement aggravée par de mauvaises conditions sylvicoles ou l'intervention de polluants.

Programme DEFORPA

Premiers dommages observés : printemps 1983

Installation du Réseau bleu : Vosges (fin 1983), Jura, Alpes, Pyrénées,
Massif Central, plaines

Suivi par : ONF et CRPF

A partir de 1984 : programme interministériel **DEFORPA**

4 grands thèmes :

I. Observation et symptomatologie des dommages
Relations avec les conditions écologiques

- observation au sol
- adaptation de la télédétection à l'inventaire des dommages
- **incidence des conditions écologiques sur le dépérissement**
- rôle des facteurs biotiques

II. Caractérisation de la pollution atmosphérique

- mesure de la pollution
- transport, transformation et dépôt des polluants

III. Etude de l'action directe des polluants

- études expérimentales
- fonctionnement physiologique des arbres dépérissants

IV. Etude de l'effet de la pollution acide par l'intermédiaire du sol
et essais de fertilisation

L'étude de l'interaction possible entre conditions écologiques locales et manifestation du dépérissement passe par l'utilisation d'une typologie des stations. Son élaboration permet de mettre en évidence les principaux facteurs du milieu qui conditionnent la flore et d'analyser en détail les conditions écologiques qui individualisent chaque type de station. Au départ de notre étude, cette typologie était encore fragmentaire du point de vue géographique et hétérogène pour une utilisation sur l'ensemble du massif. Le dispositif initial de 87 placettes mis en place en 1987 (Bert, 1988), dans les départements du Doubs et du Jura, a été étendu à l'ensemble du massif, tant dans sa partie française que suisse. Ainsi, notre étude de terrain a permis de rassembler les éléments nécessaires à un examen général de la variabilité stationnelle à l'échelle du massif. L'état sanitaire des houppiers, estimé par le degré de défoliation et de jaunissement, a ensuite été mis en relation avec les conditions naturelles. L'analyse a également précisé, pour chacune des unités stationnelles définies, sa variabilité écologique, son potentiel de production forestière et la qualité du bois des sapins qui constituent ses peuplements. Ces thèmes sont développés dans la partie "étude phytoécologique" de ce document.

Le terme de "dépérissement" recouvre implicitement une notion de détérioration de l'état de santé au cours du temps. Pour que le dépérissement soit indiscutable, on doit observer une détérioration prolongée de l'apparence et de la croissance des arbres (Landmann, 1989). Or, l'état des houppiers est apprécié à un moment donné, ce qui n'offre pas la possibilité de reconstituer le passé des peuplements sur une longue période ; par ailleurs, les notations systématiques de l'état sanitaire à l'échelle nationale ne sont régulièrement effectuées que depuis 1984. C'est pourquoi, le suivi de la vitalité des arbres au cours du temps a été réalisé en employant les méthodes de la dendrochronologie, fondées sur l'étude de l'évolution des accroissements radiaux. La quantification de la croissance radiale a ainsi permis de situer le niveau actuel de croissance par rapport à celui précédant le "nouveau dépérissement". En remontant dans le passé, l'étude des largeurs de cerne a également permis de voir si les phénomènes actuels se sont déjà produits au cours des deux derniers siècles et avec quelle intensité. Ces aspects sont traités dans la partie "étude dendrochronologique".

Les recherches ont également porté sur le déterminisme du niveau moyen de croissance radiale et de ses fluctuations. En particulier, l'influence des caractéristiques du milieu ont été analysées afin de vérifier si des conditions stationnelles peu favorables auraient pu sensibiliser l'ensemble des peuplements dépérissants vis-à-vis de stress climatiques. Le rôle de la compétition entre les arbres, dont l'importance avait été montrée dans les sapinières vosgiennes (Becker et Lévy, 1988), a été observé avec attention au cours de cette étude dendroécologique. En plus des effets naturels du milieu et de la sylviculture sur la croissance radiale, les travaux entrepris étaient également susceptibles de révéler d'éventuels effets de la pollution atmosphérique sur la vigueur des sapins. La partie "influence du milieu et des caractéristiques de l'arbre sur la croissance radiale" aborde ces différents sujets.

Depuis longtemps, les observations faites à l'occasion d'années climatiques particulièrement défavorables ont mis en évidence les liaisons entre le climat régional et la croissance radiale. Le calcul de la "fonction de réponse" de la sapinière jurassienne au climat devait permettre d'analyser plus finement leur parallélisme. Des modélisations ont été réalisées pour voir dans quelle mesure le climat peut expliquer les fluctuations de la croissance, notamment lors des crises révélées par les dépérissements "visibles". De plus, les résultats précédemment obtenus dans les Vosges (Becker, 1989) offraient l'opportunité de comparer les effets climatiques sur les deux massifs, et d'évaluer ainsi la généralisation possible des conclusions. Ces diverses relations statistiques sont présentées dans la dernière partie intitulée "étude dendroclimatologique".

Les méthodologies appliquées seront systématiquement présentées au début de chaque chapitre.

PREMIERE PARTIE
Echantillonnage

I. PRESENTATION DE L'ESPECE ET DE LA REGION ETUDIEES

1. Le Sapin pectiné

1.1. Autécologie

Le Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.), ou Sapin argenté, est présent en Europe depuis les Pyrénées jusqu'à la Bulgarie. On a pu montrer qu'il existe sur le continent européen depuis au moins 55 millions d'années mais il ne s'est implanté et développé dans le Jura que très récemment : lors de la phase climatique "Atlantique", il y a 7 000 ans (fig. 1). La limite ouest de son aire de répartition naturelle actuelle est constituée par le Jura et les Vosges, exception faite des stations isolées des Pyrénées, du Massif Central et de Normandie (fig. 2).

Cette limite de répartition est encore en évolution dans le Jura. De la période romaine jusqu'au XVIIIème siècle, l'Homme a chassé le Sapin des forêts du Doubs et l'a relégué dans des endroits peu accessibles (Moreau et Schaeffer, 1955). Jusqu'au milieu du XVIIIème siècle, les forêts de la région de Champagnole et Moirans-en-Montagne devaient différer assez peu de celles que l'on rencontre actuellement sur le Premier Plateau, à savoir des taillis-sous-futaie à base de Chêne pédonculé et de Charme. Avec le début de l'exode rural, vers 1750, les feuillus n'ont plus été favorisés par l'Homme et le Sapin a commencé une vigoureuse conquête de ces peuplements, à partir du Deuxième Plateau. Le déplacement vers l'ouest qu'il avait commencé a été stoppé par la vallée de l'Ain (IFN, 1980). Le même phénomène d'avalaison est constaté sur le versant est de la chaîne montagneuse, notamment dans le Jura genevois (IFN, 1983). Cette évolution naturelle est actuellement favorisée par l'Homme par des dégagements de régénération naturelle, ou par la réalisation de plantations sous coupe d'abri (IFN, 1982).

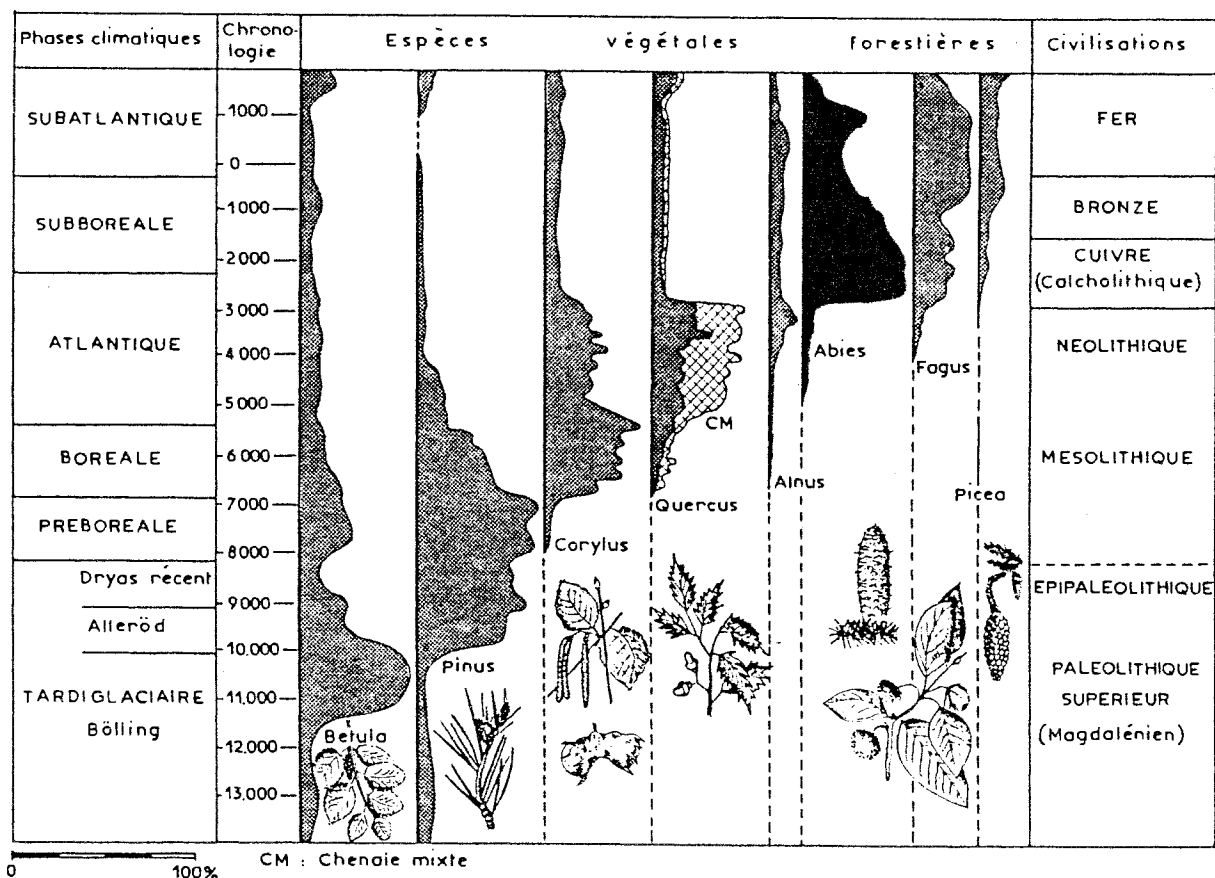


Fig. 1. Diagramme standard de l'évolution de la couverture végétale du Nord-Est de la France au cours des temps tardi et postglaciaires (Bidault et Campy in Rameau *et al.*, 1980).

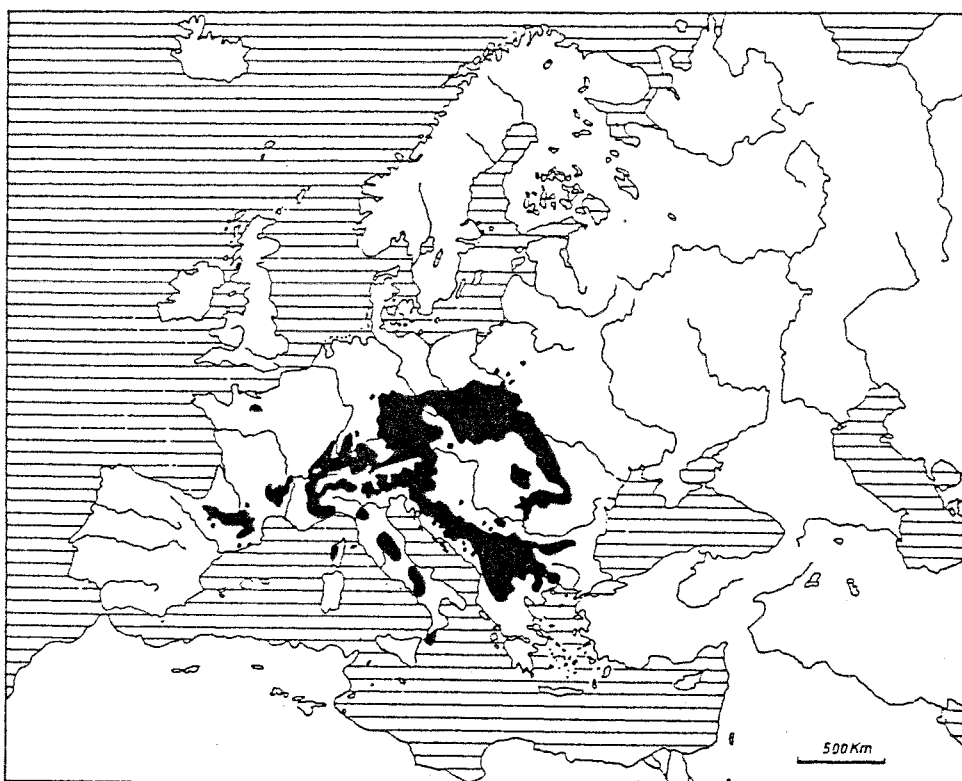


Fig. 2. Aire naturelle du Sapin pectiné en Europe (d'après Meusel, 1965 in Dengler, 1982 in Lanier, 1986).

Dans les régions sud-ouest du massif, le caractère conquérant du Sapin se conjugue avec une certaine aridité des sols qui donne aux peuplements une physionomie particulière : parmi les essences feuillues, le Hêtre cède la place à des essences plus thermophiles telles que les Chênes (pubescent parfois), l'Erable champêtre et le Buis. On trouve alors des Sapinières à Buis (notamment dans les forêts de Clairvaux et Moirans) de belle venue, mais où le Sapin est peu longévif. Dès l'âge d'une centaine d'années la croissance diminue fortement, les arbres sont envahis de Gui et sèchent souvent sur pied.

Sur les stations plus favorables, le Sapin pectiné est une des essences les plus productives. Il apprécie des sols fertiles et riches en humus, mais supporte néanmoins un sol plus ingrat s'il peut enfoncer son pivot. Il est exigeant quant à l'humidité édaphique et supporte d'avoir son feuillage au soleil si le sol lui assure une alimentation hydrique suffisante. Il semble prospérer convenablement là où la pluviosité annuelle ne descend pas en dessous de 800 mm, et les conditions sont pleinement satisfaisantes lorsqu'il tombe au moins 1000 mm d'eau. Il est peu sensible au froid et supporte les fortes chaleurs si elles ne sont pas accompagnées d'une période de sécheresse. L'aire du Sapin est comprise entre les isothermes annuelles de 0 °C et + 8 °C, et la température moyenne qu'il semble préférer se situe entre + 7 °C et + 11 °C (Rol, 1937). D'après Perrin (1931), "le Sapin prédomine spontanément dans les endroits d'indices annuels d'aridité de De Martonne compris entre 50 et 60. Il paraît pouvoir croître convenablement et se reproduire partout où l'indice annuel ne descend pas en dessous de 40 et où six mois dépassent ce nombre" (fig. 3). L'indice d'aridité de De Martonne (1926) se calcule selon la formule : $I_M = P / T + 10$ (P : précipitations moyennes annuelles, T : température moyenne annuelle).

Les semis peuvent rester des dizaines d'années sous couvert, tout en conservant la faculté de reprendre une forte croissance lorsqu'ils sont mis en lumière ; cette propriété est mise à profit pour la régénération naturelle des futaies du Jura. Le Deuxième Plateau est le terrain d'élection du processus de l'alternance entre le Sapin et l'Épicéa, chacune de ces deux espèces se régénérant de façon préférentielle

sous le couvert de l'autre, en raison de phénomènes photologiques et allélopathiques (Drapier, 1983 ; Becker et Drapier, 1984 ; Becker et Drapier, 1984 ; Drapier, 1985).

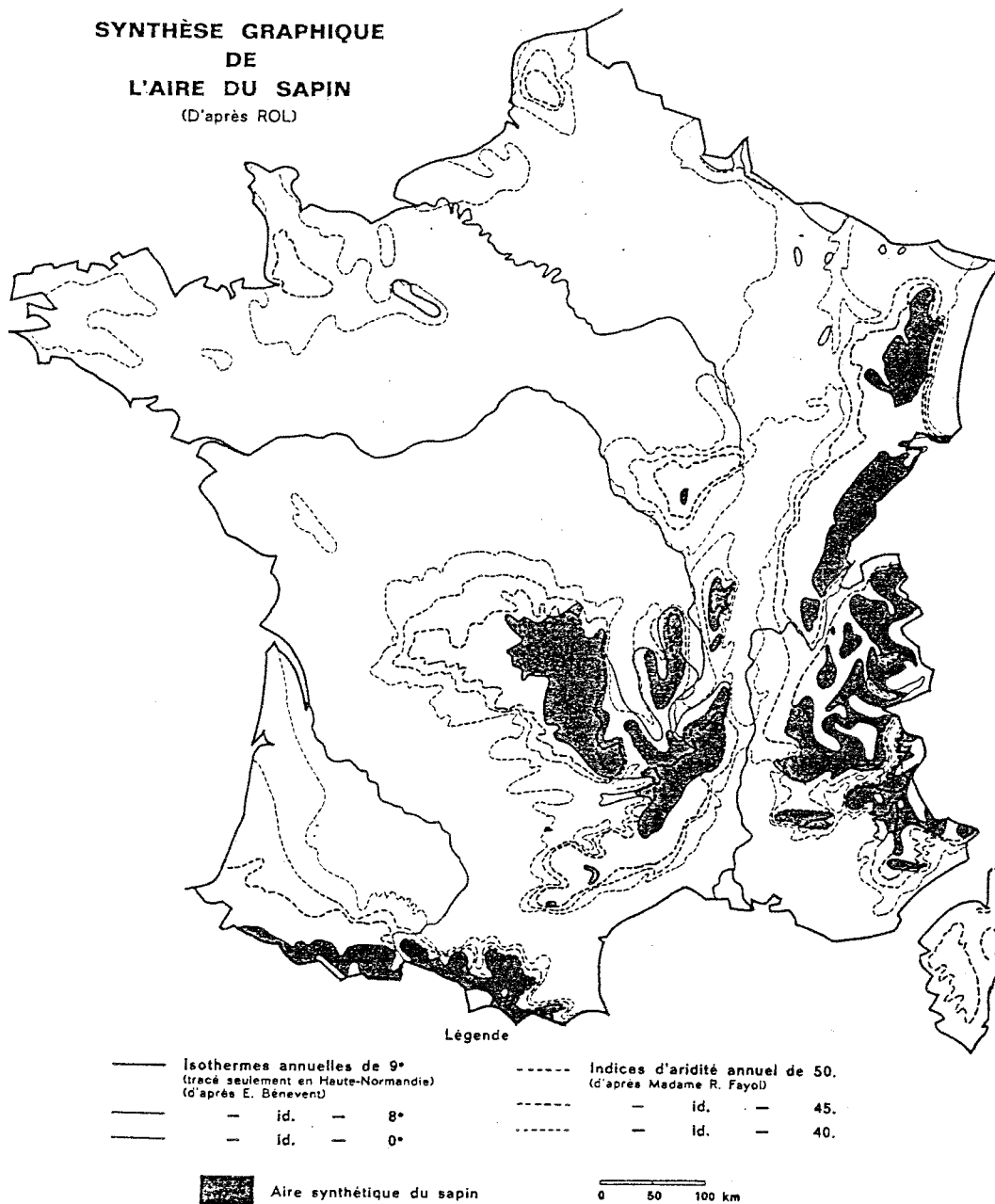


Fig. 3. Aire synthétique du Sapin pectiné d'après l'indice d'aridité de Martonne (*in* Ducrey, 1970). L'indice d'aridité de De Martonne (1926) se calcule selon la formule : $I_M = P / T + 10$ (P : précipitations moyennes annuelles, T : température moyenne annuelle).

1.2. Données forestières

Le Sapin représente 5 % de la surface boisée en France, soit 700 000 ha. Cette proportion est de 33 % dans les Vosges (120 000 ha) et de 17 % dans le Jura français (103 000 ha). Les régions forestières des trois départements concernés par l'étude et leur richesse en Sapin sont indiquées respectivement sur la figure 4 et dans le tableau 1. L'objectif habituel des gestionnaires est d'obtenir des futaies mélangées de 80 % de résineux (Sapin, Epicéa) et de 20 % de feuillus (Hêtre), renfermant un volume moyen de l'ordre de 250 à 280 m³/ha. Les diamètres moyens d'exploitabilité sont d'environ 55 cm ; les âges moyens correspondants sont de 110 ans à basse altitude, 150 à 180 ans dans le Grandvaux (1000 m), 230 ans dans les Hautes Chaînes (massifs du Massacre et du Risoux, à 1200 m).

	DOUBS (IFN, 1982)	JURA (IFN, 1980)	AIN (IFN, 1983)	JURA SUISSE (IFNS, 1990)
Surface boisée (ha)	214 600	226 670	176 800	195 000
Taux de boisement (%)	40,8	45	31	–
Forêts soumises (%)	54	53	31	–
Surface totale des peuplements comportant des sapins (ha)	38 350	23 460	41 700	–
Part de la surface boisée (%)	17,9	10,3	23,6	–
Surface des sapinières (ha) (plus de 75 % de Sapin)	20 500	18 690	24 500	–
Part des sapinières traitées en futaie régulière (%)	57	53	55	–
Volumes sur pied (m ³) :				
* Sapin (<i>Abies alba</i>)	13 756 600	7 287 800	6 126 400	13 600 000
* Epicéa (<i>Picea abies</i>)	13 067 600	8 362 800	4 095 500	19 850 000
* Hêtre (<i>Fagus silvatica</i>)	7 394 500	5 019 700	2 231 500	19 000 000

Tab. 1. Statistiques forestières concernant les trois départements français et la partie suisse du Jura.

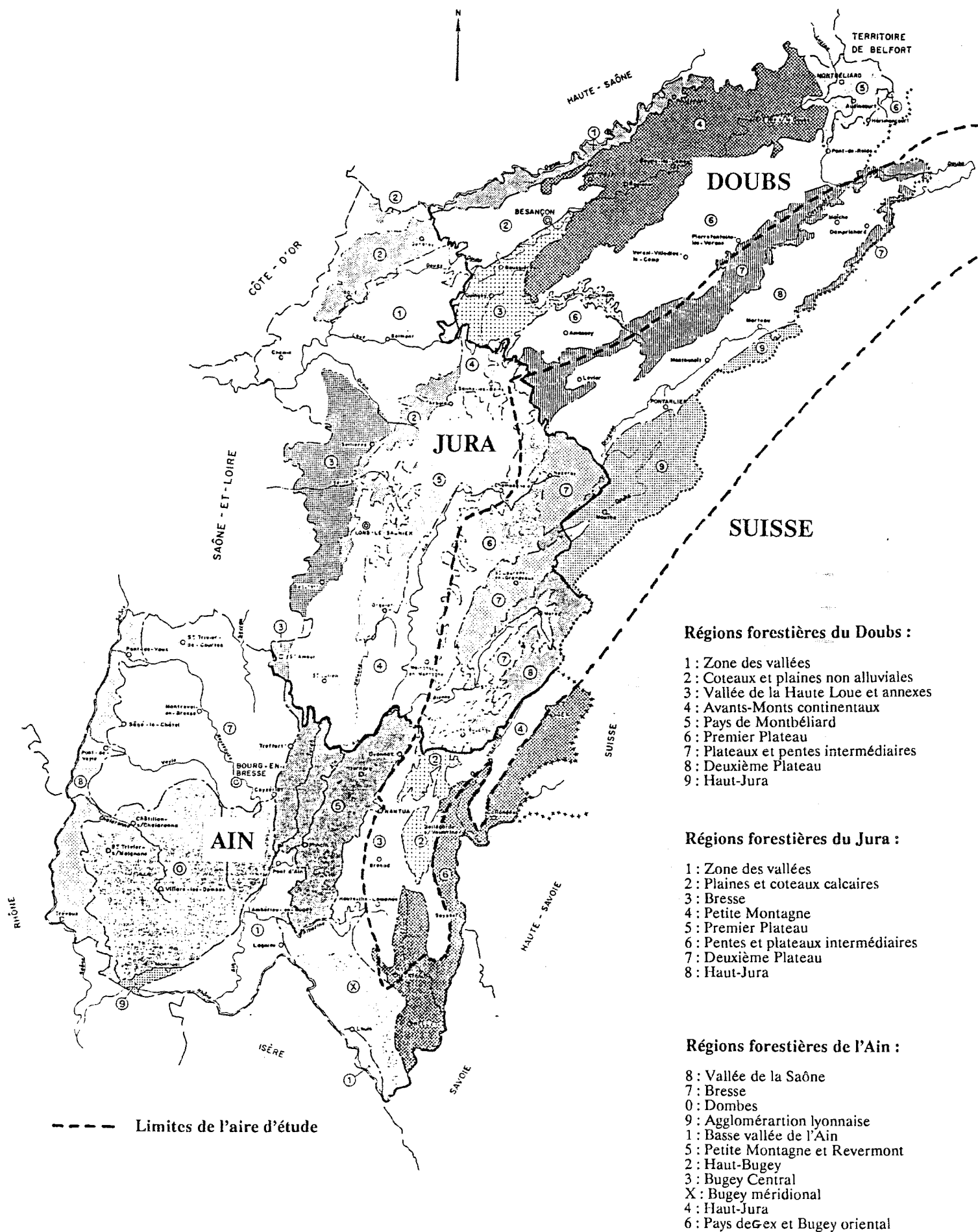


Fig. 4. Régions forestières des trois départements concernés par l'étude (IFN, 1980, 1982, 1983), et individualisées par des trames.

Présentation forestière des trois départements français :

--- **département du Doubs** (IFN, 1982) : le taux de boisement de ce département (40,8 %) en fait l'un des plus boisés de France ; ce taux est cependant un peu plus faible que celui du département voisin du Jura. Les volumes à l'hectare sont extrêmement élevés ($226 \text{ m}^3/\text{ha}$, tous peuplements confondus) et situent le Doubs parmi les premiers départements français ; de ce point de vue, il n'est dépassé que par le département des Vosges ($243 \text{ m}^3/\text{ha}$ en moyenne). Parmi les conifères, la proportion de très gros bois (plus de 52,5 cm de diamètre) est de 27 % pour l'ensemble des forêts et de 37 % en forêts soumises. Ces "records" révèlent que les disponibilités sont importantes et qu'en conséquence le volume annuel des exploitations pourrait augmenter de façon significative. La richesse des peuplements en très gros bois risque en effet de les rendre plus sensibles à des agressions extérieures : aléas climatiques, chablis, pollution atmosphérique.

--- **département du Jura** (IFN, 1980) : le taux de boisement, très élevé pour l'ensemble du département (45 %), est encore plus important si l'on considère les régions forestières situées à plus de 600 m d'altitude (55 %). Les sapinières constituent le peuplement le plus important du département du Jura, tant par son volume sur pied que par sa production. 63 % de ces sapinières sont localisées dans la région des Pentes intermédiaires, entre le Premier et le Deuxième Plateau. Une part importante de ces peuplements résineux est de création relativement récente (2 ou 3 siècles) par avalaison du Sapin dans des peuplements feuillus. Le traitement en futaie irrégulière concerne davantage de peuplements que dans les autres départements, surtout dans les forêts soumises au régime forestier. Entre 1971, année du premier inventaire, et 1980, les volumes sur pied et la production des sapinières soumises sont passés respectivement de 322 à $307 \text{ m}^3/\text{ha}$ (- 5 %), et de 7,19 à $8,07 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{an}$ (+ 12 %). Ces chiffres traduisent l'effort de rajeunissement des peuplements entrepris par l'ONF. Pour la forêt particulière, les volumes sur pied sont passés de 314 à $332 \text{ m}^3/\text{ha}$ (+ 6 %) et la production de 8,21 à $9,54 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{an}$ (+ 16 %). De 1976 à 1980, les coupes auraient prélevé respectivement 85 et 92 % de la production des sapinières soumises et particulières. Compte tenu de ces chiffres, il serait sans doute souhaitable, en forêts soumises, d'augmenter quelque peu les "possibilités", qui sont actuellement en deçà de la production biologique.

--- **département de l'Ain** (IFN, 1983) : l'ensemble du département a un taux de boisement relativement modeste (31 %). Par contre, les zones montagneuses sont extrêmement boisées (76,5 % dans le Haut-Jura), ce qui les classe parmi les régions de France les plus importantes du point de vue forestier. Les sapinières, tous types confondus, couvrent 45 780 ha de forêts de production (dont 26 350 ha dans les forêts soumises). Parmi les trois départements concernés par notre étude, celui de l'Ain comporte les plus grandes surfaces de sapinières sans feuillus (24 500 ha). Ces peuplements offrent un volume sur pied moyen de $255 \text{ m}^3/\text{ha}$ et une production de $9,03 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{an}$. Comme dans les autres départements, la diminution des volumes de gros bois en forêt soumise se poursuit, mais elle est encore insuffisante. Le rajeunissement doit être complété en intensifiant les efforts de régénération du Sapin car les jeunes peuplements (0 à 60 ans) sont rares. On observe donc un vieillissement préoccupant des futaies régulières de Sapin, la réduction des surfaces de vieux bois en forêt soumise n'étant pratiquement pas compensée par une augmentation des surfaces de jeunes peuplements.

2. Le Jura

2.1. Cadre géographique

Située à l'Est de la France, la chaîne du Jura s'allonge en un arc montagneux de 350 km de long, à convexité tournée vers le nord-ouest. Elle s'étend de la Forêt-Noire aux Alpes (fig. 5).

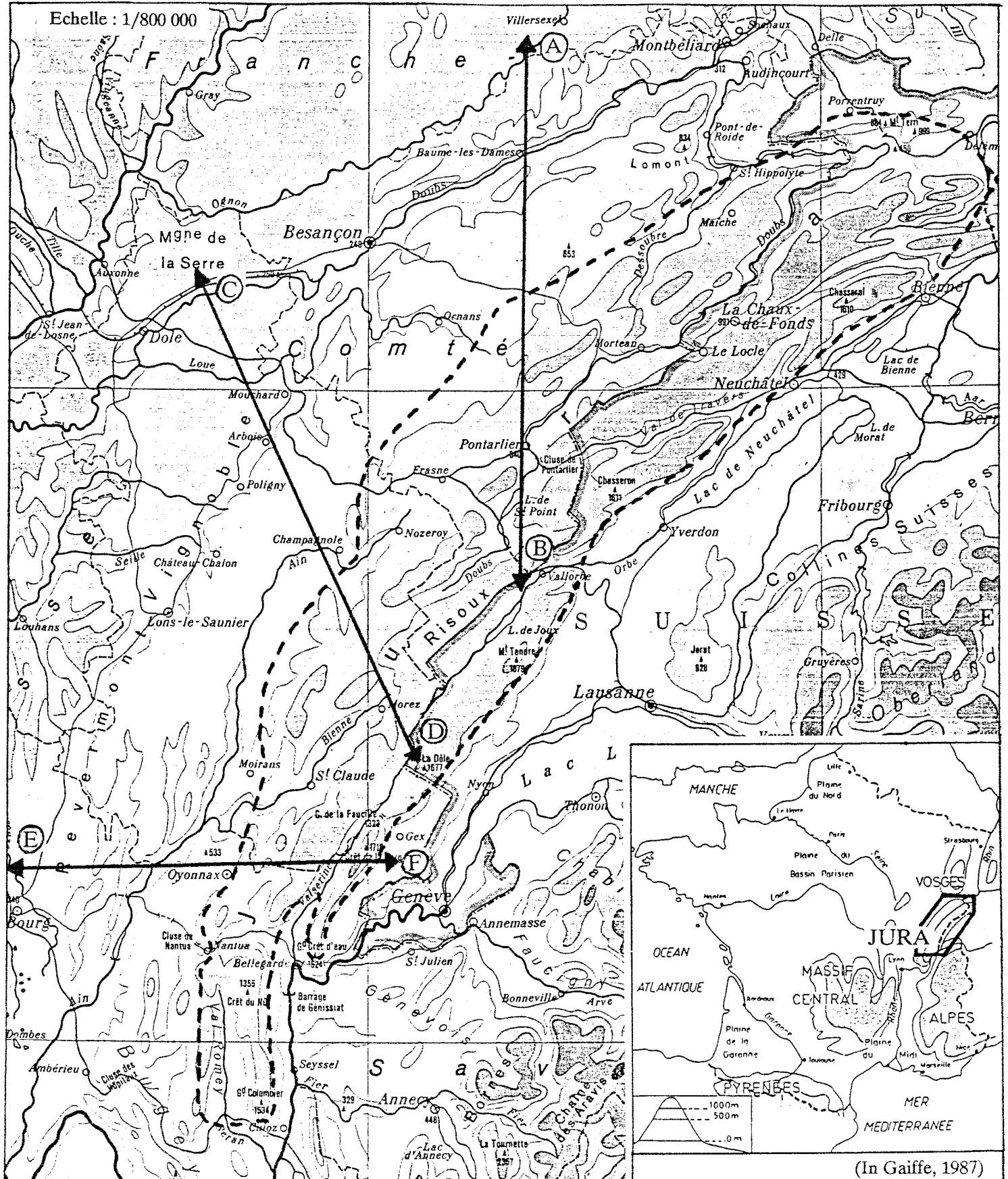
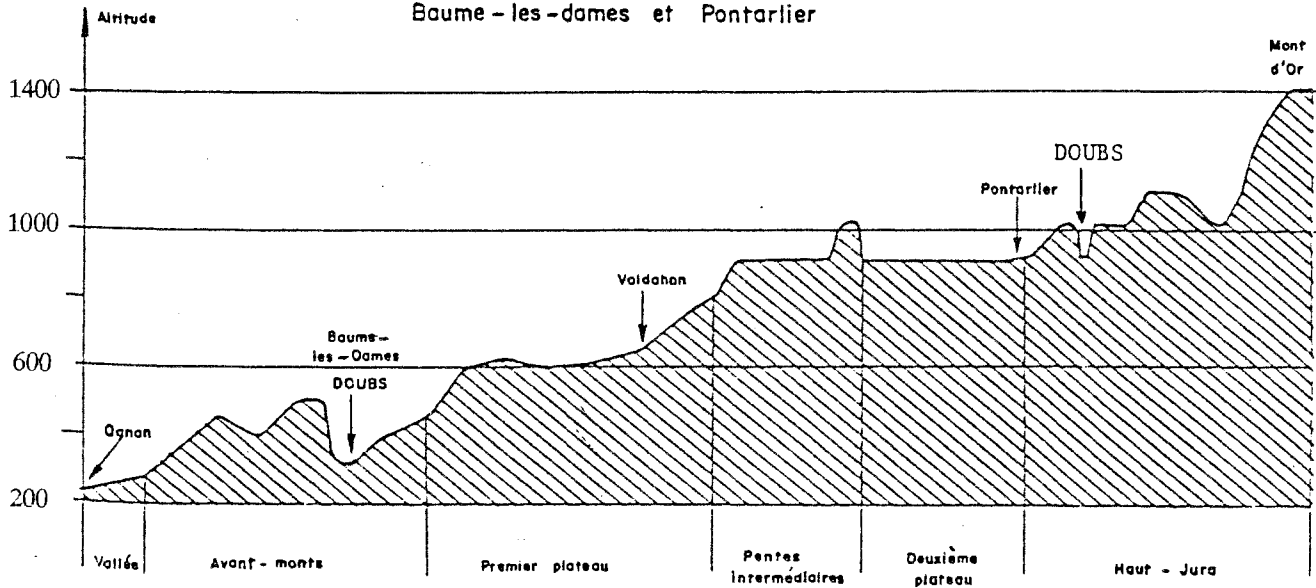


Fig. 5. Principaux reliefs du massif du Jura, limites de l'aire d'étude et tracé de trois coupes géomorphologiques.

Coupe AB

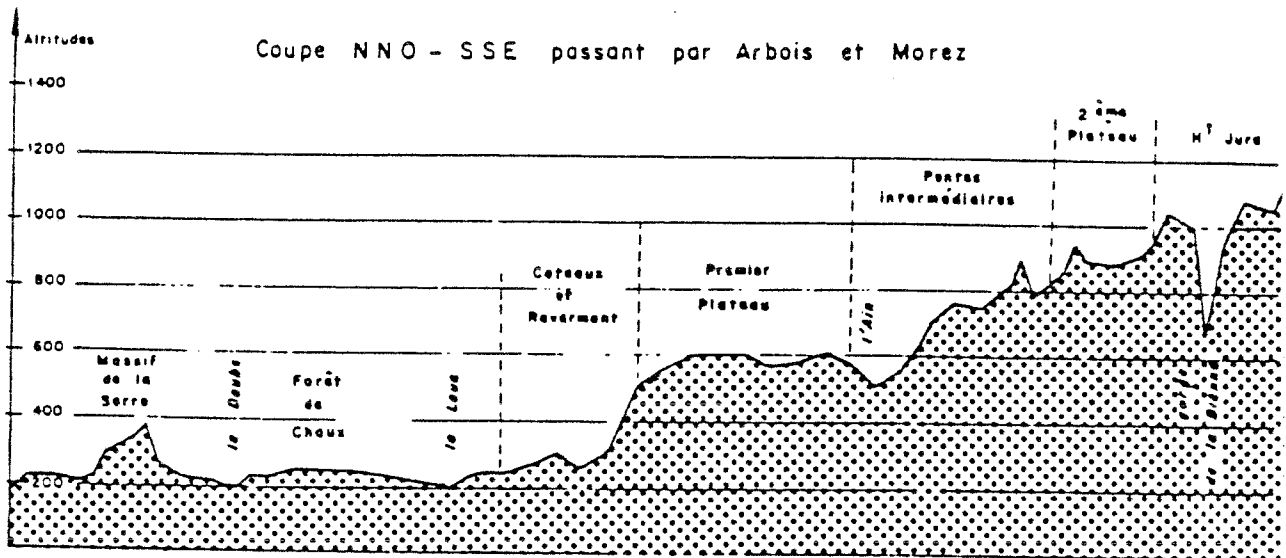
Coupe du relief passant par
Baume-les-dames et Pontarlier

Coupe CD

Nord

Sud

Coupe NNO - SSE passant par Arbois et Morez



Coupe EF

PROFIL OUEST - EST

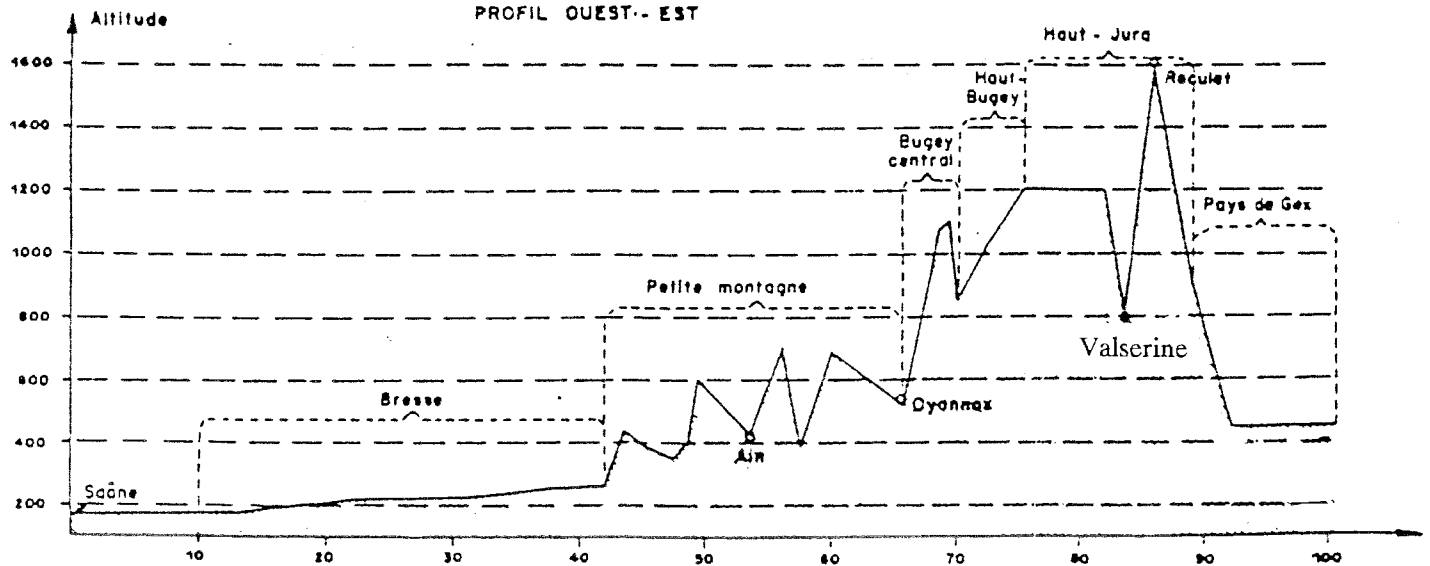


Fig. 6. Profils géomorphologiques du Jura selon les trois axes indiqués sur la figure précédente (IFN, 1980, 1982, 1983).

L'individualisation de cette chaîne montagneuse date des grands mouvements tectoniques d'âge tertiaire. Au Secondaire (-200 à -65 millions d'années), la région a été occupée par une mer épicontinentale qui a déposé une importante masse de sédiments à dominante calcaire et marneuse. Depuis la fin du Crétacé (-65 millions d'années), la plus grande partie de sa superficie est restée émergée et soumise à l'érosion.

Le relief du Jura est nettement dissymétrique : du côté français, une succession de plateaux étagés permet d'atteindre progressivement la partie la plus élevée (Haute-Chaine), tandis que le rebord oriental s'abaisse brutalement sur la plaine molassique suisse (fig. 6). Du nord-ouest vers le sud-est, les altitudes croissent aussi d'une manière régulière : 600 m au Lomont, 1200 m dans le nord de la Haute-Chaine, 1700 m au sud.

Le réseau hydrographique est complexe. Les vallées se trouvent sous la double dépendance de la structure et de la lithologie. Les rivières sont peu nombreuses car la majeure partie des précipitations s'enfoncent dans le karst jurassien.

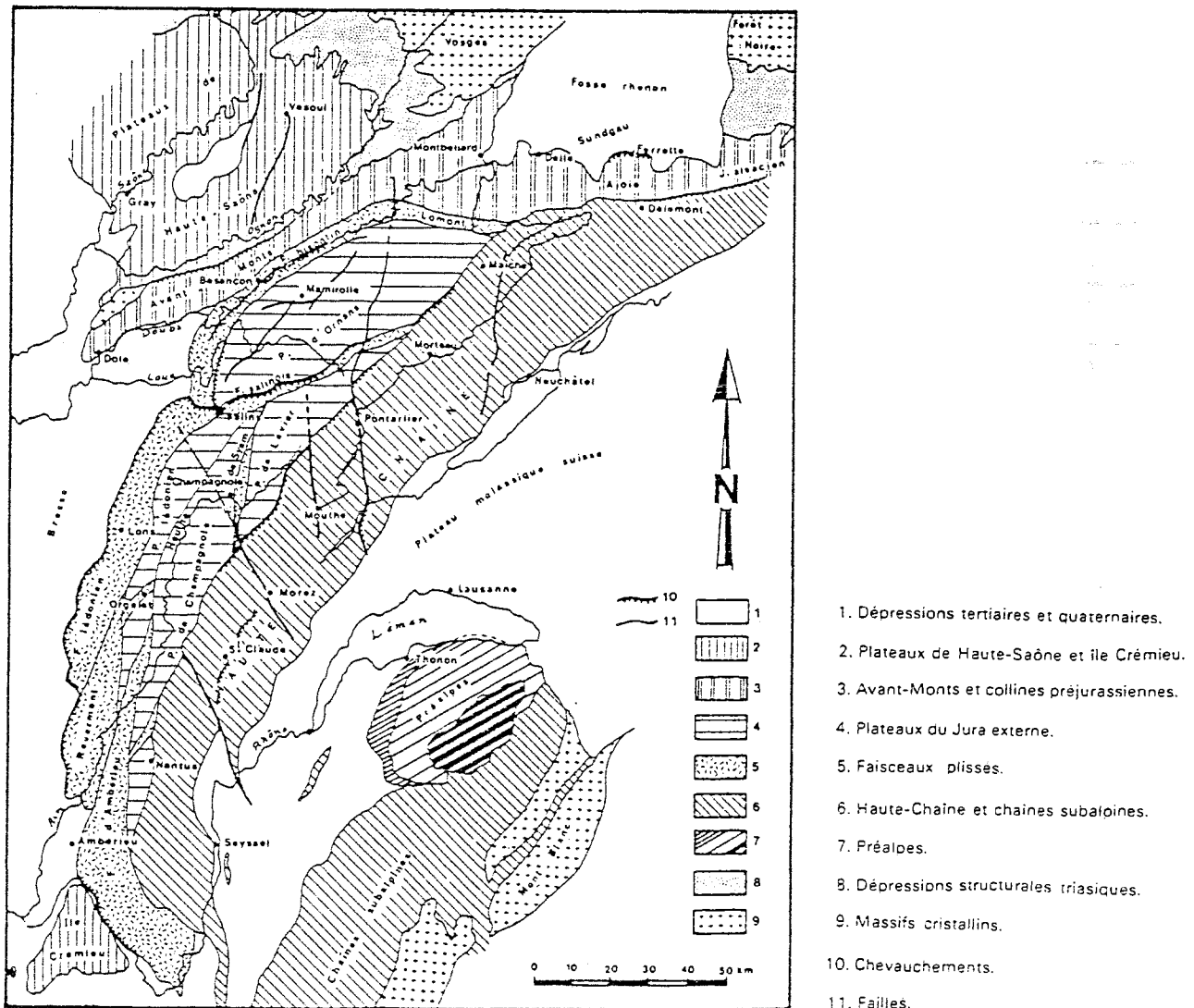


Fig. 7. Les grands ensembles structuraux du Jura (*in* Chauve, 1975).

2.2. Données géologiques

2.2.1. Stratigraphie

Le Jura est la région de référence pour le système qui porte son nom (jurassique). La variété des paysages et de leur végétation, l'allure des reliefs s'expliquent par la nature des matériaux de son sous-sol, dans lequel on peut distinguer plusieurs types de formations :

- **un socle ancien** qui a subi l'orogénèse hercynienne et qui est connu dans le massif de la Serre, dans le Sud des Vosges et dans l'îlot de Chamagnieu à la pointe sud-ouest de l'Île Crémieu. Il est constitué de terrains primaires cristallins et de Permien de nature variée (plus de 225 millions d'années) ;
- **des séries marines d'âge secondaire** à prédominance calcaire sur l'ensemble du massif ;
- **des remplissages continentaux d'âge tertiaire** sur les bordures (moins de 65 millions d'années) ;
- **des formations superficielles** élaborées au Tertiaire et au Quaternaire, ainsi que des dépôts glaciaires sur les plateaux, la Haute-Chaîne et le Jura méridional.

2.2.2. Structure

L'allure arquée du massif s'explique par sa structure interne où alternent zones plissées et zones tabulaires, ainsi que par les failles qui l'affectent (fig. 7). Trois domaines principaux sont distingués :

--- les zones préjurassiennes : elles constituent un avant-pays, développé au nord, qui se réduit au plateau jurassique de l'Île Crémieu vers le Sud. Ces zones tabulaires ou sub-tabulaires n'ont pas été concernées par notre échantillonnage, en raison de l'absence de sapins ;

--- le Jura externe : il occupe la partie convexe de l'arc et se compose de zones tabulaires, les "plateaux", et de zones plissées, les "faisceaux" :

* les faisceaux sont d'étroites zones disloquées, plissées et faillées qui s'allongent entre les plateaux et les bordent à l'extérieur de la chaîne. La surface des faisceaux a rejoué et s'est soulevée de sorte qu'ils correspondent généralement à un relief ;

* les plateaux sont formés de couches tabulaires ou faiblement ondulées, quelquefois faillées et souvent inclinées légèrement vers l'intérieur de la chaîne. Leur surface est percée par des "dolines", qui sont des dépressions circulaires ou ovales dont le fond est tapissé d'argiles de dissolution. Les dalles calcaires forment localement des lapiez creusés par les acides humiques et les eaux chargées de gaz carbonique.

--- le Jura interne : il s'allonge à la partie concave de la chaîne à la frontière franco-suisse. Il est également dénommé Jura plissé, Haute-Chaîne, faisceau helvétique ou Haut-Jura. Il est formé d'un ensemble de plis parallèles qui se suivent d'une manière presque continue du Nord au Sud. De grands accidents transverses, tels que les accidents de Pontarlier ou de Morez, décalent les plis de la Haute-Chaîne.

Ces trois domaines se distinguent le plus nettement dans le Jura franc-comtois, au centre de la chaîne. Au contraire, le Jura méridional est presque entièrement plissé. Cette irrégularité a trouvé son origine lors de la formation de la chaîne montagneuse pendant l'orogénèse alpine. En effet, les plis jurassiens résultent du contrecoup des plissements alpins ; mais dans le Bugey, la proximité du Massif Central et l'existence à l'est de Lyon d'un môle de terrains hercyniens ennoyés sous le substrat jurassique, n'ont pas permis à la poussée alpine de s'étaler largement. Faute de place, les plis se succèdent rapidement, se chevauchent et sont cassés par des failles.

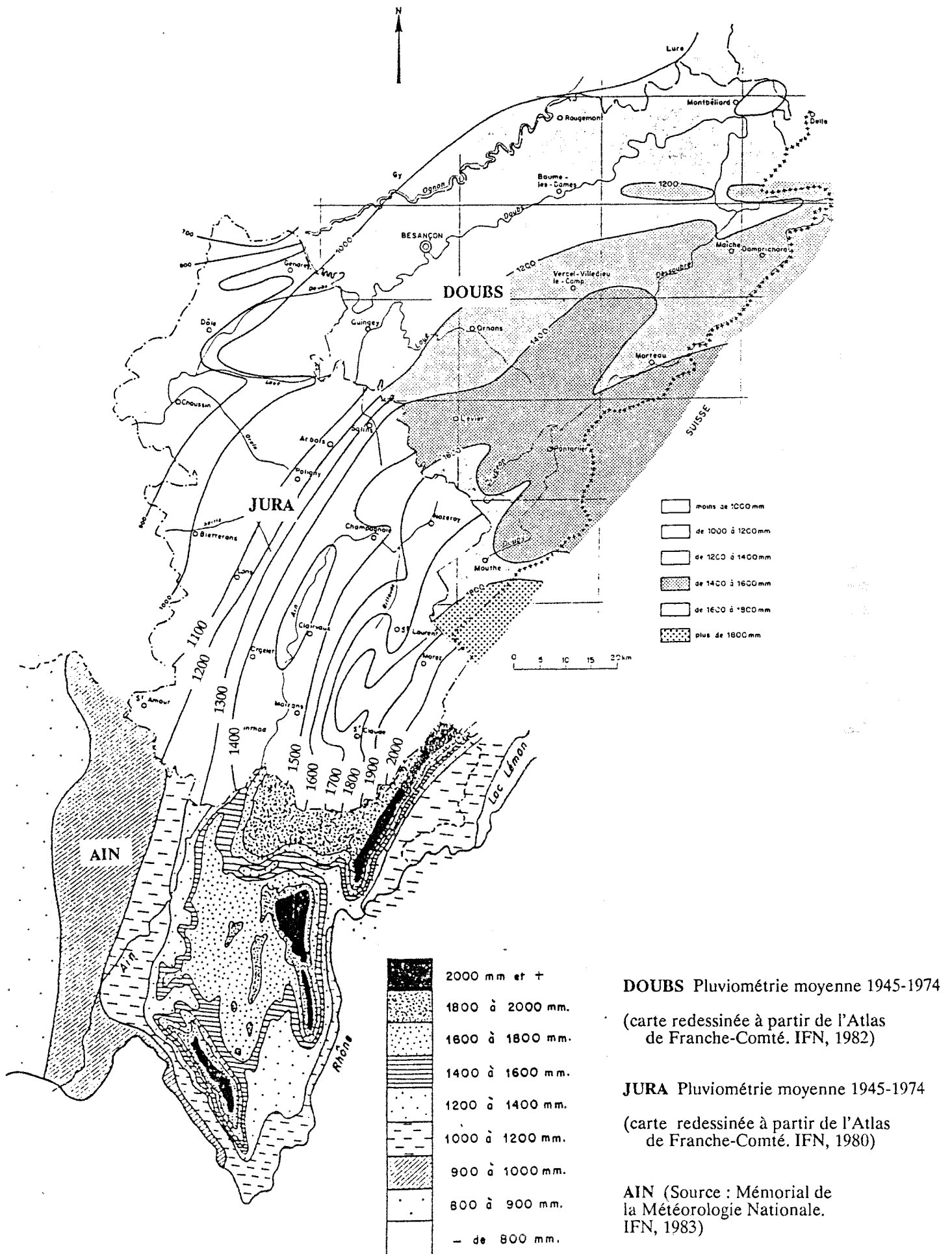


Fig. 8. Isohyètes sur le massif du Jura.

2.3. Sols

Les glaciations quaternaires, en particulier la dernière (époque Würm), ont débarrassé la Haute-Chaîne de sa couverture pédologique à plusieurs reprises. La nouvelle phase d'altération pédogénétique s'exerce depuis 15 000 ans au plus. Les sols sont monogénétiques, souvent superficiels et encore très dépendants de la roche calcaire. La fin des glaciations a aussi été marquée par certains phénomènes tels que des vents violents qui ont repris les matériaux détritiques et apporté des sédiments fins arrachés à un vaste secteur. Il s'agit de limons non carbonatés et riches en minéraux qui sont absents des calcaires jurassiques. L'épaisseur de ces épandages a été estimée à un demi mètre environ sur toute la chaîne jurassienne (Pochon, 1978). Ils sont localement épais de plus d'un mètre et à l'origine d'excellents sols forestiers (forêt de Levier).

En raison de sa faible épaisseur d'origine, ce matériel allochtone va plus ou moins se retrouver dans le sol actuel, selon la pente et le degré de fissuration du substrat :

--- dans les zones à faible pente, où le substratum est constitué par des couches continues, cet apport éolien est maintenu en surface et participera à l'évolution pédologique en déterminant les différents types de sols :

- * sols bruns eutrophes à mésotrophes sur les pentes quand il est mince (érosion) ;
- * sols bruns lessivés dans les dépressions quand il est épais (accumulation) ;

--- dans les zones à forte pente, partout où le substratum est constitué de grandes dalles lisses, l'apport éolien est éliminé par transport latéral. On rencontre alors des sols autochtones, peu évolués, très organiques (lithocalciques à moder ou à mor) ;

--- ailleurs, sur substratum très diaclasé ou recouvert d'éboulis épais, l'apport éolien est absorbé en profondeur. Les sols de surface sont donc autochtones, constitués par le seul résidu insoluble des calcaires du substratum. Ce sont en général des sols peu évolués : lithocalciques humifères à mull ou à moder, humiques carbonatés...

Les types de sols sur lesquels des placettes ont été implantées seront décrits dans la partie "étude phytoécologique".

2.4. Climat

On comprend aisément que le climat d'une région où les altitudes s'échelonnent entre 500 et 1700 m ne soit pas uniforme. Dès que l'on s'élève en altitude, les températures s'abaissent progressivement alors que la pluviosité augmente ; par exemple, la température moyenne annuelle est inférieure à 6 °C et les précipitations dépassent 2000 mm dans la Haute-Chaîne. Les différences climatiques globales se traduisent par d'importantes variations dans les températures extrêmes (auxquelles les végétaux sont sensibles), la durée de la période de végétation, la durée et l'importance de l'enneigement...

Les paragraphes suivants indiqueront les principales composantes du climat jurassien, élément de base pour la partie "étude dendroclimatologique".

2.4.1. Précipitations

Etant donné la disposition de la région en gradins étagés faisant face à l'ouest et au sud-ouest, la carte des précipitations reproduit dans les grandes lignes la carte du relief de la région (fig. 8). Cette disposition provoque de fortes précipitations surtout en montagne où elles sont supérieures à 1100 mm ; ceci

est heureux, car la porosité des tables calcaires qui occupent la plus grande partie du territoire est telle que, sans ces pluies, le pays ne serait qu'un caillou stérile. Le gradient altitudinal induit un gradient climatique qui se traduit par une augmentation de pluviosité de 170 mm en moyenne pour une élévation de 100 m.

Le régime pluviométrique atlantique (fig. 9) montre l'alternance entre mois pluvieux et mois moins arrosés, sans que se dégage la notion de saison. Seules les stations les plus basses accusent un déficit hydrique estival, mais, en moyenne dans l'ensemble de l'année et pour l'ensemble de la chaîne, l'excédent des pluies sur l'évapotranspiration est énorme. Cet état de fait moyen ne doit cependant pas cacher d'importantes variations interannuelles de la quantité de pluie et de sa répartition. A Mouthe, sur une période de 14 années consécutives, le régime passe de l'Atlantique au Continental vrai (1976) avec de nombreuses années semi-continentales, tandis que le total annuel varie de 1160 à 2100 mm (tab. 2). Le gradient altitudinal passe de 90 mm/100 m en année sèche à 275 mm/100 m en année pluvieuse.

La neige recouvre le Haut-Jura pendant près de la moitié de l'année, voire davantage à certains endroits bien localisés. Elle représente 30 % des précipitations totales dans le Haut-Jura. De façon générale, il existe deux périodes d'accumulation : novembre et février. Au contraire, décembre-janvier et mars-avril sont des périodes de tassement et de fonte. Les variations annuelles sont également très importantes (on a enregistré jusqu'à 4 m de neige en forêt du Massacre). A moyenne altitude, les chutes de neige lourde sont assez fréquentes tout au long de l'hiver et occasionnent parfois des dégâts assez importants aux peuplements forestiers.

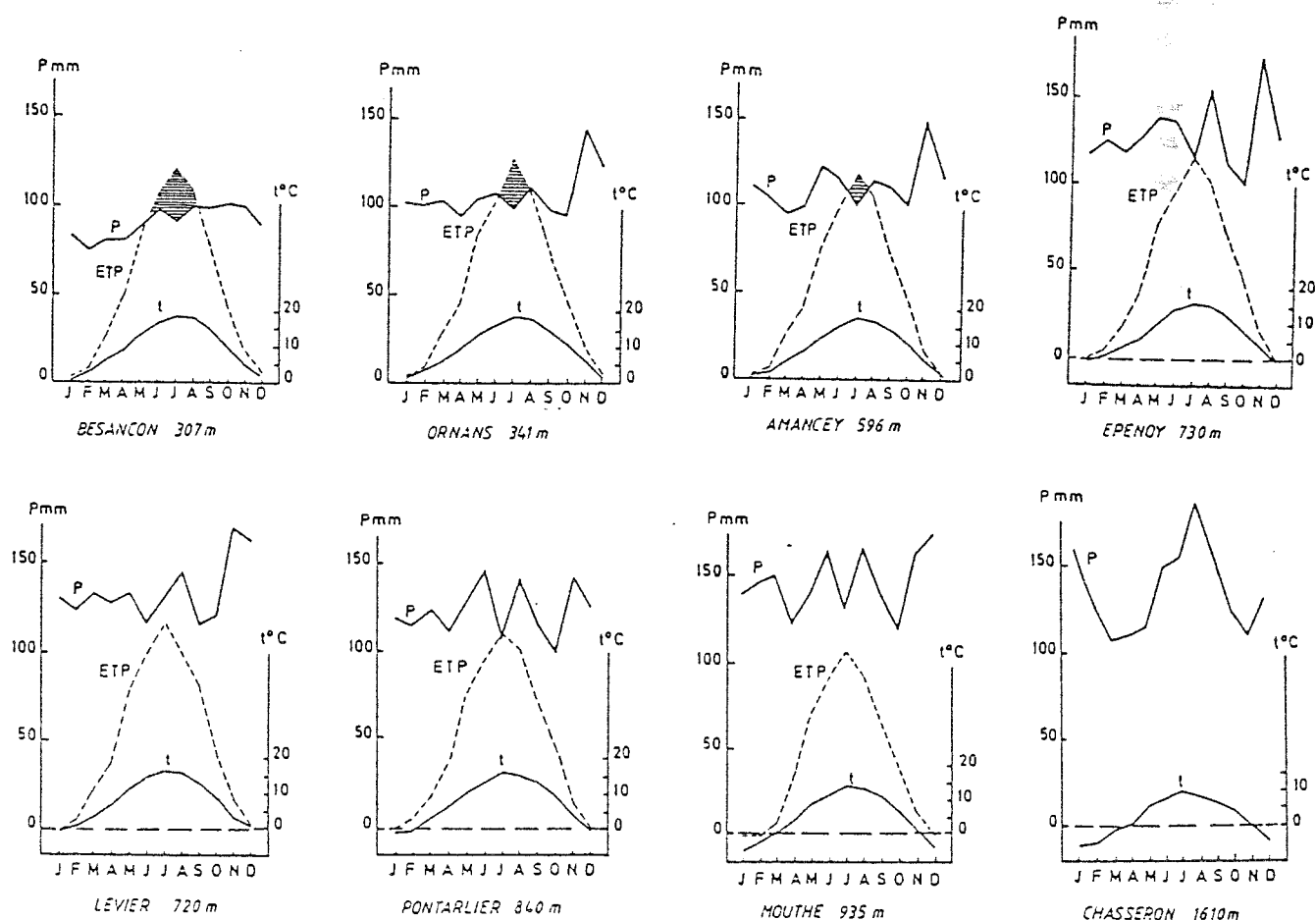


Fig. 9. Diagrammes climatiques de stations météorologiques à différentes altitudes (Jura Central). ETP : Evapotranspiration Potentielle, selon Thornthwaite. (in Gaiffe, 1987).

ANNEE	P. mm	Coefficient de continentalité	ANNEE	P. mm	Coefficient de continentalité
1963	2077	1,03	1970	2113	0,77
1964	1170	0,97	1971	1295	1,30
1965	1884	1,03	1973	1212	1,37
1966	2054	0,52	1974	1795	1,05
1967	1898	0,80	1975	1599	1,04
1968	1735	1,28	1976	1168	1,97
1969	1559	0,94	1977	2118	0,70

* pas de mesures en 1972

Le coefficient c simplifié est le rapport des précipitations du semestre chaud à celles du semestre froid.

$c > 1,75$: pluviosité continentale
 $1 < c < 1,75$: pluviosité semi-continentale
 $c < 1$: pluviosité non-continentale

Tab. 2. Variations interannuelles des précipitations à Mouthe entre 1963 et 1977 (in Gaiffe, 1987).

2.4.2. Température

En janvier, l'isotherme de 0°C isole les plateaux et chaînons jurassiens au-dessus de 600 m. Le gradient thermique moyen est alors de 0,45°C pour 100 m. A altitude égale, on constate un réchauffement assez sensible du nord au sud de la région ; il est de l'ordre de un peu moins de 1°C (Claval, 1972). Aux hivers rigoureux s'opposent des étés relativement chauds. Pendant cette période, le gradient moyen est de 0,65°C pour 100 m de dénivellation altitudinale. Comme en hiver, le passage des premiers aux seconds plateaux s'accompagne d'une chute rapide de la température. A partir de 700 m, les étés sont frais ; les moyennes se situent entre 15°C et 16°C, et même au-dessous de 15°C dans la partie méridionale plus élevée. Des stations comme Mouthe ou Morbier se signalent par des températures particulièrement basses.

Dans l'ensemble, les terres jurassiennes ont des saisons thermiques fortement contrastées. L'amplitude des moyennes est partout d'environ 17°C. Au cours d'un même mois, les valeurs journalières peuvent varier de 25°C et l'écart moyen entre le jour le plus chaud et le jour le plus froid de l'année est de 50°C.

2.4.3. Vents

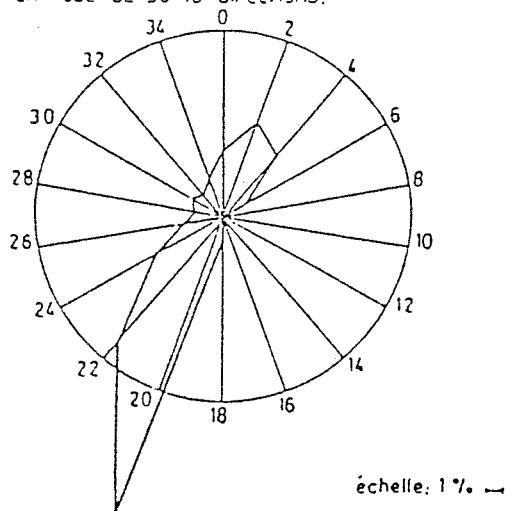
La disposition nord-est/sud-ouest des plis géomorphologiques privilégie les vents de nord-nord-est et sud-sud-ouest. Ils sont parfois très violents, surtout s'ils soufflent parallèlement aux vallées principales. Les vents du sud-ouest, porteurs des influences maritimes, apportent la pluie. La bise, venant du nord-est est plus continentale. Ce vent froid et sec souffle fréquemment en tempête, ou Orval, et peut prendre alors l'allure de cyclones dévastateurs (chablis de 1864, 1946, 1972). L'examen de la rose des vents pour deux années, l'une humide (1970), l'autre sèche (1976) est à cet égard significatif (fig. 10). Ces vents sont

fréquents et influencent considérablement le régime hydrographique et thermique du sol par l'augmentation de l'évapotranspiration réelle et l'entraînement de la couche d'air chauffé (Rienen, 1957 in Claval, 1972).

En résumé, le climat jurassien est caractérisé par :

- une influence océanique marquée surtout par des précipitations abondantes et régulières en raison de la dominance des vents de sud-ouest arrêtés par le relief,
- une influence continentale à laquelle sont liés de forts contrastes thermiques et des températures minimales très basses et prolongées dans le temps.

Année 1970, du 1^{er} Janvier au 31 Décembre
Fréquence et moyenne du vent, calculées sur 2920
observations
Direction en rose de 36-18 directions.



Année 1976, du 1^{er} Janvier au 31 Décembre
Fréquence et moyenne du vent, calculées sur 2917
observations
Direction en rose de 36-18 directions

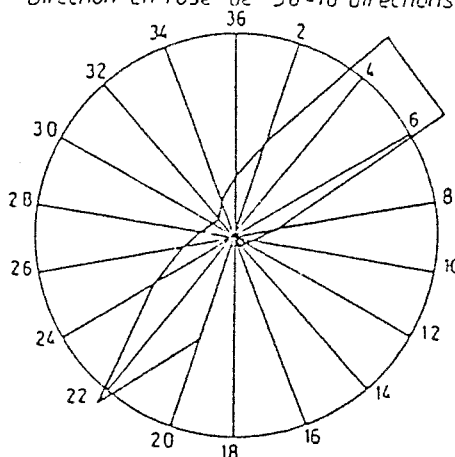


Fig. 10. Régime des vents à Besançon en 1970, année humide, et 1976, année sèche (in Gaiffe, 1987).

2.5. Végétation

Ce chapitre présente les grandes lignes de la structure de la végétation. La partie "étude phytoécologique" présentera plus en détail chacune des unités stationnelles mises en évidence à l'aide des données recueillies sur le terrain.

2.5.1. Etages de végétation

Les variations climatiques se traduisent par un changement progressif de la nature de la flore depuis la plaine jusqu'aux sommets de la Haute-Chaîne. Ces modifications liées assez étroitement à l'altitude permettent de définir trois étages de végétation sur le massif du Jura :

- l'étage collinéen, jusqu'à 600 m d'altitude,
- l'étage montagnard, jusqu'à 1400 m. Il est subdivisé en :

* submontagnard	600-850 m
* montagnard moyen	850-1100 m
* montagnard supérieur	1100-1400 m
- l'étage subalpin : au-dessus de 1400 m.

2.5.2. Présentation générale des groupements végétaux

Au sein de chaque étage, la végétation est modelée par le mésoclimat, la nature du substratum, le sol, la topographie... ce qui conduit à définir diverses associations bien caractérisées. Ces groupements sont particulièrement sensibles, dans leur répartition, à deux facteurs édaphiques : l'humidité et l'acidité. Le degré d'humidité permet de distinguer des végétations hygrophiles, mésophiles ou xérophiles ; le degré d'acidité introduit la notion de végétations oligotrophes, mésotrophes ou calcicoles. A ces conditions édaphiques, il faut superposer les conditions climatiques qui provoquent d'importants changements à mesure qu'on s'élève en altitude.

Notre étude portant sur le Sapin, nous limiterons notre propos aux associations susceptibles de comporter des sapins dans la strate arborescente. Les multiples variations possibles du matériau minéral (composition chimique, état physique) et le gradient climatique altitudinal modulé par les conditions locales (substrat, drainage, exposition), créent la diversité des milieux, favorable à la diversité des végétations. Certaines associations végétales apparaissent d'abord sous la dépendance du climat général avant que les facteurs locaux n'y introduisent des nuances, tandis que d'autres restent fortement dépendantes de facteurs locaux à caractère marqué, souvent extrême : pente forte, pédoclimat sec, substrat dur...

Parmi les premières, constituant les climax climatiques, s'ordonnent selon un étagement altitudinal : la Hêtraie-Sapinière qui occupe 80 % de la surface forestière entre 850 et 1250 m, et la Hêtraie à Erable à partir de 1250 m. Entre les deux, de 1050 m à 1300 m, se développe une formation de transition, la Hêtraie-Sapinière enrichie en espèces montagnardes.

Dans le second cas, correspondant à des climax stationnels, on trouve, à l'étage de la Hêtraie-Sapinière, les Hêtraies à Dentaire sur les substrats les plus drainants, pentes fortes ou calcaires concassés, et une Pessière à Doradille sur les calcaires durs démantelés en lapiez (Gaiffe et Schmitt, 1980).

II. AIRE D'ETUDE, ECHANTILLONNAGE

1. Limites géographiques

La surface étudiée correspond à l'aire de répartition du sapin dans le massif du Jura. L'ensemble des peuplements échantillonnés s'étend entre Delémont (en Suisse, 30 km au SE de Bâle) et le lac du Bourget (35 km au Nord de Chambéry), soit une région de 230 x 50 km qui couvre 600 000 ha. Le dispositif d'étude est constitué par 208 placettes qui ont été installées entre le 22 mai et le 19 octobre 1989 (fig. 11) ; ce qui correspond à une densité de une placette pour environ 2 900 ha de territoire (recouvert en moyenne de 800 ha de peuplements comportant des Sapins). La partie française du massif compte 144 sites : 77 dans le département du Doubs, 41 dans le Jura et 26 dans l'Ain ; les 64 sites suisses se partagent entre les cantons du Jura (11 placettes), de Berne (13), de Neuchâtel (19) et de Vaud (21).

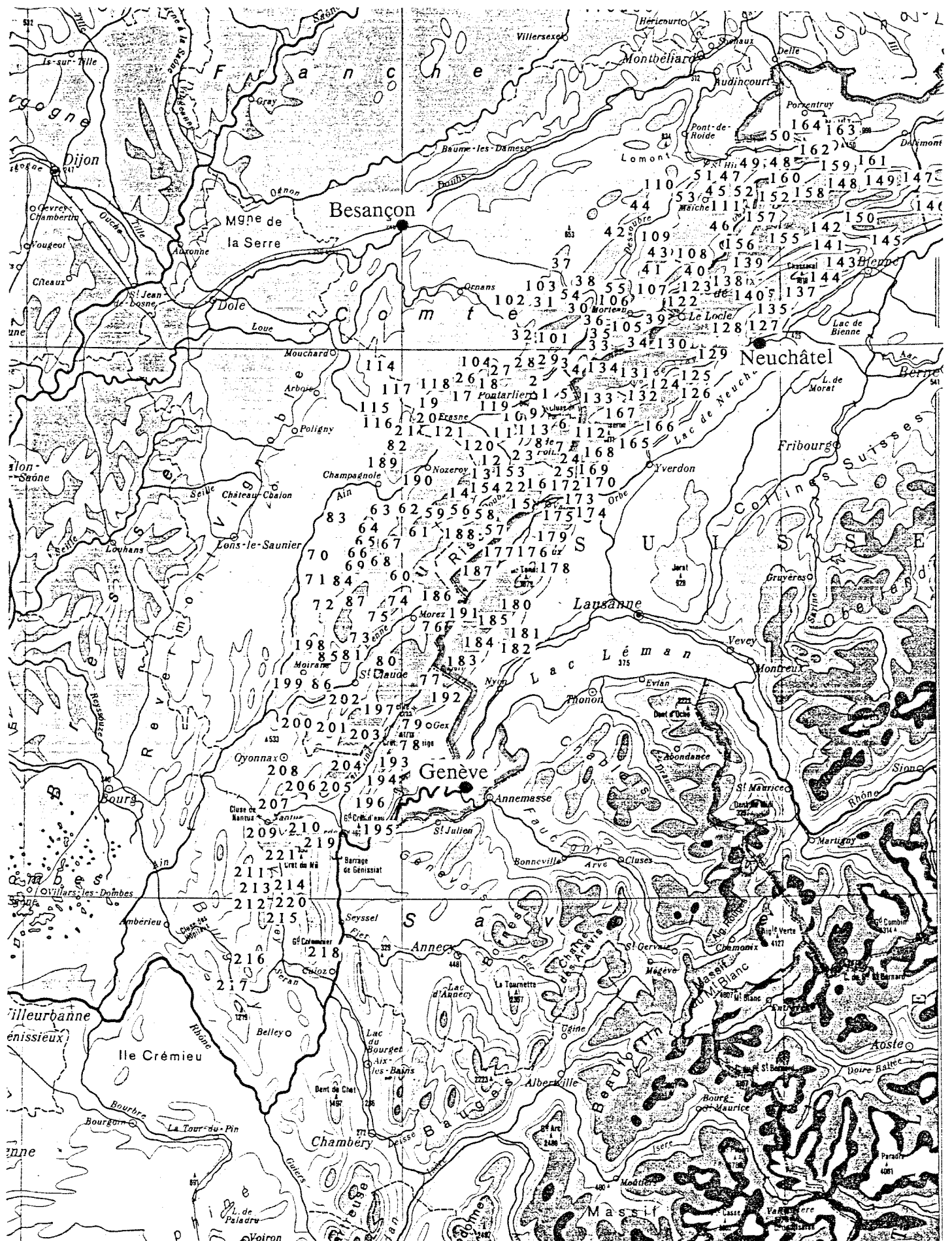


Fig. 11. Massif du Jura : aire d'étude et localisation géographique des 208 placettes de Sapin.

2. Echantillonnage

L'échantillonnage n'a concerné que les stations sur lesquelles les peuplements forestiers comportaient plus de 50 % de Sapin ; toutes les associations végétales forestières du massif ne pouvaient donc être rencontrées. Le choix de l'emplacement des placettes a été fait en respectant au mieux la variabilité des conditions stationnelles au sein d'une même petite région. La position de chaque placette est marquée sur le terrain et sur une carte topographique pour conserver la possibilité de nouvelles observations. Les peuplements de sapins échantillonnés ont couvert une large gamme d'âges, afin de respecter certains impératifs propres à l'étude dendrochronologique.

Chaque placette, d'une surface de 400 m² environ, comportait 6 sapins dominants ou codominants sur lesquels diverses mesures dendrométriques et observations sanitaires ont été réalisées. L'état sanitaire des sapins n'a pas conditionné leur choix, afin de conserver une bonne représentativité de l'échantillon vis-à-vis du degré de dépérissement de l'ensemble des sapinières.

3. Observations stationnelles

Un relevé phytoécologique a été réalisé sur chaque placette. Les espèces végétales ont été inventoriées en nommant toutes les espèces selon la nomenclature de Flora Europaea (Halliday et Beadle, 1983) et en notant leur abondance-dominance selon la méthode "Braun-Blanquet". Le peuplement a été brièvement caractérisé par son type de traitement en "futaie régulière" ou "futaie jardinée" et deux situations intermédiaires.

Le site a été décrit par (annexes 1 et 2) :

- les *coordonnées géographiques* ;
- l'*altitude*, mesurée avec un altimètre (précision = 10 m) ;
- la *pente* du terrain (en degrés), mesurée à l'aide d'un dendromètre Blume Leiss ;
- l'*azimut magnétique* du haut de la pente et le masque (pente de la droite joignant la placette au sommet du versant opposé) ; ces trois dernières valeurs ont été intégrées en un "*indice de climat radiatif*" (Becker, 1982) qui varie dans l'échantillon entre 0,25 (stations "froides") à 1,25 (stations "chaudes") ;
- la *position topographique* a été notée comme "sommet", "haut de pente", "mi-pente", "plateau", "bas de pente" ou "dépression". Il y correspond en moyenne un gradient vis-à-vis de l'alimentation en eau de la station ;
- le *sol* a été décrit grâce à une fosse pédologique ou un prélèvement à la tarière, selon sa charge en éléments grossiers ; les descripteurs principaux ont été :

- * la profondeur de décarbonatation (effervescence à l'acide chlorhydrique),
- * la profondeur de sol,
- * le type de substrat classé en "marne", "banc calcaire compact", "banc diaclasé", "banc concassé", "éboulis fins", "éboulis grossiers" et "moraines".

Ces éléments permettent de rattacher le sol aux types décrits par Gaiffe et Schmitt (1980), Bruckert et Gaiffe (1980) en suivant la nomenclature de la classification des sols CPCS (1967). Nous avons également exprimé les noms des types de sols selon la nomenclature du Référentiel Pédologique Français (Baize et Girard, 1990). Le rattachement a été parfois compliqué par la disposition des sols en mosaïque : le type de sol varie sur une courte distance selon la microtopographie et la structure du substrat sous-jacent. De même, l'abondance de cailloux dans les profils a rendu délicate la mesure de profondeur de sol.

Deux fosses pédologiques les plus caractéristiques de chaque type de sol ont fait l'objet de prélèvements et d'analyses ; les résultats des analyses granulométriques ont permis de calculer la réserve en

eau moyenne des différents sols (Duhamel, 1984). Un indice de réserve utile est calculé pour chaque horizon :

$$Ru \text{ (cm)} = \text{épaisseur de l'horizon (cm)} \times \text{coefficient de texture} \times (1 - \% \text{ éléments grossiers}/100)$$

L'indice de réserve utile totale est la somme des indices relatifs des différents horizons prospectés. L'effet réservoir des horizons profonds du sol est pris en compte en ajoutant 20 cm de sol avec un coefficient de texture = 1 (soit 30 mm d'eau). Les valeurs de capacité de rétention en eau utile en fonction de la texture du sol divergent selon les auteurs. Par analyse bibliographique, Duhamel (1984) a retenu les coefficients de texture relatifs (les uns par rapports aux autres) suivants :

Al	0,9	(L,l = limon, A,a = argile)
L et LA	1	
La	1,15	
LA	1,31	

En considérant qu'un horizon limoneux offre une réserve de 20 % à la capacité au champ (Bonneau et Souchier, 1979), son coefficient de texture = 1 peut-être remplacé par 0,20 pour obtenir une réserve en eau utile.

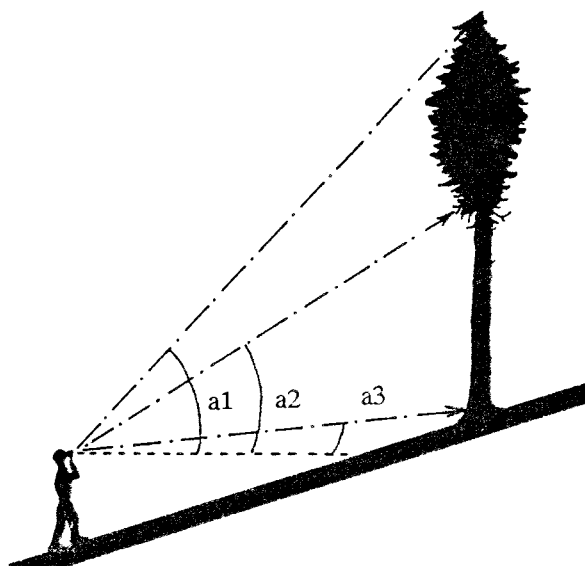
4. Observations sur les arbres

4.1. Données dendrométriques

Les 1248 sapins échantillonnés ont été décrits grâce aux caractéristiques suivantes :

- **circonférence** à 1,30 m "C", mesurée au mètre à ruban ;
- **hauteur totale "Ht"**, mesurée à l'aide d'un dendromètre Blume-Leiss ;
- la **longueur relative de houppier "Lh"** peut être considérée comme une indication de la densité actuelle et passée d'un peuplement (Czarnowski, 1961). Elle a été mesurée grâce à trois visées au dendromètre Blume-Leiss. On obtient, depuis la position de l'opérateur, l'angle que fait l'horizontale avec la cime (a1), la base du houppier vert (a2) et le pied de l'arbre (a3) (fig. 12). Si celui-ci est dissymétrique, 2 visées ont été réalisées. Un calcul donne le rapport entre la longueur de houppier et la hauteur de l'arbre : $Lh \% = (\text{tg } a1 - \text{tg } a2) / (\text{tg } a1 - \text{tg } a3)$. Il faut prendre la valeur algébrique des angles : aux directions situées sous l'horizontale correspondent des angles négatifs.

Fig. 12. Mesure de la hauteur totale et de la longueur relative de houppier à l'aide d'un dendromètre Blume-Leiss (a1 = angle entre le sommet de l'arbre et l'horizontale ; a2 = angle pour la base du houppier ; a3 = angle pour le pied de l'arbre).



--- en complément de la longueur relative de houppier, la "**concurrence en cime**" est une expression de la sylviculture récente pratiquée dans le peuplement. L'état concurrentiel actuel est pris en compte en estimant, depuis la base de l'arbre, le pourcentage de la couronne en contact avec les couronnes voisines. Nous avons imaginé un système à miroir qui donne une précision de 5 %.

--- **concurrence en souche** "Cs1", "Cs2". Cs1 = nombre de souches correspondant à des arbres ayant concurrencé le houppier du sapin échantillonné et datant de moins de 5 ans (fig. 13). Cs2 = nombre de souches datant de plus de 5 ans. Ces grandeurs, qui varient entre 0 et 4, ont permis d'estimer l'intensité des éclaircies au cours des 15 à 20 dernières années.

--- **position sociale** : elle a été codée par la valeur 1 pour les arbres prédominants, par la valeur 2 pour les arbres dominants et 3 pour les arbres codominants.

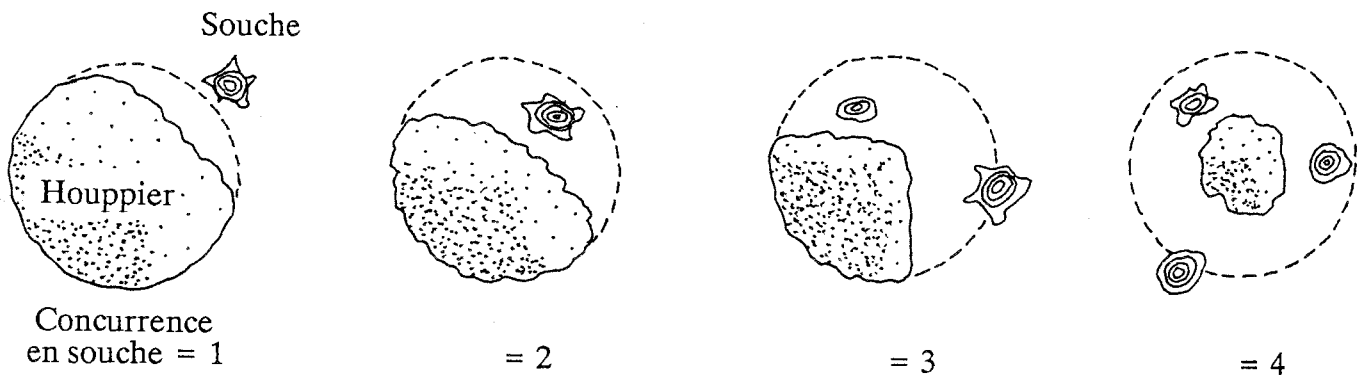


Fig. 13. Evaluation de la "concurrence en souches" : houppier vu de haut montrant sa forme actuelle et la note estimant la concurrence due à ses voisins récemment (Cs1) ou plus anciennement (Cs2) coupés.

4.2. Etat sanitaire

Plusieurs caractéristiques ont permis d'estimer sur le terrain l'état sanitaire ou la vitalité de chaque arbre :

--- la "défoliation" est le pourcentage d'aiguilles supposées absentes par rapport à un sapin "sain" de même morphologie. Selon les auteurs, cette proportion est encore nommée "indice de transparence du houppier" (It), "perte d'aiguilles" ou "manque d'aiguilles". Elle a été appréciée par le même notateur sur les 1248 sapins pour maintenir constante la part de subjectivité inhérente à l'estimation. La notation en pourcentage est la même que celle utilisée pour le suivi des transects DEFORPA. A partir de ces pourcentages, la notation CEE répartit les arbres dans des classes indiquant leur état sanitaire (Buffet, 1987) :

Classe de dommage (notation CEE)	Perte d'aiguilles %	Etat sanitaire
1	0 à 10	sain
2	11 à 25	faiblement détérioré
3	26 à 60	fortement détérioré
4	61 à 99	dépérissant
5	100	mort, sec

Dans cette étude, nous avons conservé la notation de It en pourcentage de défoliation afin de ne pas perdre d'information en passant des pourcentages aux classes.

--- le "jaunissement" est le pourcentage d'aiguilles jaunes dans le houppier. Cette coloration anormale est souvent liée à des difficultés nutritionnelles, touchant les aiguilles anciennes surtout (cas du potassium, du magnésium, de l'azote) ou les aiguilles jeunes (cas du manganèse) (Landmann, 1988a et b). Cette caractéristique étant plus délicate à estimer que le manque d'aiguilles, surtout en milieu forestier très fermé, elle a été codée à l'aide des classes de notation CEE :

Code	Pourcentage de houppier jaunissant
0	0
1	1 à 25
2	26 à 60
3	61 à 100

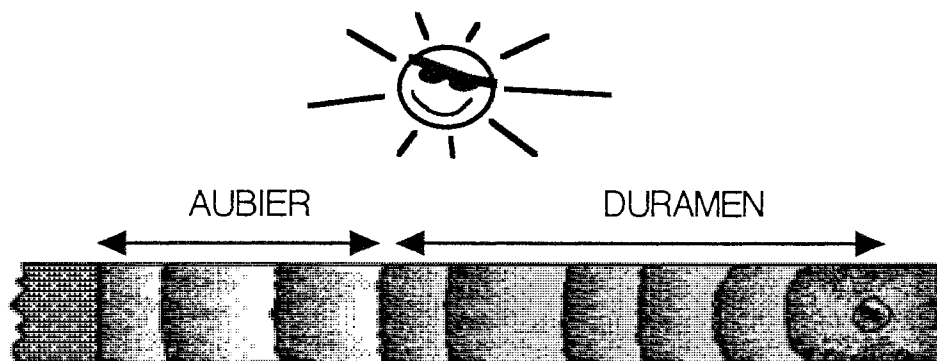
--- nombre de générations d'aiguilles : dans le cas des résineux, il peut constituer une donnée objective de l'état sanitaire d'un houppier (Landmann, 1988a et b). La détermination n'est cependant pas toujours aisée, et il se pose le problème du niveau dans l'arbre auquel elle faite. On privilégie en général la moitié ou le tiers supérieur du houppier. D'autre part, la question de l'arbre "de référence" se pose, car il a été remarqué que le port des sapins est plus clair sur les versants sud (Burger (1937) et Kontic (1987) in Landmann, 1988). Cette caractéristique a été notée sur une partie des arbres de notre échantillon pour en apprécier l'ordre de grandeur, et étudier ses relations globales avec la défoliation et le jaunissement ;

--- quantité de gourmands sur le tronc : les gourmands sont généralement considérés comme un signe de perte de vigueur. Leur présence est corrélée avec la défoliation des sapins dans les Vosges (Launay, 1988). La quantité de rameaux sur le tronc en dessous du houppier a été codée de 0 à 4.

--- forme de la cime : elle a été codée 0 quand la cime était bien pointue et 1 quand l'arbre "faisait la table" (sommet du houppier en "nid de cigogne"). En effet, quand les sapins subissent une perte de vitalité assez importante, leur croissance apicale est ralentie et les rameaux latéraux du sommet du houppier ont tendance à arriver au niveau de la cime.

--- présence et quantité de Gui (*Viscum album*) : codée par 0, 1 ou 2, selon son abondance. La présence de ce parasite est une indication de l'état sanitaire de peuplements de Sapin, aux altitudes où il peut proliférer (Brossier, 1969).

--- largeur d'aubier "La". Ce critère s'est révélé particulièrement pertinent pour exprimer la vitalité des sapins lors des premières études dendroécologiques (Becker, 1987 ; Bert, 1988). Sur le terrain, elle est marquée en observant par transparence une carotte extraite du tronc : la lumière traverse la partie humide de l'aubier, lui donnant un aspect translucide, et ne traverse pas le bois de coeur qui reste opaque. Au laboratoire, la distance entre l'écorce et la marque indiquant la limite bois d'aubier/bois de coeur a été mesurée en mm.



4.3. Carottage

4.3.1. Prélèvement des carottes de bois

Chaque sapin échantillonné a été carotté à coeur à 1,30 m du sol à l'aide d'une tarière de Pressler (fig. 14). La "carotte", encore dénommée "buchille" en Suisse (Primault, 1953) ou bien "barrette de sondage" (Lenz *et al.*, 1988), est prélevée en évitant les anomalies et les déformations du tronc puis numérotée soigneusement. L'axe de carottage doit être parallèle aux courbes de niveau du terrain afin d'éviter le bois de compression, qui risque de comporter des cernes atypiques. En effet, sur les terrains inclinés, le coeur des résineux a tendance à s'excentrer vers le haut de la pente et les cernes s'ovalisent légèrement (bien que le mot "cerne", qui date du XII^{ème} siècle, dérive du mot latin "circinus" issu de "circus" qui signifie "cercle"). La cavité résultant du sondage est rebouchée à l'aide d'une baguette de hêtre traitée avec un fongicide et le trou dans l'écorce est étanchéifié avec un produit cicatrisant utilisé pour les greffes.

Le repérage de chacun des 6 arbres de la placette est réalisé grâce à un numéro agrafé sur l'écorce et une marque à la peinture sur le tronc.

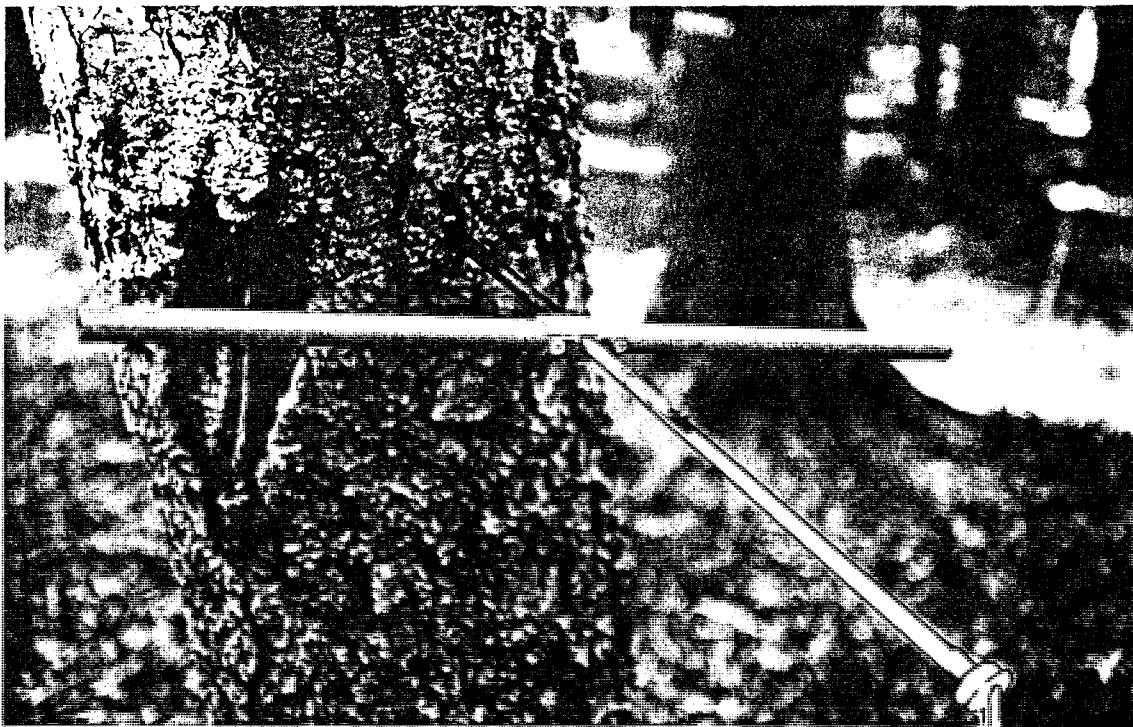


Fig. 14. Carottage à 1,30 m à l'aide d'une tarière de Pressler et de son extracteur (Photo F. Lebourgeois).

4.3.2. Mesure du couple de torsion

La densité du bois fournit une bonne estimation de la qualité mécanique du bois d'un arbre. Chez les résineux, une densité forte est recherchée. Polge et Keller (1970) ont montré que la mesure du "couple de torsion", directement sur l'arbre vivant, peut se substituer efficacement à la mesure de la densité du bois sur les carottes prélevées dans le tronc. Au début du carottage de chaque sapin, le manche de la tarière est remplacé par un torsiomètre (couple maximum = 300 cm.kg ; précision = 10 cm.kg). Lorsque la tarière commence à pénétrer en vitesse stabilisée dans les premiers 40 mm du tronc, la valeur du couple de torsion nécessaire à la pénétration est proportionnelle à la densité du bois. Le même opérateur a effectué toutes les mesures pour maintenir constante son influence sur les valeurs obtenues (Nepveu, 1979) ; les 1248 sapins étudiés ont ainsi pu être comparés et classés.

5. Structure de l'échantillon

Les données stationnelles relevées sur chaque placette sont indiquées dans les annexes 3, 4 et 5. La répartition de l'effectif en fonction des caractéristiques stationnelles ou individuelles permet d'apprécier la structure de l'échantillon.

5.1. Structure des données stationnelles

D'une manière générale, les effectifs sont suffisants pour des traitements statistiques sur chacune des caractéristiques relevées (fig. 15, 16, 17, 18, 19, 20). La répartition de l'effectif en fonction des facteurs du milieu montre les conditions stationnelles qui limitent l'abondance du Sapin, ce qui donne des indications sur son écologie.

- les peuplements sont plus rares en dessous de 800 m d'altitude et au-dessus de 1200 m ;
- les pentes supérieures à 30 ° (60 %) sont peu représentées ;
- l'histogramme qui représente la répartition de l'effectif en fonction de l'exposition de la placette semble à première vue déséquilibré. En fait, il reflète l'orientation des plis rocheux du massif selon la direction sud-ouest/nord-est, qui exposent donc leurs flancs au nord-ouest et sud-est. L'échantillon est cependant équilibré lorsque il est stratifié en "nord et sud" ou "ouest et est".

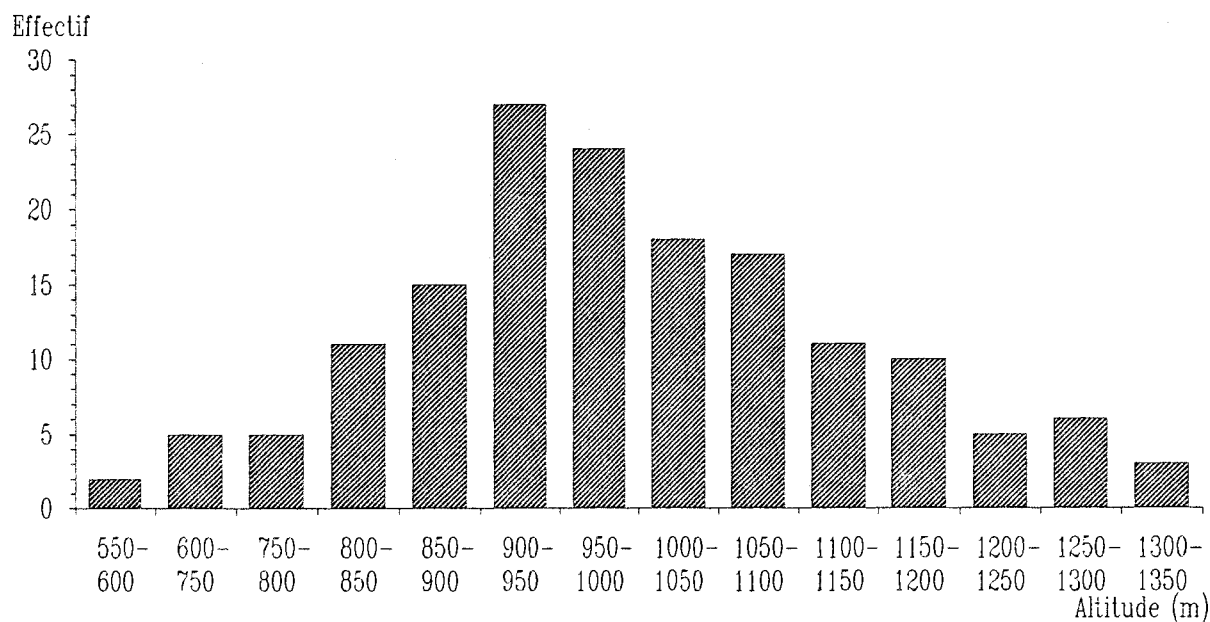


Fig. 15. Répartition de l'effectif des placettes selon l'altitude.

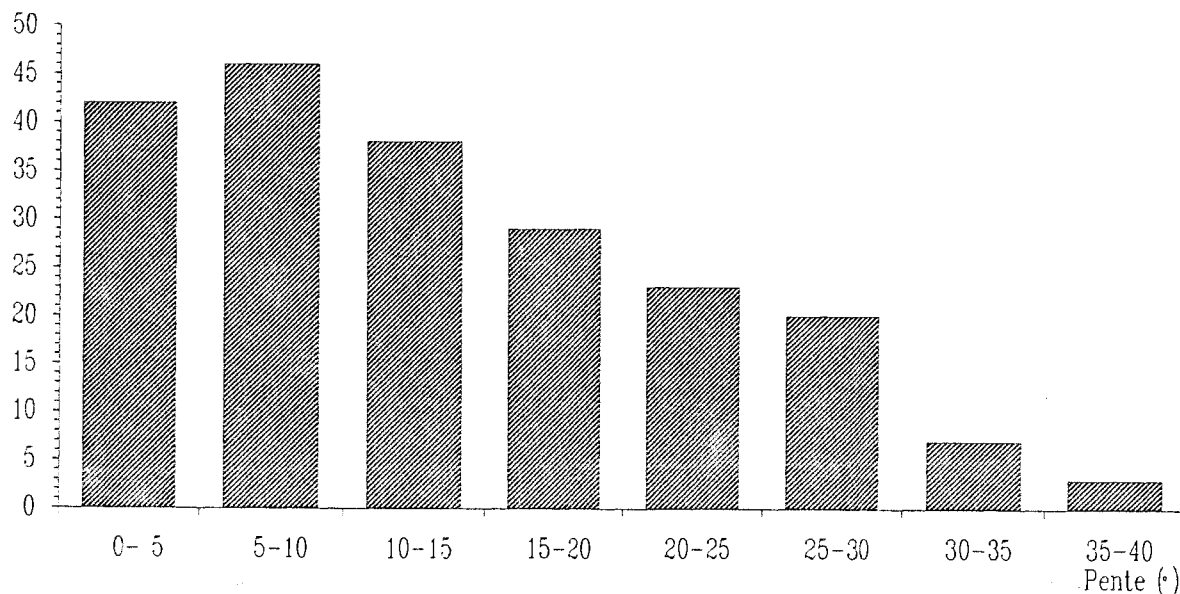


Fig. 16. Répartition de l'effectif des placettes selon la pente par classe de 5°.

Fig. 17. Répartition de l'effectif des placettes selon l'exposition par classe de 10 °.

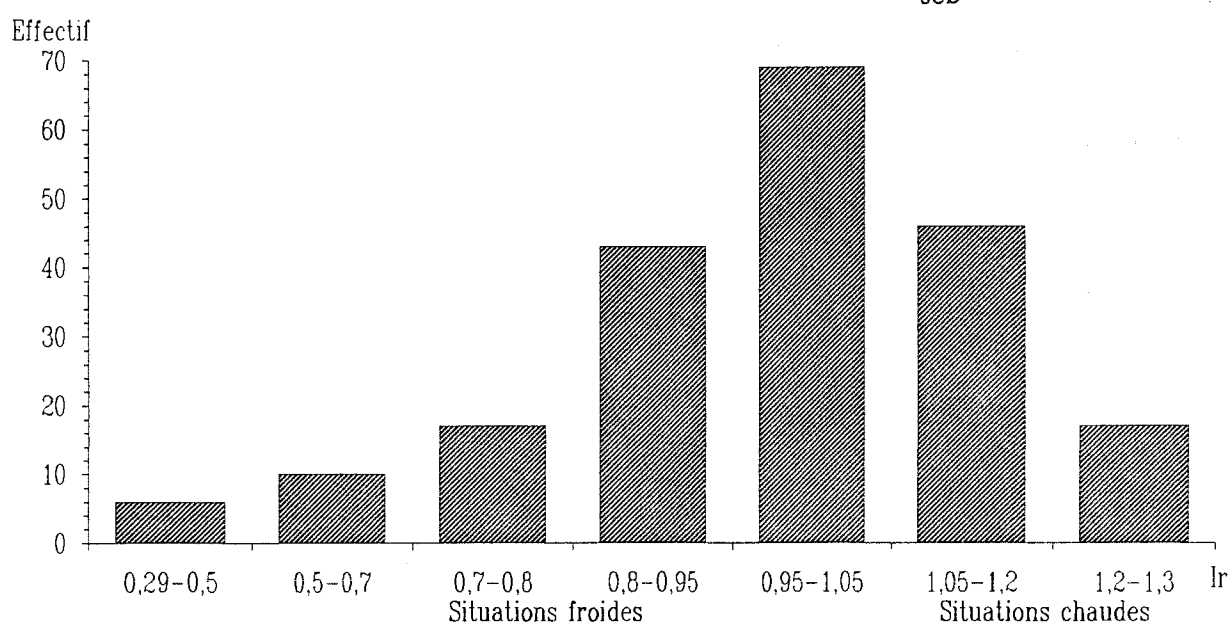
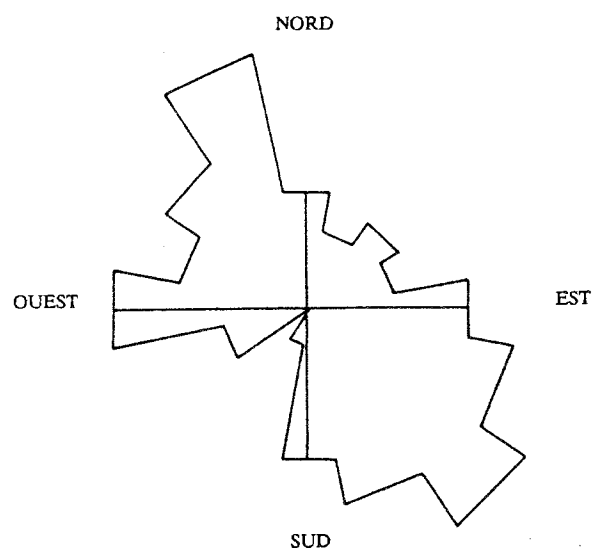


Fig. 18. Répartition de l'effectif des placettes selon l'indice de climat radiatif.

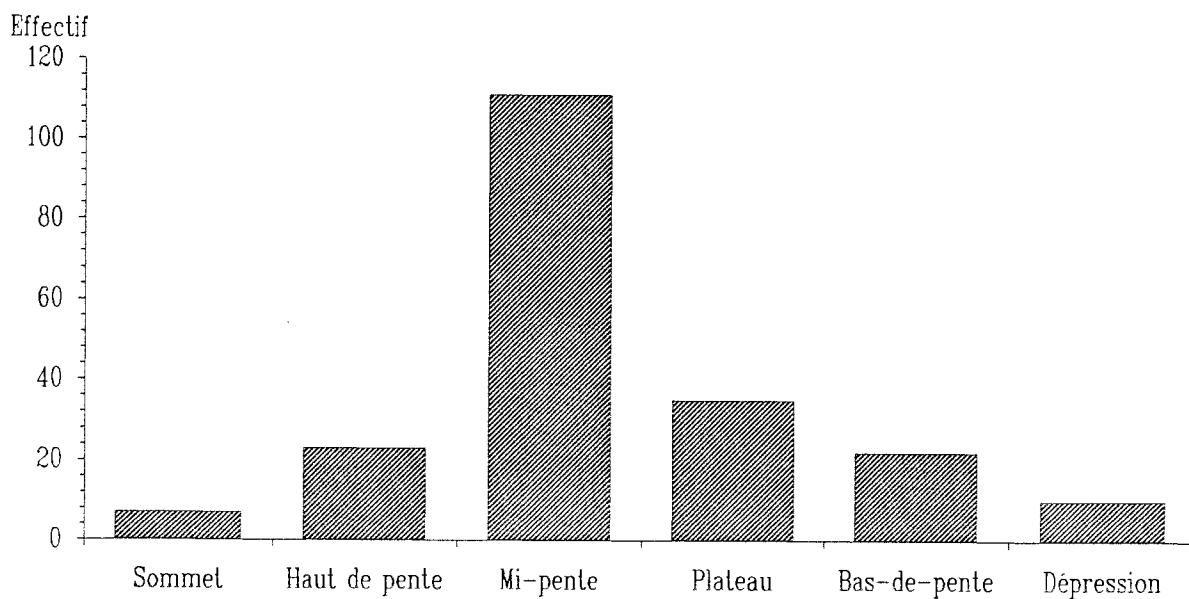


Fig. 19. Répartition de l'effectif des placettes selon la position topographique.

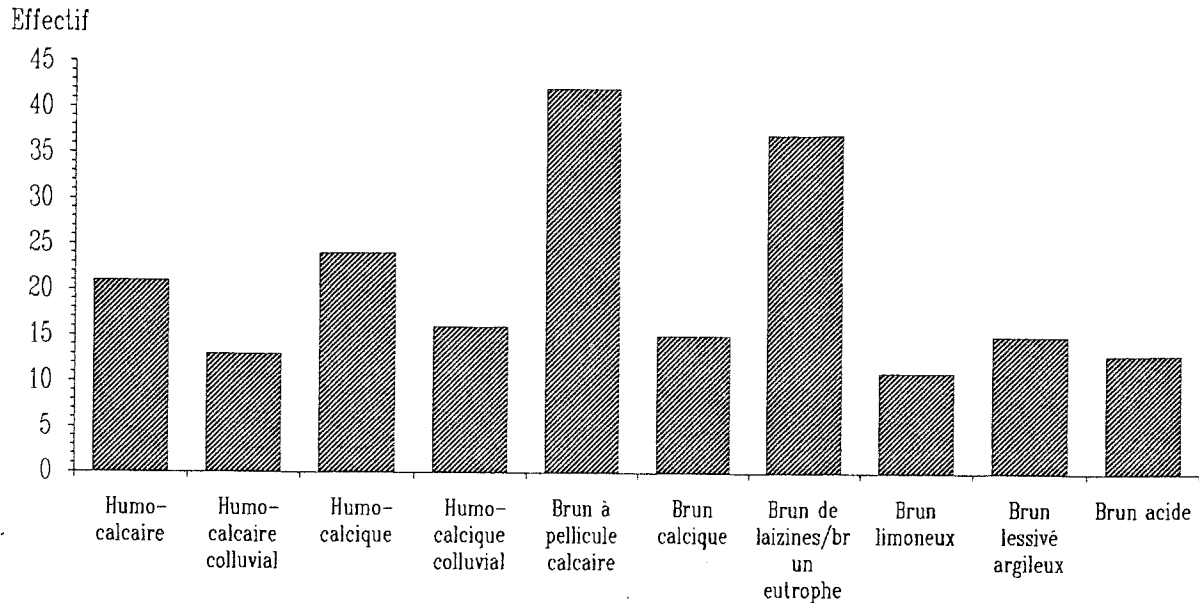


Fig. 20. Répartition de l'effectif des placettes selon le type de sol.

5.2. Structure des données dendrométriques

Sur les 1248 arbres, 63 sont prédominants (5 %), 1078 sont dominants (86,4 %) et 107 sont codominants (8,6 %). Certains aspects de l'étude dendrochronologique nécessitaient d'échantillonner des arbres d'âges très variés. En moyenne, ils sont âgés de 100 ans et les sapins de plus de 165 ans sont plus rares (fig. 21, tab. 3). Nous avons cependant carotté quelques très vieux individus âgés de plus de 250 ans, dont le doyen était âgé de 468 ans en 1989 (massif du Risoux).

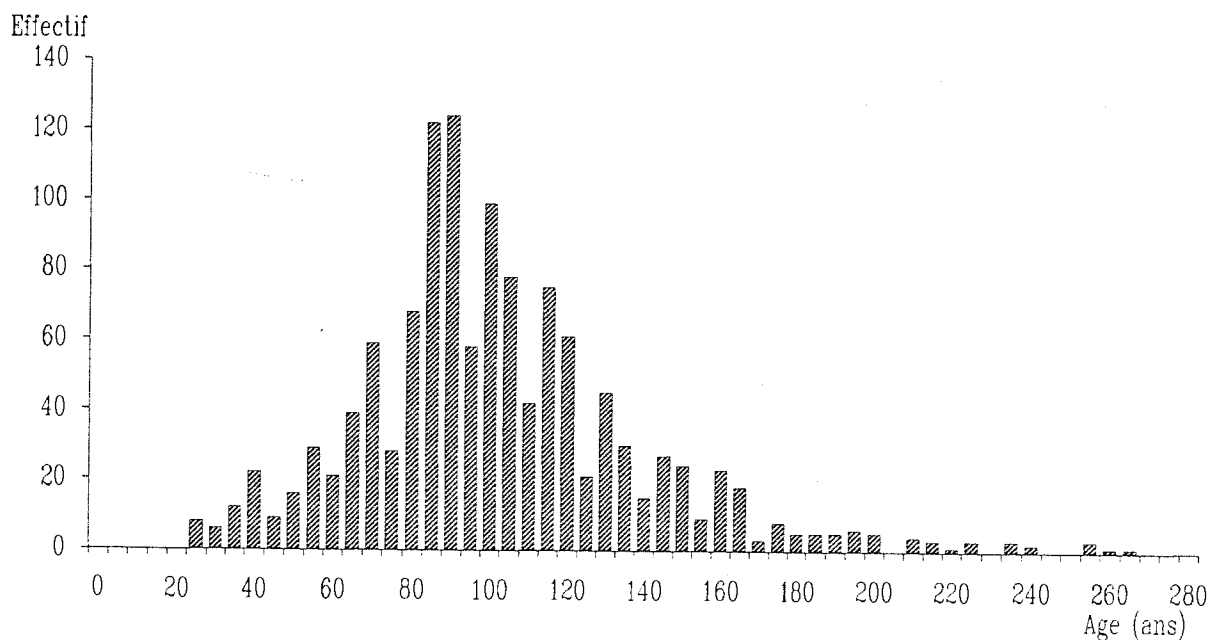


Fig. 21. Répartition de l'effectif des arbres selon l'âge en 1989 (âge à 1,30 m). Les deux plus vieux arbres, âgés de 321 et 468 ans, n'ont pas été placés sur l'histogramme.

Caractéristique	Unité	Moyenne	Ecart type
Age	ans	100,8	38,2
Circonférence à 1,30 m	cm	147,6	32,5
Diamètre à 1,30 m	cm	46,9	10,3
Couple de torsion	cm.kg	138,2	13,7
Hauteur totale	m	27,8	5,1
Longueur relative de houppier	%	35,7	13,3
Concurrence en cime	%	47,2	26,6
Manque d'aiguilles	%	17,8	12,7
Jaunissement	Classe 0 à 4	0,61	0,87
Largeur d'aubier	cm	6,9	2,4

Tab. 3. Moyennes et écart types des paramètres mesurés sur les arbres (n = 1248).

Le diamètre était généralement inférieur à 65 cm (fig. 22). Deux facteurs ont limité l'échantillonnage des plus gros sapins :

--- la sylviculture fixe le diamètre d'exploitation à 55 cm en moyenne ;

--- la longueur de la tarière de Pressler utilisée étant de 40 cm, le diamètre des arbres échantillonnés ne peut pas dépasser 80 cm.

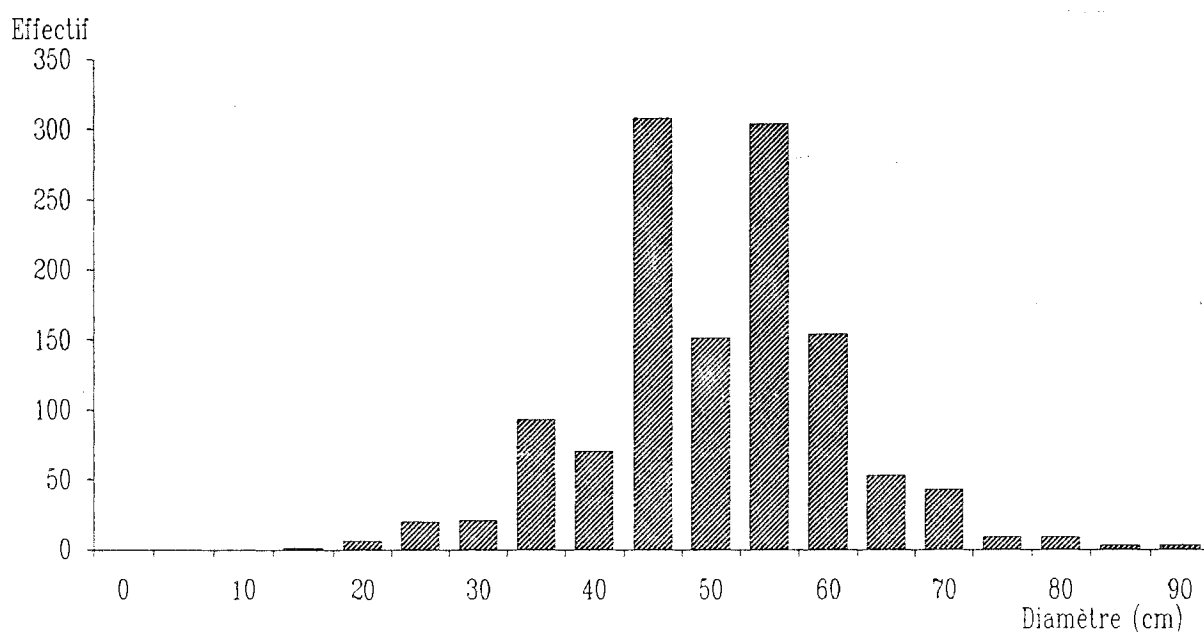


Fig. 22. Répartition de l'effectif des arbres selon le diamètre en 1989.

La hauteur totale est en moyenne de 27,8 m, et le sapin le plus grand mesure 43 m (fig. 23).

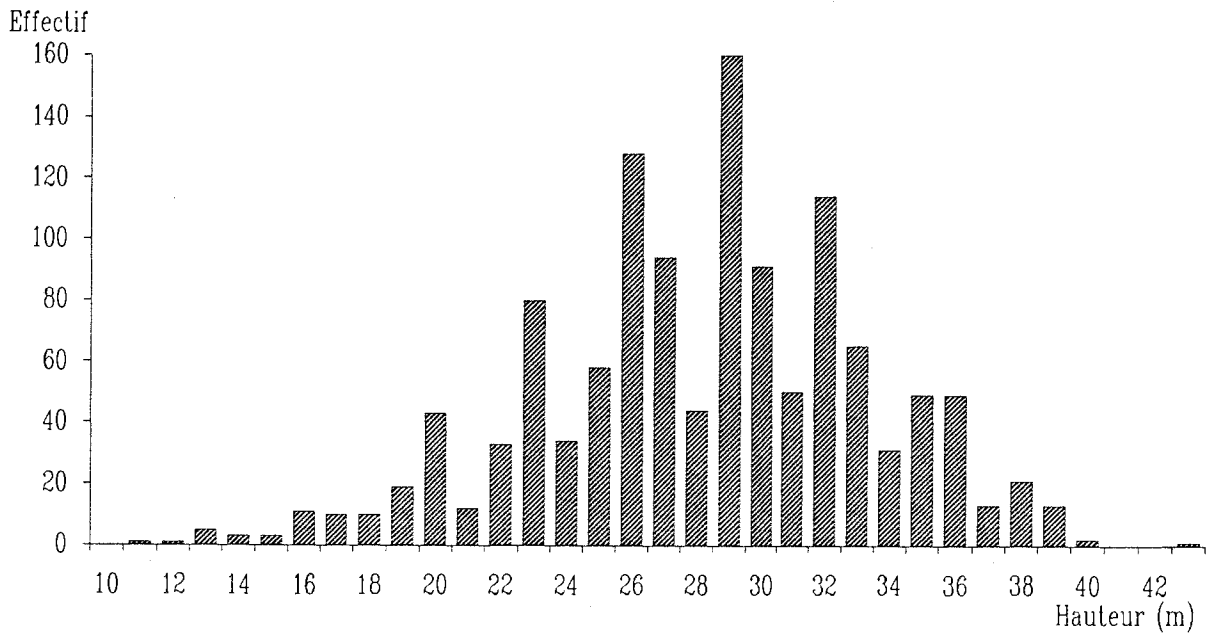


Fig. 23. Répartition de l'effectif des arbres selon la hauteur totale en 1989.

Le houppier représente 25 à 50 % de la hauteur totale pour la majorité des arbres (fig. 24). 3,6 % d'entre eux ont été fortement concurrencés car leur houppier représente moins de 20 % de leur hauteur. 13,2 % des arbres ont été très peu concurrencés au cours de leur vie et ont un houppier de plus de 50 %.

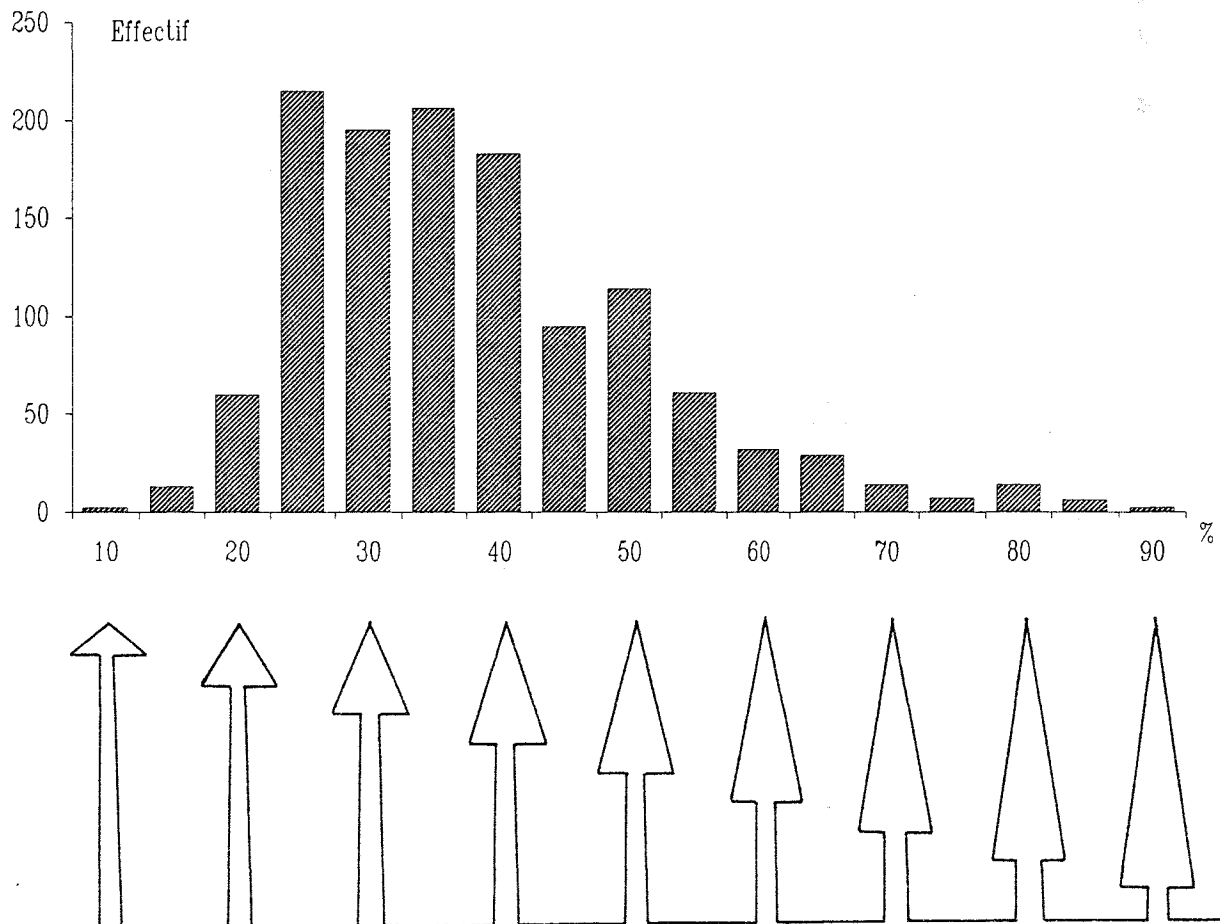


Fig. 24. Répartition de l'effectif des arbres selon la longueur relative de houppier et représentation schématisée de la morphologie correspondante.

Les degrés d'ouverture du couvert sont représentés équitablement car les pourcentages de contact entre la couronne des arbres étudiés et ses voisins sont distribués aléatoirement dans l'échantillon (fig. 25). Les arbres dominants peuvent être isolés au sein de leur étage (Cm proche de 0 %) ou au contraire serrés en peuplement dense (Cm proche de 100 %).

Les mesures de largeur d'aubier varient de 1 à 19,2 cm et la figure 26 donne la répartition de l'effectif.

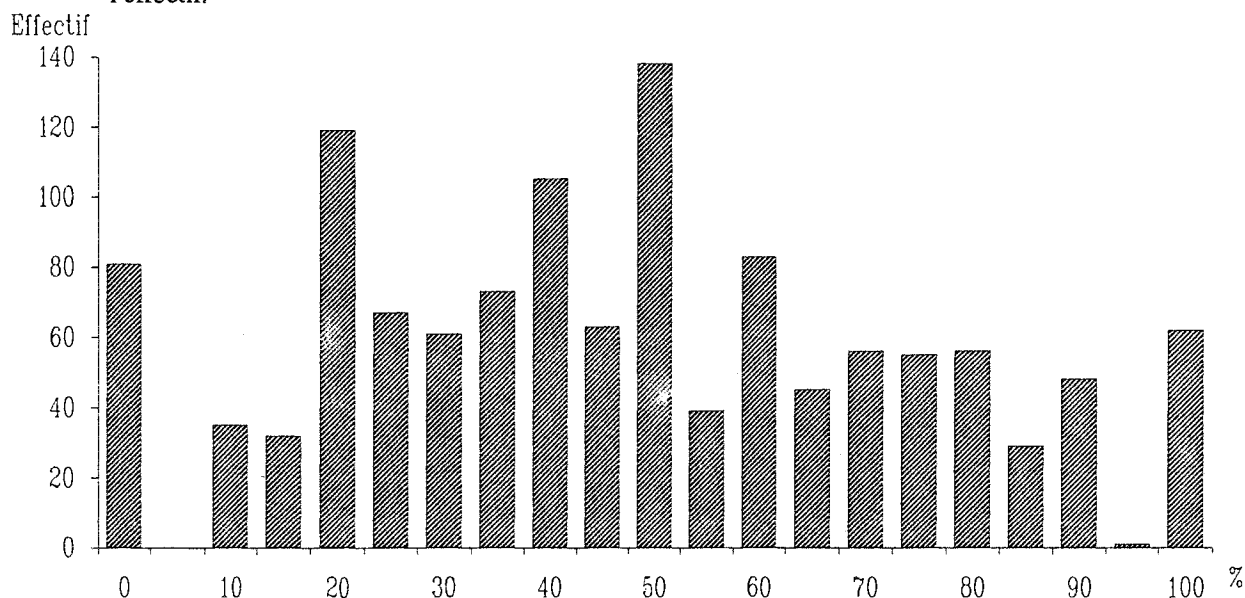


Fig. 25. Répartition de l'effectif des arbres selon le pourcentage de la circonférence du houppier en contact avec les arbres voisins.

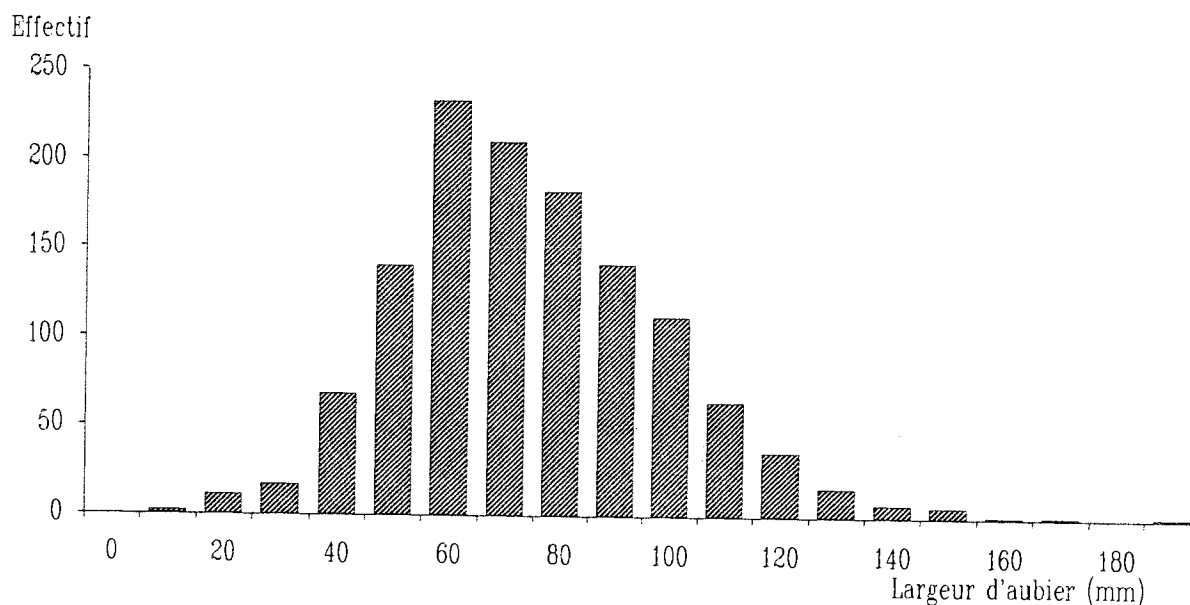


Fig. 26. Répartition de l'effectif des arbres selon la largeur d'aubier.

Ces premiers résultats, en décrivant l'aire d'étude et les arbres échantillonnés, donnent l'étendue de la variabilité écologique couverte par le Sapin. Les analyses de la végétation spontanée et des sols associés ont permis de structurer cette large gamme en unités stationnelles plus homogènes et d'en préciser les limites écologiques. C'est le thème de la seconde partie de cette étude.

DEUXIEME PARTIE

Typologie / Etat sanitaire

I. ETUDE PHYTOECOLOGIQUE

"Les principaux types de sapinières dans le massif du Jura" (Bert, 1992a)

1. Introduction

Les travaux antérieurs à cette étude ont permis d'élaborer une classification phytosociologique de la végétation, qui a été utilisée par certains auteurs lors de travaux à finalité plus typologique. Mais cette typologie était encore fragmentaire du point de vue géographique et hétérogène pour une utilisation sur l'ensemble du massif :

- Moor (1952) a étudié les associations du Fagion dans le Jura suisse ;
- Richard (1961) a traité des forêts acidophiles du Jura suisse et de la moitié nord du Jura français ;
- Guinochet (1973) a cartographié très finement une petite région au sud de Pontarlier
- Simmeray (1976) a interprété les groupements de la région de Saint-Claude ;
- Gaiffe et Schmitt (1980) ont analysé la végétation de Mouthe à Pontarlier ;
- Gillet *et al.* (1984) ont réalisé une étude cartographique de la région sud-est du massif ;
- enfin, Rameau (1988) a décrit les Hêtraies mésoneutrophiles et acidiclinales de la partie ouest du Jura.

A l'aide des 208 placettes mises en place sur l'ensemble du massif, tant dans sa partie française que suisse, notre étude de terrain a permis de rassembler les éléments nécessaires à un examen général de la variabilité stationnelle à l'échelle du massif. L'analyse a conduit dans un premier temps à identifier les associations végétales forestières déjà définies sur le Jura. Puis nous avons précisé la variabilité stationnelle de chacune d'elles afin de définir des unités stationnelles plus homogènes. Ces unités stationnelles ne correspondent pas toujours à des "types de stations" (unités parfaitement homogènes du point de vue stationnel) car l'échantillonnage a été prioritairement réalisé en fonction des objectifs de l'étude dendroécologique.

Ce chapitre présente les résultats de l'étude phytoécologique et les caractéristiques écologiques et géographiques des unités stationnelles définies.

2. Méthodes d'analyse

Les relevés floristiques en abondance-dominance ont été soumis aux analyses multivariées : analyse factorielle des correspondances (AFC) et classification ascendante hiérarchique (CAH) du logiciel SPAD N (Lebart *et al.*, 1988).

L'analyse factorielle des correspondances est essentiellement un mode de représentation graphique du tableau de contingence constitué par les 208 relevés et les 199 espèces caractérisées par leur coefficient d'abondance-dominance (Lebart *et al.*, 1977). Elle utilise deux types de variables. Les variables actives (ou

principales) déterminent les axes ; ce sont les 199 espèces de cette étude. Les variables supplémentaires ne participent pas au calcul des valeurs propres mais elles peuvent être représentées sur les plans factoriels comme le barycentre d'un groupe de relevés. Dans le cas de notre étude, par exemple, les relevés correspondant aux 9 classes d'altitude prédéfinies sont identifiés, puis le point moyen de chaque groupe est calculé. La même procédure a été employée pour toutes les variables stationnelles : type de sol, profondeur de sol, indice de climat radiatif... L'agencement des n points moyens correspondant aux n classes d'une variable au long d'un axe permet de conforter l'interprétation écologique de cet axe.

L'analyse factorielle permet d'établir la correspondance entre le nuage de points des relevés et celui des espèces. Dans un premier temps, l'interprétation de l'agencement des espèces les unes par rapport aux autres suggère les facteurs écologiques essentiels qui structurent la flore. Ceux-ci sont mis en évidence en observant le mode de regroupement des espèces, dont on connaît déjà plus ou moins le caractère indicateur (Rameau *et al.*, 1989), qui contribuent le plus à la création d'un axe. Le caractère indicateur de chaque espèce peut aussi être révélé par l'observation de ses profils écologiques en fonction des différentes variables stationnelles. Les variables supplémentaires confortent l'interprétation des axes réalisée à partir des espèces. Dans un second temps, le regroupement des placettes est interprété à l'aide de ces mêmes facteurs.

Si les relevés ont été faits dans des milieux nettement différents et distants les uns des autres, les groupes de relevés se séparent aisément sur les plans factoriels. Au contraire, si les relevés ont été réalisés au sein de gradients écologiques continus, au long d'un transect par exemple, les plans factoriels à deux dimensions montrent un nuage de points plus ou moins homogène : les relevés ne sont pas individualisés en groupes évidents *a priori*. Dans ce cas, il est nécessaire de réaliser une classification automatique des relevés.

La classification ascendante hiérarchique fournit un ensemble de classes de moins en moins fines obtenues par regroupement successif de parties. Le dendrogramme, ou arbre de classification, est obtenu de manière ascendante : on regroupe d'abord les deux relevés floristiquement les plus "proches" qui forment un "sommet" ; il ne reste alors plus que $n-1$ objets, et le processus est réitéré jusqu'à regroupement complet (Saporta, 1990). L'algorithme de SPAD N fonctionne avec le critère d'agrégation de Ward qui utilise la distance euclidienne. Les calculs peuvent être effectués sur les relevés floristiques, ce qui est objectif mais englobe les variations aléatoires de leur composition, ou sur les premiers axes de l'AFC. Dans ce cas, la classification ne prend en compte que l'information de ces axes et ignore les facteurs non interprétables ou de faible poids. Nous avons effectué la CAH sur les 10 premiers axes de l'AFC.

La qualité de l'appartenance d'un relevé à un groupe issu de la classification hiérarchique a été chiffrée à l'aide d'une nouvelle méthode : la classification par "ensembles flous". Le module FUZZY contenu dans le logiciel MODULAD (Dupouey, 1989) fonctionne selon ce principe. La classification par "ensembles flous" affecte à chaque relevé une valeur d'appartenance (variant entre 0 et 1) à chacun des groupes floristiques. Avant cette analyse, les relevés sont regroupés selon les résultats de la classification hiérarchique ; après calculs, les relevés "typiques" de chacun des groupes peuvent être distingués des relevés "hybrides", situés entre les groupes (Dupouey, 1985 ; Equihua, 1990).

Pour situer notre typologie par rapport aux travaux antérieurs et rattacher ses unités stationnelles à des descriptions antérieures, 36 relevés issus de la littérature ont été inclus dans l'analyse factorielle des correspondances en tant que relevés supplémentaires (Richard, 1961 ; Simmeray, 1976 ; Gillet *et al.*, 1984). Ces individus supplémentaires ne modifient pas l'analyse ; leur projection sur le plan formé par les deux premiers axes de l'AFC est réalisée en prenant pour référence l'ensemble des relevés propres à la présente étude.

3. Résultats

3.1. Interprétation de l'analyse factorielle des correspondances

Les trois premiers axes expliquent 14,4 % de la variance du nuage de points. Ils ont pu être interprétés en termes de facteurs écologiques qui influent sur la végétation. Les 199 espèces présentes dans plus de deux relevés et les codes qui les représentent dans les analyses sont indiqués dans l'annexe 6.

a. Axe 1 (6,2 % de la variance du nuage) :

Sur cet axe, les espèces dont le profil écologique indique une préférence pour les faibles altitudes se localisent du côté des plus faibles abscisses (fig. 27) : *Carpinus betulus*, *Cornus sanguinea*, *Crataegus laevigata*, *C. monogyna*, *Fraxinus exelsior*, *Ligustrum vulgare*, *Quercus petraea*... Au contraire, les espèces à caractère indicateur montagnard correspondent aux plus fortes abscisses : *Adenostyles alpina*, *Asplenium viride*, *Lonicera alpigena*, *Orthilia secunda*, *Ranunculus aconitifolius*, *Rubus saxatilis*, *Vaccinium myrtillus*... Par ailleurs, la projection du point moyen des 9 classes d'altitude montre un agencement très net au long de l'axe 1 (fig. 28). La corrélation entre la coordonnée sur l'axe 1 d'une placette et l'altitude est significative à 0,1 % ($r = 0,80$). Ce premier axe est donc interprété comme un gradient climatique lié à l'altitude du site.

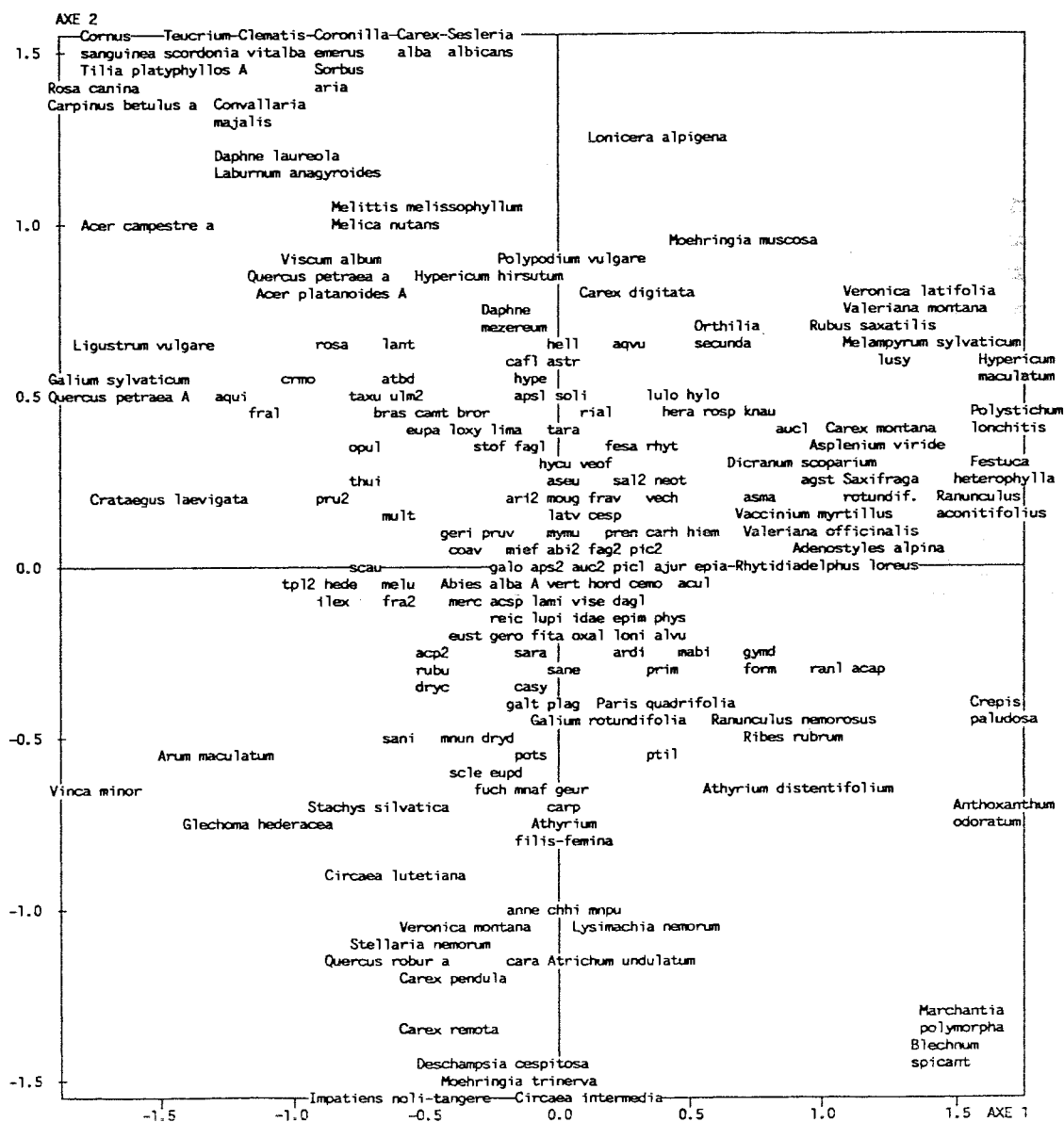


Fig. 27. Projection des 199 espèces, présentes dans plus de 2 relevés, sur le plan factoriel formé par les deux premiers axes de l'AFC. Les codes des espèces sont indiqués en annexe 6.

b. Axe 2 (4,6 % de la variance du nuage) :

Les espèces indicatrices de sols riches en squelette calcaire (sols humo-calcaires, humo-calciques) ou d'une faible décarbonatation possèdent les plus fortes coordonnées sur l'axe 2, et inversement pour les espèces les plus acidiphiles, ce qui semblerait indiquer un gradient trophique. Cependant, l'étude de la répartition des espèces sensibles au régime hydrique du sol a révélé le véritable facteur écologique exprimé par cet axe : un gradient d'humidité, ou de bilan hydrique de la station. Le bilan hydrique a été estimé grâce à la profondeur de sol, la position topographique, la pente de la station et/ou la perméabilité de la roche-mère. Les deux interprétations sont cependant compatibles car les sols calcaires sont également les moins épais (30 à 50 cm environ) et les plus secs, tandis que les sols bruns plus acides sont épais (60 à plus de 110 cm) et présents sur des stations où le drainage est inférieur aux apports d'eau latéraux (annexe 7). La projection des points moyens des variables stationnelles met en évidence les mêmes résultats, avec moins d'efficacité (fig. 28). D'autres résultats, portant notamment sur l'analyse de la croissance en hauteur des sapins, ont confirmé nettement l'interprétation de l'axe 2 relative au bilan hydrique (Bert, 1992b).

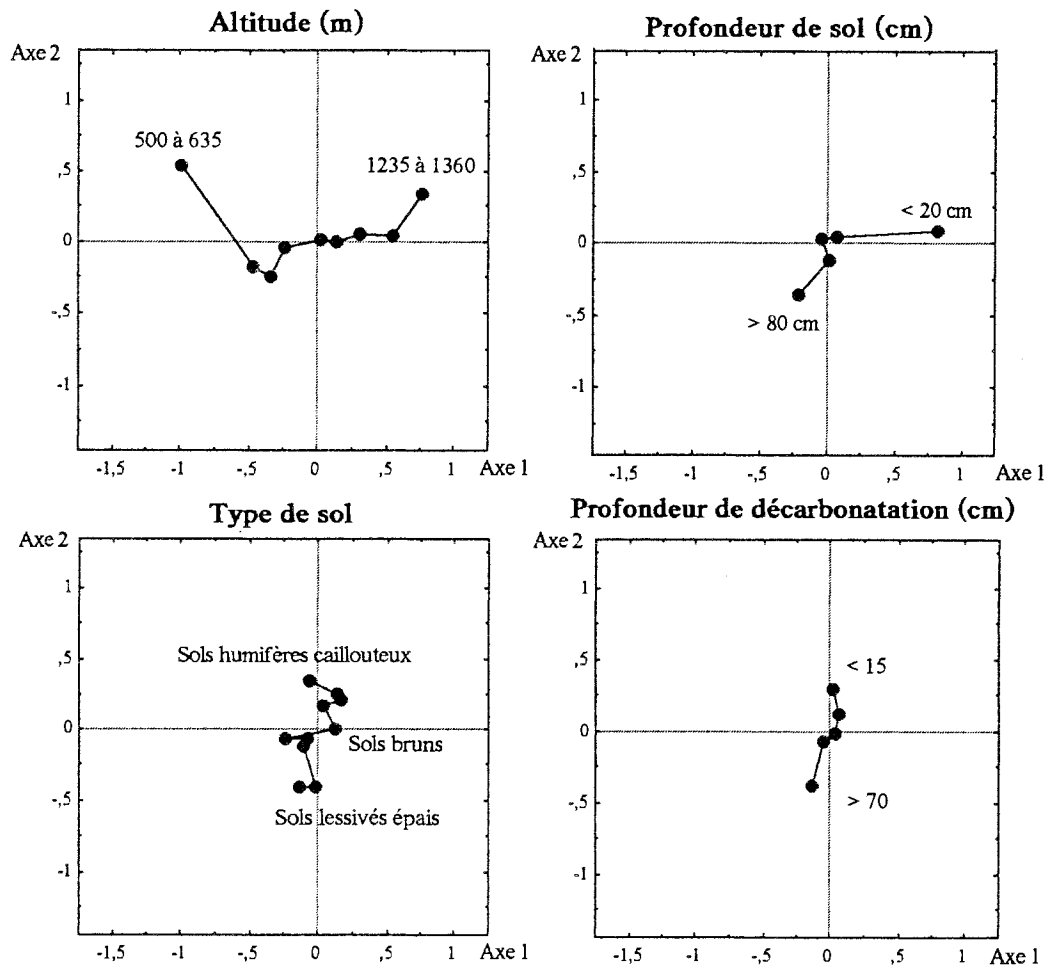


Fig. 28. Projection sur le plan formé par les deux premiers axes de l'AFC des points moyens correspondant aux relevés regroupés par classe d'altitude, de profondeur de sol, de type de sol ou de profondeur de décarbonatation.

c. Axe 3 (3,6 % de la variance du nuage) :

Les variables stationnelles n'ont pas permis une interprétation satisfaisante de l'axe 3. On a cherché à voir si la position relative des points-relevés le long de cet axe ne mettait pas en évidence une structuration d'ordre géographique à laquelle correspondrait un déterminisme écologique. Les placettes dont la coordonnée sur l'axe 3 est négative se localisent géographiquement sur la bordure ouest du Jura ; les placettes avec des coordonnées positives se localisent à l'est du massif. Par ailleurs, la répartition géographique préférentielle des espèces au sein du massif permet de les rattacher à cinq principaux types : 1. **espèces collinéennes** sur le pourtour du Jura : *Acer campestre*, *Crataegus laevigata*, *Ligustrum vulgare*, *Quercus petraea*... ; 2. **espèces montagnardes** sur la Haute-Chaîne : *Lonicera alpigena*, *Moehringia muscosa*, *Ranunculus aconitifolius*, *R. lanuginosus*, *Valeriana montana*, *Veronica urticifolia*... ; 3. **espèces xérophiles** au sud : *Carex alba*, *Coronilla emeris*, *Laburnum anagyroides*, *Teucrium scorodonia*... ; 4. **espèces continentales** situées préférentiellement au nord-est : *Lilium martagon*, *Maianthemum bifolium*, *Prunus avium*, *Sorbus mougeoti*, *Stachys officinalis*... ; 5. **espèces mésophiles ou hygroclines, subocéaniques**, plus abondantes dans le quart nord-ouest : *Carex remota*, *Impatiens noli-tangere*, *Glechoma hederacea*, *Senecio fuchsii*, *Veronica montana*... L'axe 3 révèle donc en fait un gradient de continentalité. Il apparaît au travers du dispositif car le Jura est soumis aux trois grands types d'influences climatiques : méditerranéenne, atlantique et continentale.

3.2. Structuration des relevés

L'AFC a montré que la composition floristique des groupements végétaux dépend principalement de l'action conjuguée de l'altitude, de l'humidité du sol et de leur situation géographique. La classification ascendante hiérarchique a d'abord séparé les relevés d'altitude des stations de basse altitude. Au sein de ces dernières, les stations sèches ont été séparées des stations hygrosciaphiles ; enfin, ces dernières ont été subdivisées en Hêtraies à Dentaire et Hêtraies-Sapinières (fig. 29). Finalement 11 unités stationnelles ont été identifiées et ont pu être rattachées à des unités décrites par Moor (1968), Gaiffe et Schmitt (1980), Rameau *et al.* (1980) et Rameau (1987).

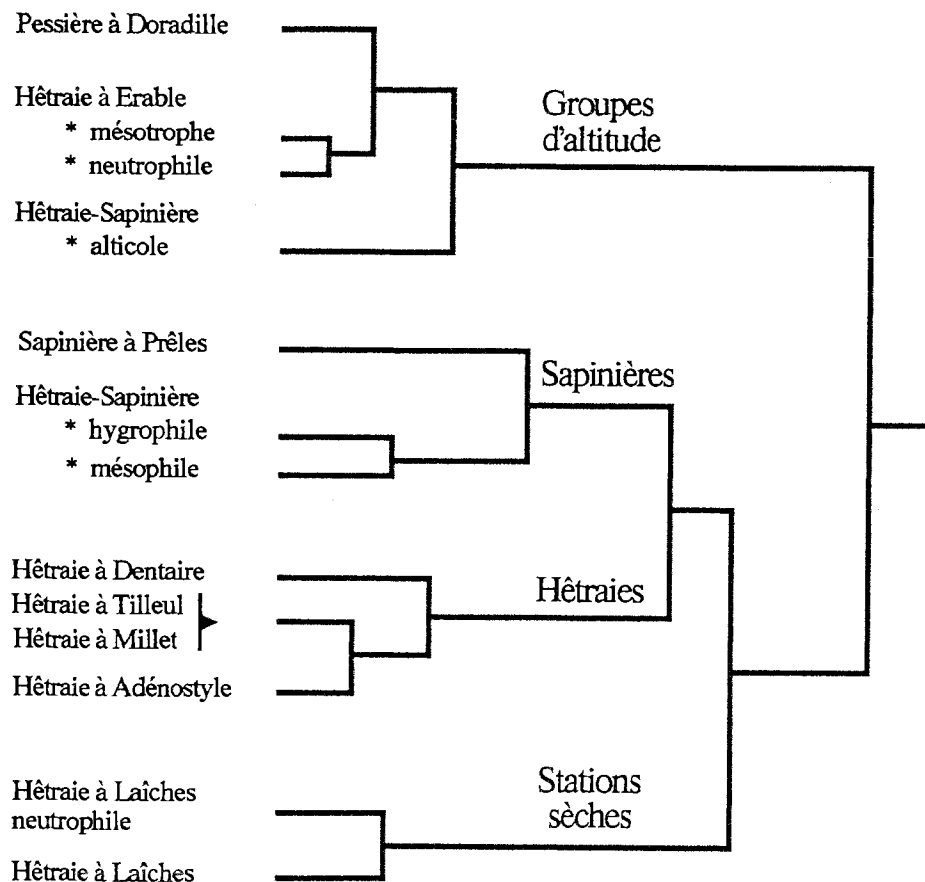


Fig. 29. Types de stations mis en évidence par classification ascendante hiérarchique. Le niveau de regroupement sur le dendrogramme indique le degré de ressemblance floristique entre les groupes.

La projection des relevés sur le plan formé par les deux premiers axes de l'AFC apparaît sur la figure 30. La représentation des groupes mis en évidence par la CAH (calculée sur 10 axes) sur cette projection en deux dimensions montrerait des ensembles assez enchevêtrés. Pour en épurer la représentation graphique, nous avons transformé ce plan en un diagramme qui combine les gradients altitudinal et hydrique, et qui montre l'amplitude de répartition écologique des diverses unités stationnelles (fig. 31). Le nuage de points et les principaux types de stations sont représentés en "3" dimensions en annexe 8.

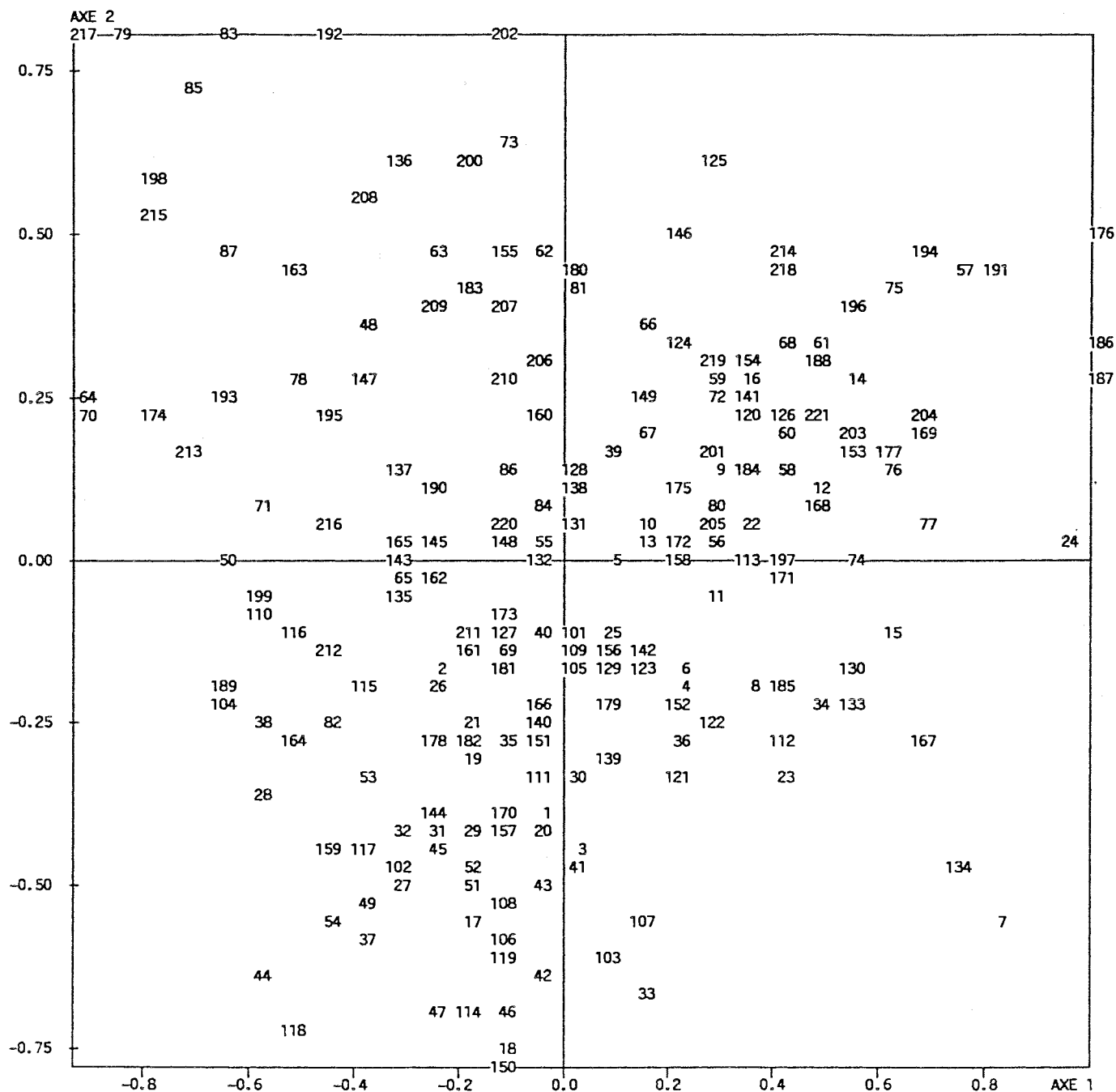


Fig. 30. Projection des 208 relevés sur le plan factoriel formé par les deux premiers axes de l'AFC. Les points situés à plus de 2,3 écarts types du centre ont été ramenés sur les bords.

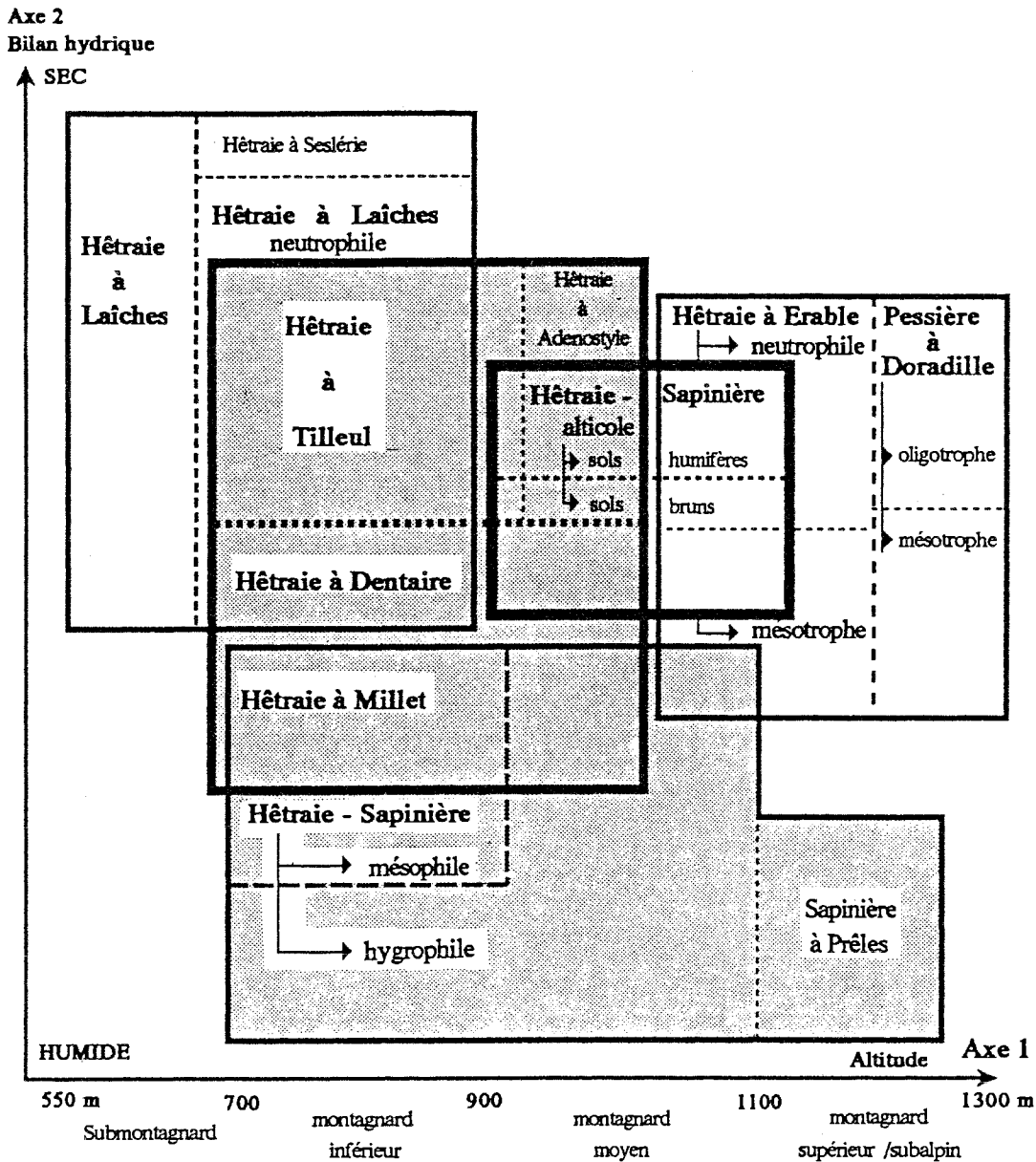


Fig. 31. Projection schématisée des groupes de relevés floristiques sur le plan formé par les deux premiers axes de l'AFC : variabilité écologique de chaque association au long des gradients d'altitude (Axe 1) et d'humidité moyenne du sol (Axe 2). Les unités stationnelles de la moitié nord du massif sont grisées.

Les facteurs essentiels qui structurent la végétation ont été utilisés pour présenter les unités stationnelles forestières sous forme d'un tableau floristique (tab. 4). Les relevés ont été ordonnés en fonction de l'altitude, exprimée par leur coordonnée sur l'axe 1. Les associations les plus collinéennes sont sur la gauche du tableau, et les plus montagnardes sont à l'autre extrémité. Le découpage présenté dans le tableau est en partie conditionné par la taille de l'échantillon réalisé ; mais certaines unités auraient sans doute pu être plus finement décomposées en augmentant le nombre de relevés.

[illegible]

Tab. 4. Composition floristique des unités stationnelles ordonnées par altitude croissante. Les espèces sont classées par groupes écologiques au sein de quatre étages bioclimatiques. Les espèces différentielles de chaque association ou sous-association sont encadrées.

Les quatre groupes d'espèces individualisés par la CAH correspondent globalement aux étages bioclimatiques submontagnard, montagnard inférieur, montagnard moyen et montagnard supérieur/subalpin. Plus précisément, certaines espèces sont effectivement bien liées à une variation d'altitude tandis que le classement d'autres espèces dans un "étage" est davantage dépendant de l'échantillon de relevés disponibles pour cette étude. Ce gradient a cependant été conservé pour classer les espèces dans le tableau afin de mettre en évidence les affinités entre espèces aux diverses altitudes. Au sein de chaque étage, les espèces ont été ordonnées par groupes écologiques, en fonction d'un gradient hydrique (prépondérant) et trophique. Les espèces différencielles de chaque groupe sont encadrées.

3.3. Associations végétales et unités stationnelles

La description des différents groupes indique leur principales différencielles floristiques, écologiques et pédologiques. Les associations végétales sont nommées selon la nomenclature européenne, reprise par Gillet *et al.* (1984). Elles sont présentées selon le gradient principal d'altitude croissante. Le tableau 5 donne les résultats des analyses effectuées sur les sols les plus typiques de l'échantillon.

3.3.1. Hêtraie à Laïches

Cette association appartient au *Carici-Fagetum* Moor 1952. Elle s'individualise floristiquement grâce à la présence d'espèces de "faible" altitude (étages submontagnard et montagnard inférieur), calcaricoles, calcicoles, neutrocalcicoles et calciclins : *Carex alba*, *Mercurialis perennis* (caractérisent le groupement), *Acer campestre*, *Carex flacca*, *Clematis vitalba*, *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna*, *Daphne laureola*, *Ligustrum vulgare*, *Lonicera xylosteum*, *Melica nutans*, *Sesleria albicans*, *Teucrium scorodonia*... Les placettes qui représentent la Hêtraie à Laïches s'étagent principalement entre 580 et 950 m d'altitude (fig. 32 et annexe 9), de préférence sur les versants chauds. Elles sont situées sur des éboulis grossiers, en position de mi-pente sur des pentes moyennes à fortes (10 à 25 degrés).

La Hêtraie à Laïches se rencontre sur des sols humifères carbonatés ou peu décarbonatés : humocalcaire ou humo-calcique. Les sapins y montrent un important manque d'aiguilles, en moyenne 21 %, et les plus forts jaunissements du feuillage.

3.3.2. Hêtraie à Laïches neutrophile

Richard (1961) a distingué deux sous-associations de Hêtraie à Laïches : le *Carici-Fagetum caricetosum albae* (Moor 1952), caractérisé par *Carex alba*, et que nous avons nommé "Hêtraie à Laïches", et une sous-association légèrement acidocline de la Hêtraie à Laïches : le *Carici-Fagetum caricetosum montanae*, caractérisé par *Carex montana*. L'analyse a distingué ce second groupement grâce à la présence d'espèces neutrocalcicoles, calciclins, neutroclins ou acidiclins : *Athyrium filix-femina*, *Carex sylvatica*, *Dryopteris dilatata*, *D. filix-mas*, *Hylocomium splendens*, *Hordelymus europaeus*, *Rubus* sp., *Rhytidiadelphus loreus*, *Tilia platyphyllos*, *Thuidium tamariscinum*... Cette sous-association se rencontre à l'étage submontagnard/montagnard inférieur entre 700 et 860 m. Le substrat est constitué par des bancs calcaires diaclasés ou concassés, ou des éboulis grossiers, en positions topographiques variées (surtout en mi-pente), sur des pentes faibles (3 à 16 degrés). Cette dernière caractéristique explique l'absence de colluvionnement au sein des sols humo-calciques ou humocalcaires. Malgré des précipitations de 1300 à 1500 mm, la réserve estimée en eau utile (70 mm) et surtout la perméabilité du substrat donnent un caractère relativement xérique aux stations de Hêtraie à Laïches. Les sapins dominants sont souvent parasités par du gui (*Viscum album*) et jaunissants. Les 24 sites qui représentent la Hêtraie à Laïches n'ont pas permis de distinguer toutes les sous-associations décrites par Moor (1972).

Sol Unité stationnelle associée	n° Placette	Horizon	Profond. cm	pH eau	Elem. Gros. % poids	A	LF	LG	SF	SG	Rés. eau sol cm limon pur	CaCO3 %	Ca		Mg	K	ST * 100 %	MO %	C %	N %	C/N
													meq	/100 g							
Humo-calcaire <i>Hétraie à Laïches</i>	207	A1 A1C	0-20 20-30	7,6 7,9	80 80	26,5 22,2	42,4 39,9	17,4 12,1	5,6 5,5	8,1 20,3	57	13,3 29	67,9 61,9	0,64 0,52	0,24 0,17			14,7 11,1	8,50 6,43	0,64	13,2
Humo-calcaire	209	A1 A1C	0-30 30-45	7,6 8	85 53	25,4 10,2	43,3 24,7	20,4 8,6	3,8 9,4	7,1 47,1	31	9,3 72,7	65,9 42	0,51 0,24	0,138 0,036	100	100	12,9 2,9	7,49 1,67	0,557 0,129	13,45 12,95
Humo-calcaire colluvial <i>Hétraie à Tilleul</i>	217	A1 A1C	0-10 10-40	7,7 8,1	65 70	29,1 21,9	41,8 38,9	17,5 24,8	6,3 8	5,3 6,4	67	4,1 10,4	59,2 53,3	0,57 0,35	0,27 0,19			9,9 4,4	5,78 2,58	0,47	12,3
Humo-calcaire colluvial	193	A1 A1C	0-10 10-40	6,9 7,9	7 90	60,4 38,3	28,6 24,9	9,4 7,5	0,9 2,5	0,7 26,8	31	0,7 31,2	50,1 58,8	1,18 0,73	0,433 0,225	100	100	12,7 5,8	7,38 3,35	0,532 0,319	13,87 10,5
Humo-calcaire sur banc <i>Hétraie-Sapinière alticole</i>	75	A1 A1C	0-30 30-50	7,5 7,9	95 75	29,5 23,9	47,6 36,9	17,2 25,9	3,4 9,2	2,3 4,1	60	3,3 4,3	77,6 60,5	0,88 0,63	0,26 0,21			22,1 8,6	12,90 4,98	0,81	15,9
Humo-calcaire sur banc	214	A1 A1C	0-25 25-40	7,3 7,7	93 85	34,9 21,8	51,7 28,8	9,4 18,2	3 1,6	1 12,6	25	2 6,3	78,1 76,7	1,11 0,88	0,236 0,115	100	100	24,1 12,4	14,01 7,23	1,089 0,648	12,87 11,16
Humo-calcaire sur banc	39	A1C	0-30	7,5	90	25,9	52,8	18,2	1,6	1,5	24	2,2	64,1	0,86	0,257	100	100	16,8	9,75	0,717	13,6
Humo-calcaire sur banc	188	A1C	0-40	7,4	84	32,8	43,2	18,4	3,6	2	28	2,5	65,1	0,81	0,149	100	100	16,6	9,67	0,695	13,91
Humo-calcaire colluvial	10	A1 A1C	0-20 20-50	7,5 8	75 90	59,5 36,2	30,5 26,2	8,3 8,9	1,1 3,6	0,6 25,1	57	2,7 28,9	75 62	1,19 0,63	0,42 0,21			20,7 8,4	12,00 4,86	0,85 0,45	14,1 10,9
<i>Hétraie à Adénostyle</i>	33	A1 (B)	0-15 15-40	5,6 7,4	4 45	33,7 35,7	41,5 40	21,6 21,4	2,7 2,4	0,5 0,5	88	0	13,1	1,05	0,53			8,6 3,7	5,01 2,12	0,36	14
Brun à pellicule calcaire <i>Hétraie-Sapinière mésophile</i>	13	A1 (B)	0-15 15-30	6,7 7,6	50 80	68,3 66,3	19,9 20,8	7,9 8,2	3 3	0,9 1,7	29	0,4 3	53,2 68,4	1,13 0,77	0,425 0,365	100	100	15,5 11,7	9,01 6,78	0,656	13,73
Brun calcaire <i>Hétraie à dentaire</i>	65	A1 (B)	0-15 15-30	6,6 7,5	15 35	45,8 32	28,8 33,7	14,6 23,2	7,4 7,2	3,4 3,9	75	0,5 1,5	37,7 49,1	1,18 0,51	0,29 0,24			12,6 6,9	7,31 3,98	0,56	13
Brun calcaire colluvial	6	A1 (B)	0-15 15-30	6,2 7,6	4 39	53,7 53,8	28,1 27,5	16 16,4	1,6 1,6	0,6 0,7	39	0,3 1	37,5 44,3	1 0,54	0,369 0,246	94	100	12,4 5,4	7,20 3,15	0,543	13,26
Brun humifère de laïzines <i>Hétraie à Erable mésotrophe</i>	77	A1 (B)	0-25 25-50	6,7 7,7	0 80	43 22	32,7 25,7	11,7 24,1	8 18	4,6 10,2	75	0,5 4,3	48,9 63,2	0,54 0,32	0,23 0,19			18,0 11,1	10,50 6,44	0,79	13,2
Brun humifère de laïzines	11	A1 (B)	0-20 20-70	6,2 7,2	0 0	30,7 39,9	44,1 36,9	17,5 16	6 5,7	1,7 1,5	77	0,4 0	27,6 20,6	0,95 0,58	0,202 0,202	93	100	11,0 2,9	6,40 1,71	0,433	14,78
Brun humifère de laïzines	68	A1 (B)	0-6 6-60	4,5 6,4	50 50	36,3 41,6	33,4 28	16,3 14,5	12,3 14,4	1,7 1,5	72	0 0	19,7 24,6	1,25 0,69	0,397 0,191	48	96	24,8 5,4	14,41 3,11	0,687	20,98
Brun limoneux <i>Hétraie-Sapinière hygrophile</i>	21	A1 (B)	0-15 15-100	5 5,3	0 0	27,8 35,8	47,6 38,6	20,5 21,1	3,7 4	0,4 0,5	188	0	9,4	1,33	0,44			10,4 3,1	6,07 1,81	0,49	12,5
Brun limoneux	117	A1 (B)	0-5 5-45	4,9 5,6	0 0	27,7 34,5	45,7 44,2	24,1 18,6	1,7 1,9	0,8 0,8	79	0	9,9	0,86	0,282	46	60	10,7 3,2	6,22 1,86	0,48	12,96
Brun limoneux colluvial	118	A1 (B)	0-10 10-60	4,4 4,7	0 0	24,3 27,1	43,9 42,3	29,4 28,4	1,8 1,7	0,6 0,5	164	0	1,4	0,31	0,221	13	6	5,7 1,3	3,32 0,75	0,264	12,58
Brun lessivé argileux <i>Hétraie-Sapinière hygrophile</i>	42	A1 A2	0-8 8-25	4,7 4,5	0 0	19,7 23,5	37,2 35,8	26,7 24,2	16,2 15,8	0,2 0,7	110	0	3,7	0,36	0,25			5,6 2,2	3,25 1,28	0,24 0,08	13,7 16,2
Brun lessivé argileux	20	A1 (B)	0-20 20-70	4 7	0 0	21,5 51,1	41,7 28	29,9 16,8	6,4 3,7	0,5 0,4	86	0	0,3	0,11	0,123	4	4	4,4 1,3	2,53 0,76	0,102	24,8
Brun acide <i>Hétraie à Millet</i>	129	A1 (B)	0-10 10-100	4,8 5	10 15	16,9 18,1	21,2 21,5	15,9 15	26,8 26,5	19,2 18,9	100	0	2,4	0,32	0,11			4,3 1,1	2,49 0,64	0,16	15,6
Brun acide	178	A1 (B)	0-20 20-110	5,6 5,7	8 15	19,7 20,2	32,6 32,8	18,4 18,3	18,3 17,5	11 11,2	144	0	11,2	0,37	0,17	75	62	5,5 1,3	3,22 0,75	0,242	13,31

Tab. 5. Résultats de l'analyse d'un échantillon des 10 principaux types de sols de sapinières jurassiennes et unités stationnelles correspondantes (analyses effectuées au Laboratoire d'analyse des sols. INRA-Arras). Les valeurs de Ca échangeables supérieures à 20 meq/100 g sont biaisées par la dissolution d'une partie du calcaire du sol.

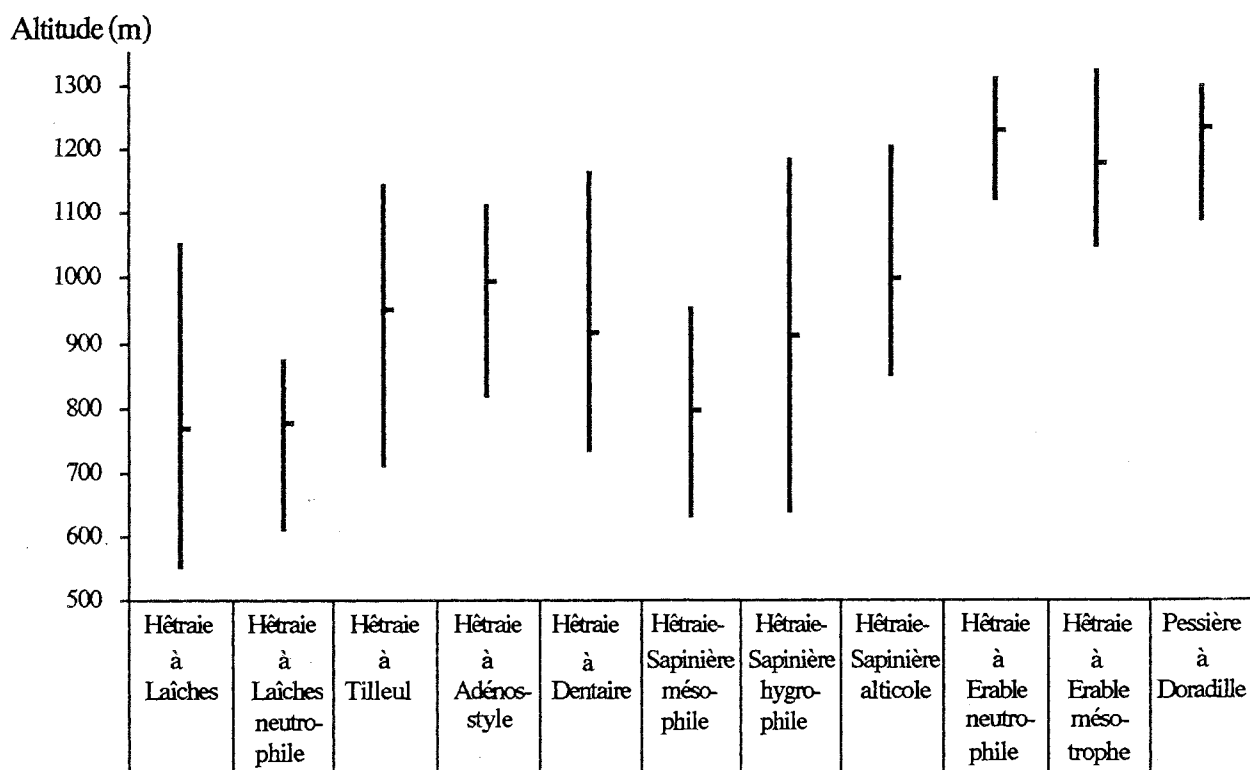


Fig. 32. Altitude moyenne (petit trait horizontal) et amplitude de répartition des types de station selon l'altitude.

3.3.3. Hêtraie à Sesslerie

L'association *Seslerio-Fagetum* a été décrite par Moor (1952) ; elle est caractérisée par *Sesleria albicans*. Elle se rencontre sur les stations les plus sèches, sur des sols carbonatés superficiels. Un seul site la représente dans notre échantillon, et nous l'avons regroupé avec ceux de la Hêtraie à Laïches.

3.3.4. Hêtraie à Tilleul

Le *Tilio-Fagetum* Moor 1952 se rencontre sur pente forte (12 à 35 degrés) et peu stabilisée, en position de haut de pente ou de mi-pente, entre 800 et 1050 m. La flore est marquée par la présence d'espèces calcicoles : *Acer campestre*, *Daphne laureola*, *Helleborus foetidus*, *Melittis melissophyllum*, *Melica nutans*, *Tilia platyphyllos*... L'abondance d'espèces neutroclines et neutronitroclines la distinguent de la Hêtraie à Laïches neutrophile : *Acer pseudoplatanus*, *Euphorbia amygdaloides*, *Fissidens taxifolius*, *Lilium martagon*, *Phyteuma spicatum*, *Prenanthes purpurea*, *Solidago virgaurea*... Les stations sont exposées au nord-ouest ou au nord-est, et plutôt au nord si l'altitude est faible.

Les substrats sont drainants : banc calcaire concassé ou éboulis. Les sols sont le plus souvent du type humo-calcaire colluvial (CALCOSOL humique caillouteux sur éboulis, selon le Référentiel Pédologique) ou humo-calcaïque ; ils renferment peu de terre fine entre les éléments du squelette calcaire, ce qui les distingue des sols de la Hêtraie à Dentaïre. Ce type de sol est formé de deux horizons très caillouteux (plus de 65 % en poids), riches en matière organique, aux pH élevés (pH eau = 7.7 dans l'horizon A1 et 8 dans le A1C) ; la terre fine fait effervescence sous l'action de l'acide et contient 50 à 100 g de CaCO₃ total par kg. Les sols humo-calcaires ont une épaisseur de 30 à 55 cm et leur réserve en eau est très faible : environ 60 mm.

3.3.5. Hêtraie à Dentaïre

Les stations de Hêtraie à Dentaïre font partie du *Dentario-Fagetum* Moor 1952 Th. Müll. 66. L'association est caractérisée par *Fagus sylvatica*, *Cardamine heptaphylla* et *Actaea spicata*. Les sols, à réserve en eau, assez importante, expliquent le caractère mésophile de la flore de ces stations : *Acer pseudoplatanus*, *Bromus ramosus*, *Carex sylvatica*, *Circaea lutetiana*, *Fraxinus exelsior*, *Geranium robertianum*, *Paris quadrifolia*, *Prenanthes purpurea*, *Sambucus nigra*, *Sanicula europaea*, *Plagiomnium undulatum*... Ce groupement est très répandu à l'étage montagnard moyen, entre 800 et 1050 m, sur des pentes moyennes de 6 à 22 degrés. Il se rencontre principalement sur des substrats calcaires drainants (banc diaclasé ou concassé, éboulis) qui permettent l'existence de sols bruns calciques (CALCISOL argileux, selon le Référentiel Pédologique). La flore traduit le caractère calcicole ou neutrocalcicole du milieu : *Cardamine heptaphylla*, *Mercurialis perennis*, *Mycelis muralis*, *Fissidens taxifolius*... Les précipitations, comprises entre 1400 et 1600 mm/an, et réparties régulièrement, fournissent l'humidité nécessaire à la croissance du Hêtre. La moyenne annuelle des températures oscille entre 7 et 8° C (Simmeray, 1976).

Le sol brun calcique est décarbonaté sur la majeure partie de son profil. L'horizon A1, de 15 cm, est limono-argileux et contient 15 % de cailloux calcaires ; son pH est de 6,6. L'horizon (B), de 15 cm, est plus argileux et plus caillouteux (45 % en poids). La base du profil est un horizon de 10 cm en farine calcaire argileuse. La réserve en eau estimée est meilleure que celle des sols humifères : 75 mm d'eau utile.

L'analyse factorielle des correspondances a regroupé avec les relevés de Hêtraie à Dentaïre quelques relevés localisés sur des moraines au pied du Jura Suisse. Ces sites montrent une flore plus acidophile : *Galeopsis tetrahit*, *Galium rotundifolium*, *Milium effusum*, *Maianthemum bifolium*... Les résidus granitiques ou gneissiques des moraines d'origine alpine permettent l'existence de sols bruns acides (BRUNISOL désaturé sur moraines acides). La végétation qui recouvre ce type de sol est à rapprocher de la Hêtraie à Millet étalé ou *Milio-Fagetum* Frehner 1963. Elle peut se rencontrer sur des placages de limons recouvrant le substrat calcaire, limons à l'origine de sols bruns lessivés (Rameau, 1988). De même, quelques relevés effectués sur des moraines alpines présentent des ressemblances avec la Hêtraie à Luzules (*Luzulo-Fagetum* Meus. 1937), qui se distingue des Hêtraies calcicoles par *Luzula luzuloides*, *Luzula nivea*, *Veronica officinalis* et *Galium rotundifolium* (Richard et Favarger, 1960). Mais leur faible nombre ne nous a pas permis d'individualiser nettement ce groupe.

Le sol brun acide est épais (75 à plus de 110 cm) et acide (pH eau A1 : 4,8). Il est caractérisé par un horizon (B) de 70 cm issu de dépôts morainiques acides de faible taille granulométrique : 45 % de sables et 37 % de limons dans la terre fine. Cette composition lui confère une bonne réserve en eau utile (environ 100 mm).

Nous avons vu au paragraphe 3.1.b que l'axe 2 a été interprété comme un gradient de bilan hydrique croissant allant globalement de pair avec un gradient de pH décroissant. Dans le détail, ce parallélisme n'est cependant pas toujours vérifié : les sols bruns calciques, peu acidifiés, côtoient les sols bruns acides au centre du nuage de points projeté sur le plan 1x2 de l'AFC. Cependant, ce regroupement de sites calcicoles avec des sites acidiphiles peut se comprendre en considérant la réserve en eau assez semblable de ces sols, proche de 75 à 100 mm.

3.3.6. Hêtraie à Adénostyle

Quelques relevés, très proches floristiquement de la Hêtraie à Tilleul, ont pu être rattachés à la Hêtraie à Adénostyle. L'*Adenostylo-Fagetum* Moor 1971 s'individualise grâce à quelques espèces neutrocalcicoles ou ne craignant pas les variations d'humidité du sol : *Adenostyles alpina*, *Carex flacca*, *Centaurea montana*, *Hypericum hirsutum*, *Lathyrus vernus*, *Stachys officinalis*... Le peuplement est habituellement dominé par le Hêtre associé à l'Erable Sycomore. Le Sapin et l'Épicéa peuvent dominer aux

altitudes moyennes et supérieures, ce qui indique que la Hêtraie à Adénostyle n'est pas une forêt pionnière. Cette association se rencontre entre 900 et 1100 m, sur des éboulis grossiers, des bancs calcaires concassés, en position sommitale ou de mi-pente, sur des pentes 8 à 27 degrés. Elle constitue un groupement vicariant altitudinal de la Hêtraie à Tilleul (Moor, 1971).

Les sols humifères sont le plus souvent du type humocalcique colluvial (CALCISOL humique caillouteux sur éboulis). L'horizon A1 de 20 cm est constitué de 75 % de cailloux calcaires de 2 à 20 cm, la terre fine est très organique : 20 à 30 % de matière organique ; l'horizon brun A1C de 30 cm contient 90 % de cailloux calcaires de moins de 10 cm de diamètre. La terre fine de l'horizon A1, totalement décarbonatée, est constituée d'un complexe argilo-humique à forte capacité d'échange cationique pouvant fixer plus de 70 meq de calcium pour 100 g de terre, ce qui est le maximum pour les sols échantillonnés. Par contre, en raison de leur granulométrie, ces sols ont la plus faible réserve en eau potentielle : 60 mm. Ce groupement se rencontre également sur des sols humocalcaires.

3.3.7. Hêtraies-Sapinières

L'*Abieti-Fagetum* Oberd. 38 em. 1957 est fortement représenté dans notre échantillon (53 % des relevés). Elle est caractérisée par *Festuca altissima* et *Hordelymus europaeus*. La CAH la subdivise en deux groupes bien distincts : d'une part, les stations d'altitude moyenne, qui rassemblent les sous-associations "mésophile" et "hygrocline" ; d'autre part, un ensemble de stations sur des substrats plus drainants qui constituent la sous-association d'altitude ou "alticole". Les deux premières sous-associations sont constituées de peuplements très sains ; la défoliation moyenne est de 15 % et le jaunissement est très peu fréquent. Les plantations réalisées sur la bordure Ouest du massif appartiennent à ces groupements, de même que les plus belles forêts du massif : forêt de Levier, forêt de La Joux. La Hêtraie-Sapinière alticole est plus défoliée (19 %) et plus jaunissante que la moyenne des peuplements.

* **Hêtraie-Sapinière mésophile** : toutes ses espèces les plus caractéristiques appartiennent préférentiellement à l'étage montagnard inférieur ; elle partage ce dernier avec la Hêtraie à Laïches neutrophile, mais se développe dans des milieux nettement moins secs et moins calcaires, entre 710 et 880 m. C'est pourquoi les espèces calcicoles, peu représentées, laissent la place aux espèces neutroclines à acidiclinales : *Arum maculatum*, *Athyrium filix-femina*, *Carex sylvatica*, *Circaea lutetiana*, *Dryopteris dilatata*, *Glechoma hederacea*, *Veronica montana*... Cette forme de Hêtraie-Sapinière se rencontre surtout sur des plateaux en bancs calcaires diaclasés et parfois sur des éboulis sur pente faible (4 à 19 degrés). Les précipitations sont de 1300 à 1500 mm à ces altitudes. Cette sapinière est la plus riche en Sapin de tous les groupes ; elle est exclusivement traitée en futaie régulière sous laquelle la végétation herbacée est moins abondante que sous les autres sapinières.

Les sols sont des sols bruns de laizines (dans les fentes des lapiaz), bruns limoneux et surtout bruns à pellicule calcaire (BRUNISOL saturé, argilo-limoneux, mésosaturé en surface). Ce type de sol est constitué d'un horizon A1 de 15 cm non calcaire, limono-argileux sans cailloux, à pH 5,6, et d'un horizon (B) de 25 cm argilo-limoneux qui contient 45 % de cailloux calcaires décomposés par l'eau sur leur surface en une pellicule calcaire d'altération. La réserve en eau totale est assez bonne : 90 mm.

* **Hêtraie-Sapinière hygrophile** : elle est constituée des stations sur lesquelles le bilan hydrique est le plus favorable. La flore caractéristique comporte des espèces neutroclines, neutroclinoles et surtout des espèces mésophiles ou hygroclines : *Anemone nemorosa*, *Atrichum undulatum*, *Cardamine pratensis*, *C. flexuosa*, *Carex remota*, *C. pendula*, *Circaea intermedia*, *Impatiens noli-tangere*, *Lysimachia nemorum*, *Plagiomnium affine*, *P. punctatum*, *P. undulatum*, *Plagiochila asplenoides*... Cette Hêtraie-Sapinière est étendue entre 790 et 1030 m, sur des substrats assez imperméables : des marnes, des bancs calcaires compacts ou diaclasés situés au fond de vastes dépressions, sur des plateaux, en position de bas de pente ou sur pente faible (3 à 14 degrés).

Les types de sols qui lui sont associés sont des sols bruns à pellicule calcaire ou des sols bruns eutrophes, les plus fréquents étant les sols bruns limoneux (BRUNISOL saturé, limoneux, pachique, mésosaturé en surface) et les sols bruns lessivés argileux (BRUNISOL désaturé, luvique, argileux).

--- les sols bruns limoneux, formés à partir de limons éoliens post-glaciaires (Pochon, 1978) sont les plus épais de tous, plus de 80 à 110 cm, et ne contiennent pas de calcaire. Ils sont constitués d'un horizon A1 de 15 cm à pH 5 et d'un horizon (B) comportant 60 % de limons et 30 % d'argile. Ces caractéristiques leur confèrent la meilleure réserve en eau : 190 mm.

--- les sols bruns argileux comportent un horizon A1 limoneux brun foncé de 8 cm avec peu de matière organique (5,6 %, pH 4,5), un horizon A2 de 20 cm brun-jaunâtre limono-argileux à pH 5,2 sans calcaire et un horizon (B) de 40 à 80 cm argileux, sans cailloux. Ces sols profonds, situés sur des stations de bas-de-pente ou des dépressions, ont une réserve en eau estimée de l'ordre de 110 mm.

* **Hêtraie-Sapinière alticole** : entre 900 et 1100 m, la Hêtraie-Sapinière s'enrichit en espèces de l'étage montagnard supérieur et en espèces acidiclinales : *Asplenium viride*, *Dicranum scoparium*, *Festuca altissima*, *Hylocomium splendens*, *Moehringia muscosa*, *Orthilia secunda*, *Rhytidiadelphus triquetus*, *R. loreus*, *Ribes alpinum*, *Rosa pendulina*, *Rubus saxatilis*, *Vaccinium myrtillus*... Ce groupement se localise sur les substrats perméables : bancs calcaires diaclasés ou concassés, éboulis fins ou grossiers, sur des pentes de 0 à 22 degrés. Les précipitations s'élèvent à 1600-1900 mm et la température moyenne est de 6 à 7° C.

Deux variantes se distinguent en fonction du type de sol : la majorité des sols sont humifères (variante à sols humifères), particulièrement humo-calciques sur banc concassé (CALCISOL humique, caillouteux, argileux, sur calcaire concassé) ; on peut également rencontrer des sols bruns à pellicule calcaire ou bruns de laizines (variante à sols bruns eutrophes superficiels). Les sols humo-calciques sur banc concassé sont constitués d'un horizon LA0 de 5 cm organique fibreux brun rougeâtre qui comporte 90 % de cailloux calcaires anguleux ; l'horizon A1 de 20 cm, gris très foncé, est également riche en cailloux de faibles dimensions, la terre fine est très organique (25 à 40 % de matière organique), son pH est de 7,5 ; l'horizon A1C de 20 cm est un peu plus clair, plus argileux que son homologue du type "colluvial" mais également décarbonaté et riche en calcium (60 à 70 meq). Ce type de sol, rencontré sur des bancs calcaires purs, durs et très finement concassés, présente une mauvaise réserve en eau : 60 mm.

L'étage montagnard supérieur est le domaine de deux associations dans lesquelles le sapin laisse progressivement la place à l'épicéa : la Hêtraie à Erable et la Pessière à Doradille (annexe 9). Les précipitations totales varient entre 1800 et 2600 mm, et la température moyenne est inférieure à 5° C.

3.3.8. Hêtraies à Erable

La Hêtraie à Erable, dominée par le Hêtre et l'Erable sycomore, se rencontre entre 1100 et 1300 m, en situations froides. Les espèces à tempérament montagnard caractérisent ce groupement de l'*Aceri-Fagetum* Bartsch 1940 : *Festuca altissima*, *Moehringia muscosa*, *Polystichum aculeatum*, *Ranunculus aconitifolius*, *R. lanuginosus*, *Rosa pendulina*, *Rubus saxatilis*, *Saxifraga rotundifolia*, *Valeriana montana*, *Veronica urticifolia*... Deux sous-associations se distinguent selon le caractère plus ou moins mésotrophe de la flore, en relation avec le type de sol.

* **Hêtraie à Erable neutrophile** : sur les substrats drainants (bancs concassés, éboulis) à sols humifères sur pentes assez fortes (5 à 32 degrés). Les espèces différentielles calcicoles, neutrocalcicoles ou neutroclines peuvent s'accommoder de sols assez secs : *Corylus avellana*, *Festuca altissima*, *Lonicera alpigena*, *Moehringia muscosa*, *Sorbus aria*, *Valeriana montana*, *Veronica urticifolia*... Cette sous-association se rencontre sur des sols assez semblables à ceux de la Hêtraie-Sapinière alticole mais, en plus de certaines

différences floristiques, elle se localise sur des pentes plus prononcées et à des altitudes supérieures (200 m plus haut en moyenne). Cette dernière caractéristique est reflétée dans la flore par un enrichissement en espèces montagnardes : *Acer pseudoplatanus*, *Adenostyles alpina*, *Lonicera alpigena*, *Saxifraga rotundifolia*, *Senecio fuschii*, *Valeriana montana*, *Veronica urticifolia*... Les sapins de cette unité ont montré les plus fortes défoliations (22,6 % en moyenne) et le jaunissement est juste un peu inférieur à celui des Hêtraies à Laïches.

* **Hêtraie à Erable mésotrophe** : sur les substrats moins drainants couverts par des sols habituellement plus désaturés : bruns à pellicule calcaire, bruns calciques ou bruns de laïzines. Les espèces sont neutrophiles à acidiclinales, et certaines d'entre elles indiquent un bilan hydrique plus favorable que pour l'autre sous-association : *Athyrium filix-femina*, *Carex sylvatica*, *Fissidens taxifolius*, *Geum urbanum*, *Lysimachia nemorum*, *Plagiomnium undulatum*, *Paris quadrifolia*, *Plagiochila asplenoides*, *Primula elatior*, *Ranunculus lanuginosus*... Quelques plantes de mégaphorbiaies, telles que *Cicerbita alpina* ou les renoncules peuvent s'y développer considérablement.

3.3.9. Pessière à Doradille

Cette association de l'*Asplenio-Piceetum* Kuoch 1954 se rencontre sur les plateaux de haute altitude (1150 à 1310 m) formant des lapiaz : bancs calcaires découpés en gros blocs. L'épicéa est davantage présent qu'au sein des autres groupements, ainsi que *Asplenium viride* (petite fougère : la doradille). Les espèces acidiclinales ou acidiphiles différencient la station : *Anthoxanthum odoratum*, *Dicranum scoparium*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum sylvaticum*, *Polypodium vulgare*, *Polytrichum formosum*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Vaccinium myrtillus*, ...

Ce milieu est caractérisé par une mosaïque de sols : sol lithocalcique humifère de quelques centimètres sur les blocs et sol brun de laïzines (ORGANOSOL FOLIST mésosaturé) dans les fentes (laïzines). Le sol brun de laïzines est constitué d'un humus de type mor sur un horizon A11 de 8 cm brun foncé, riche en racines fines, mycelium et matière organique (20 %), à pH 5 ; l'horizon A12 de 15 cm est un peu plus compact et contient également 75 % de blocs calcaires. L'horizon (B) brun jaunâtre de 25 cm est plus argileux et renferme plus de cailloux calcaires empilés entre lesquels descendent les grosses racines jusqu'à 50 cm. La réserve en eau est estimée à 75 mm. Le soutirage karstique intense, dû à des précipitations supérieures à 2000 mm, appauvrit le complexe absorbant en calcium. En raison du faible effectif de l'échantillon, les deux variantes oligotrophe et mésotrophe qui peuvent être distinguées selon l'épaisseur de sol, ont été regroupées.

3.4. Composition de la strate arborescente

Tous groupements végétaux confondus, l'Epicéa et le Hêtre se rencontrent dans la strate arborescente dans 75 % des peuplements échantillonnés. L'Erable sycomore est présent sur 24 % des sites. Les autres espèces arborescentes sont nettement plus rares dans l'étage dominant : le Frêne (fréquence : 11 %), le Sorbier des oiseleurs (5,3 %), l'Alisier blanc (2,4 %), le Chêne sessile, le Tilleul à grandes feuilles, l'Erable plane (moins de 2 %)...

En raison de l'autécologie des essences et des interventions sylvicoles, la proportion de feuillus dans les peuplements de Sapins change avec l'altitude ; elle est maximale en dessous de 800 m et au dessus de 1100 m. Le caractère plus ou moins montagnard des espèces arborescentes, et sa prise en compte par les gestionnaires forestiers, conditionne la composition des peuplements au long du gradient d'altitude : *Abies alba*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus petraea*, *Carpinus betulus*, *Acer campestre*, *A. platanoides*... se raréfient ou disparaissent tandis que *Picea abies*, *Fagus sylvatica*, *Acer pseudoplatanus*, *Sorbus aucuparia* sont davantage présents aux altitudes élevées.

Les conditions stationnelles et sylvicoles modulent ces tendances générales et favorisent localement certaines espèces. Le Sapin forme des peuplements presque purs au sein des Hêtraies-Sapinières mésophiles et hygrophiles et des Hêtraies à Dentaïre ; ces groupes caractérisent les milieux les plus mésophiles et les altitudes moyennes (750 m à 950 m). Le remplacement du Sapin par l'Epicéa quand l'altitude augmente est net dans la série Hêtraie-Sapinière alticole, Hêtraie à Erable, Pessière à Doradille. Au sein de l'échantillon, la régénération du Sapin est plus abondante dans les groupes formés de peuplements clairs dans lesquels les sapins dominants sont en contact avec leurs voisins sur moins de 30 % de la circonférence du houppier ; c'est le cas de la Hêtraie à Laïches et de la Pessière à Doradille. L'enrichissement en Sapin de groupements qui lui sont peu favorables crée des sylvo-faciès au sein desquels les sapins montrent des jaunissements importants ; c'est le cas en Hêtraie à Laïches et Hêtraie à Erable neutrophile.

Le caractère xérotolérant du Hêtre explique sa plus grande abondance sur les stations sèches, particulièrement en Hêtraie à Tilleul, et sa rareté en Hêtraie-Sapinière hygrophile. L'Erable sycomore se rencontre essentiellement en Hêtraie à Erable et Hêtraie à Dentaïre. On peut parfois trouver le Frêne en Hêtraie à Laïches et Hêtraie à Tilleul.

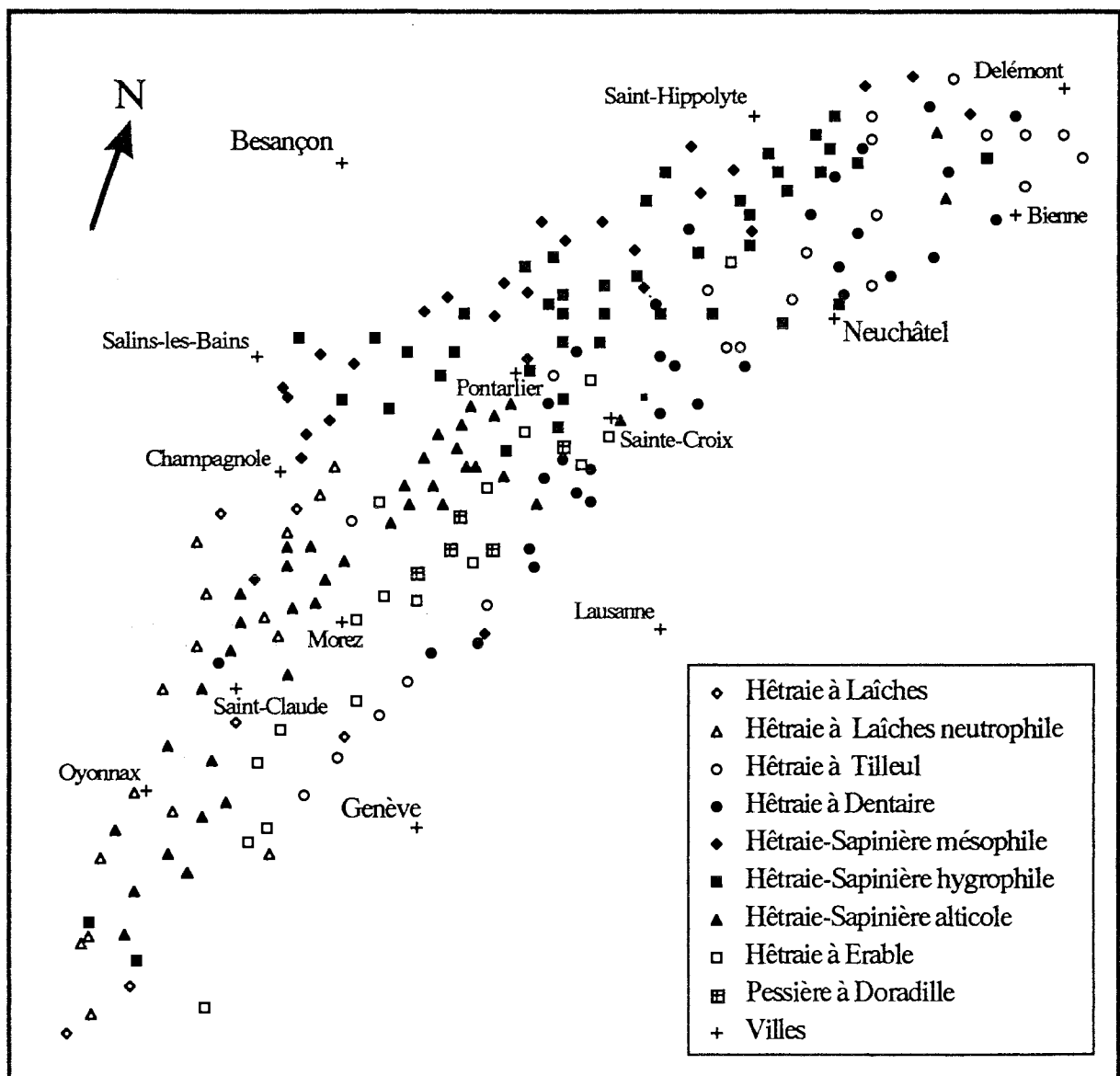


Fig. 33. Localisation géographique et type de station des 208 peuplements de Sapin (*Abies alba*) échantillonnés dans le Jura.

3.5. Phytogéographie

L'interprétation du troisième axe de l'AFC a fait appel à la distribution des espèces au sein du massif jurassien, ce qui implique que la composition des groupements végétaux dépend aussi de leur situation géographique. Cette influence s'explique par la répartition hétérogène des conditions stationnelles due à la géomorphologie de la chaîne plissée calcaire. En effet, le relief du Jura est nettement dissymétrique : du côté français, une succession de plateaux entre 600 et 900 m d'altitude permet d'atteindre progressivement la Haute-Chaine (1400-1700 m), tandis que le rebord oriental s'abaisse brutalement sur la plaine suisse (500 m). La moitié nord du massif est essentiellement constituée par les plateaux, ceux-ci se réduisent vers le sud pour laisser la place aux grands plis de la Haute-Chaine (annexe 10). Cette double dissymétrie conditionne globalement la répartition des types de sols, des mésoclimats, des espèces végétales et explique la séparation géographique de certains groupements floristiques (fig. 33).

La partie septentrionale peut être divisée en deux zones parallèlement à son axe. La Hêtraie-Sapinière (climax climatique) constitue de belles forêts sur les grands plateaux recouverts de limons de la moitié Ouest ; localement, selon le type de sol, on trouve la sous-association mésophile ou la sous-association hygrophile. La Hêtraie à Dentaire ou la Hêtraie à Tilleul se rencontrent sur le côté Est, formé de plateaux calcaires. Les pentes fortes et les sols humifères carbonatés sont favorables à la Hêtraie à Tilleul ; la Hêtraie à Dentaire se développe sur les sols bruns calciques des pentes faibles. La Hêtraie à Adénostyle se localise au sein de l'aire couverte par la Hêtraie à Dentaire, sur les stations froides en altitude, à forte pente.

Dans la moitié sud, la Hêtraie à *Carex alba* forme des taches sur le bord Sud-Ouest du massif sur les stations xérocalcaricoles, où elle constitue un climax stationnel. Deux de nos sites représentent ce groupe sur le versant genevois, où il constitue un climax climatique en raison de l'effet de foehn du massif (Gillet *et al.*, 1984). Deux climax climatiques se rencontrent dans la partie élevée du massif : la Hêtraie-Sapinière d'altitude à l'étage montagnard moyen, disjointe des autres Hêtraies-Sapinières, et la Hêtraie à Erable à l'étage montagnard supérieur. Les plateaux boisés des sommets de la Haute-Chaine sont recouverts par la Pessière à Doradille ; cette association constitue un climax stationnel sur certains sites à plus faible altitude. Elle est principalement localisée sur une petite partie du Jura : massif du Risoux, Mont Tendre et Chasseron.

4. Discussion

4.1. Les unités stationnelles sont des "ensembles flous"

Bien que l'échantillonnage utilisé pour cette étude n'ait pas été réalisé dans une optique purement phytosociologique et typologique, les principales unités stationnelles *comportant des sapins en quantité assez importante* ont pu être identifiées. Le choix du site de relevé a été effectué sans tenir compte du type de station auquel il serait rattaché après analyse. Cette démarche a eu l'avantage de recueillir une image du milieu proche de la réalité de terrain, ce qui a permis de retrouver le continuum écologique au sein des données floristiques et écologiques. Par contre, les limites entre les groupes de relevés n'apparaissent pas toujours très nettement lors des analyses. La typologie réalisée a donc été évaluée après coup grâce à une méthode de classification par ensembles flous.

Avant l'analyse, les relevés ont été distribués dans les 11 groupes décrits plus haut ; après analyse, chaque groupe contient encore des relevés lui appartenant préférentiellement, ce qui confirme la validité de son existence. Les groupes les plus solides ont conservé tous leurs relevés : Hêtraie à Laïche, Hêtraie à Tilleul, Hêtraie à Erable mésotrophe et Pessière à Doradille. Par contre, certains relevés ont été réattribués à un autre groupe issu de la classification hiérarchique ; ces sites "hybrides" ont donc une composition floristique intermédiaire entre deux types de stations. La quantité de relevés hybrides entre deux groupes

donne une indication sur leur degré de ressemblance écologique. Généralement, deux unités stationnelles avec de nombreux relevés hybrides sont géographiquement voisines : une partie des relevés sont intermédiaires entre la Hêtraie-Sapinière mésophile et la Hêtraie-Sapinière hygrophile, certains relevés de la Hêtraie-Sapinière alticole sont redistribués dans la Hêtraie à Laïches neutrophile ou dans la Hêtraie à Erable, qui la jouxte à l'Est et à l'Ouest.

Les relevés les plus typiques d'un groupe lui appartiennent presque exclusivement ; sur le plan des deux premiers axes de l'AFC, ils forment un noyau concentré dans la partie de l'aire de variabilité écologique qui exprime le mieux le facteur responsable de l'individualisation du groupe. Par exemple, la Hêtraie-Sapinière hygrophile, qui recouvre une large gamme d'altitudes (640 à 1180 m) et d'humidité du sol, est plus caractéristique entre 750 et 970 m, sur les sols les plus humides (bruns limoneux ou bruns lessivés argileux). La mise en évidence des individus d'associations les plus caractéristiques permet de les utiliser pour affiner la description de l'ensemble floristique, du type de sol associé, de la fertilité des peuplements...

La grande variabilité stationnelle des Hêtraies à Dentaire ou des Hêtraies-Sapinières laisse penser que, avec un échantillon plus important, certaines unités stationnelles pourraient être subdivisées jusqu'à définir de véritables "types de stations forestières" plus homogènes (Delpech *et al.*, 1985).

4.2. Comparaisons avec diverses études antérieures

Les relevés supplémentaires choisis pour représenter les divers groupements se sont presque tous positionnés dans la partie du plan correspondant aux milieux relativement secs et plutôt en altitude (fig. 34). Globalement, l'ordre des groupes floristiques a été conservé au long des gradients d'altitude et d'humidité du sol. Par exemple, les trois sous-associations de Hêtraie-Sapinière (*melicetosum*, *typicum* et *adenostyletosum*) décrites par Simmeray (1976) ont été bien classées des plus basses altitudes vers les plus hautes, mais leur position les placent au sein de nos Hêtraie-Sapinière alticole ou Hêtraie à Erable. En fait, cette étude avait concerné la région de Saint-Claude et les relevés sont en majorité situés entre 1000 m et 1300 m, ce qui explique l'absence des Hêtraie-Sapinière hygrophile et Hêtraie-Sapinière mésophile. Cela laisse également penser que notre Hêtraie-Sapinière alticole pourrait se subdiviser en une variante à sols humifères (*Abieti-Fagetum melicetosum* selon Simmeray) et une variante à sols bruns (*Abieti-Fagetum typicum*). La projection des relevés de Hêtraie à Laïches, de Hêtraie à Dentaire, de Hêtraie à Erable et de Pessière à Doradille de Richard (1961) ou de Gillet *et al.* (1984) corrobore notre analyse de la végétation.

La classification ascendante hiérarchique a individualisé un groupe de 4 relevés qui ont été regroupés avec la Hêtraie-Sapinière hygrophile en raison du faible effectif et des affinités floristiques. Ces sites ont une flore acidiphile qui se développe sur des sols bruns lessivés limoneux ou argileux ; ces peuplements peuvent être rattachés à la Sapinière à Prêles (*Equiseto-Abietetum* Moor 1952) qui se développe sur les stations les plus humides : fond de doline, de vallon, dépressions... La projection de relevés anciens (Richard, 1961) coïncide bien avec la localisation de ce groupe sur le plan des deux premiers axes de l'AFC.

5. Conclusions

L'analyse de la végétation des sapinières jurassiennes a mis en évidence les principaux facteurs écologiques qui conditionnent la composition floristique d'un site. La flore spontanée intègre de nombreuses caractéristiques du milieu, tant climatiques qu'édaphiques (Pfister, 1989) ; par le jeu de la composition en espèces et de leur abondance, elle fournit des indications difficiles à obtenir par des mesures ou des descriptions stationnelles. L'importance de l'alimentation en eau a notamment été bien révélée par la flore alors que son évaluation pédologique nécessite des moyens plus lourds.

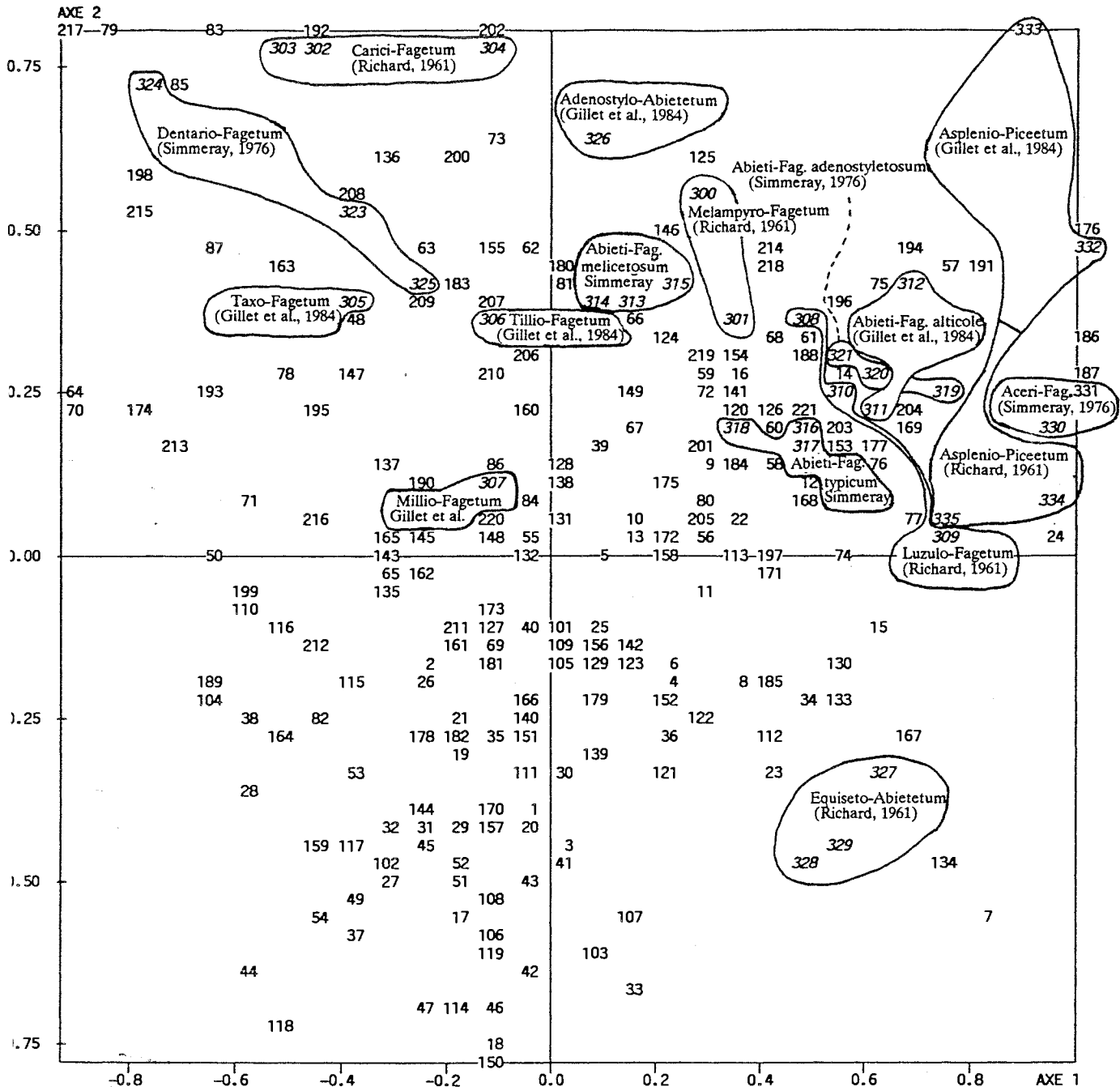


Fig. 34. Projection de 36 relevés supplémentaires issus de travaux antérieurs (Richard, 1961 ; Simmeray, 1976 ; Gillet *et al.*, 1984) sur le plan factoriel formé par les deux premiers axes de l'AFC.

Les principales unités phytosociologiques, à partir du niveau "association", s'individualisent par la combinaison de l'altitude et du bilan hydrique du site, qui dépend de la position topographique, de la pente et du drainage. La notion opérationnelle de "type de station" ne correspond pas toujours à celle d'association, surtout dans le cadre des grandes associations climaciques au sein desquelles on peut distinguer de nombreuses sous-unités en fonction des nuances pédologiques et altitudinales.

Cette étude a distingué 11 principales unités stationnelles qui appartiennent à 6 associations : Hêtraie à Laïche, Hêtraie à Tilleul, Hêtraie à Dentaïre, Hêtraie-Sapinière, Hêtraie à Erable et Pessière à

Doradille. La grande étendue de la surface étudiée dans le massif du Jura a permis d'apprécier la variabilité écologique et de cerner la répartition géographique de chaque unité stationnelle. A travers l'analyse des divers types de groupements auxquels le Sapin pectiné participe, et des conditions écologiques correspondantes, cette étude phytoécologique permet de préciser l'écologie du Sapin sur toute l'étendue de son aire de répartition dans le Jura.

Dans la suite du travail, cette typologie servira de base pour étudier les relations entre les conditions stationnelles et le comportement du Sapin dans le Jura. En particulier, les peuplements de sapins de Hêtraie à Tilleul montrent des signes de dépérissement tandis que les peuplements géographiquement et floristiquement voisins de Hêtraie à Dentaire sont dans un état sanitaire plus satisfaisant. Les unités stationnelles seront également étudiées du point de vue de leur potentialité de croissance en hauteur et de l'évolution de la croissance radiale des arbres.

II. Production du Sapin pectiné et qualité de son bois selon les types de stations

1. Introduction

Les analyses floristiques et stationnelles ont permis de regrouper les sites dont la végétation spontanée, le type de sol et les conditions orographiques sont semblables en unités stationnelles ou "types de stations", au sens de Delpech *et al.* (1985) : "étendue de terrain de superficie variable, homogène dans ses conditions physiques et biologiques (mésoclimat, topographie, composition floristique et structure de la végétation spontanée, sol) ; une station forestière justifie, pour une essence déterminée, une sylviculture précise avec laquelle on peut espérer une productivité comprise entre des limites connues".

Parallèlement à la description de ces unités, diverses mesures dendrométriques et des notations de l'état sanitaire ont été réalisées sur les sapins. Ces données ont permis, d'une part de compléter la description de chaque station par une appréciation de son potentiel de production et de la qualité du bois qu'elle produit, d'autre part d'aborder le déterminisme écophysiologique de ces caractéristiques dans les sapinières du Jura. Ce chapitre présente la synthèse des relations observées entre types de stations, facteurs écologiques et production de bois en qualité et en quantité.

2. Méthodes d'analyses

La **fertilité de la station** est généralement exprimée par la hauteur des arbres dominants à un âge de référence donné (Décourt, 1973). Mais ce critère n'est pleinement utilisable que pour comparer des peuplements ayant été soumis à la même sylviculture (type de traitement et densité du peuplement). Pour atténuer l'effet des différences de concurrence passée et inconnue sur les arbres, chaque hauteur a été corrigée grâce à un indice issu du coefficient d'élancement "hauteur totale/diamètre à 1,30 m" (Becker, 1992) et l'âge de l'arbre. La méthode employée pour réaliser cette correction nécessite un développement important plutôt en relation avec l'analyse des largeurs de cerne ; nous l'avons donc détaillée dans le chapitre "effet de la concurrence individuelle sur l'accroissement" de la partie "étude dendrochronologique". La hauteur corrigée, exprimée pour tous les arbres à l'âge de 100 ans, a finalement permis de comparer globalement les stations entre elles.

La mesure du "couple de torsion" sur les arbres sondés a permis d'apprécier indirectement la densité de leur bois. La correspondance entre le couple de torsion et la valeur réelle de la densité du bois dépend, plus ou moins selon l'essence, de la tarière et du torsiomètre utilisés (Polge et Keller, 1970). La mesure de la densité du bois n'entrait pas dans le cadre de cette étude, aussi les données sur la qualité du bois n'ont pu être exprimées en unité de densité. A titre indicatif, Mazet *et al.* (1989), qui ont effectué de nombreuses mesures d'infradensité sur le Sapin pectiné du Nord-Est de la France, ont obtenu des valeurs comprises entre 280 et 520 kg/m³ (moyenne = 410 kg/m³). L'infradensité moyenne de sapins des Vosges gréseuses est de 436 kg/m³ et de 419 kg/m³ dans les Vosges cristallines (IFN, 1991).

Les nombreuses données recueillies ont été soumises à plusieurs types d'**analyses statistiques** pour étudier les relations entre le type de station et, d'une part la hauteur dominante à 100 ans, d'autre part la qualité du bois :

--- la technique des *régressions progressives pas à pas* a permis d'exprimer la hauteur dominante à 100 ans et le couple de torsion en fonction des caractéristiques stationnelles les plus pertinentes ;

--- les corrélations qui existent entre certaines de ces caractéristiques (annexe 11), par exemple entre la profondeur de sol et le type de sol, ont rendu nécessaire la réalisation d'une *analyse en composantes principales* (ACP) avant d'effectuer les régressions progressives. Le tableau constitué par les 208 placettes (individus) décrites par 16 paramètres du milieu (variables) peut être représenté théoriquement dans un espace à 16 dimensions pour les individus, et 208 dimensions pour les variables. Pour représenter concrètement "au mieux" ce nuage de points, il est donc nécessaire de déterminer les deux dimensions les plus pertinentes. Elles permettront de former un plan sur lequel le nuage des placettes ou celui des variables pourra être projeté. Les plans issus d'une ACP ne sont pas réalisés avec les variables initiales mais avec des "indices synthétiques" qui sont des combinaisons linéaires de ces variables initiales. Parmi tous les indices possibles, l'ACP recherche d'abord celui qui permet de voir au mieux les individus, c'est-à-dire celui pour lequel la variance des individus est maximale : cet indice est la "première composante principale", ou encore "premier axe principal". Une certaine proportion de la variance totale des individus est expliquée par cette composante principale. Ensuite, une seconde composante principale est recherchée, et ceci sous deux conditions : (1) avoir une corrélation linéaire nulle avec la première, (2) avoir à son tour la plus grande variance. Ainsi, cette deuxième composante fournit la plus grande information possible complémentaire de la première. Le processus se déroule jusqu'à l'obtention de la 15^{ème} et dernière composante principale, les parts d'information expliquées par chacune d'elles devenant de plus en plus faible (Philippeau, 1986 ; Saporta, 1990).

Les axes calculés lors de cette analyse ont donc permis de révéler les facteurs écologiques synthétiques indépendants entre eux et exprimés par les informations recueillies sur le terrain ;

--- l'*analyse de variance* a été employée pour estimer les effets de facteurs stationnels discontinus tels que le type de station, la position topographique ou le type de sol ;

--- des *comparaisons de moyennes* ont indiqué quelles stations sont significativement différentes les unes des autres. Les analyses de variances et les comparaisons de moyennes ont été réalisées à l'aide du logiciel SAS (SAS Institute Inc., 1988). Les comparaisons de moyennes ont fait intervenir le test de Bonferroni, appelé aussi "test du t-corrigé". Il permet d'effectuer toutes les comparaisons 2 à 2 des moyennes d'une variable entre les 11 types de stations, soit $11 * (11 - 1) / 2$ comparaisons, en respectant globalement le risque α choisi (Gouet et Philippeau, 1986). Cela signifie que chacune des comparaisons est effectuée au risque $\alpha / (11 * (11 - 1) / 2)$; soit pour 11 stations et $\alpha = 5\%$: 0,09 %.

3. Résultats

3.1. Traitement sylvicole

Sur l'ensemble de l'échantillon, nous avons observé que 74,5 % des peuplements ont la structure de futaies régulières. Cette proportion n'est pas significativement différente en France et en Suisse. Par contre, 42 % des placettes de la moitié sud du massif sont traitées en futaie jardinée et seulement 19 % dans le nord. La morphologie de la chaîne montagneuse explique en grande partie cette répartition : les reliefs accidentés et les altitudes élevées de la partie sud de la Haute-Chaîne se prêtent mal au traitement régulier.

L'analyse de variance montre que le type de station explique à lui seul 15 % de la variance du type de traitement ; prise seule, l'altitude n'en explique que 5,7 %. Au sein de chaque type de station, l'altitude n'a pas de rôle significatif. Le type de station, qui intègre l'altitude pour une large part, a donc été pris en compte intuitivement dans le choix du traitement par le sylviculteur, mais il reste une bonne part de la variance qui ne s'explique pas uniquement avec des facteurs stationnels. En particulier, l'échantillonnage reflète aussi les traditions "jardinières" des forestiers du département du Jura (IFN, 1980) : 50 % des

placettes dans ce département sont traitées en futaie jardinée ; cette proportion est de 12 % dans le Doubs et 27 % dans l'Ain ou en Suisse.

Les stations les plus favorables au Sapin sont préférentiellement traitées en futaie régulière : Hêtraie-Sapinière mésophile, Hêtraie-Sapinière hygrophile, Hêtraie à Dentaïre. La futaie jardinée, ou futaie irrégulière selon l'Inventaire Forestier National, est appliquée surtout à la Hêtraie-Sapinière alticole, à la Hêtraie à Laïches et en particulier aux stations d'altitude (Hêtraie à Erable et Pessière à Doradille). Les autres groupements sont plus variés du point de vue sylvicole.

3.2. Production du Sapin selon les stations

3.2.1. Hauteur dominante à 100 ans et classement des types de stations

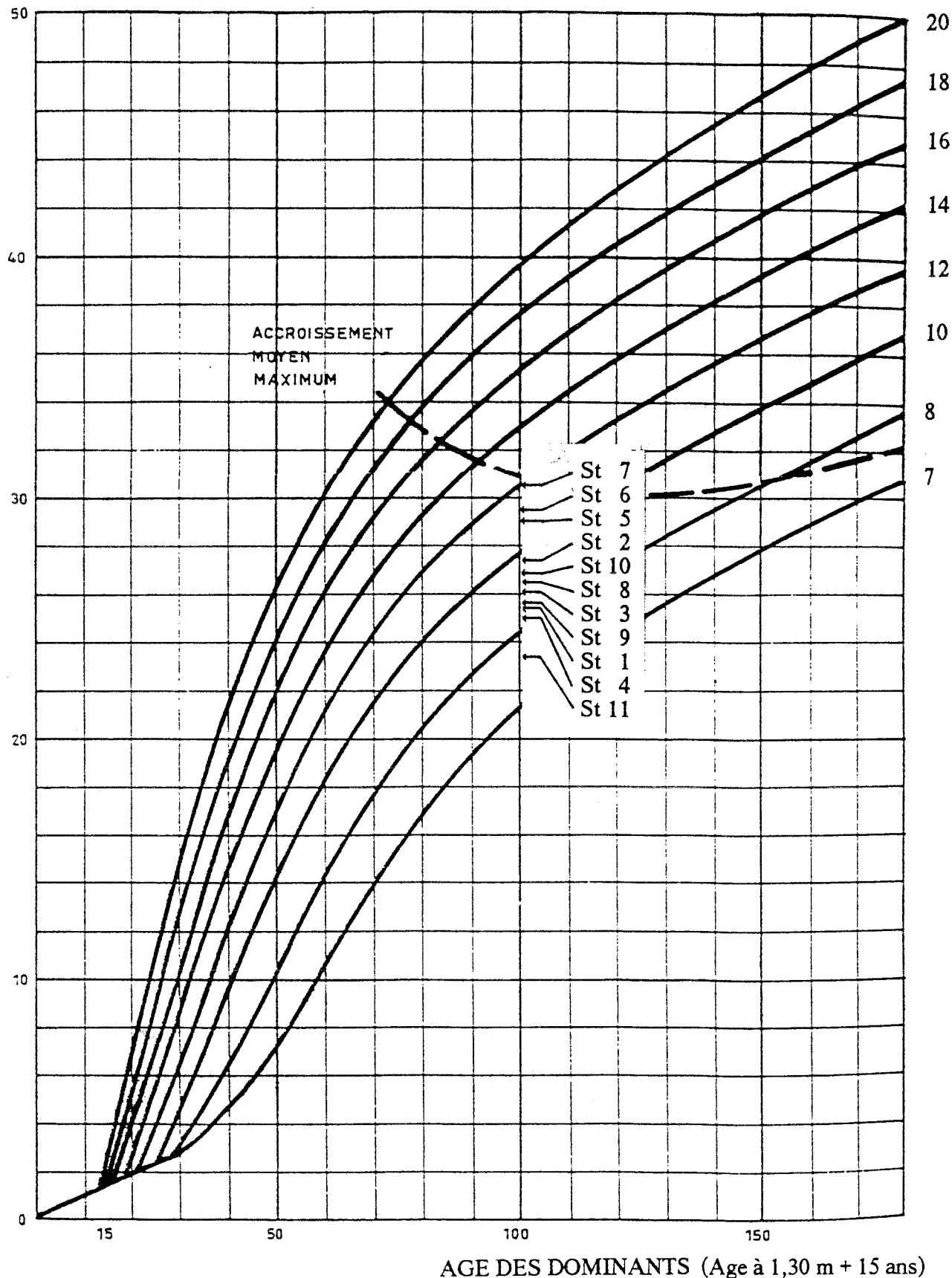
La hauteur moyenne corrigée à 100 ans par placette varie entre 18,3 m et 36,2 m. L'analyse montre que 23,2 % de la variance de cet indice de fertilité sont liés au type de station. Le tableau 6 récapitule les caractéristiques des stations du point de vue de la fertilité et indique les différences significatives.

La Hêtraie-Sapinière hygrophile constitue le milieu le plus fertile ; la hauteur dominante moyenne est de 30,6 m à 100 ans, ce qui correspond à une production de 12 m³/ha/an d'après Duplat (1980). Viennent ensuite la Hêtraie-Sapinière mésophile (29,6 m) et la Hêtraie à Dentaïre (29,1 m), proches de 11 m³/ha/an. Les écarts entre les groupes suivants sont faibles, et leurs hauteurs moyennes s'échelonnent entre 27,3 et 25,0 m (9,8 à 8,3 m³/ha/an) : Hêtraie à Laïches neutrophile, Hêtraie à Erable mésotrophe, Hêtraie-Sapinière alticole, Hêtraie à Tilleul, Hêtraie à Erable neutrophile, Hêtraie à Laïches et Hêtraie à Adénostyle. La Pessière à Doradille est le milieu le moins productif ; les sapins dominants mesurent en moyenne 23,5 m à 100 ans (7,7 m³/ha/an).

La figure 35 situe la fertilité moyenne de chaque type de station sur le diagramme correspondant aux tables de production pour le Sapin dans le Jura (Barthet, 1976 ; Duplat, 1980).

Type de station	Nb. placettes	Haut. à 100 ans (m)	Ecart type (m)	Coef. var. (%)	Productivité (m ³ /ha/an)	Test t Bonferroni
Hêtraie-Sapinière hygrophile	43	30,6	3,6	11,9	12	A
Hêtraie-Sapinière mésophile	27	29,6	3,1	10,5	11,2	A
Hêtraie à Dentaïre	29	29,1	3,9	13,4	11	A B
Hêtraie à Laïches neutrophile	17	27,3	4,7	17,1	9,8	B C
Hêtraie à Erable mésotrophe	9	26,8	3,8	14,1	9,4	C D
Hêtraie-Sapinière alticole	40	26,5	3,2	12,1	9,2	C D
Hêtraie à Tilleul	16	26,1	3	11,4	9	C D
Hêtraie à Erable neutrophile	8	25,6	3,5	13,7	8,7	C D
Hêtraie à Laïches	7	25,5	5	19,8	8,6	C D
Hêtraie à Adénostyle	6	25	2,3	9,3	8,3	D E
Pessière à Doradille	6	23,5	5,1	21,8	7,7	E

Tab. 6. Hauteur à 100 ans et productivité des stations de sapinières. Les stations notées par la même lettre (A,B,C,D ou E) ne sont pas statistiquement différentes, au seuil de 5 %, d'après le test de comparaison de moyennes de Bonferroni.



St 1 : Hêtraie à Laïches
 St 2 : Hêtraie à Laïches neutrophile
 St 3 : Hêtraie à Tilleul
 St 4 : Hêtraie à Adénostyle
 St 5 : Hêtraie à Dentaïre

St 6 : Hêtraie-Sapinière mésophile
 St 7 : Hêtraie-Sapinière hygrophile
 St 8 : Hêtraie-Sapinière alticole
 St 9 : Hêtraie à Erable neutrophile
 St 10 : Hêtraie à Erable mésotrophe
 St 11 : Pessière à Doradille

Fig. 35. Hauteur dominante moyenne à 100 ans par type de station : productivité selon les tables de production de Duplat (1980).

3.2.2. Relations entre la fertilité et les caractéristiques de la station

Pour analyser plus finement le déterminisme des différences de fertilité entre placettes, nous avons étudié les relations entre la hauteur dominante moyenne à 100 ans par placette et les diverses caractéristiques stationnelles. La croissance en hauteur est fortement corrélée avec le bilan hydrique du sol, déduit de l'analyse de la végétation : $r^2 = 31\%$; significatif à 0,1 % (fig. 36). Elle est corrélée négativement avec l'altitude : $r^2 = -0,162$; significatif à 0,1 % (fig. 37).

Au total, cinq descripteurs stationnels permettent d'interpréter 40,5 % de la variance de la croissance en hauteur moyenne par placette :

- (+) le bilan hydrique (indice floristique If2),
- (-) l'altitude,
- (+) la position topographique,
- (+) le type de sol,
- (+) la profondeur de sol.

Ces cinq descripteurs stationnels ne sont en fait que le reflet facilement mesurable des véritables facteurs limitants que sont les possibilités d'alimentation en eau des arbres et la température.

En dessous de 1050 m, tous les niveaux de fertilité sont rencontrés. La productivité dépend alors surtout de la disponibilité en eau, qui est le facteur limitant dans cette tranche altitudinale. Les sites au dessus de 1050 m montrent une fertilité décroissante avec l'altitude (fig. 37). A titre de comparaison, l'Epicéa (*Picea abies*) ne montre pas de relation entre l'altitude et la production jusqu'à 1300 m dans le Jura (Le Tacon, 1975).

Hauteur dominante à 100 ans (m)

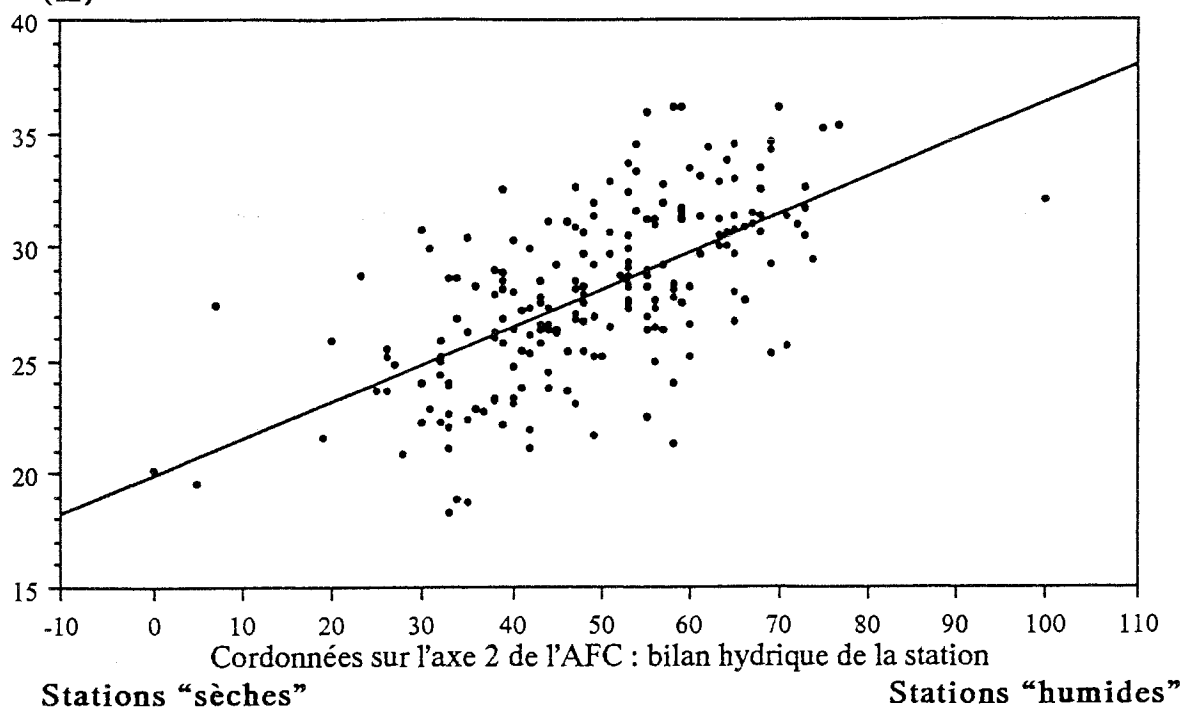


Fig. 36. Hauteur dominante moyenne à 100 ans selon la disponibilité moyenne en eau sur la placette, appréciée par l'analyse de la végétation (coordonnées sur l'axe 2 de l'analyse factorielle des correspondances). La régression simple exprime 30,5 % de la variance.

Hauteur dominante à 100 ans (m)

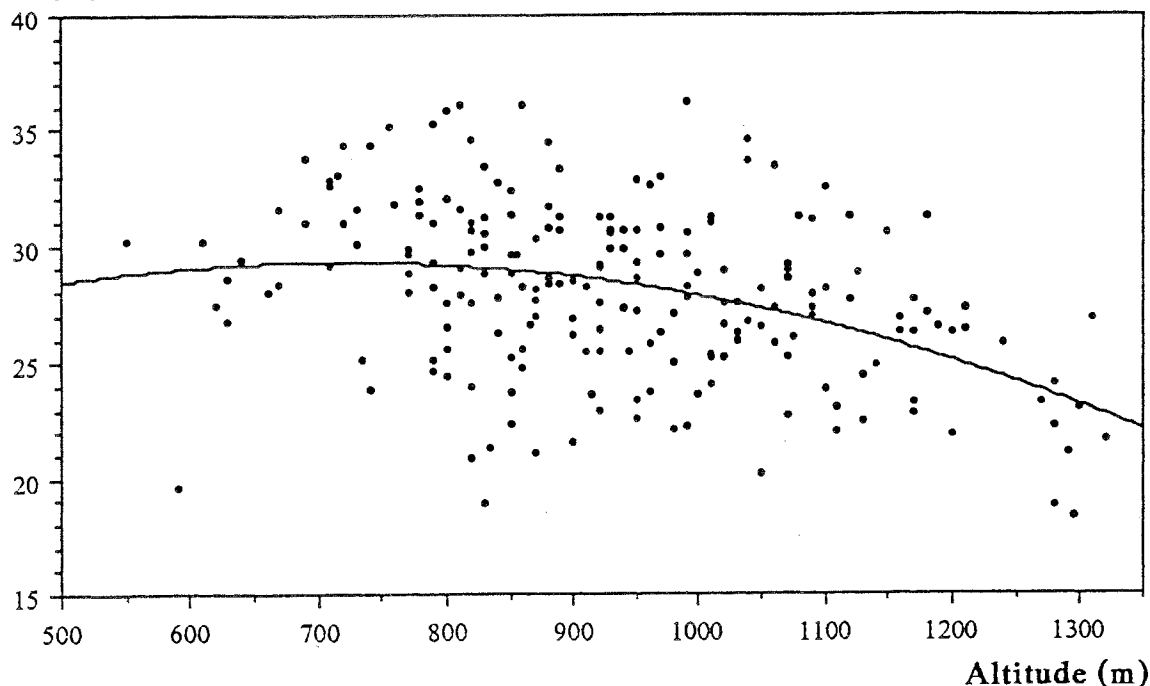


Fig. 37. Hauteur dominante moyenne à 100 ans selon l'altitude de la placette. La relation est ajustée avec l'équation : $H_{100} = 19,952 + 0,0258 \text{ Altitude} - 0,0000179 (\text{Altitude})^2$. Elle exprime 12,6 % de la variance.

La perméabilité des substrats calcaires rend la Hêtraie à Laïches neutrophile sensible aux sécheresses ; elle est cependant plus fertile que tous les groupes plus humides situés à plus haute altitude. Ce phénomène se constate de façon générale : la fertilité est meilleure dans les stations "sèches" de basse altitude que dans les stations plus "humides" de haute altitude. Ceci montre l'importance de la température en tant que facteur limitant vis-à-vis de la croissance dans les étages bioclimatiques supérieurs.

La position topographique ne conditionne la croissance en hauteur, par le jeu de l'alimentation latérale en eau, que dans les situations extrêmes. Sur les sommets des reliefs, les sapins ont une hauteur faible : 23 m en moyenne (7,5 m³/ha/an). Au contraire, les fonds de dépressions leur offrent la possibilité d'atteindre 30,1 m (12,5 m³/ha/an). Les autres situations topographiques, telles que les plateaux ou les pentes, ne se distinguent pas entre elles : les sapins dominants y atteignent en moyenne 28 m à 100 ans (10 m³/ha/an).

Trois groupes de sols se distinguent par leur fertilité :

- les sols humo-calcaires et humo-calciques, sur éboulis ou sur bancs calcaires concassés, sont en moyenne très drainants ; la hauteur dominante à 100 ans est de l'ordre de 26 m (9 m³/ha/an) ;
- les sols bruns calciques, "bruns à pellicule calcaire" et "bruns de laizines" sont plus argileux et permettent d'obtenir des sapins de 28 m (10 m³/ha/an) ;
- les sols bruns limoneux, bruns lessivés ou bruns acides offrent les meilleures réserves en eau ; la hauteur moyenne des arbres est alors de 30 à 31 m (12 m³/ha/an).

En revanche, aucune liaison nette entre la richesse chimique des sols et la production n'est mise en évidence. Cette observation rejoint les conclusions obtenues sur les sapinières à Fétuque vosgiennes pour lesquelles le rôle de l'alimentation en eau est également prépondérant (Becker, 1982), bien que les sols y soient en moyenne plus pauvres que dans le Jura.

3.3. Qualité du bois

La densité du bois des résineux est un caractère reconnu au niveau des règles de classement. De faibles valeurs font exclure les bois d'un usage en structure car les propriétés mécaniques sont insuffisantes. De plus, la densité du bois est proportionnelle au rendement papetier exprimé en unité de volume de bois vert.

3.3.1. Couple de torsion et classement des types de stations

Le couple moyen est de 138 cm.kg (écart type : 9 cm.kg). Les couples de torsion mesurés ont des valeurs comprises entre 100 et 200 cm.kg, l'essentiel de l'effectif étant compris entre 120 et 160 cm.kg (fig. 38). Bien que cette gamme soit assez large, les couples moyens pour les 11 types de stations ne sont pas très différents : l'écart entre la moyenne la plus faible et la moyenne la plus forte est de 15,5 cm.kg. Le classement des stations est cependant intéressant à considérer car les couples de torsion moyens de certains groupes de stations sont statistiquement différents (tab. 7).

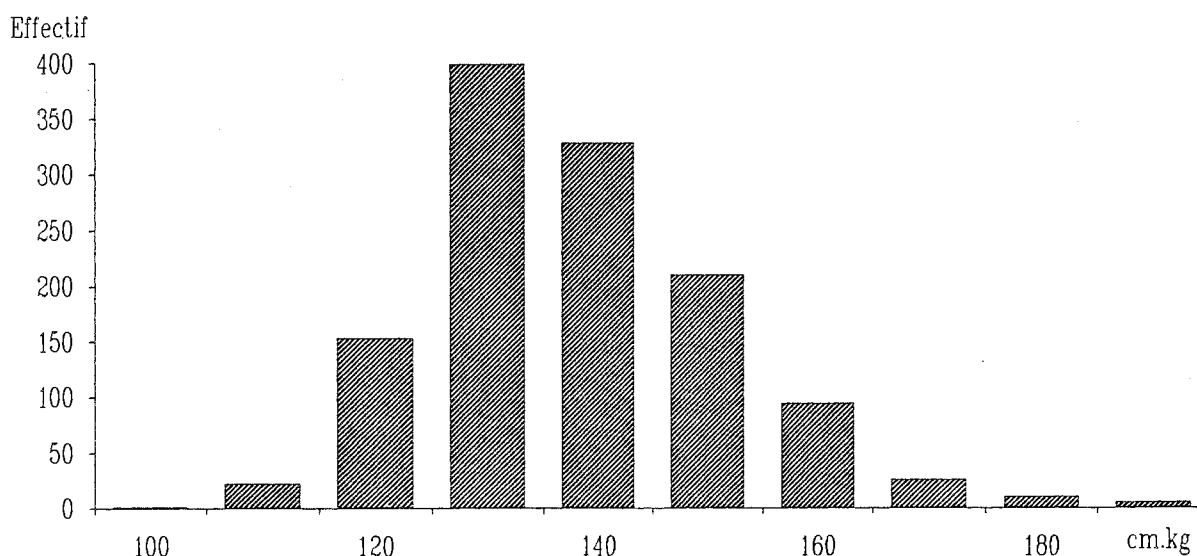


Fig. 38. Répartition de l'effectif des arbres selon le couple de torsion.

Type de station	Effectif placettes	Couple de torsion (cm.kg)	Ecart type (cm.kg)	Coef. var. (%)	Test t Bonferroni
Hêtraie-Sapinière hygrophile	43	142,7	15,6	10,9	A
Hêtraie-Sapinière mésophile	27	141,2	16	11,3	A B
Hêtraie à Tilleul	16	141,1	12,5	8,8	A B C
Hêtraie à Dentaïre	29	138,6	12,4	9	A B C
Hêtraie à Erable mésotrophe	9	136,7	13,4	9,8	A B C
Hêtraie à Laïches	7	135,9	12,9	9,5	A B C
Hêtraie à Adénostyle	6	135,8	11,5	8,5	A B C
Hêtraie à Laïches neutrophile	17	135,2	10,7	7,9	B C
Hêtraie-Sapinière alticole	40	134,5	11,6	8,6	B C D
Hêtraie à Erable neutrophile	8	133,7	10,2	7,6	C D
Pessière à Doradille	6	127,2	7	5,5	D

Tab. 7. Couple de torsion moyen sur les stations de sapinières. Les stations notées par la même lettre (A,B,C ou D) ne sont pas statistiquement différentes, au seuil de 5 %, d'après le test de comparaison de moyennes de Bonferroni.

Les couples de torsion les plus élevés s'observent dans les Hêtraies-Sapinières mésophiles (141,2 cm.kg) et hygrophiles (142,7 cm.kg), qui sont les stations les plus fertiles. Les Pessières à Doradille et les Hêtraies à Erable neutrophiles, peu fertiles, portent des sapins au bois plus tendre (respectivement 127,2 et 133,7 cm.kg). Les autres groupes de stations sont en situation intermédiaire. Le fait de rencontrer les sapins de bonne qualité sur les stations les plus productives peut paraître inhabituel. En effet, les arbres qui élaborent des cernes larges ont généralement une faible densité tandis que les arbres à croissance lente sont plus denses (Nylinder, 1967 ; Mazet *et al.*, 1989). Nous analyserons plus loin ce résultat.

3.3.2. Relations entre la densité du bois et les caractéristiques du site

Pour mieux comprendre ce qui conditionne la densité, nous avons cherché à exprimer le couple de torsion en fonction des caractéristiques du site et de celles des arbres. Une régression progressive pas à pas a permis d'expliquer 25,4 % de la variance du couple de torsion à l'aide de 3 variables :

--- les deux premières sont des indices issus de l'analyse de la végétation, qui traduisent l'influence prépondérante de l'altitude et de l'alimentation en eau, et qui ont été déterminants pour la construction de la typologie des stations. Le type de station, ou mieux, les caractéristiques qui le définissent, est donc fondamental pour comprendre le déterminisme de la qualité du bois ;

--- l'âge de l'arbre constitue le troisième élément explicatif important. Avec la diminution progressive de la largeur des cernes au cours du vieillissement, s'observe une augmentation de la densité du bois.

Dans notre échantillon, l'âge des arbres est en moyenne plus faible dans les stations les plus productives, à altitude moyenne, et plus élevé dans les stations peu productives d'altitude. Ceci doit donc être pris en compte pour comparer les stations entre elles. Dans d'autres études, ce type de problème a été résolu en comparant les couples de torsion à largeurs de cernes égales. Dans le cas présent, nous avons obtenu de meilleurs résultats en étudiant le couple de torsion en fonction de l'âge de l'arbre. Analysée de façon indifférenciée sur l'ensemble de l'échantillon, la relation entre l'âge et le couple de torsion n'est cependant pas visible. C'est le découpage de l'échantillon en 5 groupes de stations qui a fait apparaître cette relation (fig. 39). La densité du bois dans la Hêtraie-Sapinière mésophile et hygrophile augmente très rapidement au cours du vieillissement ; celle des sapins de la Pessière à Doradille reste toujours faible. De plus, il apparaît clairement que l'altitude a un net effet défavorable sur la densité du bois, surtout à âge élevé. Diverses études antérieures ont d'ailleurs aussi conclu à l'effet dépressif de l'altitude sur la densité du bois de résineux : Sapin dans le Nord-Est de la France (Mazet *et al.*, 1989) et plus spécialement dans les Vosges alsaciennes (Becker, 1982), Epicéa en Suède (Nylinder, 1967), Mélèze dans le Queyras et l'Embrunais (Ringard, 1980).

Ce rôle de l'altitude est lié au raccourcissement correspondant de la période de végétation. Nous avons pu le vérifier en observant le cerne en cours de formation sur les carottes prélevées en 1989. Le départ de la végétation s'est étalé entre le 22 mai et le 15 juin. Le 30 mai 1989, 33,3 % des 60 sapins carottés entre 550 et 800 m d'altitude n'avaient pas encore commencé à élaborer leur cerne annuel. Entre 800 et 1000 m, cette proportion était de 39,6 % (96 sapins), et de 50 % au dessus de 1000 m (36 sapins). Le raccourcissement de la période de végétation entraîne :

--- *une diminution de la largeur des cernes.* Dans notre échantillon, la corrélation entre la largeur de cerne moyenne sur les 40 premiers mm sous l'écorce et l'altitude est de - 0,232 (significatif à 0,1 %) ;

--- *une réduction de la proportion de bois final dans chaque cerne.* Ainsi, en étudiant des peuplements de Pin sylvestre à diverses latitudes (ce qui est comparable à un gradient climatique d'altitude), Nepveu *et al.* (1988) ont observé que les bois provenant du Nord de la Finlande ont une densité plus faible que ceux du Sud. De plus, la proportion de bois final est un peu plus faible dans le Nord. En ce qui concerne

le Sapin, on sait que le bois final est au moins deux fois plus dense que le bois d'été. C'est donc cette plus faible proportion de bois final en altitude qui entraîne une perte de densité supérieure à l'augmentation de densité liée à des cernes plus étroits.

Au total, dans le Jura, la densité du bois est donc davantage conditionnée par l'altitude que par la fertilité de la station.

Remarque : la droite correspondant aux stations de Hêtraie à Laïches fait exception à la tendance générale (fig. 39). Le bois des sapins de ces stations est peu dense bien que l'altitude moyenne soit relativement faible. Ceci montre que la relation habituelle entre la largeur de cerne et le couple de torsion se retrouve en dessous de 950 m d'altitude. En effet, nos mesures ont montré que les cernes situés à moins de 40 mm sous l'écorce (auxquels correspond la mesure du couple de torsion) ont une largeur moyenne de 2,38 mm en Hêtraie-Sapinière, et de 2,65 mm en Hêtraie à Laïches. Cette différence est responsable de la différence de densité du bois observée ; elle est vraisemblablement liée à une compétition plus faible entre les arbres en Hêtraie à Laïches car les sapins ont une longueur relative de houppier plus grande, un pourcentage de contact en cime et un rapport H/D plus faibles que ceux des Hêtraies-Sapinières.

L'altitude optimale pour obtenir des sapins de qualité dans le Jura se situerait donc entre 800 et 950 m, ce qui correspond aux conditions stationnelles des Hêtraies-Sapinières mésophiles et hygrophiles.

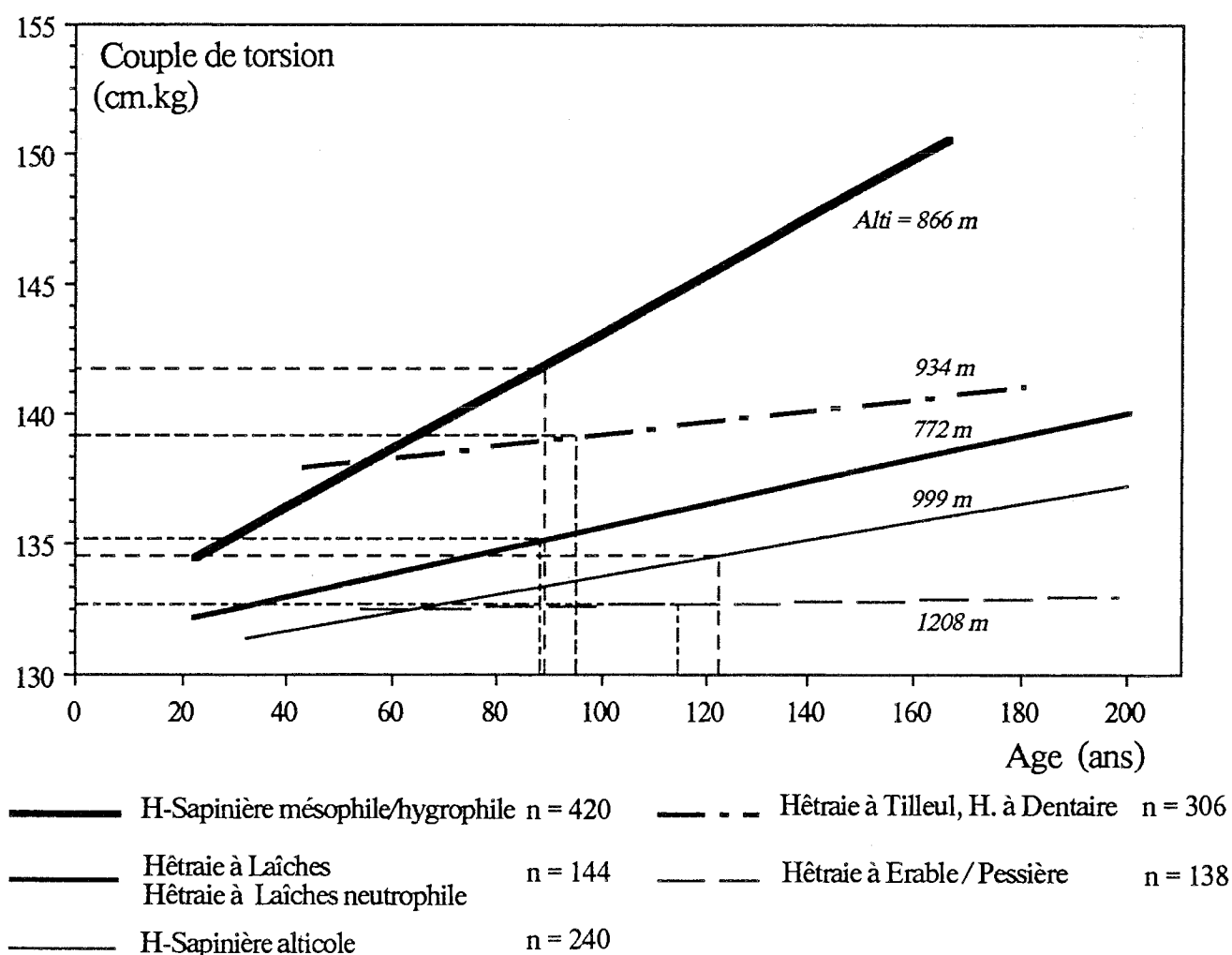


Fig. 39. Relation entre le couple de torsion et l'âge du sapin pour 5 groupes de stations. Les droites en trait plein correspondent à une tendance statistiquement significative. L'altitude moyenne de chaque station est indiquée près de la droite. Les tiretés fins donnent la correspondance entre l'âge moyen de la station et le couple de torsion moyen.

3.3.3. Etat sanitaire de l'arbre et qualité du bois

Face au phénomène "nouveau" du dépérissement, dont les causes complexes ne sont pas encore totalement élucidées, le forestier et l'industriel peuvent s'interroger sur la qualité technologique du bois des arbres dépérissants exploités.

Dans le Jura, notre étude indique que les sapins élaborent des cernes d'autant plus fins que leur défoliation est plus intense, et ceci, dès les plus faibles niveaux (Bert et Becker, 1990 ; résultats de la partie "étude dendroécologique"). Il est donc nécessaire de tenir compte de cette relation pour comparer des arbres plus ou moins défoliés. A largeur de cerne égale, il n'y a pas de relation significative entre le couple de torsion des arbres et le manque d'aiguilles ou le degré de jaunissement du feuillage.

Le dépérissement n'a donc pas de répercussions fâcheuses sur la qualité du bois. Cette conclusion est cohérente celles de divers auteurs suisses (Sell, 1987) et allemands, qui n'observent pas de dégradation de la qualité du bois chez les sapins et les épicéas, même ceux soumis à une pollution atmosphérique importante (Eckstein *et al.*, 1981 ; Greve *et al.*, 1986).

4. Conclusions

A la typologie des stations établie sur des bases écologiques correspond une gamme de niveaux de fertilité, échelonnés entre 7,7 et 12 m³/ha/an. La flore et les caractéristiques écologiques de chaque placette ont permis d'affiner l'analyse des relations entre le type de station et sa productivité. Les résultats obtenus ont notamment montré le rôle fondamental du climat, par l'intermédiaire de ses deux composantes majeures : les pluies, qui compensent le drainage du sol, et la température.

Les influences climatiques sont cependant modulées par les conditions stationnelles locales, particulièrement par la réserve en eau du sol. La structure karstique des substrats calcaires jurassiens est à l'origine de la juxtaposition de types de sols bien différents à faible distance, caractérisés par des intensités de drainage très inégales. Les sols riches en humus et en cailloux calcaires sont très fissurés et drainants, tandis que les sols bruns sont peu fissurés et trois fois moins perméables (Bruckert et Gaiffe, 1990).

Ces différences doivent expliquer en grande partie la variabilité de la productivité observée au sein de chaque unité stationnelle. Cette variabilité montre qu'il serait utile de subdiviser ultérieurement les 11 unités reconnues en "types de station" plus homogènes à tous points de vue. Ceci passera par un échantillonnage plus conséquent et la réalisation d'un véritable catalogue des stations (Becker et Le Goff, 1988).

L'analyse de la qualité du bois a montré que les différents types de stations se distinguent aussi du point de vue de la densité du bois produit. Cette relation est cependant moins marquée qu'avec la production. En effet, le type de station n'explique que 7,5 % de la variance observée du couple de torsion. Par contre, la prise en compte individuelle de certaines données phytoécologiques de base permet de monter à 25,4 % le taux de variance expliquée. Cette observation suggère également la nécessité d'une subdivision ultérieure plus fine des unités stationnelles. L'étude a permis en particulier de mettre en évidence l'importance du rôle dépressif de l'altitude sur la densité du bois. Les peuplements peu fertiles d'altitude produisent des sapins dont le bois est caractérisé par une faible densité, tandis que les Hêtraies-Sapinières fertiles des plateaux peu élevés produisent un bois de forte densité, donc de meilleure qualité. Une meilleure compréhension de ce phénomène passerait par une étude de l'évolution de la proportion de bois initial et de bois final dans les cernes en fonction des conditions stationnelles et de la largeur des cernes.

III. ETAT SANITAIRE DES SAPINS ET RELATIONS AVEC LE MILIEU

1. Introduction

A partir de 1984, les forêts de Franche-Comté ont montré de façon certaine des signes de mauvais état sanitaire (Bonneau, 1985). Les symptômes sont pour l'essentiel de deux sortes :

- **perte d'une partie du feuillage** par chute des aiguilles les plus anciennes ;
- **jaunissement du feuillage**, surtout des aiguilles les plus âgées.

Perte d'aiguilles et jaunissement ne sont pas forcément associés. Alors que la défoliation atteint surtout les arbres adultes, le jaunissement s'observe sur des arbres de tous âges, même des semis ou de jeunes plants de 5 à 10 ans. Ces deux symptômes ont permis de caractériser l'état sanitaire moyen de la sapinière jurassienne, d'en préciser la variabilité et d'estimer son évolution entre 1987 et 1989. Les autres paramètres susceptibles de rendre compte de l'état sanitaire d'un sapin ont été mis en relation avec la défoliation et le jaunissement. Ces derniers ont été ensuite modélisés en fonction des caractéristiques du milieu pour rechercher la part des causes écologiques dans leur déterminisme. L'avantage procuré par la répartition des placettes sur tout le massif a été mis à profit pour détecter les éventuels pôles géographiques de dépérissement.

Facteurs biotiques

Il arrive que des plantations à basse altitude soient atteintes par des chenilles défeuillantes, telles que la Tordeuse du sapin (*Choristoneura murinana*). C'est là un mal dont l'arbre peut s'accommoder si les attaques ne sont pas massives et répétées au point de l'affaiblir et d'attirer les parasites de faiblesse. Les Scolytes (*Trypodendron lineatum*) et le charançon du Sapin (*Pissodes piceae*) créent des vides localisés (Abgrall et Soutrenon, 1991), leurs attaques peuvent être limitées en conservant des peuplements mélangés (Moreau et Schaeffer, 1955). Les infestations d'armillaire, qui peuvent mettre en danger certains peuplements très dépérissants, et la concurrence de la microflore fongique ne peuvent devenir préoccupants que sur des sols très acides. Les dégâts dus aux facteurs biotiques sont généralement limités dans le Jura, facilement identifiés et ne peuvent expliquer les symptômes et l'étendue des dépérissements observés.

2. Méthodes

La modélisation de la défoliation et du jaunissement, en fonction des caractéristiques stationnelles les plus pertinentes, a été réalisée à l'aide de *régressions progressives pas à pas*. Les corrélations qui existent entre certaines de ces caractéristiques ont rendu nécessaire l'utilisation des résultats d'une *analyse en composantes principales* préliminaire. Ces méthodes ayant été développées dans le chapitre précédent, pour le couple de torsion et la croissance en hauteur, nous ne reviendrons pas sur leur principe.

3. Défoliation

Son appréciation visuelle permet de définir différents types de défoliation (Landmann, 1988a ; Lesinski et Landmann, 1988). Les sapins les plus défoliés rencontrés au sein de notre échantillonnage présentaient très généralement une défoliation uniforme sur l'ensemble du houppier (fig. 40 et 41). En 1987, les 522 sapins observés avaient perdu en moyenne 14,4 % de leur feuillage ; en 1989, ce pourcentage était de 16,8 %, **pour les mêmes arbres**. Ces deux notes moyennes sont significativement différentes ($t = 4.39$; significatif au seuil de 5 %).

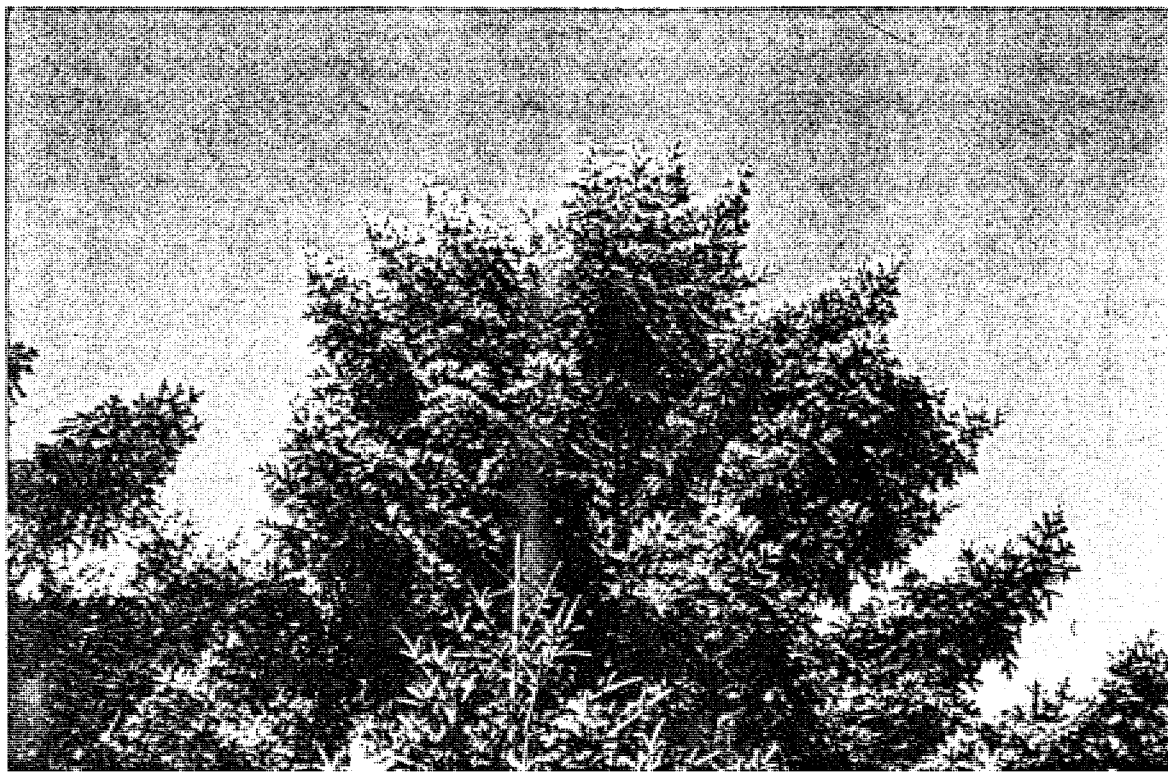


Fig. 40. Photographie du haut : sapin sain.
Photographie du bas : défoliation très importante (plus de 80 % de perte d'aiguilles) dans une sapinière jurassienne (Juillet 1985 ; photo G. Landmann).





Fig. 41. Photographie du haut : mélange pied à pied de sapins sains et défoliés. Forêt de Guebwiller dans les Vosges (septembre 1986 ; photo G. Landmann).

Photographie du bas : jaunissement du feuillage d'un sapin dans le massif du Risoux (Jura, août 1986 ; photo G. Landmann).



La figure 42 montre la répartition de l'effectif des arbres ayant eu une note donnée en 1987, en fonction de leur note de 1989. La majorité des arbres qui avaient perdu 15 % de leur feuillage en 1987 ont obtenu cette même note en 1989, et les autres ont été notés à 10 et 20 % de défoliation ; ce qui montre que la précision de la notation est de 5 % en plus ou en moins de la note attribuée. Cependant, certains arbres, notés à 15 % en 1987, ont été notés à 35 et 40 % en 1989 ; leur état sanitaire s'est donc réellement dégradé car l'écart entre les notes est supérieur à l'imprécision de l'estimation. Au total, en considérant que les notes sont égales si l'écart est de 5 %, 78,9 % des arbres ont conservé la même quantité de feuillage, 5,7 % ont amélioré leur état sanitaire et la défoliation s'est aggravée chez 15,3 % d'entre eux.

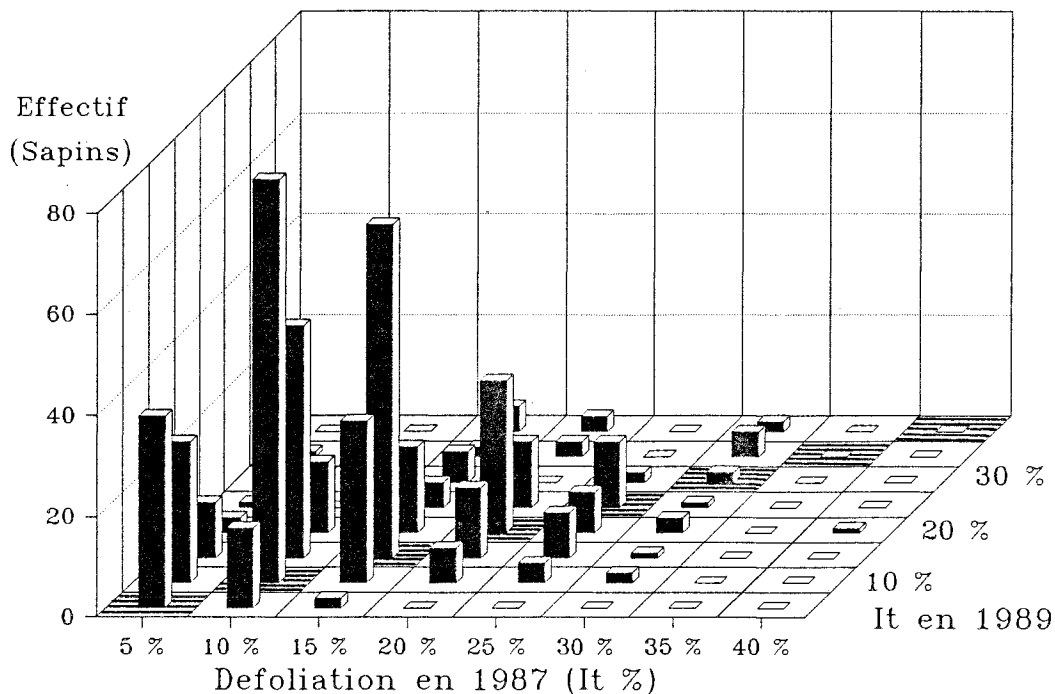


Fig. 42. Répartition de l'effectif des sapins selon la note de défoliation attribuée en 1987 et en 1989 (n = 522).

En 1987 (n = 522)	en 1989 (n = 1248)
46,2 % des arbres ont perdu jusqu'à 10 % d'aiguilles	39,7 %
72,4 % des arbres ont perdu jusqu'à 15 % d'aiguilles	64,2 %
5,6 % des arbres ont perdu plus de 25 % d'aiguilles	14,3 %

L'ensemble des 1248 sapins a un manque d'aiguilles moyen de 17,9 % en 1989 (fig. 43). Ces notations semblent montrer une augmentation encore plus importante de la défoliation entre 1987 et 1989. Cependant, cette observation est à considérer avec prudence car l'extension du dispositif d'étude s'est faite en englobant des zones qui se sont révélées comporter des peuplements très défoliés, notamment dans le sud du massif et sur le versant suisse.

Une comparaison peut être tentée pour évaluer l'écart en 1989 entre nos notations et la référence nationale qu'est le "réseau bleu". Il faut cependant avoir à l'esprit les spécificités du protocole de ce réseau. C'est un ensemble de transects est-ouest, espacés de 16 km en latitude, sur lesquels des placettes sont implantées systématiquement tous les kilomètres. Chacune des 1636 placettes en France est constituée de 24 arbres dominants, codominants ou dominés ; les arbres secs ou disparus restent sur la placette et ne sont pas

remplacés par de nouvelles tiges (le nombre d'arbres secs augmente donc chaque année). Ce réseau a permis de suivre l'évolution des pertes de feuillage et d'altération de la coloration pour les principales essences forestières françaises depuis 1983-1984. Il a montré que le Sapin pectiné, en raison de son importance économique, constitue toujours la première source de préoccupations dans les massifs montagneux de l'Est. Les notations ont permis de constater une aggravation de la perte de feuillage en 1987, suivie d'une amélioration en 1988, 1989 et 1990 (fig. 44), sauf dans le Massif Central et les Pyrénées où les niveaux de dommages restent modérés (Landmann, 1991b). Le niveau général est nettement meilleur dans le Jura que dans les Vosges.

Il existe une assez bonne correspondance entre nos observations et celles de ce réseau, pour les défoliations supérieures à 25 % : elles sont respectivement de 14,3 et 16,9 %. Par contre les notateurs du réseau ont répertorié 52,9 % des arbres comme "sains", ce qui est sensiblement différent des 39,7 % relevés sur notre dispositif. Cet écart est probablement dû au passage des pourcentages de défoliation aux classes : certains arbres de notre étude ont pu être notés avec 15 % de défoliation alors qu'un observateur du réseau bleu les aurait noté à 10 % ; cette légère différence d'appréciation les fait appartenir soit à la classe "sain" (0 à 10 % de manque d'aiguilles), soit à la classe "faiblement détérioré" (15 à 25 %).

La défoliation moyenne par placette reflète l'état sanitaire évalué grâce aux arbres pris individuellement. En effet, le niveau de défoliation est relativement homogène au sein d'une placette : il évolue par exemple entre 5 et 20 % ou entre 20 et 40 %... Les niveaux de défoliation moyenne par placette se répartissent comme suit :

- 17,8 % des placettes ont une défoliation comprise entre 0 et 10 % ;
- 64,4 % des placettes ont une défoliation comprise entre 10 et 25 % ;
- 17,8 % des placettes ont une défoliation comprise entre 25 et 60 %.

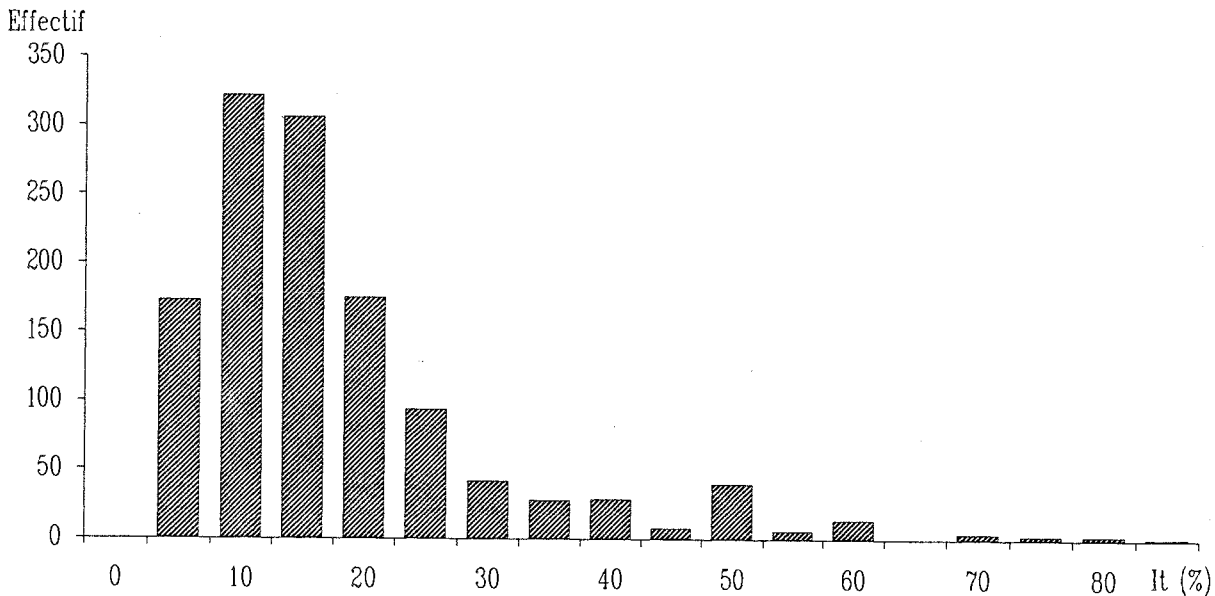
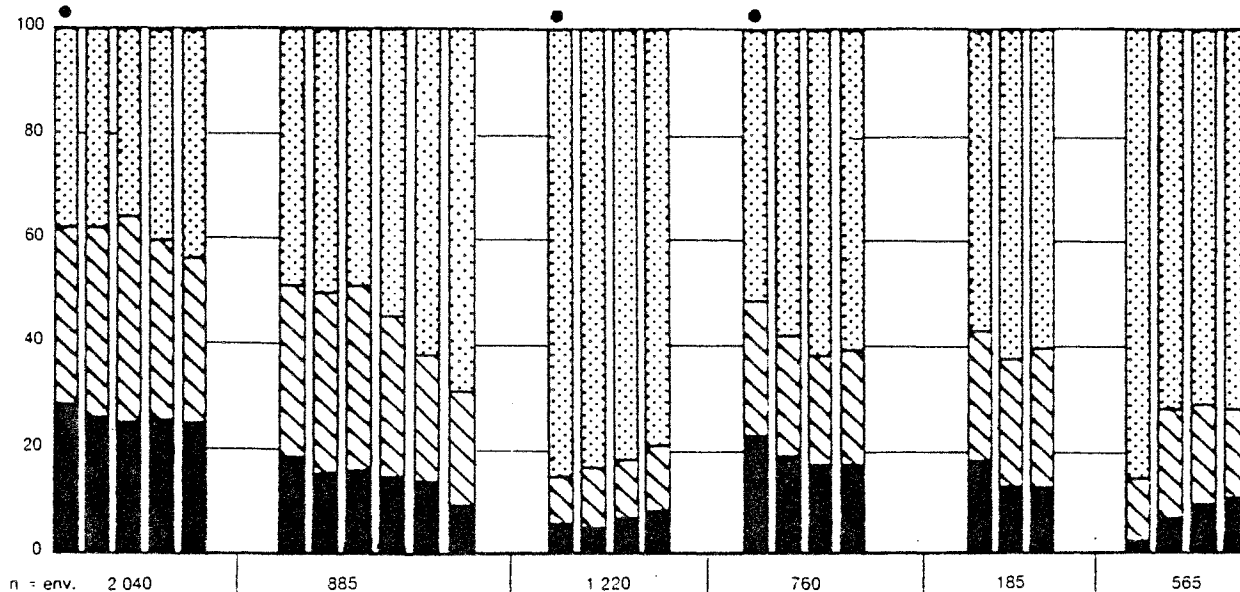


Fig. 43. Répartition de l'effectif des placettes selon le manque d'aiguilles dans le houppier (It %) en 1989.

La défoliation moyenne par placette a permis d'étudier la répartition géographique du manque d'aiguilles. La défoliation n'est pas concentrée sur une région particulière du massif (fig. 46).

% d'arbres dans les différentes classes de défoliation



% d'arbres présentant une
altération de la couleur > 10 % de la masse foliaire

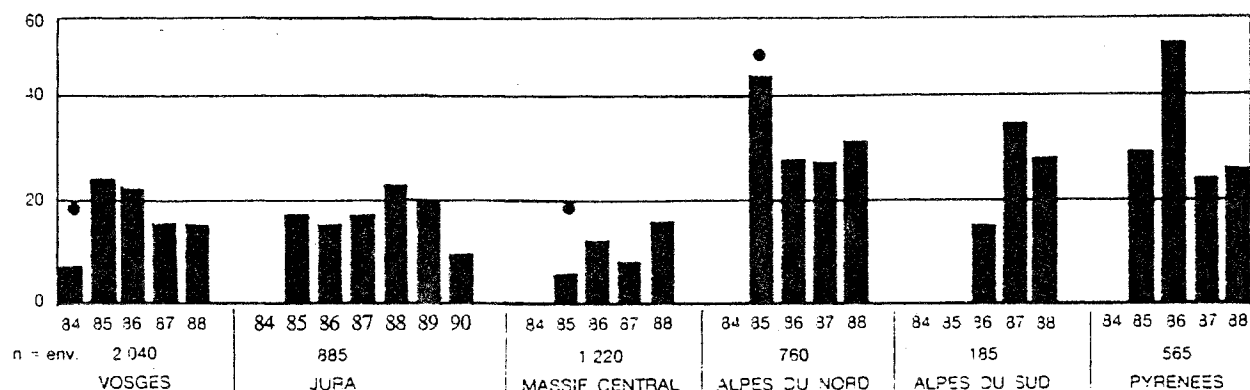


Fig. 44. Evolution régionale des dommages entre 1984 et 1988 pour le Sapin pectiné (le point noir indique que la comparaison avec les années suivantes est difficile en raison d'un nombre très inférieur d'individus notés). Source : Inventaires des dommages de 1984 à 1988 (réseau bleu). Ministère de l'Agriculture et de la Forêt. In : Landmann, 1991a.

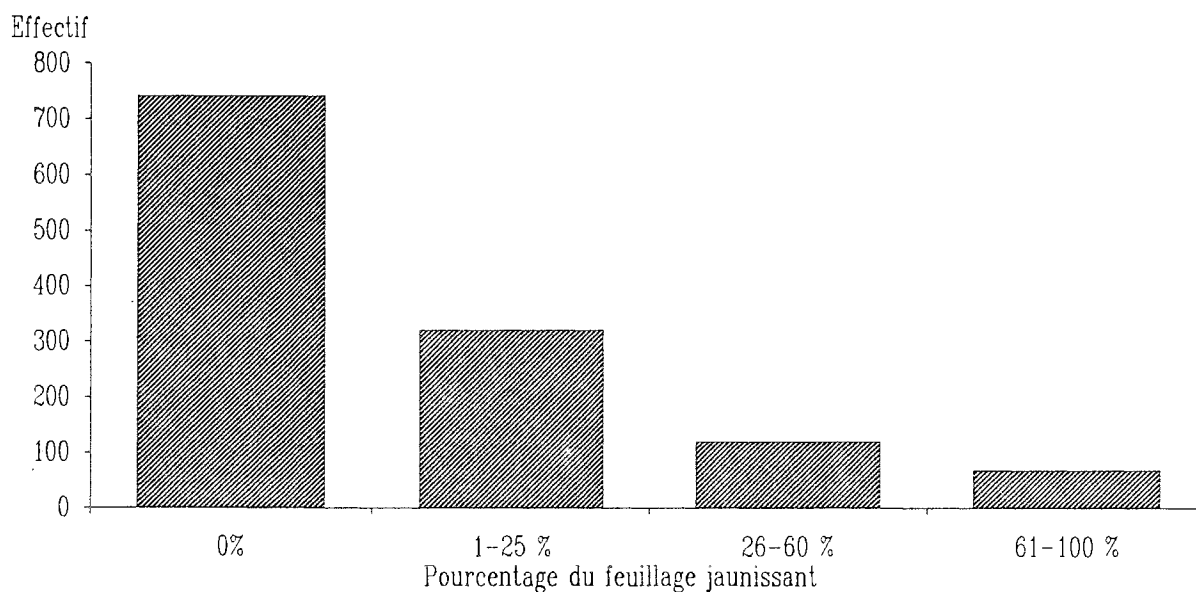


Fig. 45. Répartition de l'effectif des placettes selon le pourcentage de houppier jaunissant.

4. Jaunissement

Ce symptôme n'avait pas été noté en 1987, lors de la première partie de l'étude. En 1989, les résultats suivants ont été obtenus (fig. 45) :

- 59,4 % des sapins présentent une coloration normale ;
- 25,6 % ont 1 à 25 % du feuillage jaunissant ;
- 9,6 % ont 26 à 60 % du feuillage jaunissant ;
- 5,4 % sont presque totalement jaunes.

Le réseau bleu a répertorié seulement 20 % des 862 arbres avec une coloration anormale, ce qui est nettement différent des 40,6 % de notre dispositif.

La moitié sud du massif, surtout le versant ouest, montre des jaunissements plus intenses, ainsi que le Jura suisse au nord de Neuchâtel (fig. 47).

5. Etat sanitaire et caractéristiques de la placette et de l'arbre

5.1 Relations avec les caractéristiques de la placette et celles de l'arbre

Le jaunissement est fortement corrélé avec la défoliation ($r = 0,492$) ; mais ces deux estimateurs de l'état de santé des sapins ne sont pas totalement redondants. Tant que le jaunissement ne concerne que moins de la moitié du feuillage, la défoliation moyenne observée par placette varie entre 5 et 40 %, au delà de ce niveau, les peuplements ont des défoliations comprises entre 20 et 55 % (fig. 50).

Le nombre de générations d'aiguilles est lié à ces symptômes :

--- sur 200 premiers arbres de l'échantillon, le nombre de générations d'aiguilles évolue entre 3 et 12 et la grande majorité des arbres avait entre 5 et 9 générations d'aiguilles (moyenne = 7 années). Cette caractéristique est indépendante de l'âge des arbres. Les arbres défoliés ont logiquement tendance à avoir moins de générations d'aiguilles ; mais la corrélation n'est pas significative ($r = -0,118$ NS). En fait, le nombre de générations d'aiguilles est assez difficile à apprécier systématiquement sur le haut des houppiers car la partie des branches la plus proche du tronc est souvent dissimulée dans le feuillage. La tendance observée confirme cependant que la défoliation concerne les aiguilles les plus âgées ;

--- les arbres qui ont le plus grand nombre de générations d'aiguilles sont en moyenne plus jaunissants que les autres ($r = 0,268$; significatif au seuil de 1 %).

Ces observations peuvent être interprétées comme le résultat d'un décalage dans le temps de deux étapes d'un même phénomène : tout d'abord un jaunissement d'une partie de plus en plus importante du feuillage puis une chute des aiguilles jaunes. Il est effectivement possible de trouver dans notre échantillon de nombreux sapins jaunes non défoliés, un peu défoliés et très défoliés. Cependant, la réalité est certainement encore plus complexe (voir § 5.3.) car, au sein des arbres non jaunissants, il existe également un gradient de défoliation.

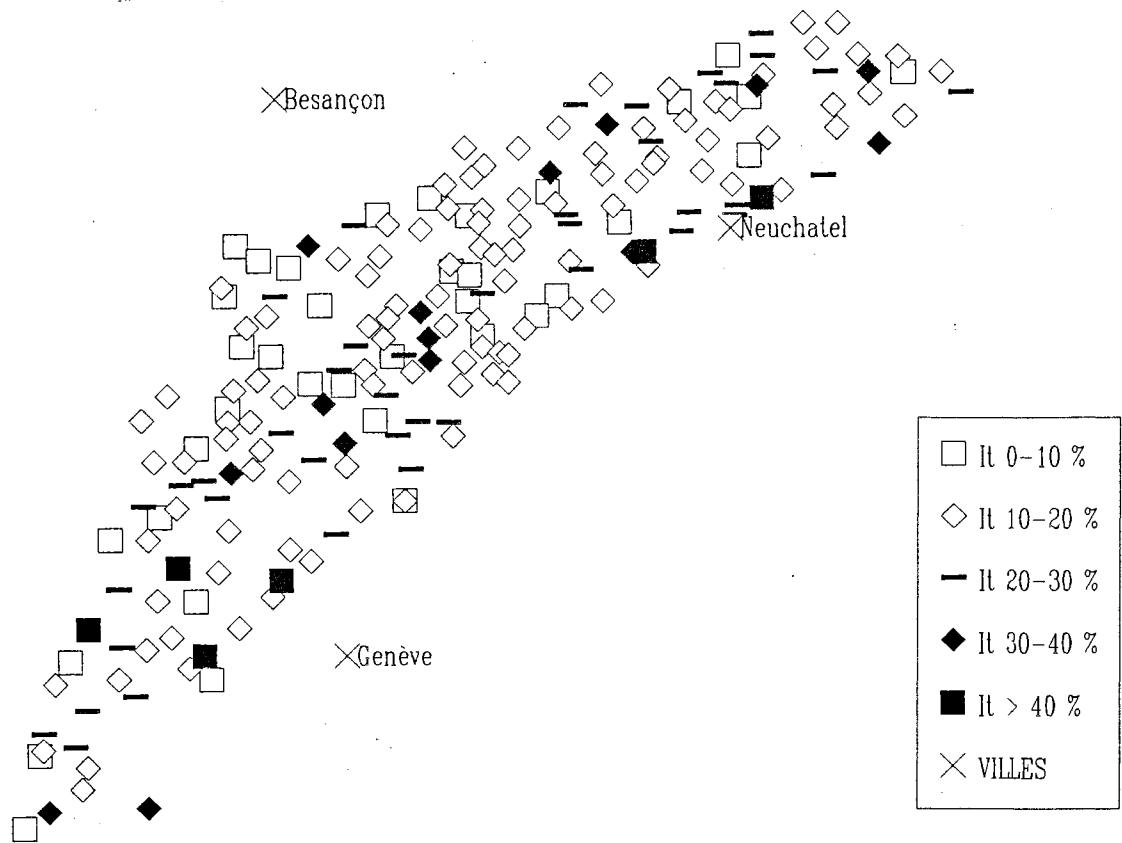


Fig. 46. Répartition de la défoliation moyenne en 1989 sur 208 placettes de sapins dans le Jura.

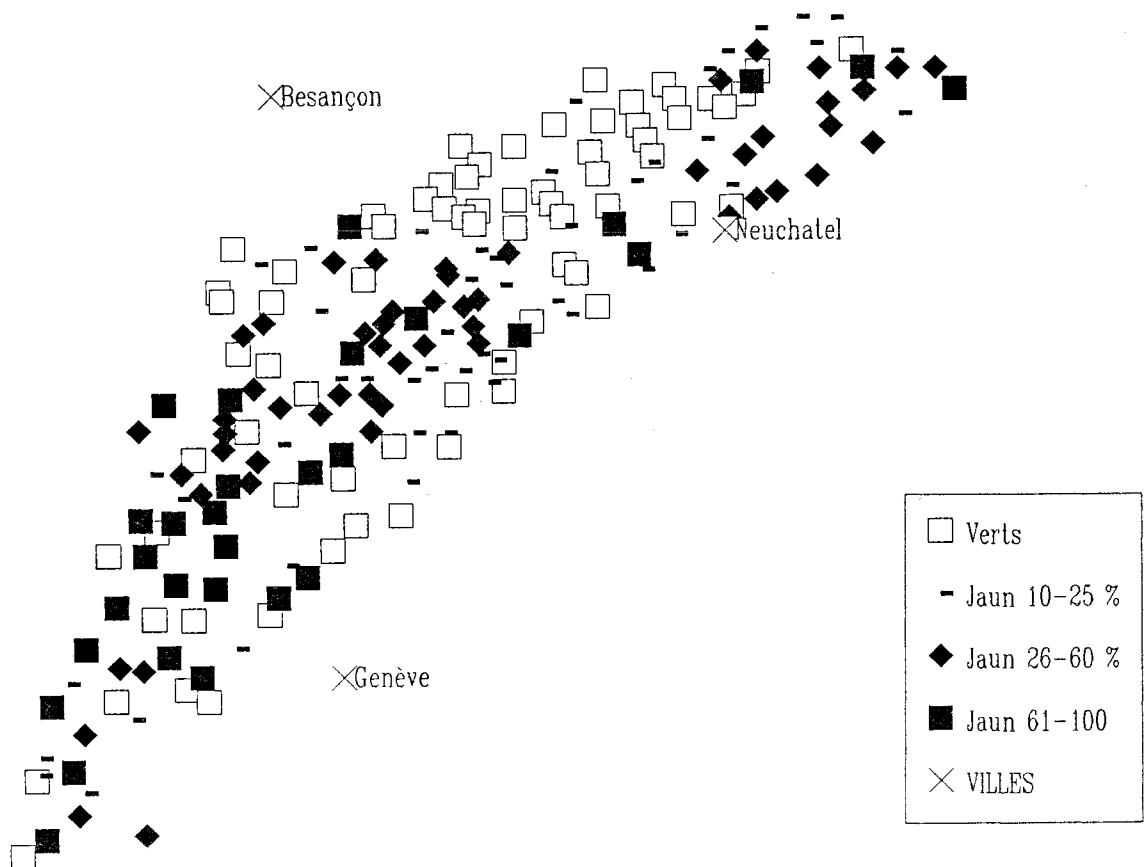


Fig. 47. Répartition du jaunissement moyen en 1989 sur 208 placettes de sapins dans le Jura.

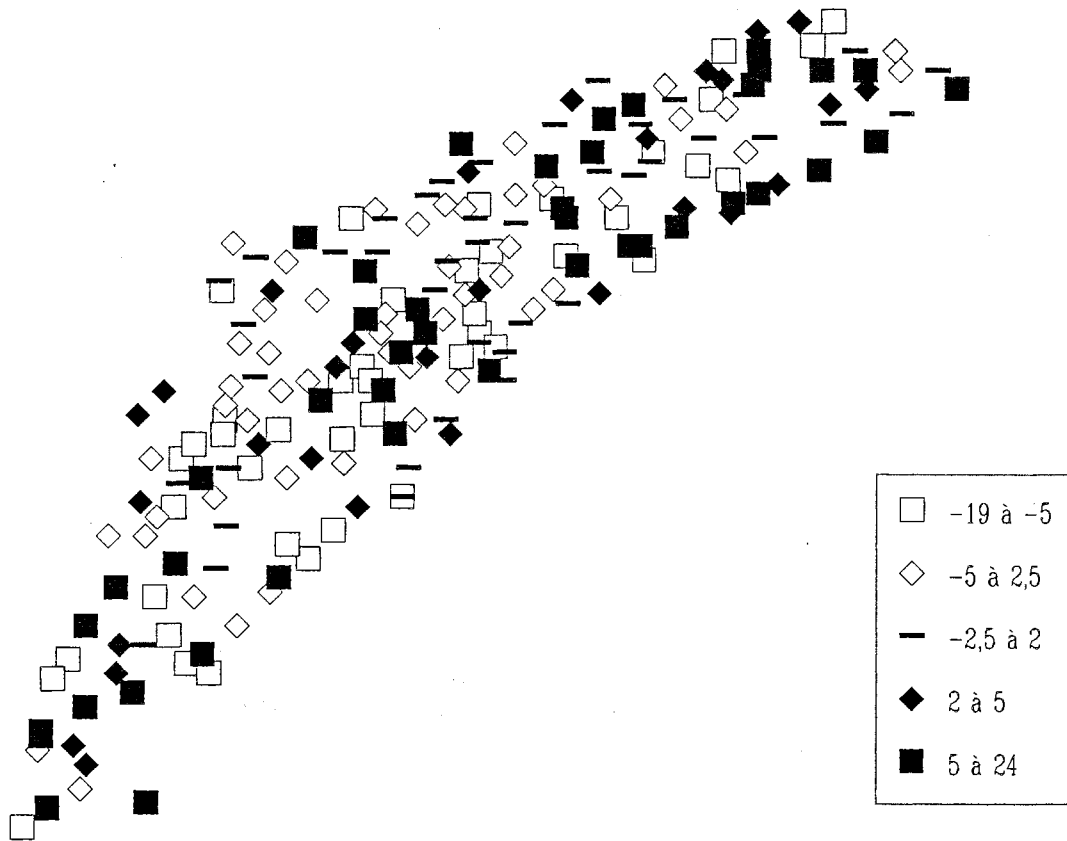


Fig. 48. Répartition des résidus de la défoliation moyenne en 1989 après prise en compte de l'effet de l'âge, de la pente et du climat radiatif. Les écarts négatifs indiquent les placettes moins défoliées que le niveau prévu par le modèle, et *vice versa* pour les écarts supérieurs à zéro. Les écarts sont exprimés en pourcentage de manque d'aiguilles.

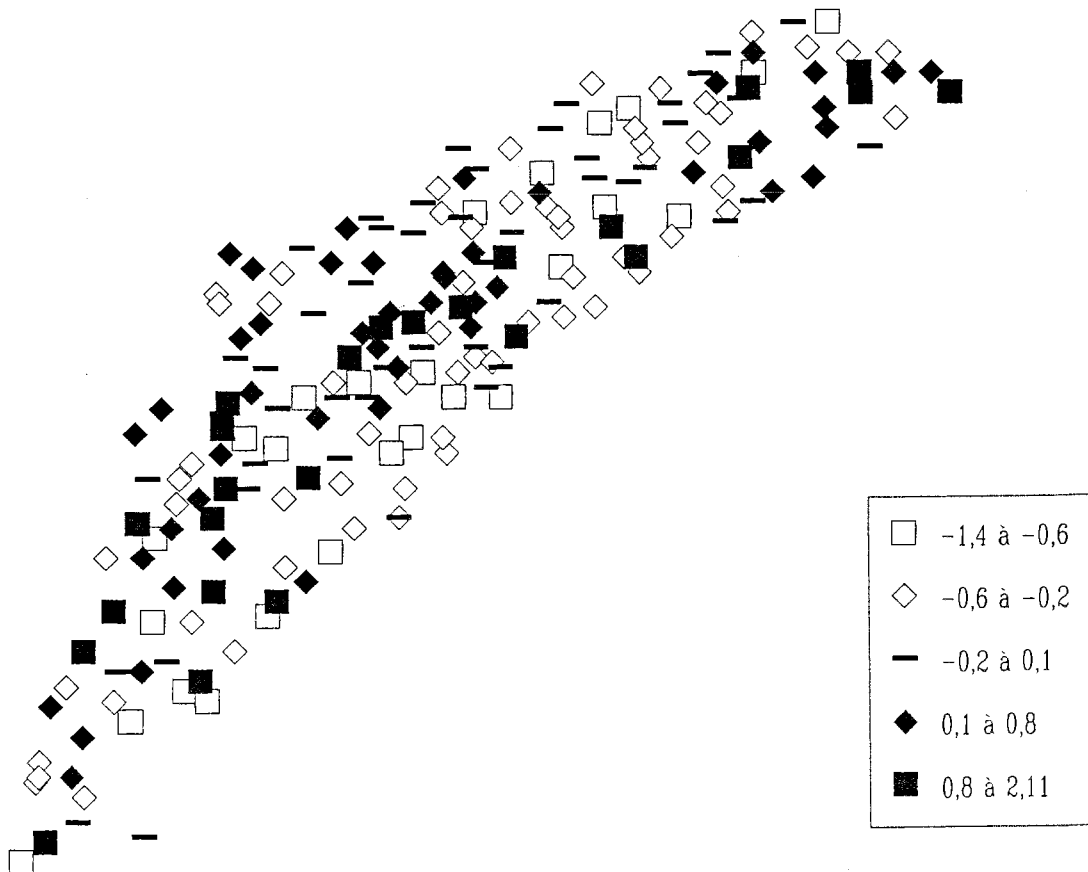


Fig. 49. Répartition des résidus du jaunissement moyen en 1989 après prise en compte de l'effet de l'âge et de la réserve en eau moyenne du sol. Les écarts supérieurs à zéro indiquent les placettes où le jaunissement est plus fort que le niveau prévu par le modèle.

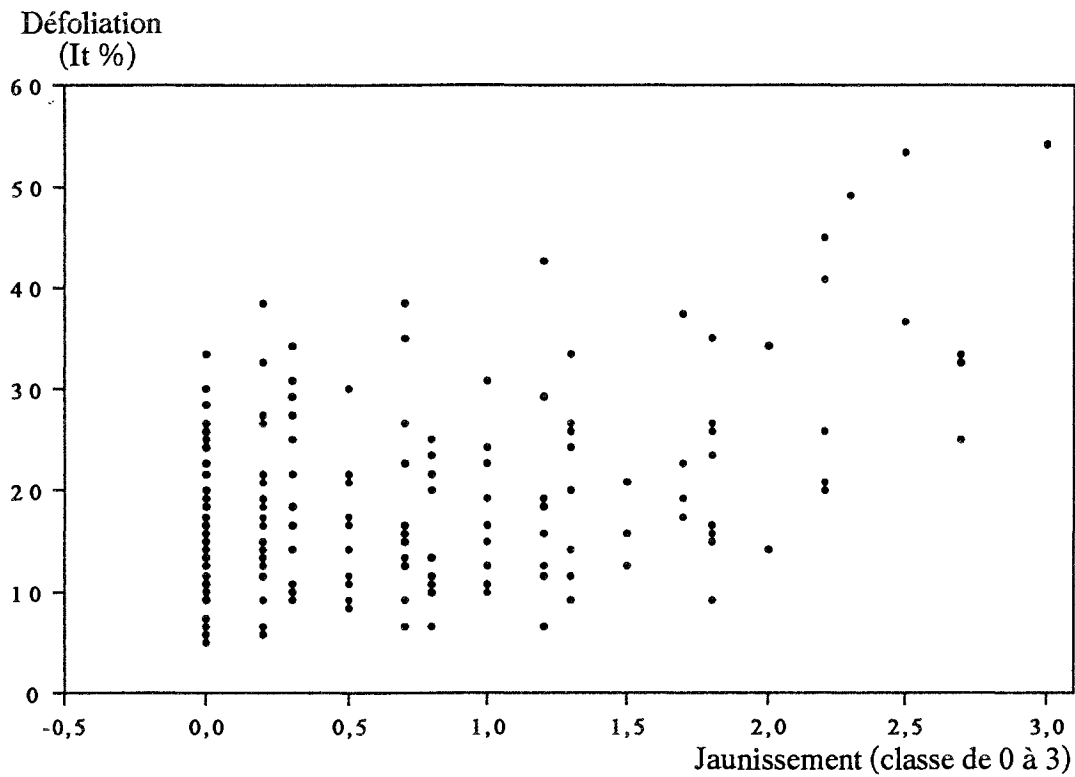


Fig. 50. Intensité de la défoliation moyenne par placette en 1989 en fonction de la proportion de feuillage jaunissant.

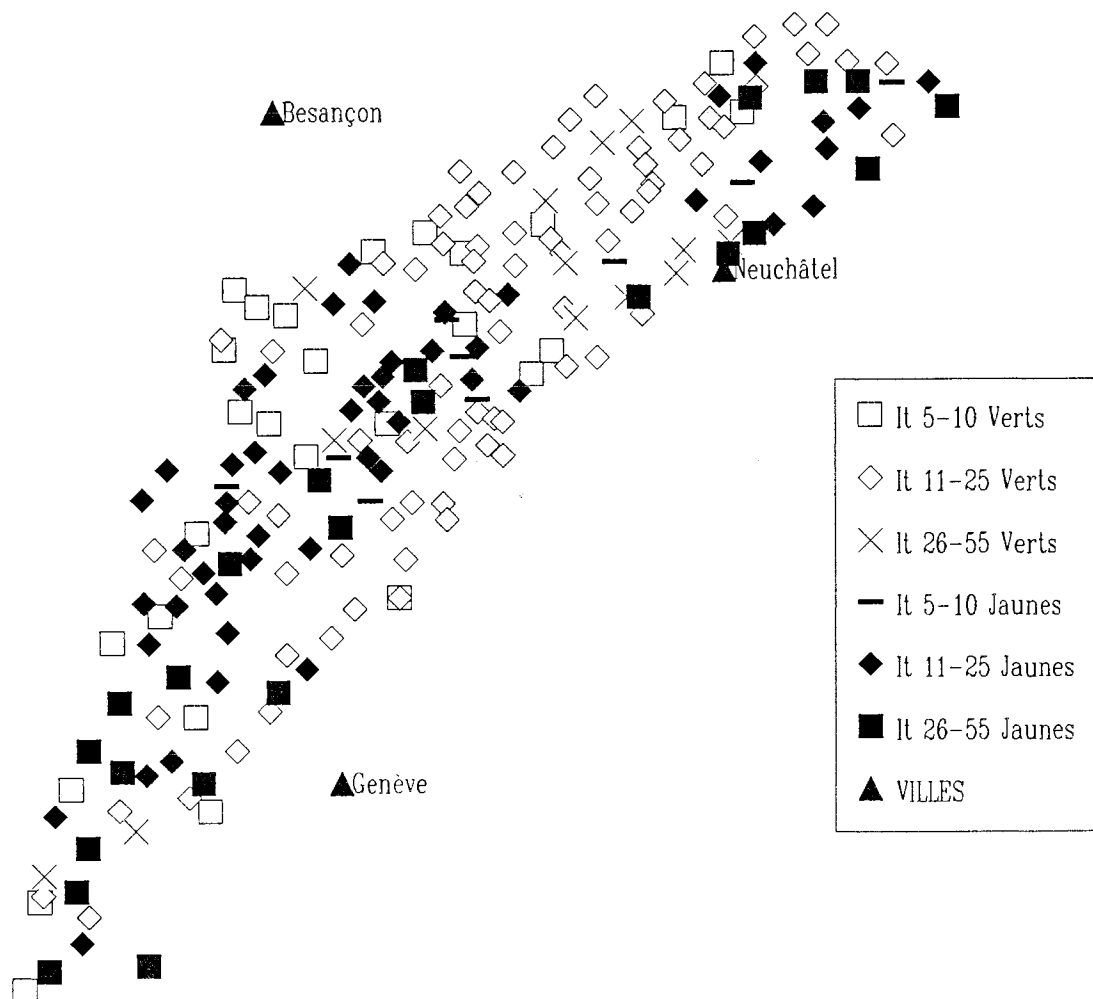


Fig. 51. Répartition géographique de trois niveaux de défoliation au sein des arbres verts, et au sein des arbres jaunissants en 1989.

La défoliation et le jaunissement sont liés à d'autres caractéristiques des arbres ou des placettes (annexe 11) :

--- la défoliation et le jaunissement sont plus élevés chez les arbres âgés (corrélations respectives : 0,535 et 0,467) ;

--- la forme "en table" de la cime : la croissance apicale des sapins subit un ralentissement naturel au cours de leur vieillissement, ce qui donne une forme peu aiguë à leur cime. Dans notre échantillon, ce phénomène a été observé dès l'âge de 70 ans. Parmi les arbres de 70 à 120 ans, ceux qui forment la table sont en moyenne un peu plus défoliés et surtout plus jaunissants que les autres. Le ralentissement de la croissance apicale observé chez des arbres jeunes n'est pas entièrement naturel et indique une perte certaine de vitalité ;

--- la présence de Gui dans le houppier : 49 sapins abondamment guités ont été rencontrés ; ils ont perdu en moyenne 28 % de leur feuillage et sont nettement jaunissants, tandis que les arbres avec une faible quantité de Gui (n=80) et les arbres sans Gui ont respectivement perdu 20,3 % et 17,3 % de leur feuillage ;

--- la quantité de gourmands sur le tronc : plus les arbres sont défoliés et jaunissants plus la quantité de rameaux fins sous le houppier est importante ;

--- le jaunissement est plus important dans les peuplements traités en futaie jardinée ; mais ceci tient très probablement au fait que la futaie jardinée est principalement appliquée aux peuplements sur les stations peu favorables (sols superficiels ou en altitude) et dans le sud du massif ;

--- les arbres à faible longueur relative de houppier, qui ont donc été davantage concurrencés que les autres, sont plus jaunissants ;

--- une faible alimentation en eau, estimée grâce à la végétation, correspond à un état sanitaire dégradé ;

--- l'altitude n'est pas significativement corrélée avec l'état sanitaire mais la tendance indique qu'elle aurait un effet défavorable.

--- le jaunissement est plus fort sur les stations peu fertiles : les sapins jaunissants ont un indice de croissance en hauteur plus faible que les autres. Les sapins défoliés montrent également cette tendance mais elle n'est pas significative au seuil de 5 %.

5.2. Modélisations

Des régressions progressives pas-à-pas ont été réalisées pour déterminer les variables qui expliquent le mieux l'état sanitaire. Le modèle obtenu fait intervenir les variables significatives suivantes ($r^2 = 33,6 \%$) :

$$(1) \quad It (\%) = - 4,8373 + 0,1357 \times Age \text{ (ans)} + 0,2234 \times Pente (^\circ) + 6,4232 \times Ir$$

Les F partiels sont respectivement de 82,8, 13,9 et 4,6. Cette équation confirme que les arbres les plus défoliés sont les plus âgés. La pente conditionne en partie le bilan hydrique. Lorsque l'indice de climat radiatif Ir augmente, la placette est en situation plus chaude et les arbres sont plus exposés aux conséquences des périodes de sécheresse. L'alimentation en eau apparaît donc comme un facteur important dans le déterminisme de la masse foliaire.

La même méthode appliquée au jaunissement conduit à l'équation suivante ($r^2 = 32,4 \%$) :

$$(2) \quad \text{Jaunissement (classe de 0 à 3)} = 0,7426 + 0,0072 \times \text{Age (ans)} - 0,0176 \times \text{If}_2$$

Les F partiels sont de 34,2 et 32,1. L'âge est le premier facteur de risque. Des sapins jaunissants de moins de 70 ans ont rarement été observés ; au-delà de cet âge, le jaunissement a tendance à s'intensifier. Il diminue quand l'humidité moyenne du sol est meilleure, celle-ci étant estimée par les coordonnées sur le second axe de l'analyse factorielle des correspondances (If_2). La corrélation entre cette variable et le jaunissement est de -0,459 (hautement significatif).

5.3. Influence de la situation géographique

Les observations précédentes ont montré que le jaunissement n'est pas réparti de façon homogène sur toute la chaîne montagneuse, et que la seule variable écologique qui apparaît dans la régression correspond à l'humidité moyenne du sol. Or, en raison des différences d'altitude et de substrat, les types de sols ne sont pas non plus répartis régulièrement au sein du massif, ainsi que l'âge des arbres. L'observation de la distribution du jaunissement est donc plus pertinente après la prise en compte de ces facteurs. Pour chaque placette, un jaunissement "théorique" a été calculé à l'aide de l'équation (2) et l'écart avec le jaunissement effectivement observé a été projeté à son emplacement géographique (fig. 49). Les observations suivantes peuvent être faites à partir de cette "cartographie" :

--- les placettes sur lesquelles le jaunissement observé est similaire à celui calculé par le modèle se répartissent plutôt sur la partie nord-ouest du massif ;

--- les placettes sur lesquelles les arbres sont nettement plus jaunes que ce que leur âge et l'alimentation en eau du site pouvait laisser prévoir se rencontrent principalement au nord-est du massif, entre Neuchâtel et Bâle et dans les deux-tiers sud, plutôt sur le bord ouest de l'arc montagneux ;

--- les placettes dont le jaunissement observé est inférieur à ce que prévoyait le modèle semblent localisées préférentiellement sur la partie sud-est du massif. Leurs caractéristiques stationnelles et l'âge des arbres ne sont pas significativement différents de ceux des placettes jaunissantes.

Les mêmes opérations ont été effectuées pour la défoliation. Après avoir pris en compte l'effet de l'âge, de la pente de la placette et de son indice de climat radiatif (bioclimat), les écarts entre les taux de défoliation prédits et observés ont été positionnés à l'emplacement géographique des placettes. Les prédictions diffèrent au maximum de 20 à 25 % en plus ou en moins de la note attribuée sur le terrain. La répartition géographique des résidus n'apparaît pas clairement orientée. Les zones au sein desquelles la défoliation est plus importante que prévu ne sont pas toujours les mêmes que celles où le jaunissement est également plus élevé (fig. 48).

Pour un autre type d'observations, les arbres ont été séparés en deux ensembles : les verts et les jaunissants. Dans chaque ensemble, ils ont été divisés en trois groupes selon leur niveau de défoliation. La distribution géographique de ces six groupes a montré que (fig. 51) :

(1) au sein des arbres jaunes de la partie sud du massif, la défoliation semble être de plus en plus importante en descendant vers le sud ;

(2) les arbres verts mais très défoliés se localisent préférentiellement dans le quart nord-ouest du massif, où le jaunissement est quasiment absent.

L'hypothèse d'effets de polluants atmosphériques serait compatible avec ces observations. En effet, les vents dominants viennent des secteurs sud-ouest et peuvent transporter les produits émis par l'agglomération lyonnaise, qui n'est pas à plus de 80 à 100 km des massifs forestiers de la région d'Oyonnax, Saint-Claude... L'observation (1) ci-dessus semblerait indiquer, sous toutes réserves et selon le principe de l'antériorité du jaunissement sur la défoliation, que les peuplements du sud ont été endommagés les premiers et ont perdu une partie plus importante de leur feuillage. L'observation (2) indiquerait que les peuplements du nord-ouest ne subissent pas ces atteintes en raison de leur plus grand éloignement. Les vents, qui proviennent également souvent du nord-est, pourraient aussi amener les pollutions du bassin industriel de Bâle-Mulhouse sur la partie nord-est du massif. De même, l'agglomération de Genève n'est qu'à une vingtaine de kilomètres des versants jurassiens. Nous reviendrons sur ce point dans la discussion.

6. Etat sanitaire et caractéristiques pédologiques

Le sol a été souvent retenu comme "facteur prédisposant" ou "aggravant" par rapport à certaines causes du dépérissement. Sa capacité de rétention en eau intervient notamment dans la sensibilisation des peuplements aux épisodes de sécheresse (Becker et Lévy, 1988 ; Becker, 1991). De plus, la pauvreté minérale de certains sols vosgiens a été mise en relation avec certaines carences, notamment calcimagnésiennes, qui correspondent au jaunissement et à la perte d'aiguilles de sapins et d'épicéas (Bonneau, 1987b). L'hypothèse d'effets de la pollution par l'intermédiaire du sol a également été émise au départ des recherches au sein du programme DEFORPA.

Dans l'ensemble, les sols forestiers jurassiens sont riches et moins acides que les sols vosgiens. Le pH_{eau} de l'horizon A_1 des premiers est situé entre 7,7 dans les sols humo-calcaires et 4 dans les sols bruns acides sur moraines alpines. Les horizons A_1 des sols des Vosges ont des pH_{eau} compris entre 3,2 et 4,5. La somme des cations échangeables (S) est de l'ordre de 40 à 80 meq/100 g dans les horizons A_1 des sols calcaires ou calciques, en raison notamment de la quantité de Ca^{++} , et de 5 à 10 dans ceux des sols bruns lessivés, tandis qu'elle est souvent inférieure à 1 meq/100 g dans les sols ocres podzoliques sur grès vosgien. Les sols des Vosges permettent une bonne nutrition en phosphore et potassium, mais conduisent parfois à des carences en magnésium (Bonneau, comm. pers.).

Dans l'échantillon étudié, les analyses de variance ont indiqué que le type de sol explique 9,4 % de la variance du jaunissement (significatif au seuil de 2 %) et 8,0 % de la variance de la défoliation (significatif au seuil de 5 %). Ces taux ne sont pas très élevés mais pouvaient révéler une éventuelle composante pédologique du dépérissement.

6.1. Etat sanitaire et type de sol

La défoliation moyenne sur chacun des 10 principaux types de sols que nous avons caractérisés se situe entre 14,5 % et 23,2 %. Lorsque les sols sont ordonnés par niveau de défoliation croissante, la différence entre deux types de sols successifs n'est jamais significative au seuil de 5 %. Après avoir regroupé les 10 types de sols en quatre ensembles relativement similaires du point de vue de leurs caractéristiques pédologiques (tab. 8), certaines différences apparaissent significatives.

Défoliation : les sapins sont significativement plus défoliés sur les sols humo-calcaires et humo-calciques (Groupe 1 ; $It = 20,7\%$) que sur les trois autres groupes de sols, qui ne diffèrent pas entre eux : sols bruns à pellicule calcaire (Groupe 2 ; $It = 17,5\%$), sols bruns (Groupe 3 ; $It = 15,9\%$) et sols bruns lessivés ou acides (Groupe 4 ; $It = 15,5\%$). Il faut cependant noter que les écarts entre les niveaux de défoliation ne sont pas considérables.

Jaunissement : les sapins sont plus fréquemment jaunissants sur les sols humo-calcaires, humo-calciques (Groupe 1), bruns calciques et bruns humifères de laizines (Groupe 3) que sur les autres sols. Les

sols ne s'ordonnent pas comme dans le cas de la défoliation, ce qui laisse penser que le déterminisme de ces deux phénomènes peut être en partie différent.

6.2. Prise en compte de la corrélation entre la défoliation et le jaunissement

Pour tenir compte de la corrélation existant entre la défoliation et le jaunissement, les relations entre les types de sols et l'état sanitaire ont été analysées d'une part "à jaunissement constant" et d'autre part "à défoliation constante".

6.2.1. Relation entre le type de sol et la défoliation "à jaunissement constant"

Les arbres ont été répartis en deux niveaux : "faible jaunissement" et "fort jaunissement". Les défoliations moyennes sur les quatre groupes de sols ont ensuite été comparées indépendamment dans chacun des deux niveaux.

Résultats (les différences significatives, au seuil de 5 %, dans l'intensité de la défoliation entre deux types de sols consécutifs sont indiquées par les ***) :

"faible jaunissement"		"fort jaunissement"	
Type de sol	It	Type sol	It
Sols humo-calc. *****	17,5 %	Sols humo-calc. *****	25,2 %
Sols bruns à pel. calc.	16,0 %	Sols bruns à pel. calc.	20,1 %
Sols lessivés, acides	14,4 %	Sols lessivés, acides	19,0 %
Sols bruns	13,0 %	Sols bruns	18,3 %

Les types de sols s'ordonnent selon la même séquence aux deux niveaux de jaunissement et seuls les sols les plus secs et les plus calcaires (sols humo-calcaires et humo-calciques) correspondent à une défoliation significativement plus forte. Ce résultat est donc semblable à celui obtenu avec l'ensemble de l'échantillon.

6.2.2. Relation entre le type de sol et le jaunissement "à défoliation constante"

Les deux niveaux de défoliation moyenne par placette suivants ont été définis : "5 à 15 %" et "20 à 55 %".

Résultats (sols classés par jaunissement des arbres décroissant) :

Défoliation "5 à 15 %"	Défoliation "20 à 55 %"
Sols bruns *****	Sols bruns
Sols humo-calc.	Sols humo-calc. *****
Sols bruns à pel. calc.	Sols bruns à pel. calc.
Sols lessivés, acides	Sols lessivés, acides

Pour les fortes défoliations, les écarts de jaunissement entre les types de sols sont plus importants. Les sols qui se distinguent significativement diffèrent par leur réserve en eau moyenne et par leur richesse en matière organique. Certains dépérissements des Sapins pyrénéens ont été mis en relation avec une carence en potassium (Cheret, 1987), dont le prélèvement est rendu plus difficile par la matière organique qui complexifie cet élément.

Type de sol	Groupe	Réserve en eau	pH eau A1	CaCO3	Ca ++	S/T	Matière Organique			
Humo-calcaire	1	Faible	7 à 7,7	Carbonatés	Calciques	Saturés	Abondante			
Humo-calcaire colluvial										
Humo-calciq										
Humo-calciq colluvial										
Brun à pellicule calcaire	2	Importante	5,5 à 7	Décarbonatés	Non calciques	Désaturés	Pauvre			
Brun calciq	3						Abondante			
Brun humifère de laizines										
Brun limoneux	4		4 à 5,5							Pauvre
Brun lessivé argileux										
Brun acide										

Tab. 8. Principales caractéristiques des quatre groupes de types de sol.

Défoliation (It %)

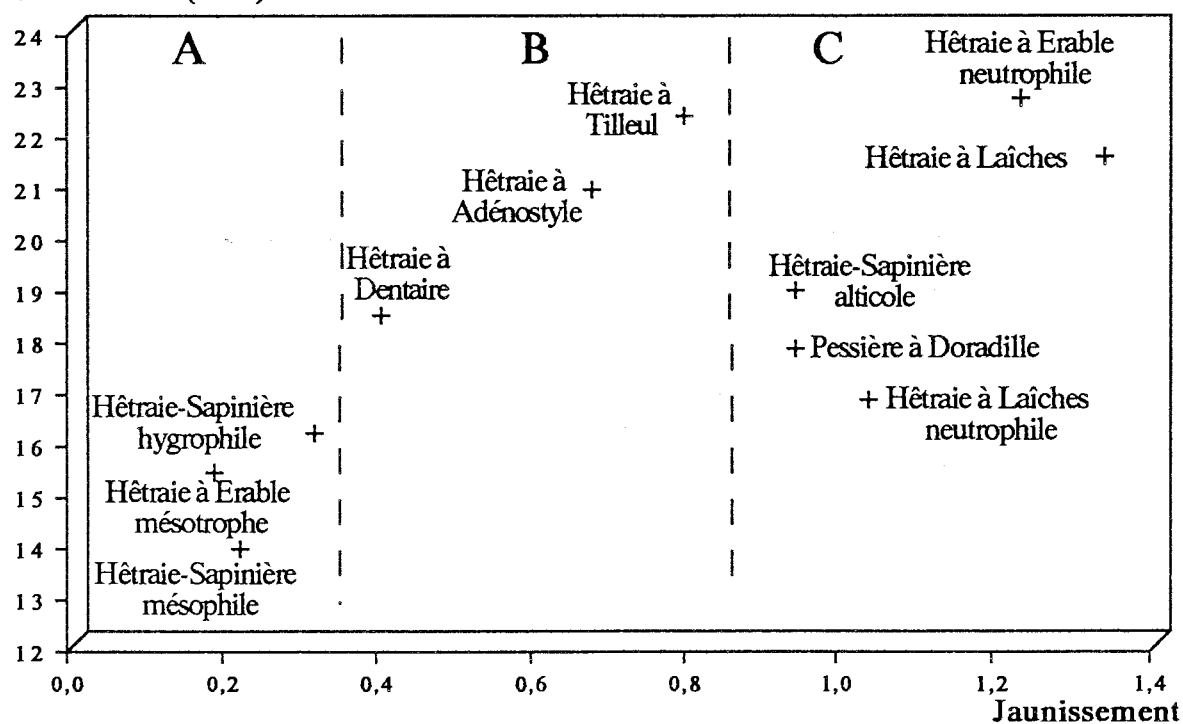


Fig. 52. Niveau de défoliation et de jaunissement selon le type de station.

En définitive, la stratification de l'échantillon en fonction d'une caractéristique pour étudier l'effet de l'autre change quelque peu les valeurs numériques obtenues mais les conclusions restent les mêmes.

6.3. Relations entre l'état sanitaire et le type de station

Les unités stationnelles définies au cours de l'étude phytoécologique intègrent les caractéristiques du sol et celles de la végétation ; leur individualisation est donc la résultante de plusieurs facteurs du milieu, d'où leur intérêt pour l'étude des composantes écologiques du dépérissement.

Les analyses de variance ont montré que le type de station explique seulement 6,7 % de la défoliation (non significatif au seuil de 5 %) ; par contre, il explique 25,1 % du niveau de jaunissement (significatif au seuil de 0,1 %). Ce résultat était assez attendu puisque le type de station est lui-même très lié à l'indice floristique If2, et que celui-ci a montré une forte liaison avec le jaunissement.

Cependant, aucune différence d'état sanitaire entre deux types de stations n'est significative au seuil de 5 %, et il n'est pas aisé d'individualiser des groupes homogènes quant à leur niveau de défoliation ou de jaunissement. De plus, le classement des types de stations n'est pas tout à fait le même selon l'un ou l'autre de ces symptômes ; aussi, les résultats ont-ils été présentés en combinant les deux critères (fig. 52). Les Hêtraies-Sapinières mésophile et hygrophile, ainsi que la Hêtraie à Erable mésotrophe sont en moyenne constituées de peuplements peu défoliés et bien verts. La Pessière à Doradille (représentée dans le groupe "C") fait partie du groupe "A" quand la part de la dégradation de l'état sanitaire due à l'âge est prise en compte.

Le groupe "B", formé par la Hêtraie à Dentaïre, la Hêtraie à Adénostyle et la Hêtraie à Tilleul, est plus jaunissant que ce que prévoit l'équation de régression (2). Il correspond aux stations de pentes fortes, donc plus sensibles aux sécheresses, et localisées dans la partie nord-est du massif, potentiellement soumise à des ambiances de pollution (fig. 49).

Les stations de Hêtraie à Laïches, situées à basse altitude, et celles de Hêtraie-Sapinière alticole et de Hêtraie à Erable neutrophile, situées en altitude, constituent le groupe "C". Les sols qui leur correspondent sont souvent humo-calcaires, humo-calciques ou encore des sols bruns humifères des lapiaz, qui n'offrent pas une bonne réserve en eau. Si ce handicap est pris en compte à l'aide des équations (1) et (2), les peuplements restent encore nettement plus défoliés et jaunissants que ne le prédisent les modèles. Ils sont situés géographiquement dans la région sud et plutôt sur le versant ouest du massif (fig. 49). Les Hêtraies à Laïches occupent le second plateau et les stations de Hêtraie-Sapinière alticole et de Hêtraie à Erable neutrophile se localisent sur les reliefs de la Haute-Chaîne. Ces deux types de localisation peuvent les exposer à des apports de pollutions en provenance de la région lyonnaise.

7. Discussion et conclusions partielles

7.1. Etat sanitaire

La proportion d'arbres nettement défoliés et la moyenne des indices de défoliation (17,9 %, écart-type = 12,7 %) étaient peu importantes, tant en 1987 qu'en 1989. Il apparaît donc que la sapinière jurassienne est peu dépérissante dans son ensemble, mais comporte localement des sujets qualifiés de "fortement détériorés à dépérissants" par la notation CEE (défoliation supérieure à 25 % du feuillage). Le niveau moyen de défoliation est nettement plus faible que dans le massif des Vosges. Géographiquement, la défoliation se rencontre de façon diffuse.

Le jaunissement de plus de 25 % du feuillage concernait 15 % des sapins. Les peuplements les plus jaunissants ont été localisés dans la moitié sud du Jura et au nord-est, entre Neuchâtel et Bâle. Un mauvais état sanitaire est également révélé par la présence de gui (*Viscum album*) à basse altitude, par une descente de cime et par une cime "formant la table". Les individus âgés ont en moyenne un manque d'aiguilles et/ou un jaunissement plus important que les individus plus jeunes.

7.2. Rôle du sol

Les peuplements fortement atteints sont le plus souvent situés sur des sols à pH neutre, ou même légèrement calcaire, mais superficiels, tandis que les sols profonds, plus acides et chimiquement plus pauvres correspondent aux peuplements qui présentent le meilleur état sanitaire. Ce type de résultats correspond tout à fait aux observations qui ont été réalisées dans les massifs alpins calcaires de Belledonne, du Vercors et en Chartreuse (Souchier *et al.*, 1989). Par contre, la corrélation est inversée dans les Vosges, où l'intensité de la défoliation augmente avec l'acidité des sols (IFN, 1991). Dans ce cas, les sols podzoliques, les plus acides et d'un faible niveau trophique, sont également situés sur les substrats les plus filtrants, pauvres en argiles et dans des positions topographiques qui ne permettent pas une bonne réserve en eau.

Des études de nutrition par analyses foliaires d'épicéas et de sapins dans le Jura central et méridional ont révélé des problèmes nutritionnels portant, suivant les cas, sur l'azote, le potassium, le phosphore et parfois le manganèse (fig. 52,1). Dans un certain nombre de forêts, et pour certains éléments, des causes édaphiques peuvent expliquer l'apparition du dépérissement. On peut alors, comme dans les Vosges, considérer que le sol a joué le rôle de facteur prédisposant, un autre facteur (pollution, sécheresse) ayant joué le rôle de facteur déclenchant (Bonneau, 1989a ; Bonneau, 1990). Dans d'autres cas, une faible richesse minérale du sol ne peut être retenue ; ce sont en général des peuplements implantés sur des sols superficiels, à faible réserve en eau.

Par ailleurs, il n'est pas rare que les arbres sains et dépérissants soient proches, voire en mélange pied à pied, donc sur les mêmes sols. Le sol peut alors être tenu pour responsable des malnutritions s'il est pauvre et si l'on admet que, pour des raisons génétiques, de passé sylvicole ou de problèmes liés à la mycorhization, les arbres sains supportent mieux la malnutrition que les arbres dépérissants.

Au cours de cette étude, les observations ont montré que l'alimentation en eau est un facteur essentiel vis-à-vis de l'état sanitaire. La défoliation est plus prononcée dans les situations chaudes ou sur forte pente. Les sols à bonne réserve en eau, indiquée par la présence d'espèces mésophiles ou hygrophiles, correspondent aux meilleurs états sanitaires, mêmes s'ils sont les moins riches chimiquement. Dans le Jura, Tan *et al.* (1986) avaient observé que les arbres sur sols humo-calcaires peu épais étaient plus dépérissants que ceux sur les sols humo-calcaires épais (même niveau trophique mais réserve en eau meilleure). Les arbres qui ont un houppier court, donc les plus concurrencés au cours de leur croissance, présentent un feuillage plus jaunissant que les autres. Des facteurs autres que la fertilité du sol nuisent donc à la nutrition minérale et conduisent à des altérations de la couleur du feuillage et à sa chute, plus ou moins importante selon la station. Il peut s'agir de suites d'accidents de sécheresses, notamment des sécheresses de 1985 et 1986. Le jaunissement semble davantage lié aux déficits hydriques dans le Jura que dans les Vosges. En effet, dans le massif vosgien les déficits hydriques entraînent des défoliations, tandis que le jaunissement a été mis en relation avec des carences minérales. Le rôle indirect des précipitations acides, par l'intermédiaire du sol, est moins probable. Bruckert et Tan (1986) ont montré qu'elles ne peuvent acidifier les sols calcimagnésiens humifères car le milieu fortement tamponné, peut neutraliser leurs apports de protons, beaucoup moins importants que la quantité produite dans le sol. Dans les sols brunifiés acides, les entrées de protons sont moins bien absorbées que dans les sols humo-calcaires, en raison de l'absence de cailloux calcaires ; mais le pouvoir tampon lié à la richesse en minéraux argileux et en oxydes de fer, reste encore très efficace et l'acidité des pluies est également neutralisée par les constituants du sol.

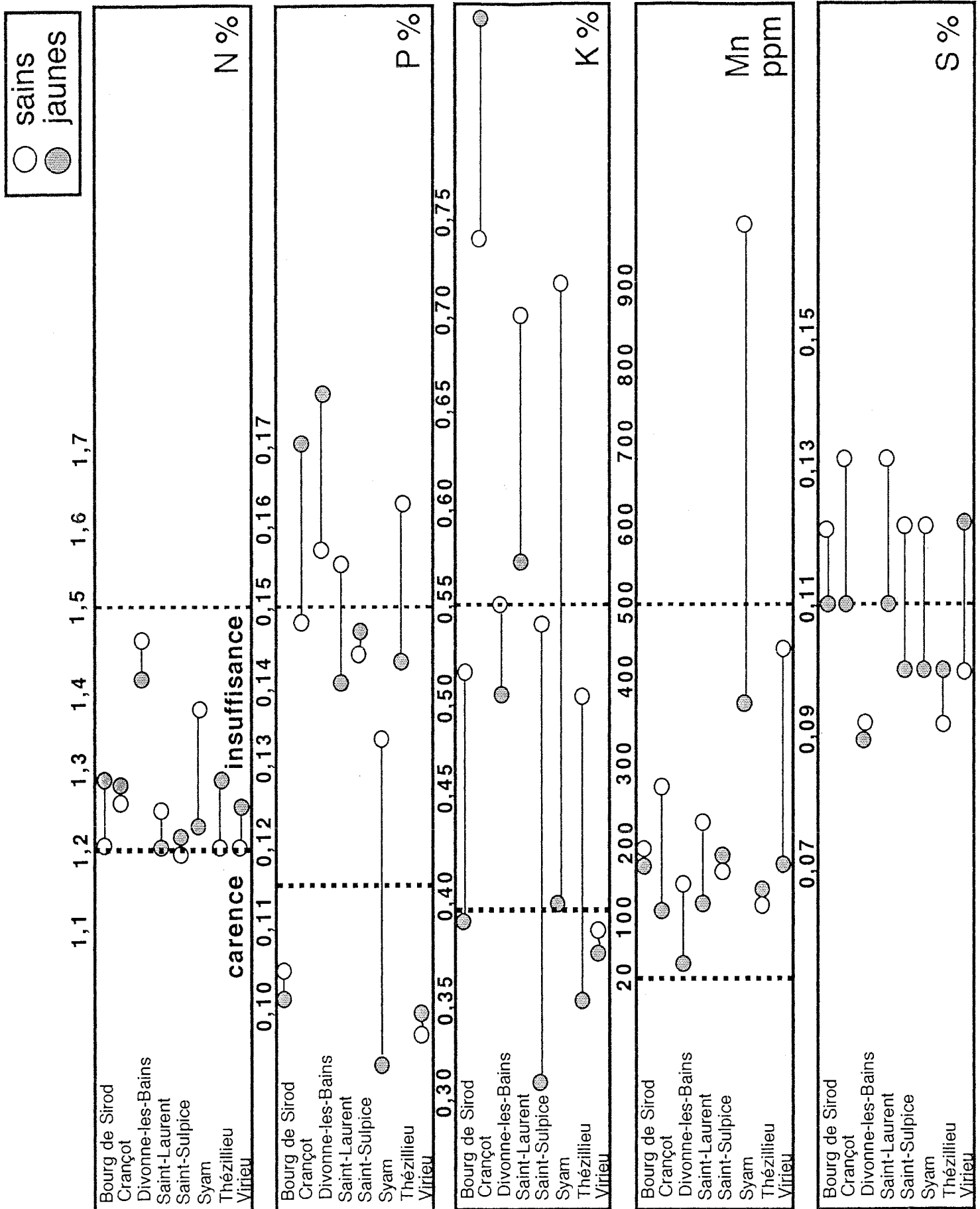


Fig. 52,1. Analyses d'aiguilles de 1ère année, correspondant à l'année 1988, de sapins du Jura (d'après Bonneau, 1989).

7.3. Influence probable de la pollution atmosphérique

Bonneau (1989b) a également émis l'hypothèse d'*effets directs* de la pollution sur les peuplements du pourtour du Lac Léman qui dominent l'agglomération de Genève (forêts de Farges et Divonne-les-Bains), ainsi que sur les peuplements du Bugey (sud-ouest du massif) qui ne sont qu'à 80 km de Lyon. Les notations réalisées au cours de l'été 1989 sur notre dispositif confirment la localisation géographique hétérogène du jaunissement, même quand le rôle de l'âge des arbres et de la réserve en eau du sol est pris en compte. Le jaunissement est plus important dans les régions susceptibles de recevoir des apports de polluants atmosphériques en provenance de l'agglomération lyonnaise. La partie nord-est du massif, proche de la région industrielle de Bâle, comporte également de nombreux peuplements jaunissants. Cependant, des dosages de chlore et de soufre ne montrent que de très faibles teneurs en ces éléments. La pollution par l'ozone serait la plus probable (Bonneau, 1989a).

	NO $\mu\text{g}/\text{m}^3$	NO ₂ $\mu\text{g}/\text{m}^3$
1987	2	7
1988	1	5
1989	3	5

165 $\mu\text{g}/\text{m}^3$
Maximum horaire

Ozone $\mu\text{g}/\text{m}^3$

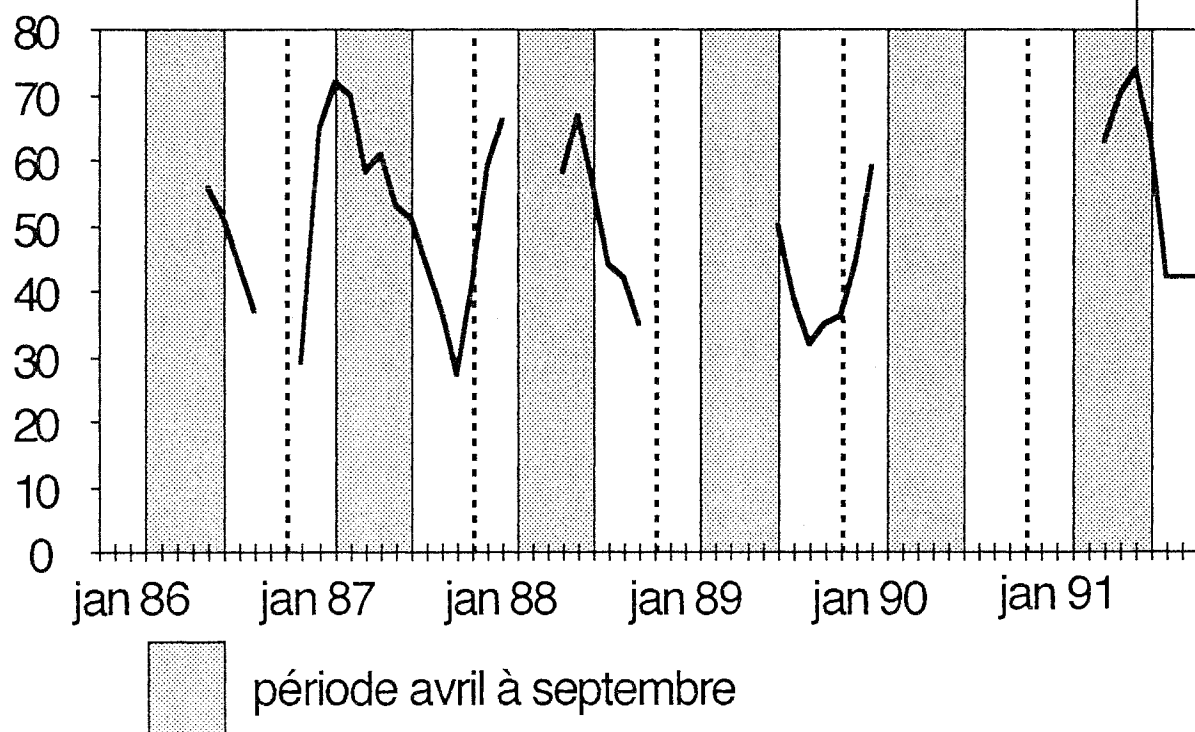


Fig. 52,2. Taux de polluants atmosphériques à Bonnevaux (830 m, 16 km au sud-ouest de Pontarlier). Moyenne annuelle de NO, NO₂ ; évolution du taux d'ozone entre 1986 et 1991 (données de l'ARPAM "Réseau de Surveillance de la Qualité de l'Air dans le Pays de Montbéliard").

L'ozone est produit à partir de l'oxygène de l'air et de NO_2 , sous l'influence de radiations ultraviolettes et en présence d'hydrocarbures. Les mesures de quantité de polluants atmosphériques sont encore rares sur le massif du Jura mais certaines données indiquent les niveaux susceptibles d'être rencontrés. Elles proviennent de mesures réalisées sur le site de Bonnevaux (à 8 km au sud-ouest de Pontarlier) entre août 1986 et avril 1990, puis de juin à décembre 1991 (Chambaud, 1989 ; Nadot, comm. pers.). Mis à part l'ozone, les concentrations en polluants ont été faibles ou très faibles (SO_2 , NO_2 , NO). Les teneurs atmosphériques en ozone ont été de l'ordre de 55 à 70 $\mu\text{g}/\text{m}^3$ en été, avec des pointes horaires de plus de 150 $\mu\text{g}/\text{m}^3$ (fig. 52,2). Elles peuvent être comparées, avec des réserves dues à la courte période de mesure, aux moyennes annuelles enregistrées au col du Donon (Vosges) depuis 1985 (58 à 64 $\mu\text{g}/\text{m}^3$), dans le massif des Ardennes en 1987/1988 (50 $\mu\text{g}/\text{m}^3$) et en Allemagne dans le Bade-Wurtemberg en 1987/1988 (69 $\mu\text{g}/\text{m}^3$) (Drach, 1989). Les valeurs maximales sont obtenues essentiellement au printemps et en été.

Les expérimentations ont montré que le retrait de ce polluant dans l'air de chambres à ciel ouvert, implantées au col du Donon (Vosges), semblait avoir un léger effet bénéfique sur de jeunes épicéas (Garrec et Rose, 1989). A l'inverse, quand ce polluant est présent à la dose naturelle, on observe une chute précoce des aiguilles (Dizengremel, 1991), particulièrement quand un stress hydrique lui est concomitant. Différents polluants peuvent agir en synergie et provoquer des dégâts plus importants ; plusieurs expériences ont démontré que les mélanges de SO_2 et NO_2 , ou l'ozone, sont capables de provoquer une déperdition accélérée d'eau en cas de sécheresse (Bonneau, 1990).

Le dépérissement de l'Epicéa dans le Jura a été étudié par l'observation de la surface d'aiguilles d'arbres sains ou dépérissants en mélange pied à pied (Badot *et al.*, 1990). Les surfaces foliaires des arbres sains sont pourvues de très nombreuses cires épicuticulaires en forme de poils. Leur densité est très élevée au voisinage des stomates. Au contraire, les aiguilles de l'année des épicéas défoliés ne portent pas de feutrage dense de cires péristomatiques, qui sont mal différenciées et agglomérées de place en place. Les mêmes symptômes ont été enregistrés sur des arbres soumis à divers polluants (Tuomisto, 1988). Les contenus hydriques foliaires sont plus faibles chez les aiguilles altérées et correspondent à ceux d'aiguilles plus âgées d'une année. Ce phénomène de sénescence précoce pourrait traduire à la fois une mauvaise alimentation en eau et une augmentation des fuites hydriques en relation avec l'altération de la surface (Badot et Garrec, 1990). Des études en chambres à ciel ouvert, par exclusion des polluants atmosphériques présents à la même concentration que dans les Vosges, ont suivi les échanges gazeux de jeunes épicéas pendant une année. L'ozone diminuerait de 16 % le taux moyen d'assimilation nette par rapport au taux des arbres dans une chambre à air filtré et augmenterait la respiration (Claustres, 1992). La capacité photosynthétique méophyllienne a chuté de 25 % dans la chambre Air Filtré + Ozone par rapport à la chambre Air Filtré, alors que la conductance stomatique n'est que peu altérée. Cela traduit également une action directe de l'ozone sur la régulation stomatique des épicéas.

En résumé, les différentes observations peuvent être synthétisées selon le schéma suivant. Les arbres soumis à des stress climatiques peuvent subir des pertes de feuillage sans jaunissement préalable. Ils se localisent préférentiellement sur des sols à faible réserve en eau (humus-calcaires, humus-calciques) et ne sont pas tous également sensibles aux stress hydriques, pour des raisons individuelles (statut social, concurrence passée, variabilité génétique, microtopographie...), comme l'indique le mélange pied à pied d'arbres plus ou moins défoliés. Sur certains sites, les épisodes climatiquement difficiles peuvent provoquer ou amplifier des carences minérales, comme cela peut être constaté par des analyses foliaires, les peuplements sont alors jaunissants puis défoliés. Les difficultés rencontrées pour expliquer la totalité des jaunissements par des sécheresses ou des carences minérales, et la répartition géographique des jaunissements accréditent l'hypothèse d'altérations provoquées ou amplifiées par la pollution atmosphérique, plus particulièrement par l'ozone. Certaines altérations physiologiques semblent avoir pour conséquence des pertes hydriques au niveau des aiguilles, similaires à une sénescence précoce, et aboutir à des jaunissements du feuillage, suivis de défoliations.

TROISIEME PARTIE
Etude dendroécologique

ETUDE DENDROECOLOGIQUE

Introduction

La dendroécologie connaît actuellement un développement rapide, en partie en raison de l'inquiétude quant aux effets de la pollution atmosphérique sur les forêts, et de la prise de conscience que les cernes des arbres constituent un enregistrement à long terme qui pourrait donner des informations sur ces effets (Van Deusen *in* Dixon *et al.*, 1990).

Les études fondées sur l'analyse de cernes reposent sur la séparation d'un certain signal, contenu au sein d'une série chronologique de largeurs de cerne, du bruit plus ou moins important occasionné par d'autres phénomènes, sans intérêt pour résoudre le problème posé. Le signal est associé à une certaine partie de la variance des largeurs de cerne due au facteur que l'on désire étudier ; le bruit est associé au reste de la variance, dû aux autres éléments susceptibles de moduler la croissance et aux erreurs aléatoires. Par conséquent, la largeur d'un cerne peut être considérée comme la résultante de différents signaux qui sont considérés comme "signal" ou "bruit" selon l'aspect étudié. Sur ce principe, la largeur du cerne élaboré par l'arbre "a" au temps "t" peut être décomposée en une somme d'un nombre fini de facteurs (Graybill, 1982 *in* Dupouey *et al.*, 1992 ; Cook, 1987 ; Graybill, 1987 ; Innes et Cook, 1989). Ainsi, ce modèle linéaire (LAM : Linear Agregate Model) peut s'écrire :

$$R_{at} = B_{at} + P_t + C_t + O_t + e_{at}$$

R_{at} est la série de cernes mesurés ;

B_{at} est l'effet des composantes biologiques de l'arbre a au temps t. La plus importante est l'effet de l'âge de l'arbre sur la largeur de cerne ; elle sera prise en compte en employant une méthode de **standardisation** ;

P_t représente les effets du milieu et de la sylviculture au niveau du peuplement : effets de la fertilité de la station et des facteurs qui la conditionnent, effets d'attaques d'insectes, d'éclaircies... Cette composante sera étudiée en **stratifiant l'échantillon** dans la partie "**influences du milieu et des caractéristiques de l'arbre sur la croissance radiale**" ;

C_t exprime les effets du climat à l'échelle du peuplement ou de la région. Ils sont théoriquement communs à tous les arbres et seront analysés par **modélisation de la courbe de croissance moyenne** de la région en fonction du climat dans la partie "**étude dendroclimatologique**" ;

O_t correspond aux autres perturbations au niveau régional telles que de lentes modifications de la sylviculture ou des pollutions (dépôts acides ou azotés, polluants atmosphériques, gaz carbonique...). Elles peuvent être détectées en **modélisant** la croissance en fonction du climat sur une période ancienne puis en appliquant ce modèle sur une période plus récente, comme cela sera développé dans la partie "**étude dendroclimatologique**" ;

e_{at} prend en compte les imprécisions aux différents niveaux et les variations aléatoires de la croissance.

Ce modèle est exprimé sous forme linéaire pour en simplifier l'énoncé. On sait cependant que certaines interactions ne sont pas additives mais plutôt multiplicatives : les effets d'une modification de l'environnement d'un arbre sur sa croissance ne s'expriment pas exactement de la même manière selon le

site, les caractéristiques du peuplement... Néanmoins, de telles relations peuvent être linéarisées en transformant les largeurs de cerne en logarithmes ; le modèle ci-dessus reste alors correct.

Une étape importante des études dendrochronologiques est l'élimination du "bruit" contenu dans le lot de données. Une grande partie du bruit, au niveau peuplement, est éliminée en sélectionnant les individus dominants ou codominants, dont la croissance est beaucoup moins dépendante de la concurrence entre arbres.

I. ETUDE DENDROCHRONOLOGIQUE

1. Introduction

La détermination de l'âge d'un arbre par comptage des cernes annuels est une méthode tout à fait banale depuis longtemps, quoique certaines précautions moins connues doivent être prises pour garantir sa parfaite exactitude. L'étude des variations des largeurs de cerne a débuté historiquement en 1901 avec Douglass aux Etats-Unis ; elles peuvent renseigner sur de très nombreux phénomènes naturels et ont été utilisées pour étudier des événements passés tels que : incendies, inondations, froids intenses, dégâts d'insectes, glissements de terrains... Les variations de la croissance radiale des arbres reflètent également des variations anciennes de l'environnement, particulièrement celles du climat, et celles provoquées par ses perturbations, comme les effets de pollutions.

Un soin tout particulier doit être apporté à la prise des données car les largeurs de cerne sont en général assez faibles (de l'ordre de 1 à 3 mm dans le cas du Sapin). L'étude des variations de la largeur de ces anneaux de croissance repose sur quelques principes issus de l'écologie générale ou élaborés dans le cadre d'études dendrochronologiques (Fritts, 1976) :

--- le **principe d'uniformité** peut s'énoncer "le présent est la clé du passé". Les processus physiques et biologiques qui lient les variations dans la croissance des arbres actuels avec l'environnement existaient également dans le passé. Par conséquent, les conditions de milieu associées à des caractéristiques des cernes annuels sont supposées avoir existé dans le passé si ces caractéristiques se rencontrent sur des cernes anciens. Ce principe n'implique pas que le milieu ou la croissance des arbres étaient les mêmes dans le passé qu'actuellement, mais que les relations qui les gouvernent ont dû rester les mêmes ;

--- le principe biologique bien connu de "**facteur limitant**" est également impliqué dans les méthodes dendroécologiques. Il indique qu'un processus biologique, comme la croissance, ne peut aller plus vite que ne l'autorise le facteur le plus limitant ;

--- la **synchronisation** repose sur le principe que les arbres suivent des variations de croissance allant très généralement dans le même sens au cours de la même année ; l'amplitude des variations pouvant être très différentes selon les individus. Ce principe est vérifié lors de la phase d'interdatation qui contrôle que tous les cernes sont correctement placés dans la bonne séquence chronologique ;

--- le potentiel de croissance des arbres change lentement au fur et à mesure de leur vieillissement ; ce phénomène s'ajoute à la diminution géométrique des largeurs de cerne quand le diamètre du tronc augmente. La **standardisation** est un ensemble de méthodes destinées à évaluer et éliminer l'influence de tels changements lents sur les largeurs de cerne. La méthode choisie pour cette étude présente l'avantage de conserver les tendances à long terme au sein des séries dendrochronologiques.

Tout en appliquant les principes de la dendroécologie, il est utile de perfectionner les méthodes pour tenir compte de certaines caractéristiques de l'échantillon, telles que les effets de la concurrence entre les arbres sur les largeurs de cerne, ou liées au déséquilibre des classes dans l'échantillon étudié.

L'étude de l'évolution de la croissance radiale de la sapinière à l'échelle de l'ensemble du massif peut donner des indications précieuses en relation avec les problèmes de dépérissement. En particulier, la comparaison des niveaux de croissance actuels et plus anciens doit permettre de déterminer si la sapinière jurassienne est dans une phase de perte de vitalité, qui aurait été révélée par les symptômes de dépérissement observés sur les arbres.

Remarque : la bonne distinction entre les diverses notions de "temps" est spécialement importante au cours des études fondées sur la dendrochronologie :

--- le "temps" qui passe : âge actuel de l'arbre, âge courant des cernes, date d'élaboration des cernes ;

--- le "temps" qu'il fait : les conditions météorologiques.

2. Matériel et méthodes

2.1. Technique de mesure des largeurs de cerne sur les carottes de sondage

Au laboratoire, les 1 248 carottes (prélevées sur 208 fois 6 arbres) subissent l'opération de "planage", essentielle pour faciliter la mesure des largeurs de cerne. Le tiers de l'épaisseur de ces cylindres de 5 mm de diamètre est enlevé au rasoir : le plan de coupe, perpendiculaire au fil du bois, fait apparaître nettement les limites entre cernes (fig. 53).

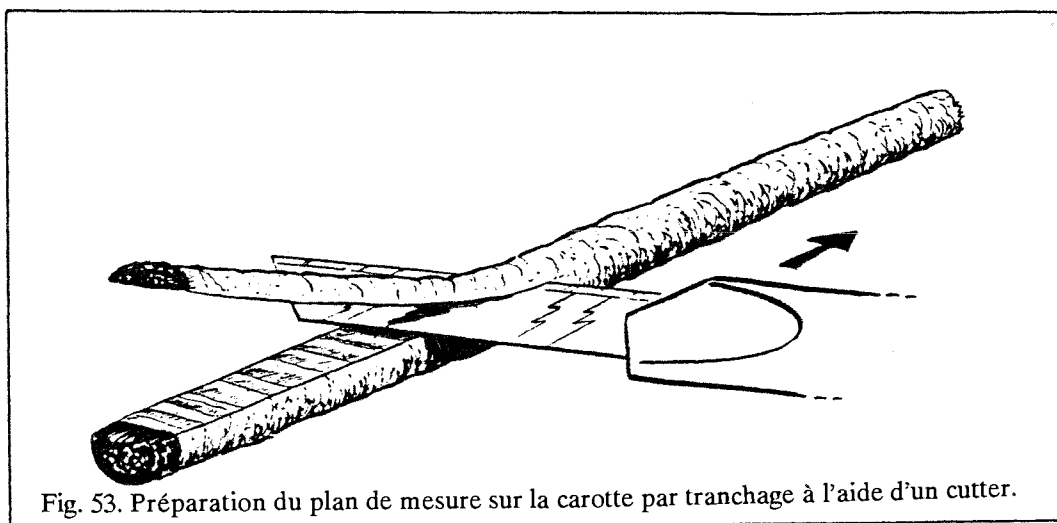


Fig. 53. Préparation du plan de mesure sur la carotte par tranchage à l'aide d'un cutter.

L'opération de "saisie" proprement dite consiste à mesurer les cernes de la carotte depuis l'écorce jusqu'au coeur. En fait, deux points doivent être précisés :

--- les carottages ont été effectués entre le 22 mai et le 19 octobre 1989. Le cerne le plus proche de l'écorce est donc celui de 1989, incomplètement élaboré lors du carottage. Il n'a donc pas été pris en compte : le premier cerne mesuré est celui de 1988 ;

--- la carotte ne passe que rarement exactement à la moelle car celle-ci est généralement excentrée, en raison de l'inclinaison du terrain ou du tronc. Il existe diverses méthodes pour évaluer le nombre de cernes non représentés sur la carotte et, ainsi, estimer assez fidèlement l'âge de l'arbre à 1,30 m. Nous avons pu tester que l'âge est estimé avec une précision de 5 % tant que la carotte ne passe pas à plus de 30 mm du coeur de l'arbre.

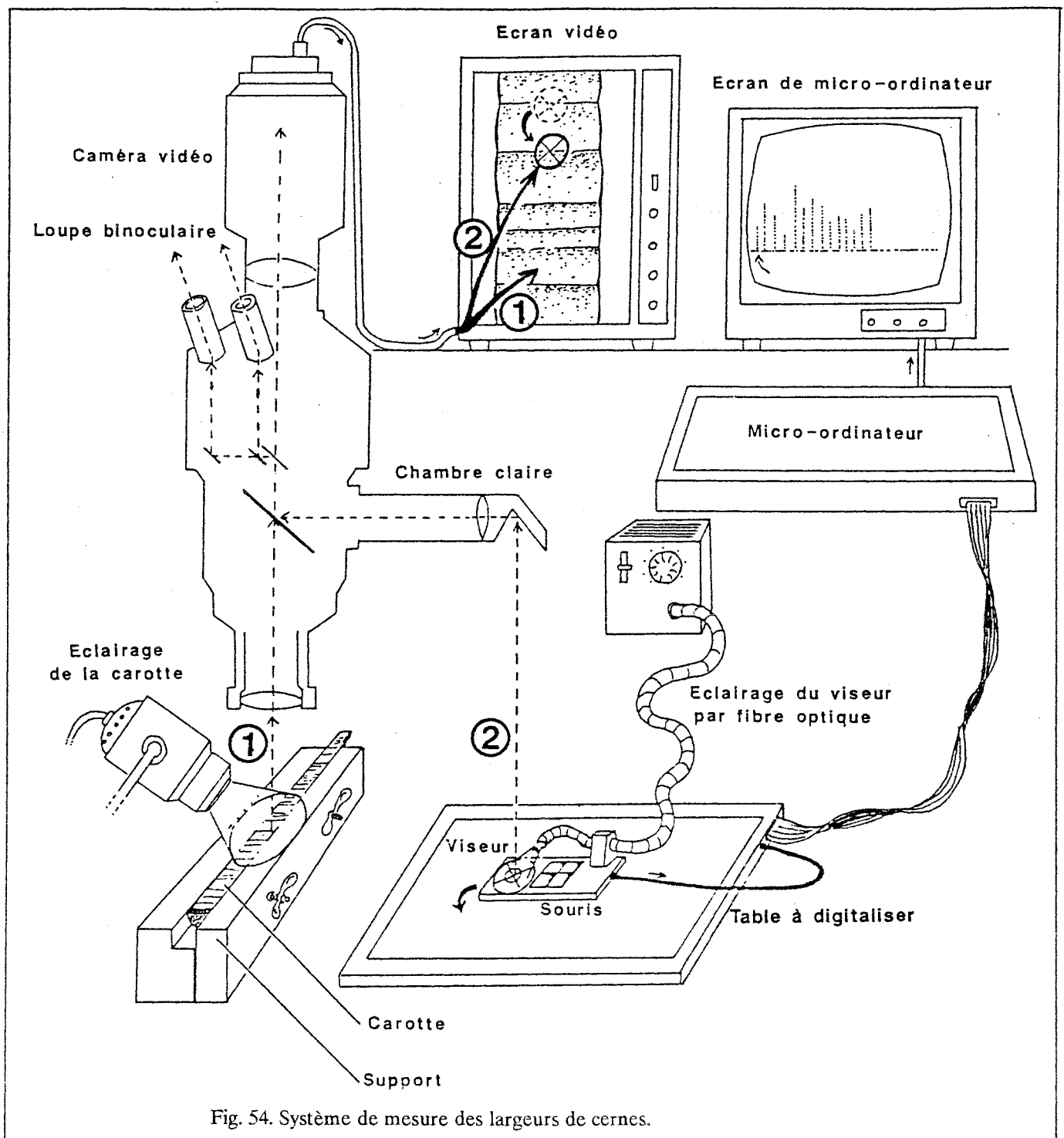


Fig. 54. Système de mesure des largeurs de cernes.

Les 115 170 cernes (représentant une longueur totale de 245,38 m...) ont été mesurés au centième de millimètre près à l'aide d'un système vidéo informatisé (fig. 54). L'image de la carotte, grossie 7 à 28 fois selon le réglage, est transmise sur un moniteur vidéo. L'image d'un viseur lumineux relié à une table à digitaliser se superpose à celle-ci. L'opérateur déplace ce viseur au long de l'image de la carotte en cliquant sur la souris à chaque limite de cerne. L'impulsion ainsi produite permet au micro-ordinateur gérant la table à digitaliser de calculer le déplacement effectué par le viseur (programme de saisie en Super Basic sous QDos. M. Becker). Cette distance, dépendante de l'échelle de grossissement, est directement convertie en largeur de cerne réelle et encodée sur support informatique. Elle est visualisée sur l'écran du micro-ordinateur sous forme d'un bâtonnet de hauteur proportionnelle à la largeur du cerne mesuré. Divers contrôles et corrections sont possibles en cours de saisie afin de conserver un niveau de précision optimal. Ce système présente l'avantage de permettre d'effectuer toutes les mesures en suivant le fil du bois, même si les cernes ne sont pas perpendiculaires à la carotte (en particulier lorsque la carotte ne passe pas par le coeur).

2.2. Interdatation ou "synchronisation" : les années caractéristiques

La datation est une opération nécessaire pour s'assurer que chaque cerne correspond bien à la date de son élaboration. Elle permet de calculer ensuite des moyennes de croissance radiale par date et de relier leurs variations à des variations interannuelles de facteurs du milieu (Fritts, 1976). Le simple fait que les carottes puissent être interdatées indique qu'une partie de la variance est attribuable à un facteur variant sur une grande échelle et qui est généralement d'origine climatique (Fritts, 1990).

Après la saisie, les séries de cernes peuvent être visualisées par des **dendrochronogrammes** portant les dates en abscisses et les largeurs de cerne en ordonnées. Plusieurs raisons peuvent décaler le profil sur l'échelle du temps et attribuer une fausse date aux largeurs de cerne :

- **erreurs** commises lors de la saisie : "oubli" ou "double mesure" de cernes ;
- existence de "**faux-cernes**" au sein du bois élaboré une année donnée ; ceci s'avère heureusement exceptionnel dans le cas du sapin ;
- "**cernes manquants**" : pendant une ou plusieurs années, l'arbre ne produit pas de bois sur le secteur de la circonférence traversé par la carotte ; ceci décale d'autant d'années le profil correspondant aux dates antérieures à ces "accidents" de croissance (fig. 55 et 56).

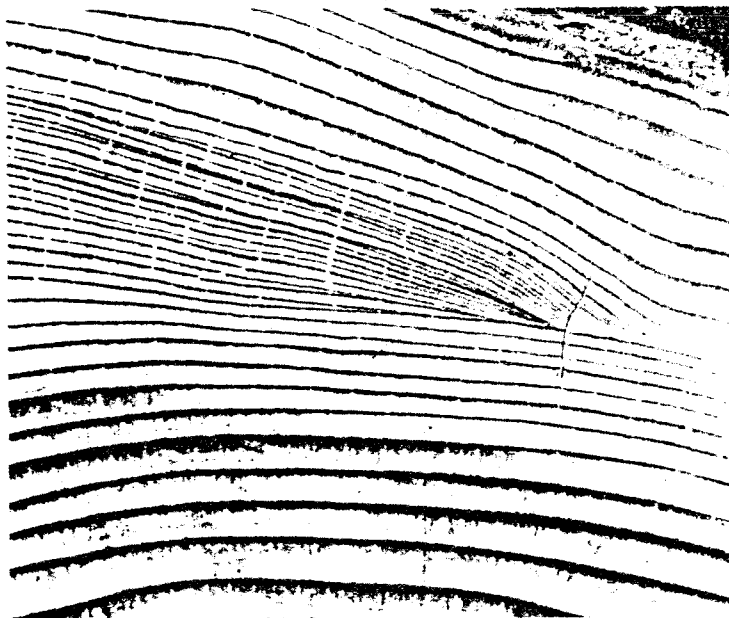
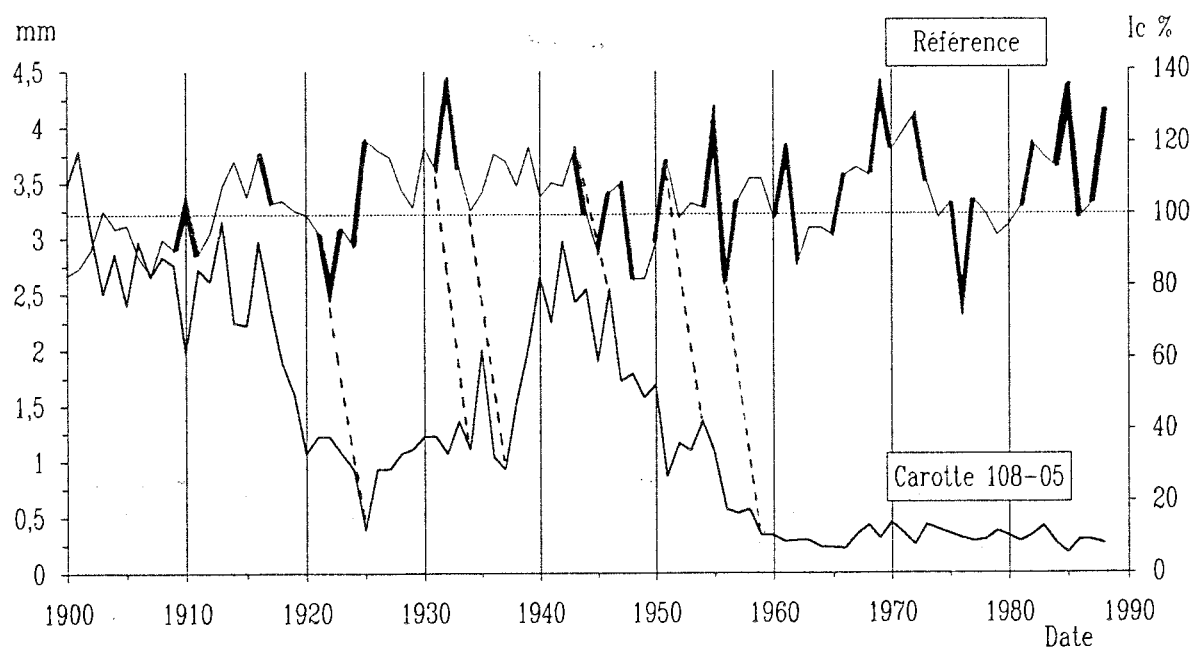


Fig. 56. Section radiale d'un conifère qui révèle 18 cernes manquants sur la partie droite de la photographie, et qui sont présents sur la partie gauche (Photo James Harsha *in* Fritts, 1976).



INTERDATATION

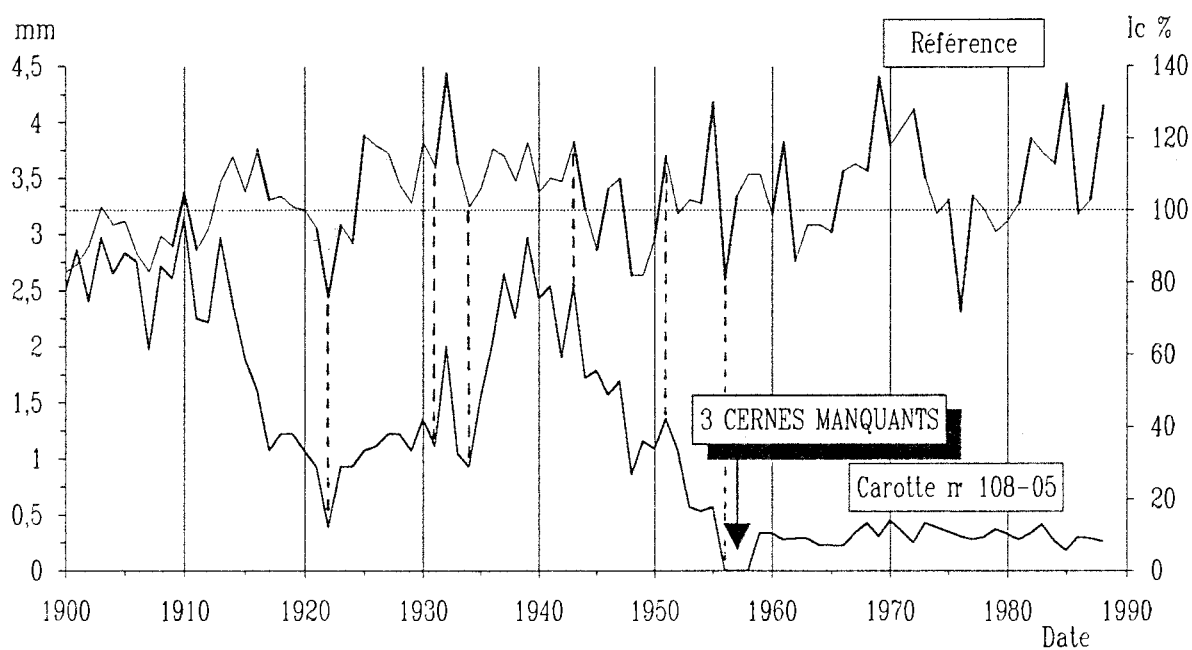


Fig. 55. Exemple de série de mesures qui a révélé 3 cernes manquants au cours de l'interdatation. Sur chaque graphique, la courbe du haut est la courbe de croissance moyenne pour l'ensemble des arbres, sur laquelle les années caractéristiques ont été surlignées. La courbe du bas représente l'évolution de la largeur des cernes de l'arbre en cours d'interdatation.

Cette synchronisation du profil sur l'échelle du temps, encore appelée "interdatation", est facilitée par le programme informatique INTER (M. Becker) qui construit les graphiques. Il a permis la comparaison entre le profil dendrochronologique de chaque arbre et le profil moyen calculé sur les 522 arbres de l'étude réalisée en 1987. En 1943, Douglass remarquait que rien ne pouvait remplacer la comparaison personnelle minutieuse de séries de cernes provenant de différents arbres (Cook et Kairiukstis, 1990). A l'heure actuelle, de nombreuses techniques apportent une aide précieuse pour remplir cette tâche, mais l'ultime décision appartient toujours au jugement personnel du dendrochronologue. Le principe de l'interdatation repose sur l'utilisation de quelques années ou séquences d'années caractéristiques pendant lesquelles les arbres présentent presque systématiquement une forte croissance ("pic" sur le profil) ou au contraire, une croissance très faible ("creux"). Le tableau 9 indique les années pendant lesquelles la croissance radiale de plus de 60 % des arbres a suivi la même évolution. Les autres dates présentent des largeurs de cerne plus variables en fonction de l'environnement de chaque arbre.

Les années caractéristiques mises en évidence à l'aide de l'échantillon initial de 522 arbres ont été confirmées avec les 1 248 arbres. Quelques nouvelles années caractéristiques sont apparues car l'effectif est devenu suffisant pour que l'on considère leur fréquence significative ; ce sont essentiellement des dates situées entre 1850 et 1880. La figure 55 localise les années caractéristiques depuis 1900 sur la courbe moyenne de croissance pour tous les arbres. Elles sont largement les mêmes dans le Jura et dans les Vosges (tab. 10), tant pour le Sapin que pour le Hêtre (*Fagus sylvatica*), ce qui confirme que le facteur responsable de ce phénomène varie sur une échelle macrorégionale, comme le climat.

2.3. Cernes manquants

L'ensemble des carottes comporte de nombreuses séquences de cernes très fins (minimum = 0,03 mm) mais une très petite proportion de vrais cernes manquants ; la phase d'interdatation a mis en évidence 168 cernes manquants répartis sur 7,3 % des arbres. L'intensité de dépérissement semble corrélée au pourcentage de cernes manquants (Wätzig et Fischer, 1987). En effet, cela se vérifie entre les sapins des Vosges et ceux du Jura, et entre des sites dépérissants des Vosges et l'ensemble de ce massif (fig. 57). Ce résultat tend à justifier le procédé utilisé par Elling (1987), qui consiste à repérer la proportion d'arbres présentant des cernes manquants sur un échantillon de 40 carottes d'*Abies alba*. Une relation statistique a été mise en évidence entre ce pourcentage et l'intensité des atteintes que subissent les peuplements. Les plus forts pourcentages de cernes manquants correspondent précisément aux années de stress climatiques intenses : 1948, 1956 et 1976 et suivantes (fig. 58).

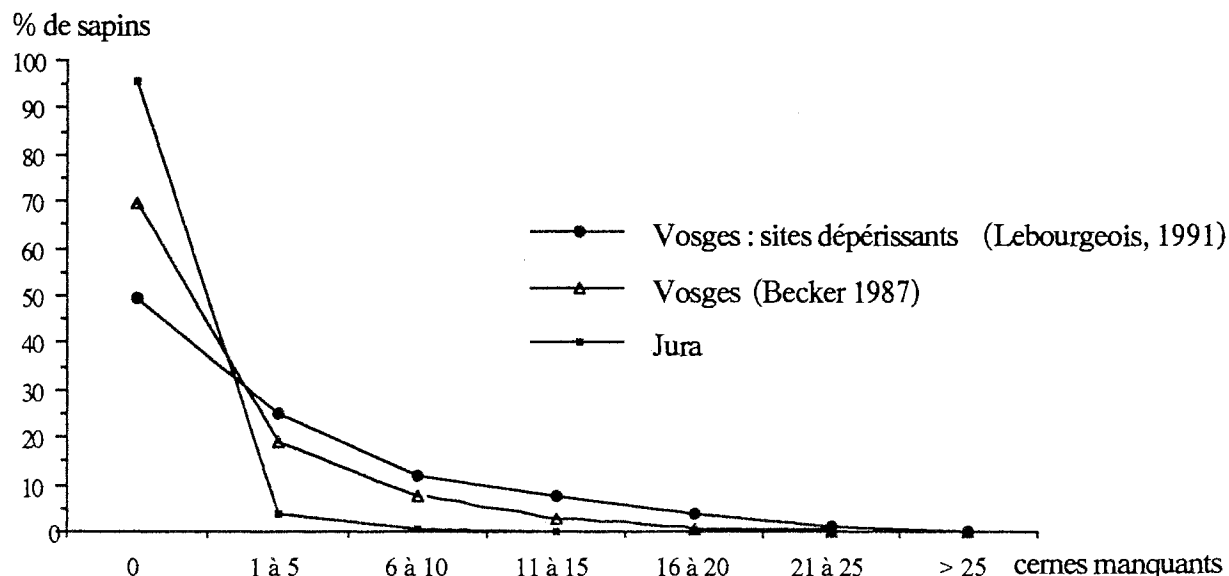


Fig. 57. Pourcentage d'arbres selon la quantité de cernes manquants pour trois échantillons de sapins dans des états sanitaires moyens différents.

Date	Fréquence (%) de l'évolution interannuelle			Ecart relatif moyen (%)	Effectif à cette date
	Diminution	Maintien	Augmentation		
1988	11	21	66	32	1248
1986	80	14	5	-24	1248
1985	10	25	63	26	1248
1982	8	25	65	26	1248
1977	4	10	84	53	1248
1976	86	10	2	-29	1248
1973	66	26	7	-14	1248
1970	63	29	7	-13	1247
1969	3	22	74	25	1247
1966	7	30	62	21	1240
1962	83	12	4	-25	1233
1961	8	28	62	25	1229
1957	8	20	71	45	1218
1956	92	5	1	-39	1212
1955	2	15	81	32	1209
1951	6	24	68	32	1198
1948	82	12	5	-25	1188
1946	8	24	67	23	1178
1944	65	25	8	-14	1170
1933	76	18	4	-18	1104
1932	2	21	75	32	1101
1925	1	12	86	35	1040
1923	3	19	76	34	1017
1922	74	18	6	-21	1004
1917	59	31	8	-11	933
1911	61	28	10	-13	817
1910	6	30	62	20	802
1897	10	27	61	29	536
1889	5	23	70	29	430
1871	10	12	76	54	217
1870	71	21	6	-23	211
1868	66	18	14	-15	205
1866	5	17	77	53	188
1865	69	19	10	-17	183
1863	9	19	70	34	173
1862	63	23	13	-13	168
1861	11	16	71	41	164
1859	10	15	73	30	157
1849	62	25	12	-11	108
1848	12	19	68	23	107
1847	75	15	8	-20	104

Tab. 9. Années caractéristiques pour le Sapin dans le Jura : sens de l'évolution de la croissance radiale entre l'année n-1 et l'année n citée, valeur moyenne de la variation interannuelle en indice de croissance (entre l'année n et l'année n-1) et nombre de carottes sur lesquelles la fréquence a été calculée (minimum = 100).

Tab. 10. Années caractéristiques pour le Sapin du Jura, le Sapin et le Hêtre des Vosges (Becker, 1987; Picard, 1991).

Le signe + indique une augmentation de la croissance, entre l'année n-1 et l'année n indiquée, rencontrée avec une fréquence de plus de 50 %; le signe ++ indique une fréquence de plus de 70 %.

Les mêmes conventions sont utilisées pour les années de perte de croissance notées à l'aide de signes -.

Ces années caractéristiques ont été calculées sur au moins 100 carottes.

Date	Sapin pectiné		Hêtre
	JURA	VOSGES	VOSGES
1989			-
1988	+		+
1987			
1986	- -		
1985	+		+
1984			
1983			- -
1982	+		+ +
1981			-
1980			
1979			
1978			
1977	+ +		+
1976	- -	- -	- -
1975			
1974	-	- -	
1973	-		
1972			
1971			
1970	-		-
1969	+ +		+
1968			
1967			+ +
1966	+		
1965			
1964			
1963			
1962	- -	-	
1961	+	+	+
1960			-
1959			- -
1958			+ +
1957	+ +	+	
1956	- -	- -	-
1955	+ +	+ +	+
1954			+
1953			
1952	-		
1951	+	+	+
1950			
1949			+
1948	- -	-	- -
1947			
1946	+		+
1945	-		- -
1944	-	- -	
1943			
1942			
1941			
1940	-		-
1939			
1938			
1937			
1936			
1935			
1934	-	-	- -
1933	- -		-
1932	+ +		+
1931			+
1930	+		
1929		- -	
1928			-
1927			+
1926			
1925	+ +	+ +	
1924			
1923	+ +	+ +	
1922	- -	- -	
1921			
1920			
1919			
1918			

1917	-		
1916	+	+	+
1915			
1914			+
1913	+	+ +	-
1912			
1911	-		
1910	+		+ +
1909			-
1908	+		
1907		-	
1906		-	
1905			
1904			
1903	+		+
1902			
1901			
1900			-
1899			
1898			
1897	+	+ +	
1896	-		
1895			
1894	+		
1893			
1892			
1891			-
1890			
1889	+ +		+ +
1888			-
1887			
1886			
1885			-
1884			+
1883			+
1882			
1881			
1880		- -	-
1879			
1878			+
1877	+		
1876			
1875			+
1874			
1873	+		
1872			+
1871	+ +	+ +	+
1870	- -	- -	- -
1869			+
1868	-	- -	
1867			
1866	+ +		
1865	-		- -
1864			-
1863	+ +	+	+
1862	-	-	
1861	+ +	+	
1860	-	-	
1859	+ +	+	+ +
1858	-	-	- -
1857	-		
1856			
1855			
1854			-
1853			
1852			
1851			
1850			
1849	-		
1848	+		
1847	- -		
1846			+

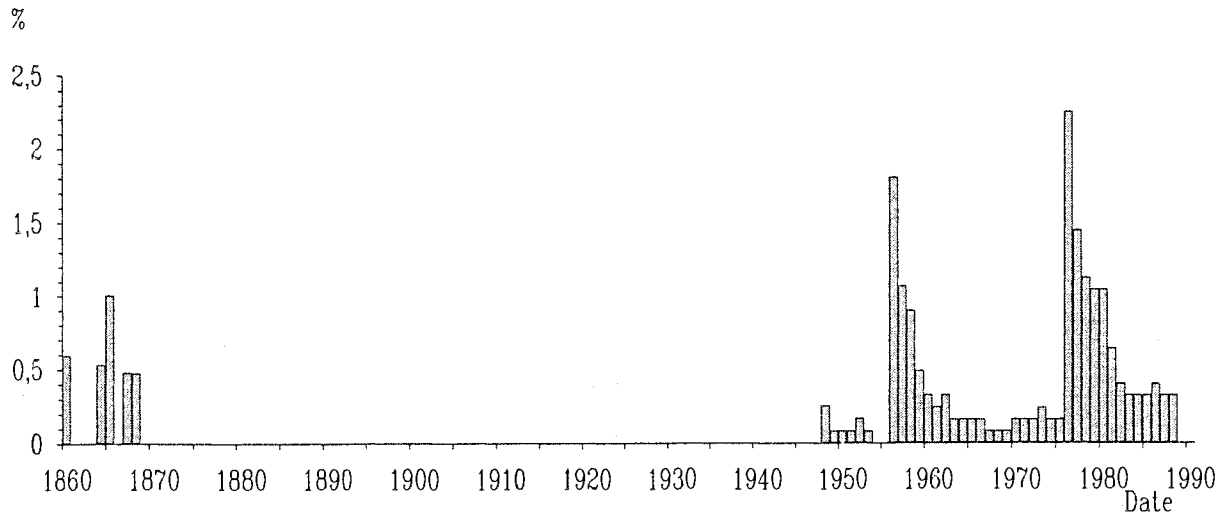


Fig. 58. Pourcentage de cernes manquants selon la date chez 1248 sapins du Jura.

3. Effet de l'âge courant sur l'accroissement radial exprimé en largeur de cerne

Les études dendrochronologiques s'attachent à étudier l'évolution de la croissance radiale à trois échelles de temps :

- échelle interannuelle, dont nous avons abordé plus haut quelques aspects ;
- échelle "moyen terme", de quelques années à quelques dizaines d'années ;
- échelle "long terme", de l'ordre du siècle.

Les deux dernières sont particulièrement intéressantes à étudier dans le cadre de problèmes de dépérissement. Elles sont en effet susceptibles de répondre aux interrogations posées au sujet d'une éventuelle réduction de l'accroissement des arbres sous l'action directe ou indirecte de pollutions.

Sans réflexion préalable approfondie, la méthode la plus tentante pour répondre à ces interrogations est celle qui consiste à faire la moyenne de toutes les largeurs de cerne disponibles pour chaque date, puis à tracer le graphique qui donne l'évolution de la moyenne en fonction de la date. L'évolution de la croissance moyenne des arbres ayant eu 90 ans (+ ou - 4 ans) ou 140 ans en 1989 montre une tendance décroissante, au moins pendant les dernières décennies (fig. 59) ; la largeur de cerne moyenne diminue au fil du temps. Le profil des arbres âgés de 140 ans montre une croissance radiale plus faible de 1 mm que celle des arbres de 90 ans mais conserve la même allure générale. Il serait être tentant conclure à une baisse dramatique de vitalité de la forêt, voire de prédire sa disparition à plus ou moins brève échéance due à un facteur externe "nouveau". En fait, cette approche n'est pas adaptée au problème posé. Elle montre avant tout que la largeur d'un cerne est une fonction décroissante de l'âge de l'arbre au moment de son élaboration (Fritts, 1976).

Il existe plusieurs méthodes pour résoudre ce problème :

--- méthodes basées sur le calcul d'indices de croissance ; nous en parlerons dans un prochain paragraphe ;

--- méthode "à âge constant" (Becker, 1987) : l'effet de l'âge n'intervient pas car l'évolution de la largeur de cerne est étudiée pour un âge courant déterminé quelle que soit la date de son élaboration. C'est le propos du paragraphe suivant.

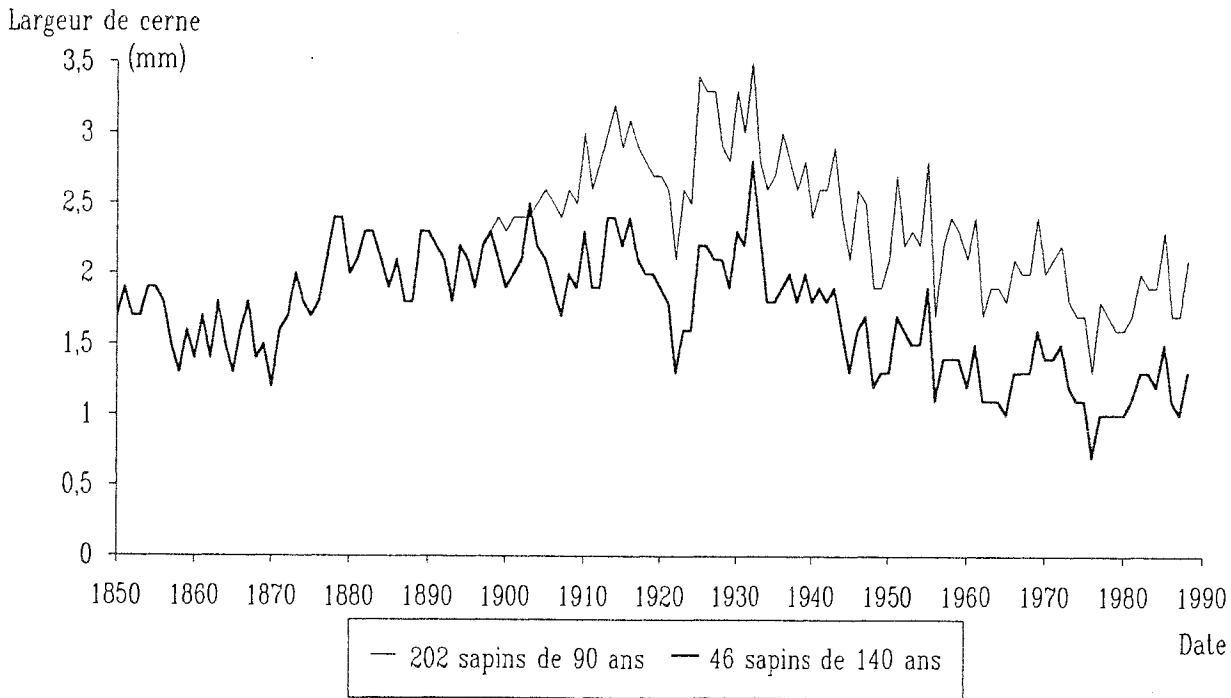


Fig. 59. Largeur de cerne moyenne selon la date, pour les arbres ayant 90 et 140 ans en 1989.

3.1.1. Méthode

Le type de graphique de la figure 60 permet, par exemple, de suivre l'évolution de la largeur du cerne élaboré à l'âge 10 ans, par des arbres ayant eu cet âge à des dates variées. Pour construire ce graphique, tous les cernes élaborés à l'âge de 10 ans en 1900, par exemple, ont été extraits, puis la largeur moyenne a été calculée et placée comme ordonnée en face de l'abscisse "1900". On conçoit que la recherche d'une tendance globale à long terme doit se faire par l'élimination des variations individuelles et stationnelles (chaque arbre a un profil dendrochronologique qui lui est propre). Cette nécessité implique le calcul des moyennes sur un nombre suffisant de sapins d'âges et de localisations variés. Ceci nous a conduit à ne conserver sur les graphiques que les points résultant d'une moyenne calculée sur au moins 4 sapins. D'autre part, les effets d'années très particulières sont atténués en acceptant pour chaque date les cernes élaborés à l'âge courant choisi avec une fourchette de 2 ans de part et d'autre de celui-ci. Bien que plus de 115 000 cernes aient été mesurés, chaque point des graphiques obtenus n'est la moyenne que de 26 données au maximum (le plus souvent 5 à 12).

3.1.2. Résultats

Les graphiques correspondant aux âges de 10 ans et 20 ans (annexe 12) ne peuvent indiquer la croissance radiale pour la période 1965 à 1988. Ceci est lié au fait que notre échantillon ne comprenait pas de très jeunes peuplements (moins de 40 ans). Symétriquement, les difficultés d'échantillonner de très vieux arbres limitent l'étendue du nuage de points vers les dates les plus anciennes.

Les graphiques correspondant aux âges de 10 à 70 ans montrent que le **niveau de croissance radiale moyenne à un âge donné augmente au fil des ans** (annexes 12 et 13). La tendance est la plus forte à 40 ans : le cerne de 40 ans mesurait en moyenne 1,57 mm en 1870, contre 3,36 mm en 1970 ! Cette tendance devient de moins en moins marquée puis ne se distingue plus pour les âges de référence supérieurs à 80 ans (fig. 61).

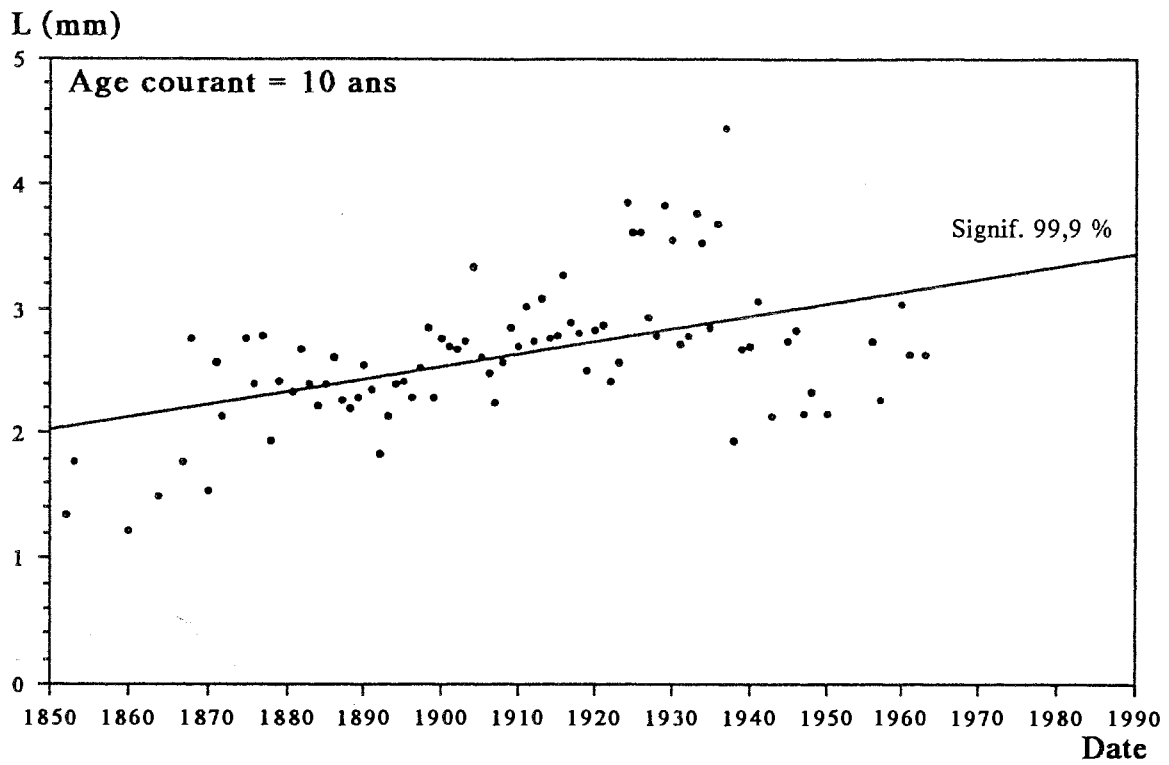


Fig. 60. Largeur moyenne des cernes élaborés à l'âge courant de 10 ans selon la date. Chaque point est calculé sur au moins 4 cernes.

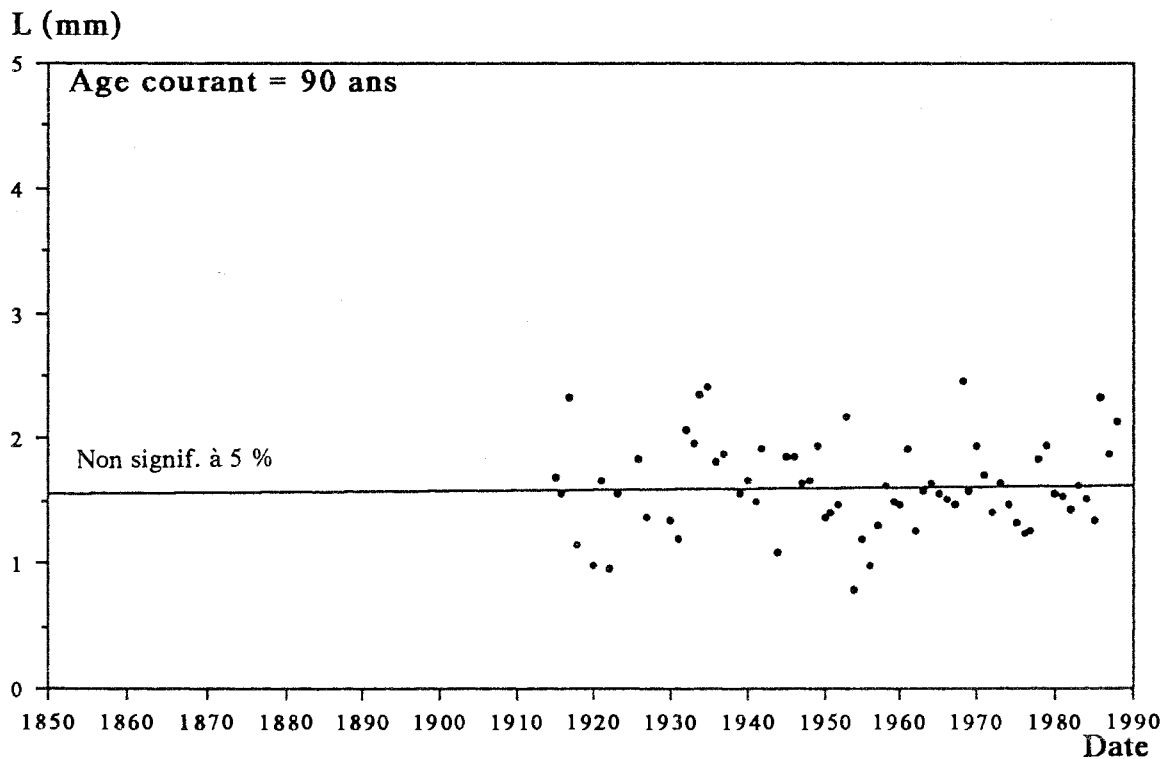


Fig. 61. Largeur moyenne des cernes élaborés à l'âge courant de 90 ans selon la date. Chaque point est calculé sur au moins 4 cernes.

3.1.3. Conclusions

Nous concluons, à cette étape, à l'absence de phénomène global de réduction de la croissance radiale. Au contraire, une nette augmentation de celle-ci est apparue pour les arbres de moins de 90 ans. Ces premiers résultats ne confirment pas les craintes d'un "déperissement général" de l'ensemble de la sapinière jurassienne.

Ce type de méthode, encore très peu utilisé, a également permis de montrer en évidence une dérive à long terme croissante, plus forte chez les jeunes arbres, pour divers pins, sapins et l'Epicéa commun en Europe (Briffa, 1992).

3.2. Etude de la relation existant entre l'accroissement courant et l'âge

Pour tirer le meilleur parti du grand nombre de données disponibles à chaque date, il est nécessaire de tenir compte de l'effet de l'âge sur les largeurs de cerne. Si cet effet est quantitativement connu, il est possible de corriger chaque largeur de cerne, ce qui autorise à comparer la croissance d'arbres d'âges différents.

La première étape a consisté à rechercher la largeur de cerne "normale" pour chaque âge. Ceci revient à tracer la courbe moyenne de croissance radiale en fonction de l'âge courant (Mitchell, 1967 in Fritts, 1976 ; Becker, 1987). La valeur correspondant à l'âge de 20 ans, par exemple, est calculée en faisant la moyenne des 1198 largeurs des cernes élaborés par les arbres de l'échantillon quand ils avaient 20 ans. Comme chaque âge a été obtenu à des dates très variées, dans des conditions climatiques, stationnelles et individuelles très différentes, la courbe obtenue exprime essentiellement la loi biologique et géométrique liant en moyenne la croissance radiale au degré de vieillissement. Le nombre important de données disponibles explique que la courbe obtenue par simple calcul de moyennes soit très régulière jusqu'à 130 ans (fig. 62). Au-delà de cet âge, le nombre de sapins disponibles devenant de plus en plus réduit, cette régularité s'altère. Trois parties peuvent être distinguées sur cette courbe :

- pendant les 10 premières années la croissance radiale augmente de 1 mm/an jusqu'à 2,6 mm/an ;
- de 10 à 35 ans, la courbe montre un plateau légèrement déprimé au centre (qui ne s'observe pas dans les Vosges) ;
- de 35 à 500 ans, la croissance radiale diminue progressivement jusqu'à la valeur de 1,3 mm/an.

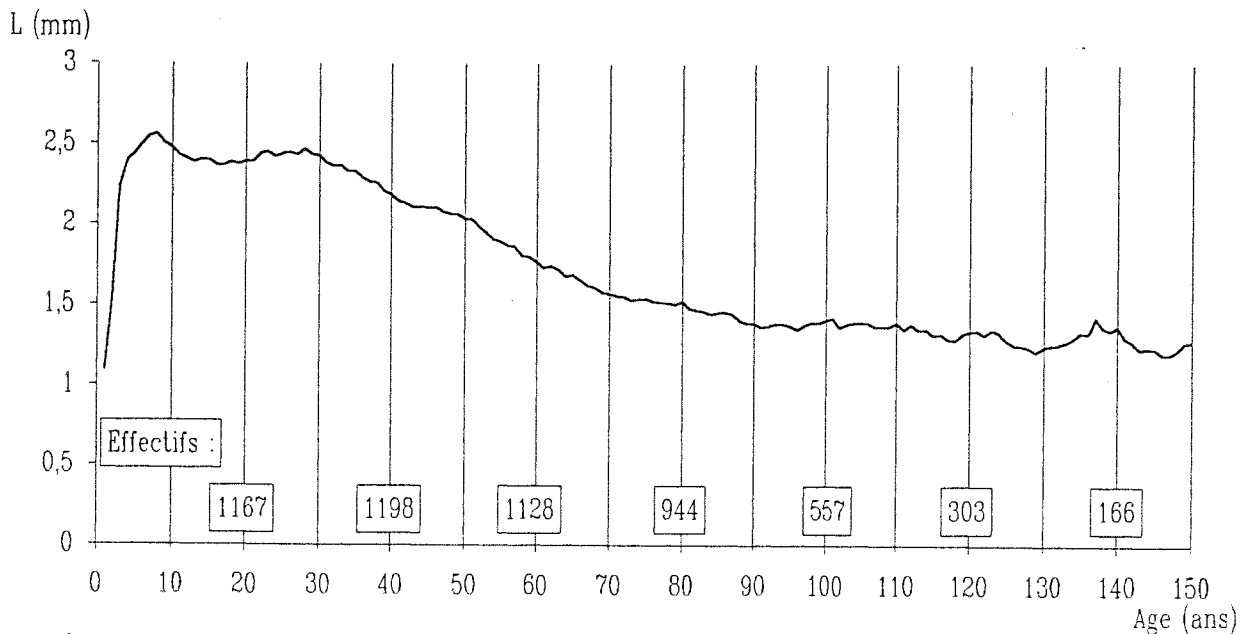


Fig. 62. Largeur de cerne moyenne selon l'âge d'élaboration, et nombre de cernes disponibles à chaque âge.

La croissance radiale dans les Vosges devient rapidement inférieure de 0,6 mm/an à celle constatée dans le Jura (fig. 63) (Becker, 1987). Le cerne élaboré à l'âge de 130 ans est environ deux fois plus fin que le même cerne élaboré dans le Jura. La croissance est probablement limitée dans les Vosges par la moindre fertilité du sol (nous reviendrons sur ce point) et par les précipitations ou la température moyenne (en moyenne plus faibles que dans le Jura). On comprend donc la nécessité d'établir cette loi biologique pour chaque grand massif forestier si la sylviculture, les substrats ou les conditions climatiques diffèrent notablement.

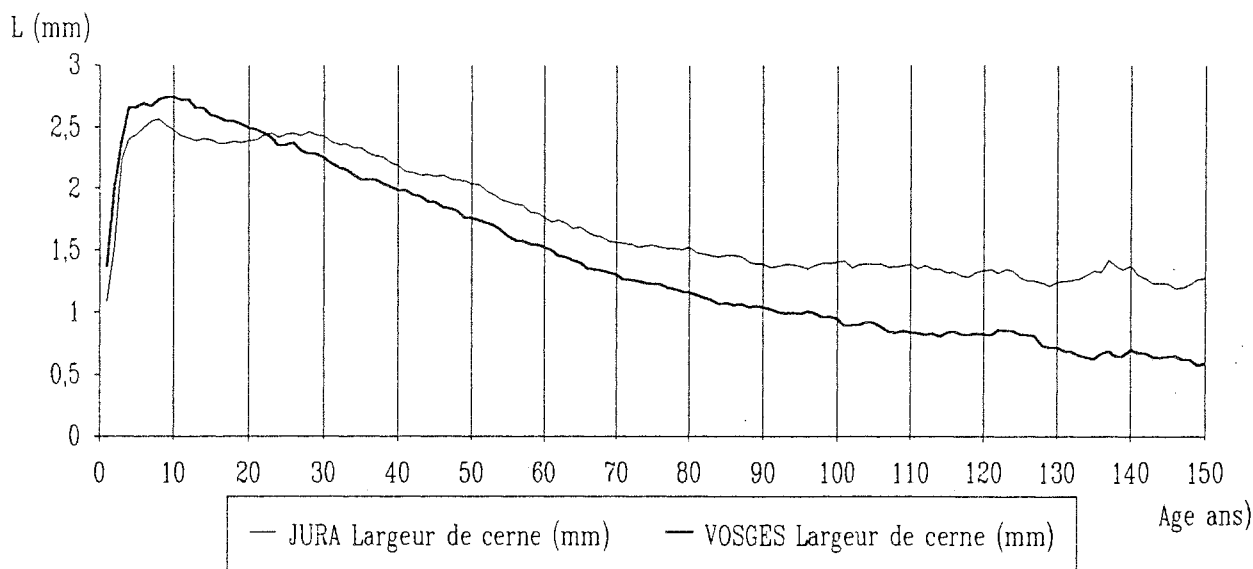


Fig. 63. Accroissement moyen selon l'âge, dans le Jura et dans les Vosges.

3.2.1. Effet du type de traitement sur la croissance "juvénile"

La première hypothèse pour tenter d'expliquer le plateau entre 10 et 35 ans, déjà observé sur les données de 1987, fut celle du traitement sylvicole. La majorité des sapinières du Jura sont traitées en futaie régulière et le reste est traité en futaie jardinée. On pouvait donc penser que le premier maximum de croissance (à 10 ans) était dû aux peuplements réguliers, chez lesquels la croissance juvénile n'est pas limitée par la concurrence du peuplement dominant. Au contraire, le second maximum pouvait correspondre aux futaies jardinées, qui maintiennent la régénération sous la pression de la concurrence pendant une cinquantaine d'années.

Pour tester cette hypothèse, le traitement sylvicole a été soigneusement noté lors de la phase de terrain de 1989. Le même type de courbe tracé d'une part pour la futaie régulière, d'autre part pour la futaie jardinée montre que le maximum de croissance radiale est atteint vers 10 ans en futaie jardinée et que le plateau à deux "maxima" s'observe sur la courbe de la futaie régulière (fig. 64). Le plateau de la courbe moyenne n'est donc pas expliqué par la concurrence juvénile en futaie jardinée.

3.2.2. Effet de la date sur la croissance "juvénile"

La seconde hypothèse a fait appel à la notion de tendance à long terme. La courbe liant la largeur des cernes et l'âge des arbres a été tracée pour des décennies calendaires différentes : en 1850, 1860...1970 et 1980. On obtient une sorte d'empilement de courbes en cloche : très plates vers 1850 et très pointues vers 1970 (fig. 65). Pour les périodes les plus anciennes, le maximum de croissance est atteint vers l'âge de 10 ans ; depuis 1930-1940, ce maximum n'est atteint que vers 30-40 ans, avec des valeurs considérables (4,5 mm à 30 ans en 1988). A partir de 80 ans, les courbes ne se distinguent plus les unes des autres, ce qui confirme

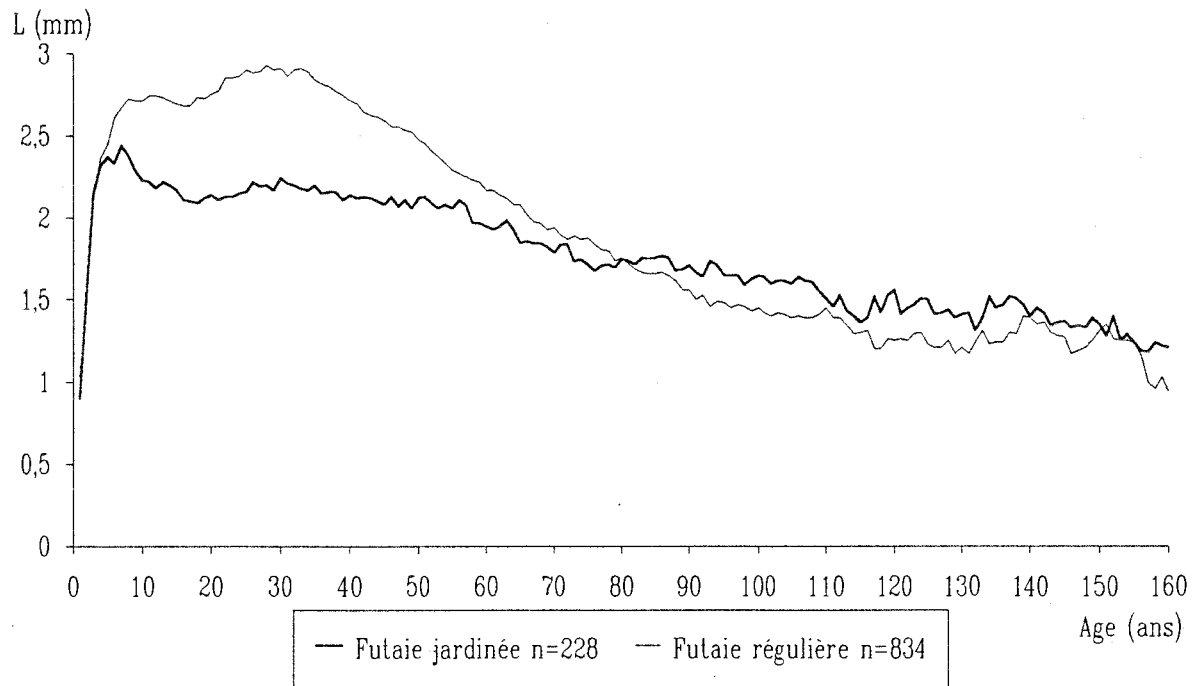


Fig. 64. Accroissement moyen selon l'âge, dans des peuplements de futaie jardinée et de futaie régulière (Jura).

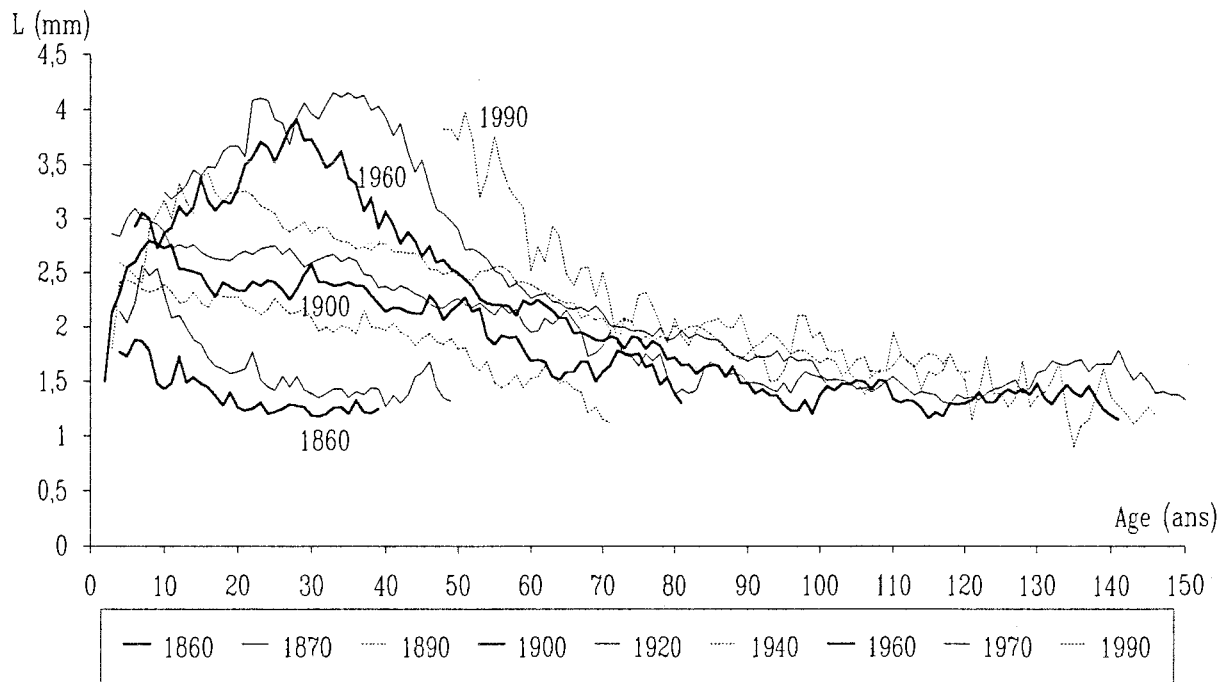


Fig. 65. Accroissement moyen en largeur de cerne selon l'âge à différentes périodes. Les dates choisies correspondent aux courbes les plus distinctes graphiquement.

le résultat obtenu au paragraphe 2.1.2. **Les arbres des diverses classes d'âge ont vu augmenter au fil du temps leur croissance radiale annuelle pendant les 80 premières années de leur vie.**

C'est en fait ce déplacement de l'âge auquel la croissance est la plus forte que la courbe moyenne traduit par un plateau. Celui-ci ne révèle donc pas un phénomène biologique "instantané", comme l'effet de la concurrence liée à un certain type de traitement, mais une lente évolution du potentiel de croissance.

4. Effet de l'âge sur l'accroissement radial exprimé en surface de cerne

La notion de surface terrière est plus proche de l'accroissement de biomasse que la simple largeur de cerne (Briffa, 1992). "Ce sont les mesures de surfaces qui sont les plus faciles et les plus rigoureuses ; et comme les volumes sont le plus souvent des fonctions linéaires des surfaces de section, se sont précisément les accroissements en surface qui sont les plus intéressants à estimer" (Pardé et Bouchon, 1988). C'est donc la surface terrière que nous avons retenue pour étudier l'évolution de la croissance radiale au cours du temps en fonction de divers facteurs du milieu ou de caractéristiques dendrométriques et sanitaires. Les surfaces terrières sont de plus en plus utilisées quand il s'agit d'étudier l'évolution de la productivité au cours du temps (Hornbeck et Smith, 1985 ; Tessier, 1986a ; Phipps, 1983 *in* Hornbeck, 1987 ; Hornbeck *et al.*, 1988 ; Hari et Arovaara, 1988 ; Jordan et Lockaby, 1990 ; Peterson *et al.*, 1990).

4.1. Transformation des largeurs de cerne en surface terrière

La figure 66 représente la courbe d'accroissement en fonction de l'âge en transformant mathématiquement la largeur de cerne en surface "ST" de l'anneau constitué par chaque cerne. Soit "R" le rayon de l'arbre sans le cerne considéré, et "c" la largeur du cerne (fig. 67) :

$$ST = \pi (R + c)^2 - \pi R^2$$

Cette transformation a été réalisée en supposant que les troncs étaient parfaitement cylindriques, ce qui n'est pas toujours le cas ; toutefois, le grand nombre d'arbres échantillonnés a réduit l'imprécision liée à cette approximation.

La partie ascendante de la courbe, entre 0 et 40 ans, correspond au plateau décrit plus haut ; la surface des cerne augmente linéairement car leur largeur est constante. Après 40 ans, bien que la largeur moyenne du cerne diminue, sa surface reste sensiblement la même au cours du vieillissement de l'arbre. La production radiale moyenne de bois reste donc sensiblement constante à partir de 50 ans.

Dans la suite de l'étude, sauf précision contraire, la croissance radiale est exprimée en surface de cerne, autrement dit en "surface terrière" (symbole : ST).

4.2. Effet de l'âge à différentes dates

Le calcul des courbes pour différentes périodes produit, bien entendu, le même type d'empilement qu'avec les largeurs de cerne (fig. 68). La croissance courante à 50 ans n'a cessé d'augmenter au cours des 120 dernières années. En 1875, le cerne de 50 ans avait une surface moyenne de 5,5 cm² ; en 1985, cette surface est de 37 cm². **Le rapport de ces deux grandeurs est considérable : 1 à 6,7 fois !** La tendance est cependant plus faible aux autres âges.

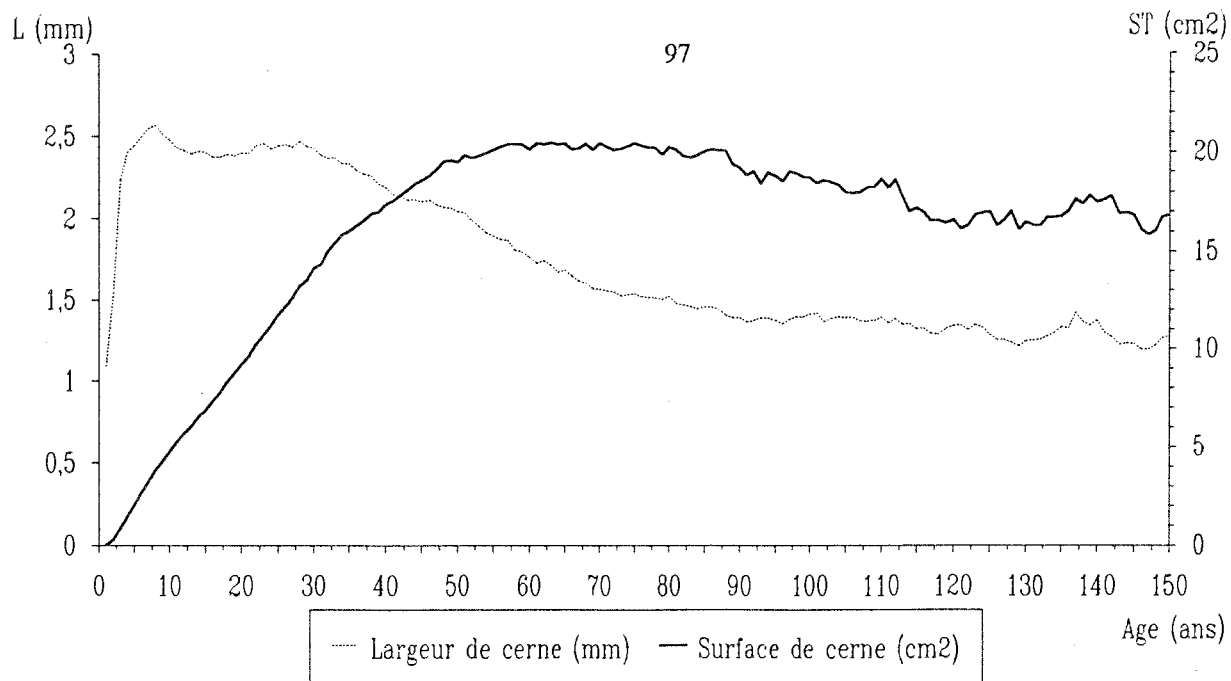


Fig. 66. Accroissement moyen selon l'âge exprimé en largeur de cerne (L) et en surface terrière (ST).

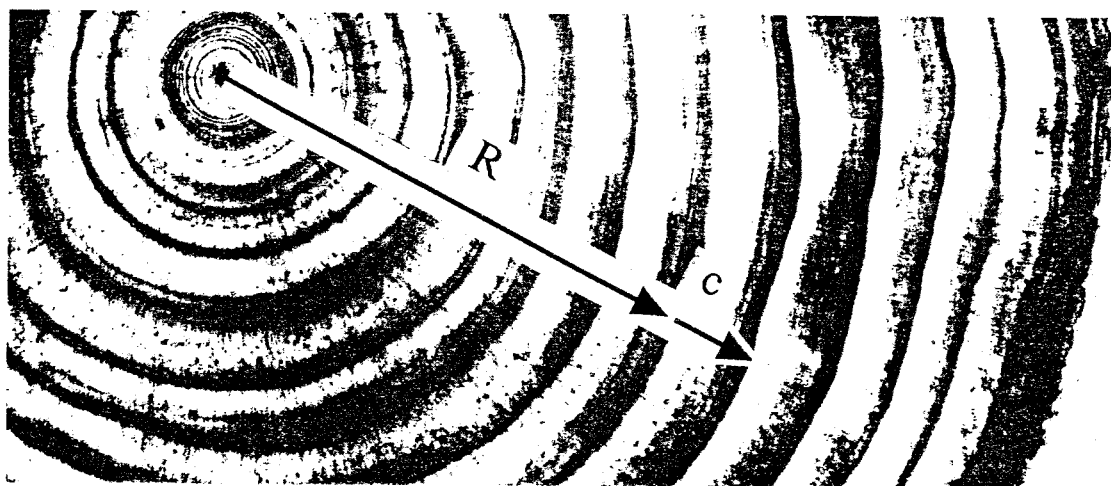


Fig. 67. Calcul de la surface d'un cerne : R = rayon intérieur de l'anneau ; c = largeur de cerne. (Coupe radiale de *Pinus radiata*. In Schweingruber, 1988).

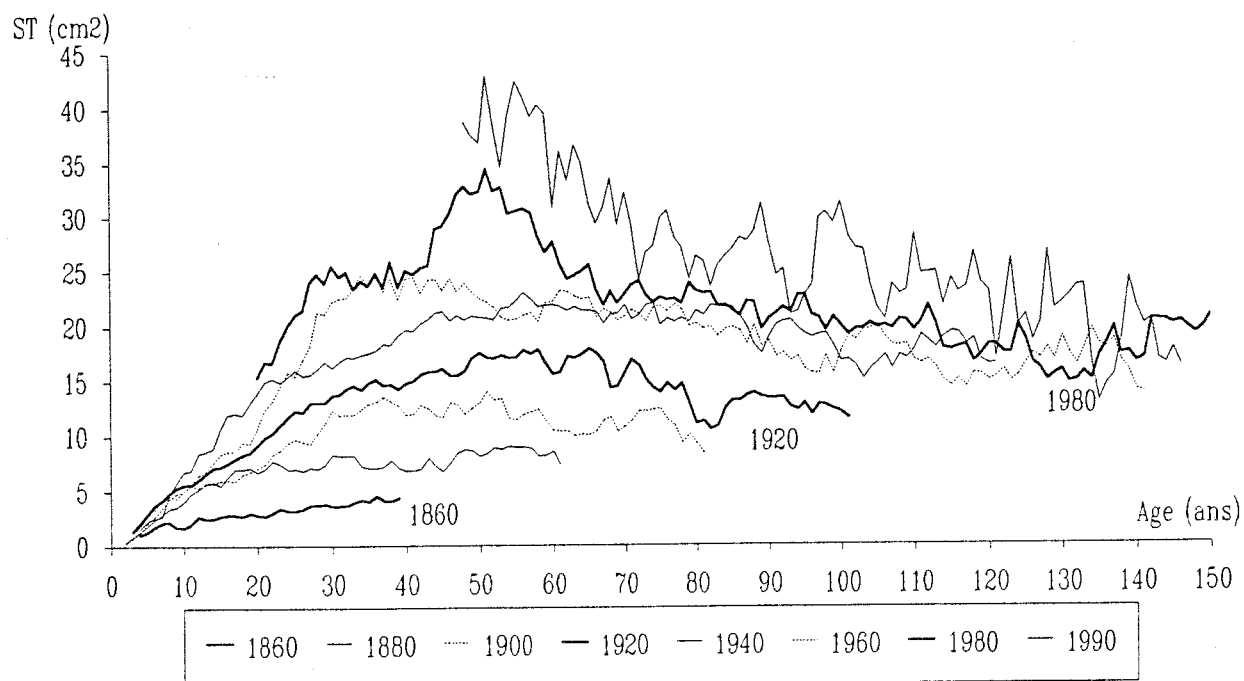


Fig. 68. Accroissement moyen en surface terrière selon l'âge, à différentes périodes.

La forte augmentation de croissance radiale depuis 1860, pour les âges courants compris entre 1 et 80 ans, est également montrée en étudiant l'accroissement en surface terrière. La tendance est encore significative sur les cernes de 90 et 100 ans ; elle l'est peut-être également pour des âges plus élevés, comme le laissent deviner les courbes de la fig. 68, mais la rareté des vieux arbres ne permet pas de s'en assurer. Du fait de la plus grande largeur des 80 premiers cernes, les cernes élaborés en 1980 à l'âge de 100 ans, par exemple, ont une largeur comparable à ceux de 100 ans de 1860, mais leur surface est plus importante car ils sont plus loin du cœur de l'arbre. Cette partie de la tendance à long terme n'était pas mise en évidence en comparant les largeurs de cerne.

De même, la méthode à âge constant, appliquée aux surfaces terrières, a permis de mettre en évidence une tendance à long terme significative pour les âges courants de 10 à 100 ans (annexe 14).

L'utilisation des surfaces terrières a montré qu'à âge courant constant, le potentiel de croissance annuelle du Sapin a considérablement augmenté entre 1860 et 1989.

5. Pondération des surfaces terrières en fonction de l'effectif à chaque date

5.1. Méthode

La courbe qui exprime l'effet de l'âge sur l'accroissement en surface terrière est la moyenne des courbes calculées pour les différentes périodes. Le calcul serait idéal si l'effectif était parfaitement identique pour tous les âges courants à chaque date, mais ce n'est pas le cas en raison de la distribution des classes d'âges actuels en forêt. La courbe moyenne est donc surestimée pour les jeunes âges courants, par exemple 50 à 60 ans, car :

--- les cernes de 50-60 ans ont montré une tendance à long terme très importante ;

--- le nombre de cernes de 50-60 ans était plus important en 1900 qu'en 1860 (fig. 69), ce qui exagère leur influence sur la courbe moyenne.

Cette courbe a donc été recalculée en "pondérant" la valeur des surfaces terrières de façon inversement proportionnelle à l'effectif à chaque date (Becker, non publié) (fig. 70).

5.2. Résultats

L'effet de cette correction est importante jusqu'à 120 ans, mais s'atténue au-delà. Comme l'exploitation normale des vieux bois empêche leur échantillonnage sur pied, il serait souhaitable de rééquilibrer les effectifs dans les âges élevés vers 1800, en utilisant des bois coupés depuis de nombreuses années (charpentes, constructions diverses...). Nous reviendrons sur cette correction pour en observer l'influence sur la reconstruction de l'évolution de la croissance depuis le siècle dernier.

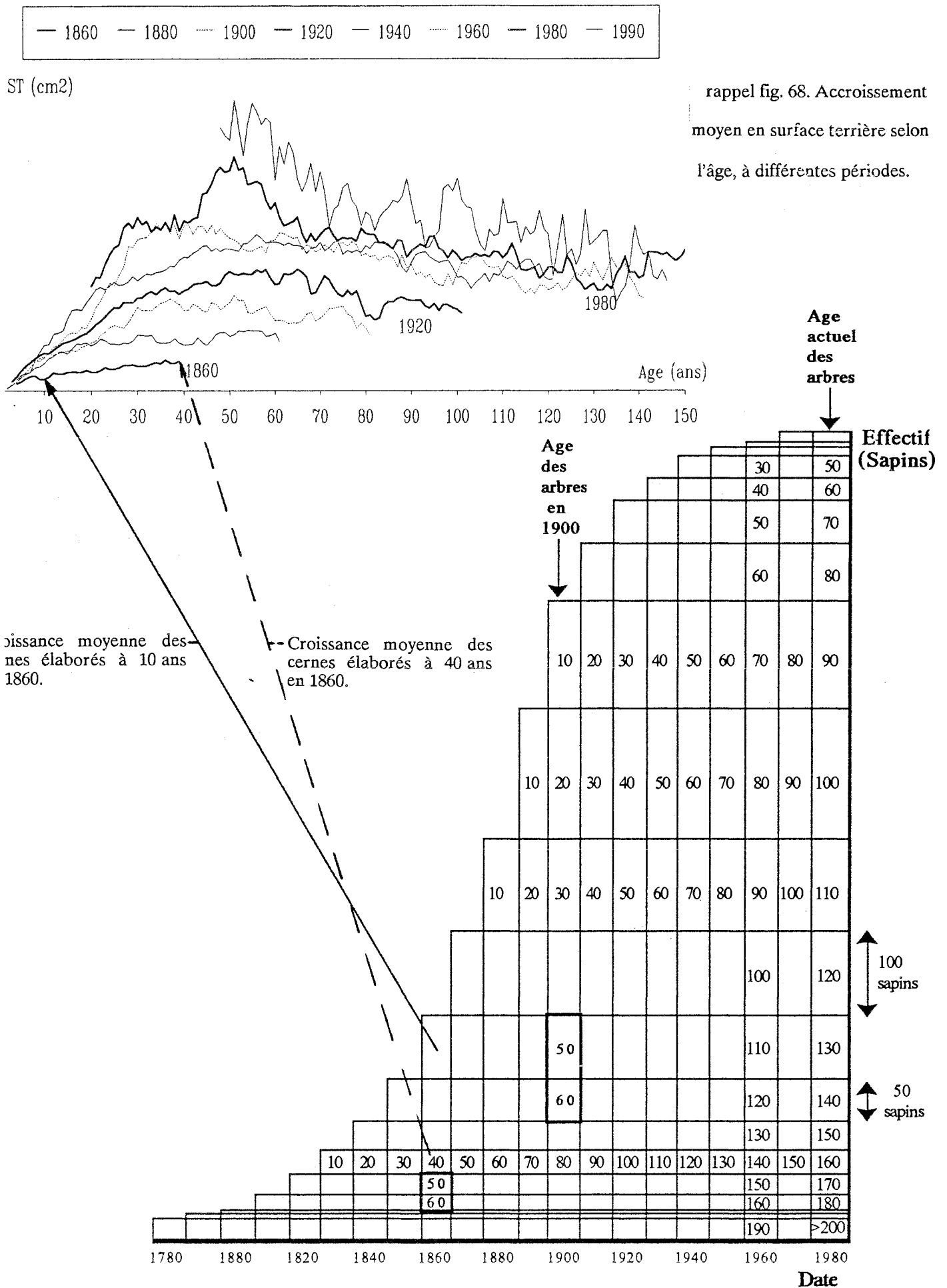
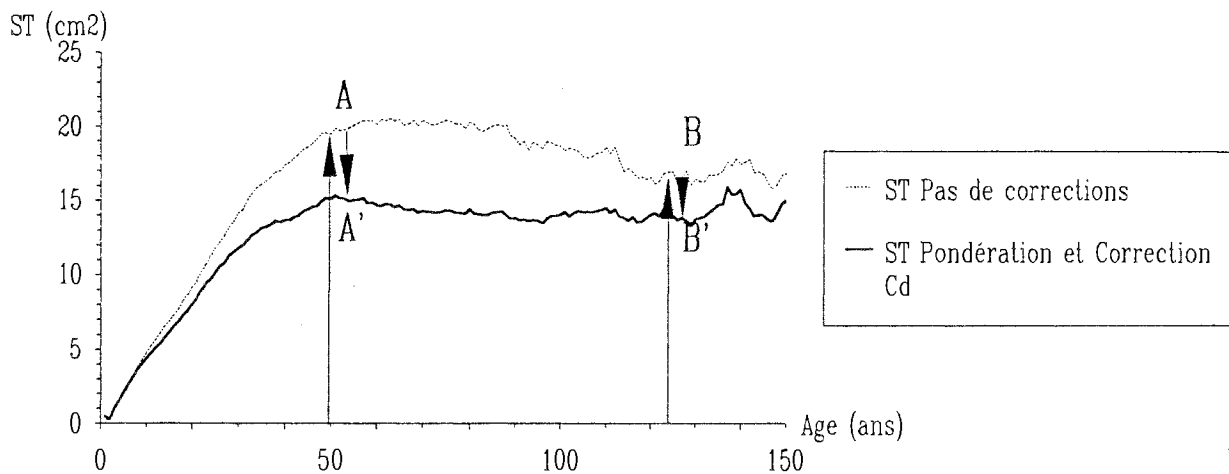


Fig. 69. Effectif en fonction de la date pour les différentes classes d'âge. Les nombres indiquent l'âge des arbres à la date portée en abscisse, la hauteur de chaque cellule dépend de l'effectif.

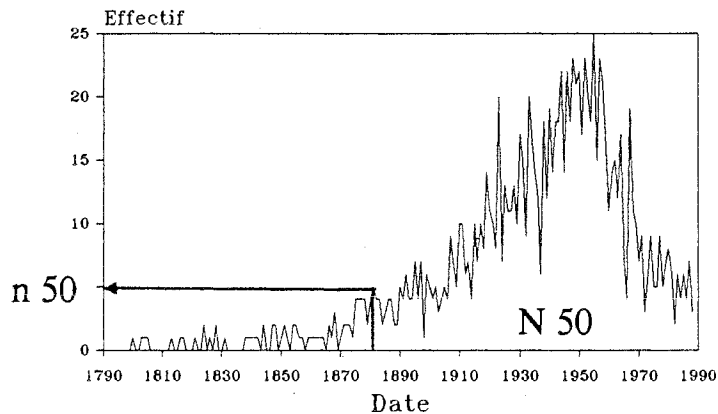


A = moyenne des surfaces terrières
de tous les cernes de 50 ans aux
différentes dates. Exemple :

ST1 en 1880
ST2 en 1881
ST3 en 1883
⋮

moyenne = A

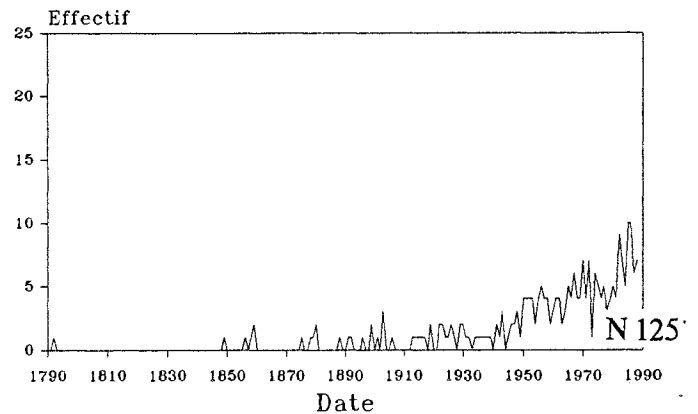
Nombre de cernes de 50 ans
selon la date



ST1 x Coef Pond(à 50 ans en 1880) = ST1'
ST2 x Coef Pond(à 50 ans en 1881) = ST2'
ST3 x Coef Pond(à 50 ans en 1883) = ST3'
⋮

moyenne = A'

Nombre de cernes de 125 ans
selon la date



N 125 petit : faible pondération donc B' peu différent de B

$$\text{Effectif moyen} = \frac{\text{nombre total de cernes de 50 ans (= N 50)}}{\text{nombre de dates pour lesquelles des cernes de 50 ans sont disponibles}}$$

$$\text{Coefficient de pondération en 1880} = 100 \times \frac{\text{effectif moyen}}{\text{effectif des cernes de 50 ans en 1880 (= n 50)}}$$

Fig. 70. Méthode de pondération : poids donné aux cernes d'un âge courant donné à une date donnée, en fonction de leur effectif et de la répartition de l'effectif selon la date. Effet de cette correction sur la courbe qui exprime l'accroissement en surface terrière en fonction de l'âge.

6. Effet de la concurrence interindividuelle sur l'accroissement : coefficients "Cd" et "Ch"

Une méthode de prise en compte de l'effet de la compétition (passée et inconnue) entre les arbres d'un peuplement sur leur croissance en hauteur et en diamètre a été élaborée à partir du coefficient d'élancement (Becker, 1992). Les résultats intéressants obtenus, au cours d'une étude dendroécologique sur le Chêne pédonculé et le Chêne sessile dans diverses chênaies du Plateau Lorrain nous ont amené à l'utiliser sur les sapins du Jura. La méthodologie est développée dans l'article précité, aussi nous n'en reprendrons que les points essentiels dans le paragraphe suivant.

6.1. Méthode

Le traitement sylvicole conditionne l'intensité de la concurrence entre les arbres d'un peuplement en modulant la densité et l'étagement de la végétation arborescente ; il modifie donc la forme de leur tronc. Le rapport de la hauteur totale sur le diamètre à 1,30 m (H/D : facteur d'élancement) permet de décrire la forme d'une tige. Il ne s'agit pas seulement d'un coefficient de forme, il renseigne également sur la position sociale des arbres (Pardé et Bouchon, 1988) : "les arbres dominants et codominants ont normalement un rapport inférieur à 100 ; et pour le choix des arbres d'avenir, on conseille de ne retenir que des arbres ayant un rapport inférieur à 80". Ainsi, ce rapport apparaît être un bon intégrateur des conditions moyennes de compétition subie par l'arbre au cours de sa vie. Par ailleurs, il n'est pas (ou très peu) dépendant de la station, au sens phytoécologique du terme (Delpech *et al.*, 1985) ; en effet, les deux termes H et D évoluent dans le même sens en passant d'une mauvaise à une bonne station. Il dépend faiblement de l'âge de l'arbre, selon une relation de la forme : $H/D = e^{(a - b \times \text{Age})}$.

Cette relation fournit, pour un âge donné, le rapport H_r/D_r d'un arbre "de référence" ayant été conduit selon le traitement moyen et dans des conditions moyennes de compétition. Le rapport H/D d'un arbre du même âge peut lui être comparé (fig. 71) ; ces deux rapports sont liés par la relation suivante :

$$(H/D) / (H_r/D_r) = \alpha \quad (1)$$

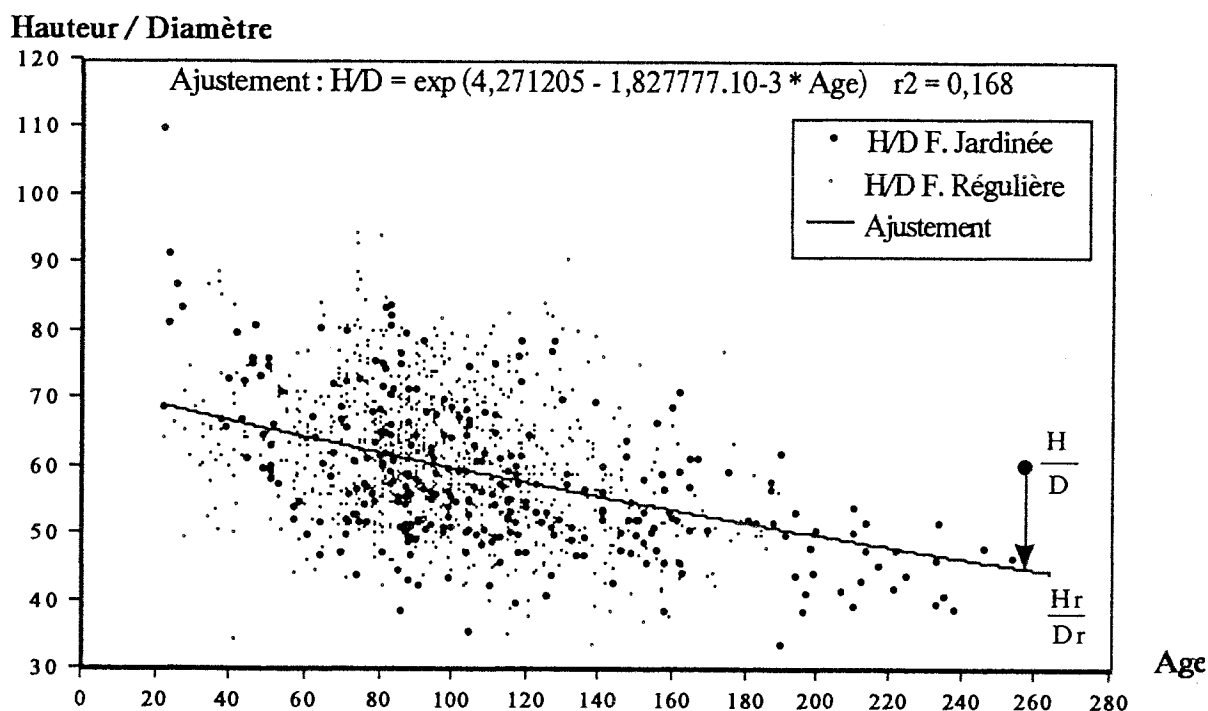


Fig. 71. Effet de l'âge sur le coefficient d'élancement H/D et ajustement par une fonction exponentielle décroissante. Distinction des points correspondant aux sapins des peuplements de futaie régulière ou de futaie jardinée.

La valeur α est donc en fait le facteur d'élancement (H/D) standardisé en fonction de l'âge et rapporté à un traitement moyen dans les conditions moyennes de densité de l'ensemble de l'échantillon. Lorsque α est supérieur à 1, on a affaire à des arbres de futaie régulière ayant subi une compétition supérieure à la moyenne. Au contraire, lorsque α est inférieur à 1, il s'agit d'arbres ayant profité d'une compétition inférieure à la moyenne ; la majorité des arbres de futaie jardinée ont des rapports H/D inférieurs à l'ajustement H_r/D_r .

La concurrence entre les arbres modifie le rapport H/D en modulant à la fois la croissance en hauteur et la croissance en diamètre. La valeur α , qui est l'expression de ces deux variations, peut donc être décomposée en deux "coefficients correcteurs" : C_d exprime l'influence de la concurrence sur le diamètre et C_h exprime son influence sur la hauteur. Ces coefficients sont tels que :

$$C_d \times D = D_r \quad \text{et} \quad C_h \times H = H_r \quad (2)$$

La relation (1) peut donc être transformée selon :

$$(H/D) / (H_r/D_r) = \alpha = C_d / C_h \quad (3)$$

Par définition, le rapport des coefficients C_d et C_h , pour un arbre donné, a une valeur déterminée (α). Préciser la valeur respective de chacun d'eux n'est pas évident *a priori*. Le modèle suivant a été proposé :

$$C_d = \alpha^{1-k} \quad \text{et} \quad C_h = \alpha^{-k} \quad (4)$$

La valeur de k traduit la façon dont les effets de la compétition se répartissent entre la croissance en diamètre et la croissance en hauteur. Ce coefficient a été déterminé empiriquement sur la base de données dendrométriques disponibles sur 505 Chênes pédonculés des forêts d'Amance et de Champenoux (54) (Becker, 1992). La valeur $k = 0,3$ semble la plus pertinente mais ce choix n'est pas critique car les résultats obtenus en la fixant aux valeurs de 0,2 ou 0,4 sont relativement peu différents. Nous avons également retrouvé cette valeur à l'aide des données de notre échantillon qui correspondent aux sapins adultes âgés de 80 à 160 ans. Les équations (4) deviennent alors :

$$C_d = \alpha^{0,7} \quad \text{et} \quad C_h = \alpha^{-0,3} \quad (5)$$

Les indices C_d et C_h ont été ensuite calculés pour chaque arbre à l'aide des formules (5).

6.2. Définition d'un indice de hauteur indépendant de la concurrence et de l'âge : correction par "Ch"

Le coefficient C_h a été utilisé pour compenser la hauteur de chaque arbre selon la formule :

$$HCh = Ht \times C_h$$

Par ailleurs, la croissance en hauteur d'arbres d'âges différents est habituellement comparée à un âge de référence donné. La hauteur à 100 ans d'un sapin est déterminée en reportant le point représentant le couple "hauteur et âge" sur les graphiques des tables de production adéquates (Duplat, 1980). Une méthode statistique mieux adaptée à la taille de l'échantillon a été préférée à la précédente.

La relation qui lie la hauteur compensée à l'âge a été ajustée à l'aide d'une fonction exponentielle (fig. 72) :

$$HCh = \exp (4,7509 - 10,2925 \times Age^{-0,5} - 0,0352 \times Age) \quad r^2 = 0,432$$

Le nuage de points est déséquilibré pour les âges supérieurs 130 ans car les arbres âgés se rencontrent surtout sur les stations peu fertiles. Aussi l'ajustement a-t-il été calculé pour les âges inférieurs à l'âge d'exploitation ; la valeur indiquée par l'équation quand l'âge est de 130 ans a été maintenue pour les âges supérieurs. L'âge actuel des arbres a été pris en compte en calculant le rapport entre la hauteur compensée HCh et la valeur donnée par l'ajustement au même âge. L'indice de hauteur "Ihau" ainsi obtenu a permis de comparer des arbres d'âges inégaux, sur des types de stations variés ou ayant subi des traitements sylvicoles différents. C'est lui qui a servi de variable à expliquer lors de l'étude des relations entre les types de stations et leur productivité (partie "étude phytoécologique").

HCh : hauteur compensée (m)

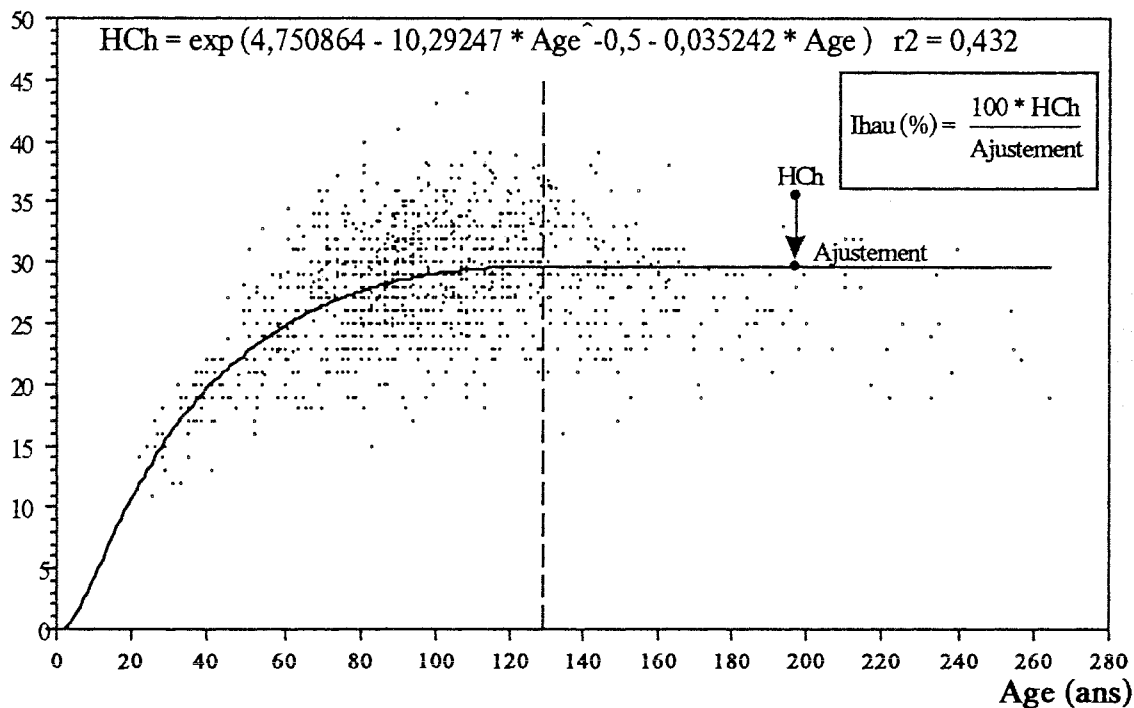


Fig. 72. Hauteur corrigée des effets de la concurrence, en fonction de l'âge des arbres. Ajustement par une fonction exponentielle estimée à partir des arbres de moins de 130 ans. Calcul de l'indice de hauteur "Ihau" pour la comparaison de la croissance en hauteur d'arbres d'âges différents.

6.3. Effet de l'âge sur l'accroissement en surface terrière avec "pondération" et correction des effets de la compétition

Dans l'échantillon, Cd varie entre 63 % et 139 % ; il est d'autant plus élevé que la concurrence subie par l'arbre a été plus forte. Avant le calcul de la surface terrière, les largeurs de cerne ont été multipliées par Cd, ce qui les a augmentées quand l'arbre a subi une forte concurrence, et diminuées dans le cas contraire. Après cette correction, la courbe moyenne qui exprime l'effet de l'âge a été tracée. Elle est très peu différente (légèrement en-dessous) de la courbe calculée à partir des surfaces terrières non corrigées, car les effets sur les cernes se compensent au moment du calcul de la moyenne.

6.4. Ajustement mathématique de l'effet de l'âge sur l'accroissement

La courbe moyenne obtenue ci-dessus montre des fluctuations aléatoires au-delà de 95 ans en raison d'un effectif plus faible (550 cernes). Ces variations, qui ne représentent pas de phénomène biologique, ont été éliminées à l'aide d'un ajustement mathématique (fig. 73). La limite a été fixée à 95 ans car la partie peu fiable de la courbe située au-delà de cet âge conduisait à une équation indiquant une augmentation des surfaces terrières avec l'âge. Par régression progressive pas-à-pas, deux équations ont été élaborées :

--- de 1 à 55 ans, le polynôme suivant explique 99,8 % de la variance de la surface de cerne en mm^2 : cerne = $-3484,2 + 4617,2 \times \text{Age} - 0,744 \times \text{Age}^3 + 4,912 \cdot 10^{-5} \times \text{Age}^5$

--- de 48 à 95 ans, une exponentielle décroissante explique 90,9 % de la variance :
cerne = $\exp(12,537 - 0,155 \times \ln(\text{Age}))$

La même équation a été utilisée pour ajuster la courbe au-delà de 95 ans. L'ajustement par une exponentielle négative est habituel dans ce type de modélisation (Fritts, 1976 ; Briffa *et al.*, 1987 ; Hartmann *et al.*, 1987).

7. Prise en compte de l'effet de l'âge par standardisation

Les corrections décrites dans les paragraphes précédents avaient pour but de préciser au mieux la relation entre l'âge courant et l'accroissement moyen à cet âge, soit "Ac moy". Sa connaissance a permis de définir un indice de croissance indépendant de l'âge courant (Fritts, 1976 ; McLaughlin *et al.*, 1983 ; Monserud, 1986 ; Becker, 1987 ; Briffa *et al.*, 1987). L'âge de chaque cerne étant connu exactement, l'étape de standardisation proprement dite consiste à calculer le rapport de sa surface mesurée (déduite de la largeur), soit "ST mes" sur l'accroissement moyen théorique à cet âge "Ac moy". Le pourcentage obtenu est appelé **indice de croissance "Ic"** :

$$Ic = \frac{ST \text{ mes}}{AC \text{ moy}} \times 100$$

Les indices obtenus ont une moyenne égale à 100 % et prennent en grande majorité des valeurs comprises entre 0 et 200 %, mais certains cernes atteignent jusqu'à 650 % (fig. 74). Après la standardisation, il est possible de calculer diverses courbes moyennes, par placettes, ou par ensembles d'arbres réunis en fonction d'un critère donné, ce qui consiste à effectuer des stratifications de l'échantillon (voir partie "influences du milieu et des caractéristiques de l'arbre sur la croissance radiale").

La figure 75 présente les dendrochronogrammes des six arbres d'une placette, leur allure après standardisation et la courbe moyenne de la placette.

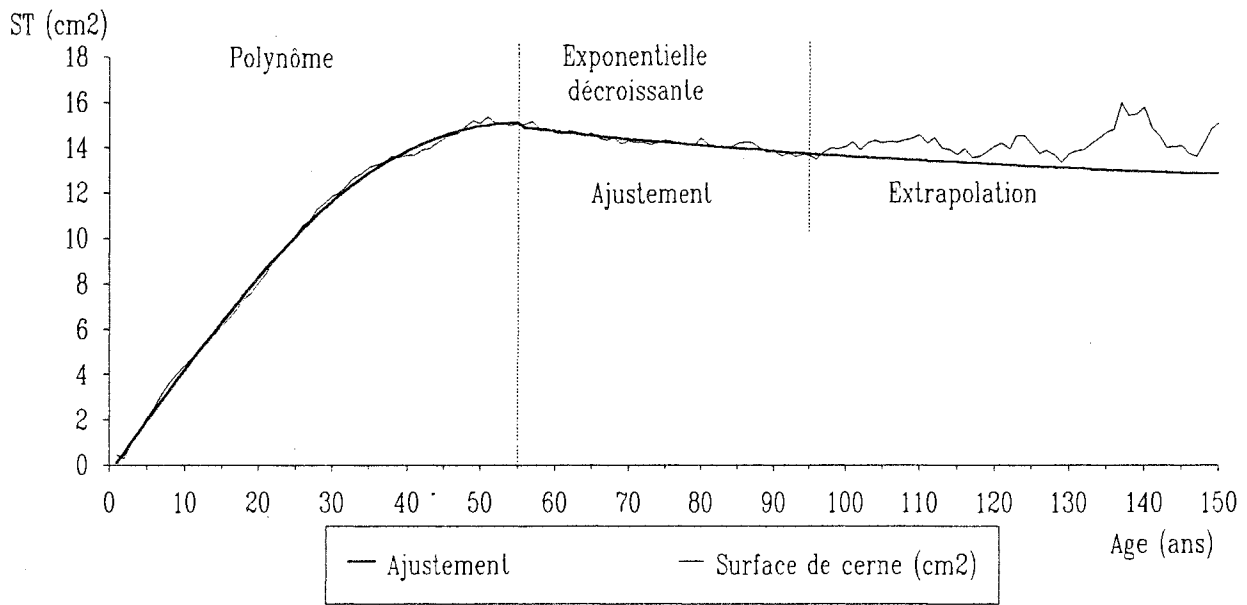


Fig. 73. Accroissement en surface terrière en fonction de l'âge et ajustements calculés entre 1 et 95 ans.

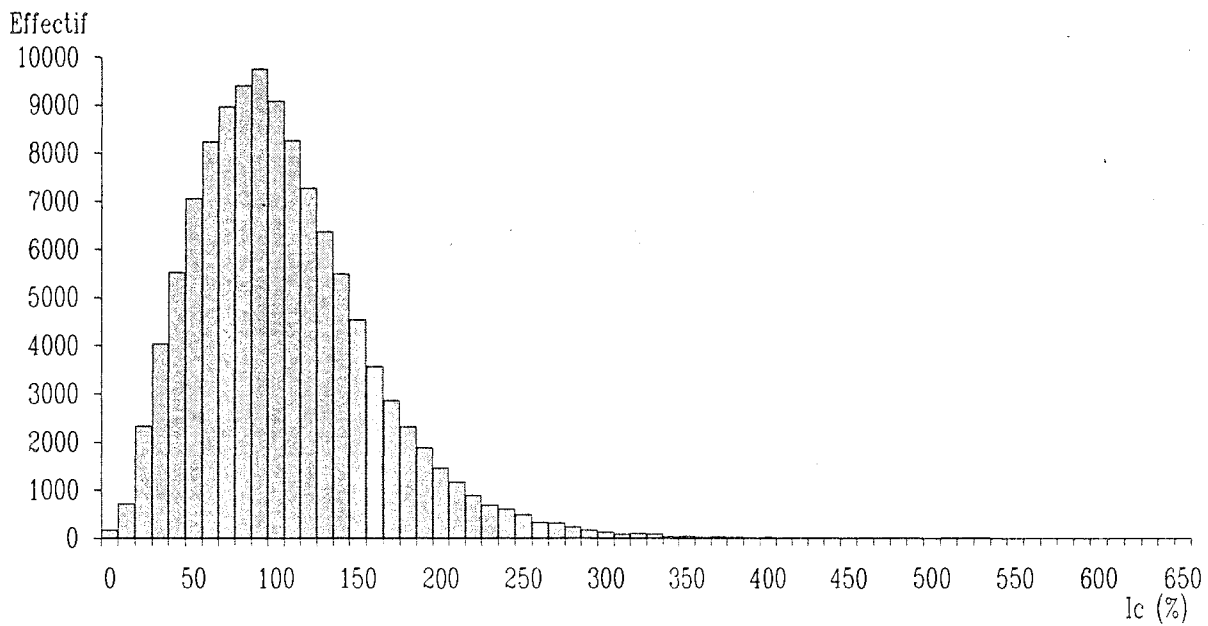


Fig. 74. Nombre de cerne en fonction de leur indice de croissance issu de la surface terrière (valeur maximale = 650 %).

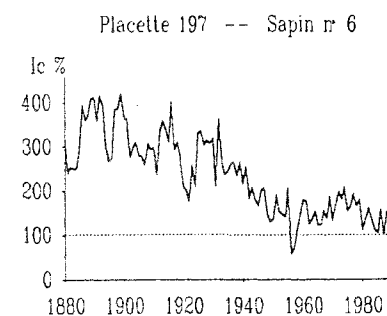
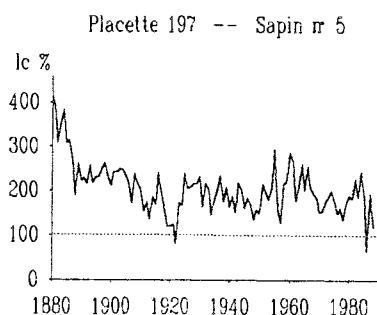
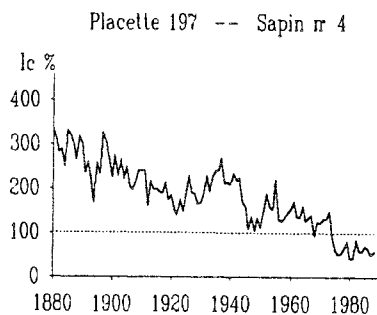
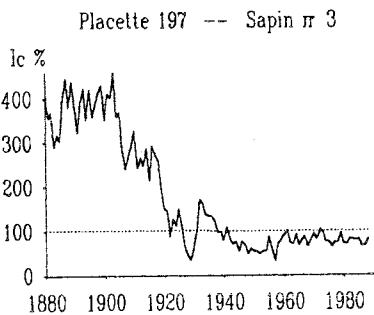
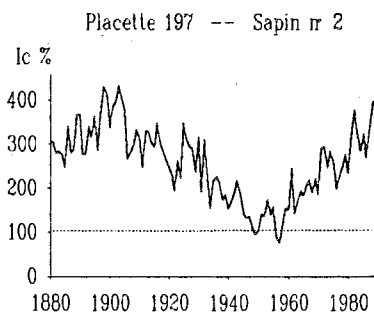
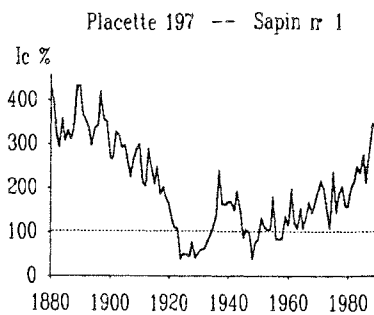
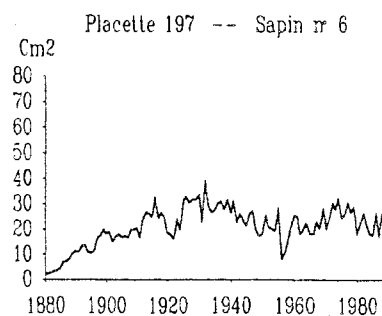
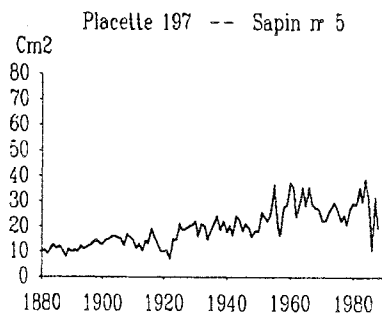
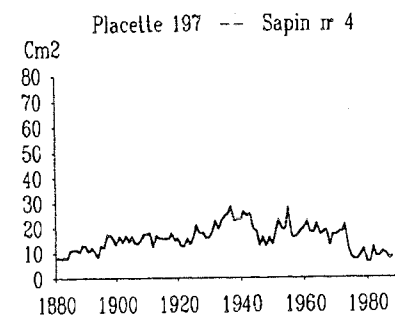
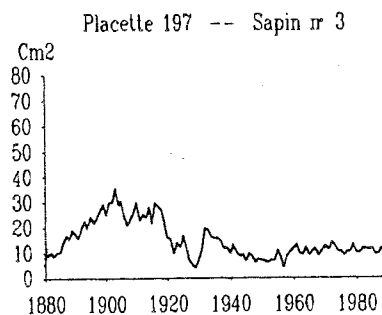
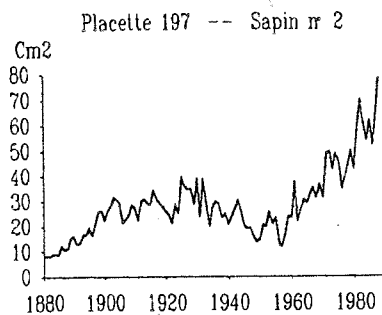
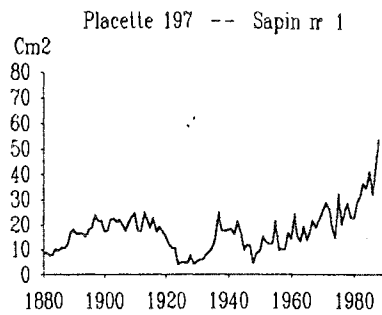
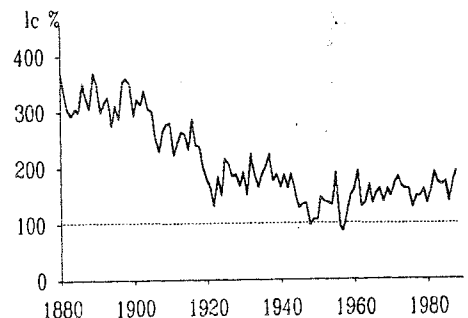


Fig. 75. Effet de la standardisation : les dendrochronogrammes de la colonne de gauche représentent l'évolution de la croissance, exprimée en surface terrière, des 6 sapins de la placette 197. La colonne centrale représente l'évolution des données après standardisation. Le graphique de droite est la courbe moyenne des 6 précédentes.

Placette 197 -- Moyenne des 6 sapins



8. Evolution de la croissance radiale de la sapinière jurassienne au cours des 200 dernières années

La moyenne de tous les indices de croissance disponibles à chaque date a été calculée (fig. 76). Du fait de leur grand nombre (plus de 160 cernes par année calendaire depuis 1860), la courbe moyenne est statistiquement très fiable et son intervalle de confiance au seuil de 5 % est particulièrement étroit ; le calcul a porté sur 1248 arbres en 1988, 610 en 1900 et 23 en 1800. Cette courbe est très semblable à celle obtenue à partir de 522 arbres lors de la première phase de l'étude, qui s'arrêtait en 1986. Les années 1987 et 1988 confirment les valeurs élevées obtenues depuis 1960. La croissance a subi une courte période de dépression en 1986 et 1987, puis elle a retrouvé un niveau très élevé en 1988, juste en dessous du maximum historique de 1985. Cette série moyenne a servi de référence lors de comparaisons avec d'autres courbes dans la suite des interprétations ; par convention, elle a donc été dénommée "**courbe de référence**" ou simplement "**référence ST**".

Cette chronologie maximise la réponse interannuelle commune à tous les arbres et minimise les variations inter-arbres attribuables aux caractéristiques de chaque arbre et des différents sites échantillonnés. Elle est caractérisée par trois niveaux de variations :

- à haute fréquence, ce sont les **variations interannuelles** ;
- à moyenne fréquence, on observe des **crises** à l'échelle de la décennie ;
- à basse "fréquence", une **tendance à long terme** croissante se dessine nettement au sein de cette série.

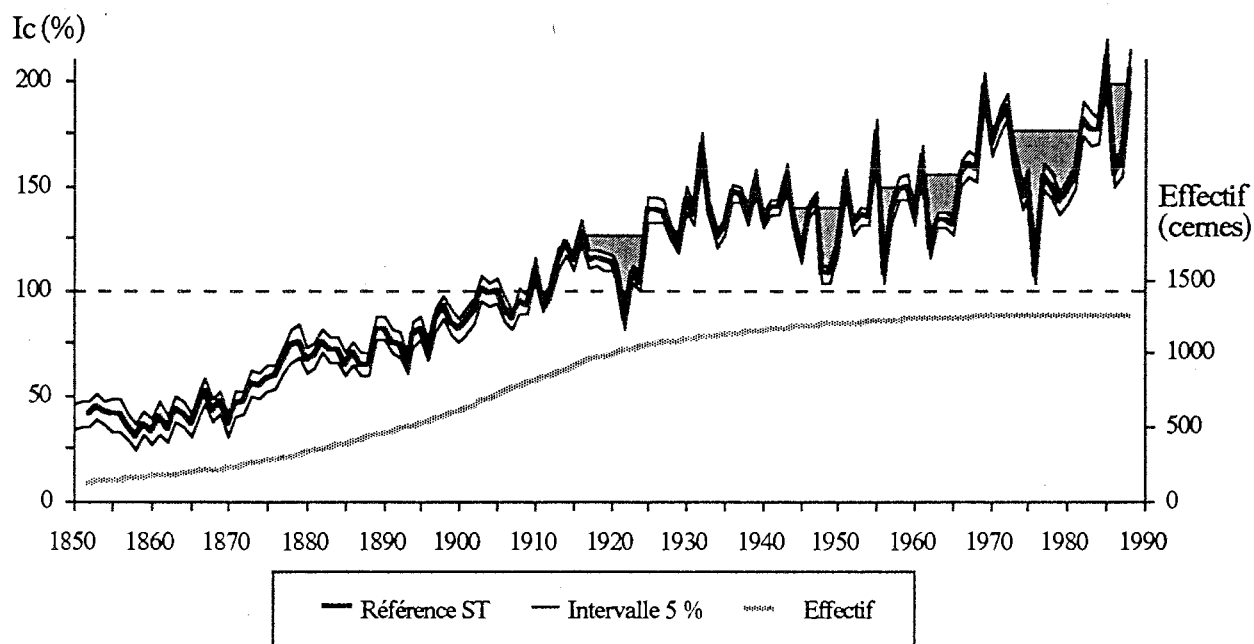


Fig. 76. Evolution de l'indice de croissance, de son intervalle de confiance au seuil de 5 % et de l'effectif depuis 1850 dans le Jura. Les zones grisées indiquent les périodes de crises.

8.1. Variations interannuelles

Les indices de croissance annuels sont très variables. Les variations interannuelles sont généralement les principales responsables de la variance des séries. Après avoir vérifié leur bonne synchronisation, il est possible de calculer la part du signal commun à toutes les séries, qui exprime l'influence des variations du climat sur l'ensemble des arbres carottés. Ceci revient à déterminer l'effet de la date sur les indices de croissance, par une analyse de variance ; la proportion de la variance due à la date est de 6,5 % pour l'échantillon. Le bruit, dû aux influences de tous les autres facteurs plus ou moins locaux, est donc considérable (93,5 %), et le rapport signal/bruit particulièrement faible. A titre de comparaison, des conifères de sites semi-arides américains ont couramment 60 % de la variance commune à tous les arbres (Fritts, 1976). Ce résultat s'explique par l'étendue de la zone étudiée, qui recouvre des sous-régions légèrement différentes du point de vue du climat local, et par la grande diversité des sites échantillonnés, chacun d'entre eux ayant une histoire sylvicole particulière et non synchrone avec celle des autres. En effet, la part du signal commun aux six arbres de chaque placette est nettement plus forte et varie entre 11,7 et plus de 80 % (fig. 77). De plus, les arbres des forêts de production ne peuvent exprimer les influences climatiques aussi fortement que les arbres souvent isolés utilisés dans la plupart des études dendrochronologiques.

Il est habituel de constater que les arbres des milieux peu favorables (sensibles aux sécheresses ou aux basses températures en altitude) réagissent beaucoup plus fortement aux variations du climat. Pour les sapins échantillonnés, nous n'avons pas pu mettre en évidence de facteur du milieu, ou de caractéristique reflétant les conditions sylvicoles, susceptible d'expliquer de telles différences de taux de synchronisme dans la croissance. En particulier, les forts taux de variance en commun ne sont pas géographiquement localisés, ni corrélés avec l'altitude, l'alimentation en eau du sol, ou la concurrence au sein du peuplement (appréciée à l'aide du facteur d'élancement H/D ou de la longueur relative de houppier). Nous avons cependant observé que lorsque la défoliation moyenne de la placette est forte (plus de 35 %), la part de la variance commune a tendance à diminuer en dessous de 40 %. Les arbres dépérissants deviennent moins réactifs au climat, ce qui correspond également à une croissance plus faible (voir la partie "influence du milieu et des caractéristiques de l'arbre sur la croissance radiale").

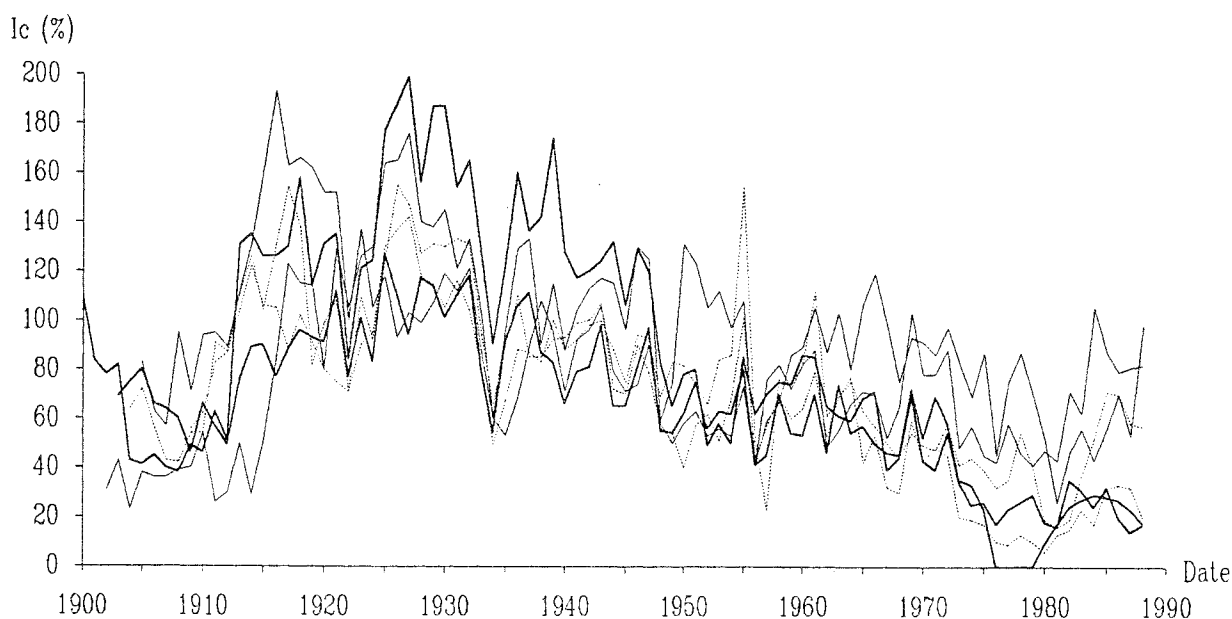


Fig. 77. Evolution de la croissance des 6 sapins de la placette n° 151 (altitude = 1010 m, sol humo-calcaire colluvial, âge moyen = 91 ans). Le signal commun représente 67,9 % de la variance.

8.2. Périodes de crises au cours du 20ème siècle

Bien que l'accroissement moyen ait globalement augmenté depuis 1900, la croissance radiale a connu plusieurs périodes de dépression ou "crises" au cours du 20ème siècle (fig. 76). Pendant celles-ci, les sapins ont élaboré des cernes étroits, parfois très fins (0,03 mm), et sont parfois caractérisés par des cernes manquants. Comme nous le verrons plus en détail dans la partie "étude dendroclimatologique", ces périodes de dépression ont un déterminisme essentiellement climatique. Les périodes suivantes ont été défavorables :

--- crises de faible durée : 1911, 1929, 1933 à 1935, 1956, 1962 à 1965 ;

--- crises importantes en durée et intensité :

* 1917 à 1925, très marquée en 1922. En fait, l'année 1921 a été extrêmement sèche mais la croissance n'a été très réduite que l'année suivante ;

* 1962 à 1965 : les années 1962 et 1964 ont été sèches ; les mois de janvier et février 1963 ont été très froids ;

* 1944 à 1950, accusée en 1948 et 1949, cette dernière année ayant été moins néfaste dans le massif vosgien. Les sécheresses de 1947 et 1949 ont été très importantes mais les effets de 1947 n'ont été constatés qu'en 1948 ;

* la crise centrée sur 1976 : la croissance radiale a commencé à diminuer dès 1973 et a été très faible en 1976. Les années 1977 et 1978 montrent un début de rétablissement auquel succède une rechute entre 1978 et 1981. La croissance est revenue au niveau moyen du 20ème siècle en 1982.

Les dernières années, depuis 1983, ont révélé une divergence de comportement entre les sapinières vosgienne et jurassienne. La croissance radiale des sapins des Vosges a considérablement augmenté, tandis que les sapins jurassiens gardaient une croissance proche de 180-200 % entre 1982 et 1988.

8.3. Tendances à long terme

8.3.1. Intensité du phénomène

En faisant abstraction des variations interannuelles, la période 1800 à 1988 met en évidence les grandes tendances de l'évolution de l'indice de croissance. Notons tout d'abord le fait marquant qu'est **l'augmentation considérable de la croissance radiale**, exprimée en surface terrière, entre 1870 et 1930. L'indice de croissance, peu différent de 40 % avant 1860, est devenu proche de 140 % à partir de 1930 et fluctue autour de 180 % depuis 1982. Cette dérive à long terme représente donc **une augmentation d'environ 350 %**.

Remarque : la courbe n'est pas parfaitement centrée sur 100 % car, bien que la moyenne de tous les indices soit égale à 100 % (par définition), les indices ne sont pas distribués de façon homogène à toutes les dates. Ceci explique qu'il n'est pas possible que la moyenne de la courbe de référence soit égale à 100 % (elle est de 87 % dans notre cas).

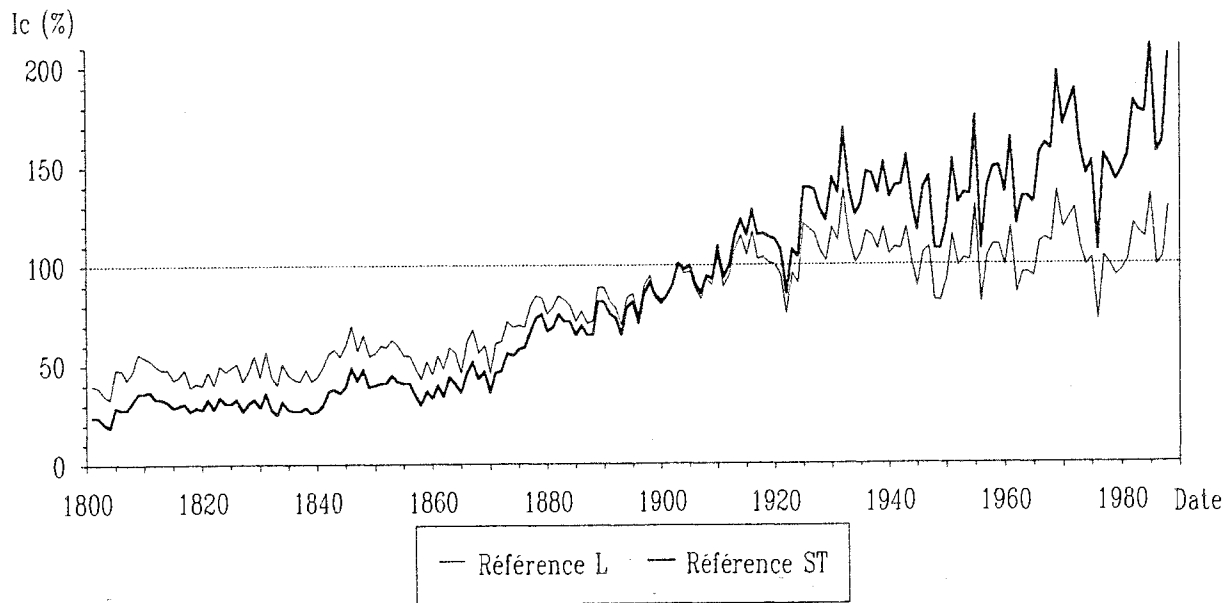


Fig. 78. Indice de croissance moyen dans le Jura depuis 1800, calculé à partir des largeurs de cerne (L) et des surfaces terrières (ST).

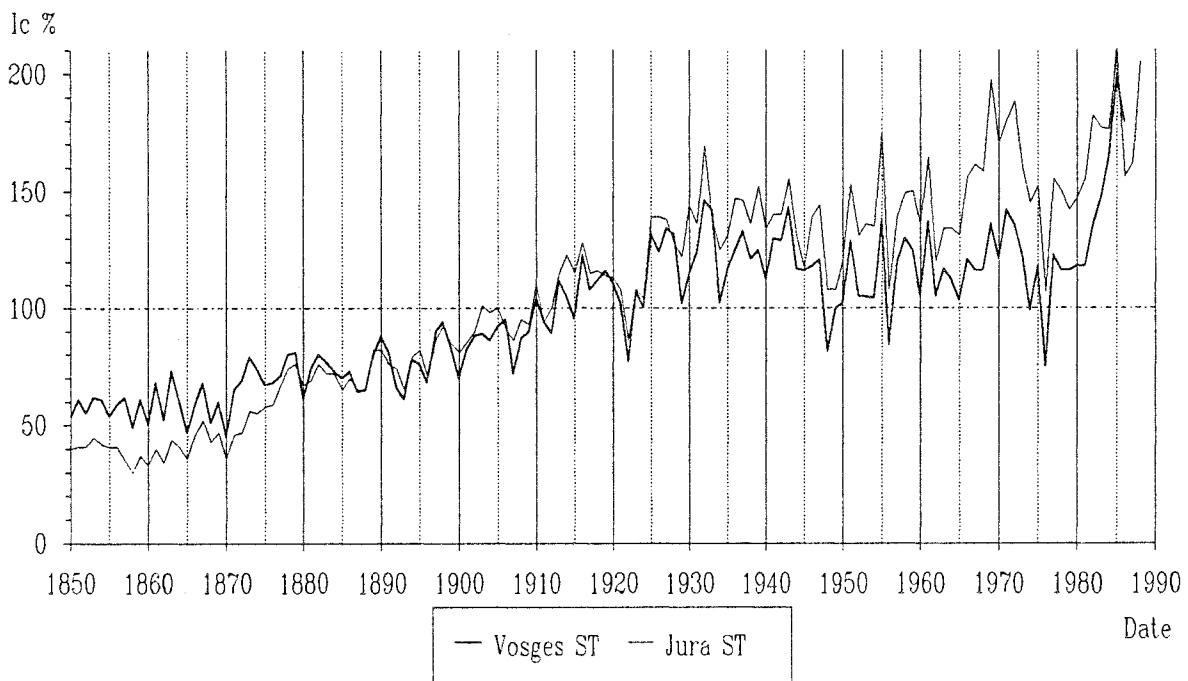


Fig. 79. Evolution de l'indice de croissance moyen pour le Sapin dans le Jura et dans les Vosges (Becker, 1989).

8.3.2. Effet du passage des largeurs de cerne aux surfaces terrières

Les indices moyens obtenus à partir des largeurs de cerne ont évolué entre 50 % en 1850 et environ 120 % en 1988, soit **une augmentation de 140 %**. Bien que le phénomène à long terme reste fondamentalement le même, son intensité semble nettement moins importante qu'avec l'emploi des surfaces terrières. Du fait de l'intervention du carré de la largeur de cerne pour calculer la surface, les écarts sont augmentés par rapport au niveau "100 %". La courbe en surface est à un niveau plus faible que la courbe en largeur tant que la valeur de 100 % n'est pas atteinte, et inversement pour les dates récentes (fig. 78). Pour une part, la différence observée entre les deux courbes s'explique donc mathématiquement. Cependant, on peut aussi noter que le plateau 1930-1986 ne se retrouve pratiquement pas sur la courbe en surface terrière, qui est encore globalement ascendante en 1988. Cette observation semblerait indiquer qu'une tendance exprimée en surface terrière n'est pas proportionnelle à son expression en largeurs de cerne. En fait, la démonstration suivante montre que le changement d'unités conserve le rapport d'agrandissement.

(Rappel : R = rayon de l'arbre jusqu'au cerne considéré non compris ; c = largeur du cerne considéré ; D = 2 R = diamètre)

La relation qui lie la largeur de cerne à sa surface terrière est :

$$ST = \pi (R + c)^2 - \pi R^2 = \pi c (2 R + c) = \pi c (D + c)$$

Si une tendance existe, k est le coefficient de la tendance : $c' = c k$

$$ST' = \pi k c (D + c k)$$

$$ST' / ST = k (D + c k) / (D + c)$$

Si D est nettement plus grand que c, ST' / ST est peu différent de k. Le rapport des surfaces terrières est donc semblable au rapport des largeurs de cerne.

Mais ST' / ST est supérieur à k dans deux cas :

--- dans le jeune âge, lorsque D est faible et que c en représente un pourcentage notable ; c'est le cas jusqu'à environ 10 ans ;

--- lorsque la même tendance se poursuit pendant de nombreuses années (n années) :

$$ST' / ST = k (D + n c k) / (D + n c) ; \text{ c'est-à-dire quand } n c \text{ est important par rapport à } D.$$

Comme dans le cas de l'étude de l'évolution de la croissance "à âge courant constant", **l'utilisation des surfaces terrières met donc en évidence une part de la tendance à long terme impossible à détecter à partir des indices issus des largeurs de cerne.**

8.4. Comparaison avec le Sapin dans les Vosges

Hormis la différence quantitative de tendance à long terme, les deux séries d'indices issus des surfaces de cerne sont synchrones la plupart du temps (fig. 79). **Les mêmes grandes crises se constatent au sein des deux massifs forestiers**, mais certaines différences font qu'un profil de référence n'est valable en toute rigueur que pour un seul des deux massifs. En particulier, certains accidents climatiques ne sont pas ressentis la même année dans les Vosges et dans le Jura. Prenons l'exemple de deux sécheresses :

--- en 1933-1934 : ces deux années sèches entraînent des cernes fins dès 1933 dans le Jura, alors qu'il faut attendre 1934 dans les Vosges pour constater le même phénomène ;

--- en 1948-1949 : les sapins des deux massifs ont eu une faible croissance en 1948 ; en 1949, ils ont retrouvé un niveau plus satisfaisant dans les Vosges, contrairement à ceux du Jura.

Remarque : il n'est pas possible de comparer les valeurs absolues des indices de croissance. En effet, les courbes qui expriment l'évolution de l'accroissement moyen en fonction de l'âge, et qui ont servi lors de la standardisation, sont nettement différentes car la croissance est plus importante dans le Jura.

8.5. Comparaison avec l'Epicéa dans le Jura

Dans le cadre du programme DEFORPA, 110 épicéas du Jura (*Picea abies* (L.) Karst.) ont été étudiés du point de vue de leur croissance radiale (Perrier, 1989 ; Badot *et al.*, 1990). Ils proviennent de dix stations réparties dans quatre forêts situées à la latitude de Pontarlier (sur le transect DEFORPA n° 2220). Les largeurs de cerne ont été standardisées avec la même méthode que celle que nous avons employée, ce qui favorise la comparaison des indices de croissance.

La croissance des deux espèces fluctue de manière très semblable ; les variations interannuelles se retrouvent généralement sur les deux séries avec la même allure, avec des différences probablement dues à l'échantillonnage réduit pour l'Epicéa (fig. 80). On peut cependant remarquer que certains mois de février très froids provoquent une perte de croissance moins importante pour l'Epicéa que pour le Sapin : 1956, 1986. Cette observation est en accord avec le tempérament plus montagnard de l'Epicéa.

Les crises à l'échelle de la décennie sont nettement plus marquées dans le cas de l'Epicéa, qui montre des pertes d'accroissement importantes et durables pendant les années 1899-1907, 1911-1914, 1921-1924, 1945-1954, 1960-1967 et 1973-1981. Il est intéressant de noter que cette essence semble mieux suivre l'évolution du bilan hydrique de mai à septembre, cumulé sur 6 années, que ne le fait le Sapin (fig. 137, partie "étude dendroclimatologique"). Ceci laisserait penser que l'Epicéa est plus sensible que le Sapin aux arrière-effets de la sécheresse d'une année sur la croissance des années suivantes.

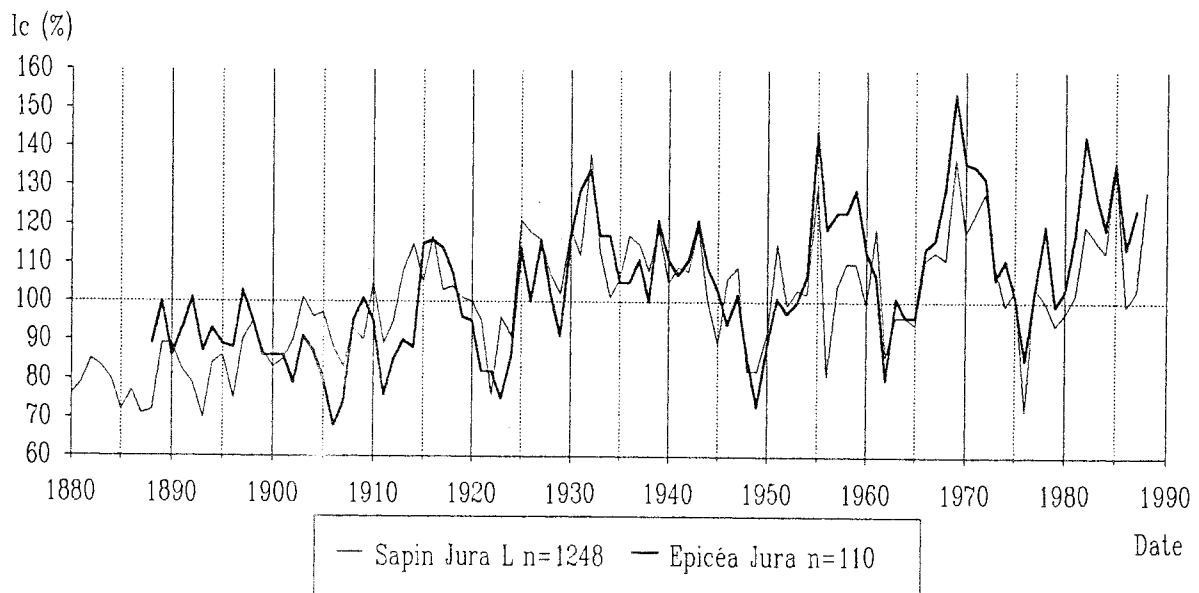


Fig. 80. Evolution de l'indice de croissance moyen pour le Sapin et pour l'Epicéa (Perrier, 1989 ; Badot *et al.*, 1990) dans le Jura.

Les facteurs limitant la croissance radiale diffèrent beaucoup selon le site et l'espèce, particulièrement en dehors des situations extrêmes (Schweingruber, 1988). Lingg (1986) a étudié les différences de comportement entre le Sapin et l'Epicéa pendant les 80 dernières années au long de transects dans le Valais (Alpes suisses). Les deux espèces étaient sur les mêmes sites, entre 840 et 1850 m d'altitude. Les sapins ont montré le même type de réponse sur une gamme de milieux nettement plus large que les épicéas, tant en largeur de cerne qu'en densité maximale du cerne. Pour l'auteur, cela correspondrait principalement à une différence de morphologie du système racinaire. Celui du Sapin descend profondément dans le sol et lui permet une bonne alimentation en eau tout au long de l'année. Au contraire, celui de l'Epicéa est plus superficiel et ne lui permet pas d'éviter les stress hydriques lors de périodes de sécheresse, particulièrement à basse altitude.

8.6. Discussion

8.6.1. Autres tendances à long terme observées en France et dans d'autres pays

Plusieurs études dendroécologiques ont été entreprises au sein du programme DEFORPA, entre 1983 et 1990, pour étudier l'influence des conditions naturelles sur le dépérissement des forêts. Elles devaient également permettre de situer le niveau de croissance actuel par rapport à la croissance des dernières dizaines d'années. Elles ont notamment concerné les principales essences résineuses et feuillues du Nord-Est de la France. Ces recherches ont reposé sur de larges échantillons, de l'ordre de 1000 à 2000 arbres de tous les âges compris entre 20 et plus de 200 ans. Comme dans notre étude, cette caractéristique a permis de séparer l'effet du vieillissement naturel de l'arbre et l'effet de la date sur la croissance radiale.

Chacune de ces études a mis en évidence une tendance à long terme croissante plus ou moins prononcée depuis le milieu du 19^{ème} siècle. En l'état actuel des recherches en France, les résultats suivants sont acquis :

Remarque : les tendances sont exprimées en pourcentage d'augmentation, donc une tendance de + 200 % signifie un triplement de la croissance.

--- Sapin pectiné (*Abies alba*) dans les Vosges (Becker, 1987 ; Becker, 1989) : + 70 % en largeur de cerne, + 140 % en surface terrière depuis 1870 ;

--- Sapin pectiné (*Abies alba*) dans le Jura (notre étude) : + 140 % en largeur de cerne, + 350 % en surface terrière depuis 1870 ;

--- Epicéa commun (*Picea abies* (L.) K.) dans les Vosges (Bouchon, Muhl, Ulrich et Becker in Becker *et al.*, sous presse) : + 450 % en surface terrière ;

--- Epicéa commun (*Picea abies* (L.) K.) dans le Jura (Perrier, 1989) : semblable au Sapin, soit + 140 % en largeur de cerne ;

--- Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans les Vosges (Picard, communication personnelle ; Becker *et al.*, 1992) : + 200 % en surface terrière ;

--- Chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) et Chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) dans la Plaine Lorraine (Becker, 1992) : respectivement + 130 % et + 100 % en surface terrière ;

--- Pin maritime (*Pinus pineaster* Ait.) en Vendée (Magnin, 1990) : + 70 % en largeurs de cerne ;

--- **Mélèze d'Europe** (*Larix decidua* Mill.) dans les Alpes (Tessier, 1986a) : tendance croissante depuis 1820 (surtout en surface terrière), qui correspond à la fin du "Petit Age Glaciaire". La chronologie débute en 1350 et permet de constater que le niveau de croissance actuel a fréquemment été atteint dans le passé.

En Europe, le même phénomène concerne diverses espèces :

--- à l'aide des mêmes méthodes que celles que nous avons employées (standardisation ou évolution de la croissance à un âge donné), Briffa (1992) a mis en évidence ce type de tendance en peuplements naturels à haute latitude ou altitude en Europe de l'Ouest sur *Abies alba*, *A. cephalonica*, *A. borsii regis*, *A. pinsapo*, *Picea abies*, *Pinus leucodermis*, *P. mugo*, *P. nigra*, *P. peuce*, *P. sylvestris* ;

--- des auteurs finlandais ont observé une tendance à long terme sur *Pinus sylvestris* en peuplements naturels très ouverts dans le Nord (Hari et Arovaara, 1988), au Centre et dans le Sud de la Finlande (Hari *et al.*, 1984). La surface terrière de ces pins a augmenté de 15,5 à 43,3 %, selon le modèle utilisé, depuis les années 1950. Une part de cette tendance n'a pu être expliquée par les modifications climatiques ou les dépôts de polluants ; elle a été attribuée à l'augmentation du CO₂ atmosphérique ;

--- par une approche différente de celles des études dendrochronologiques, la croissance en hauteur de deux générations successives d'épicéas a été étudiée sur un même site en Forêt-Noire (Kenk *in* Becker *et al.*, 1990). Elle a permis de montrer que les épicéas actuels ont un niveau de productivité nettement supérieur à celui de leurs prédécesseurs car ils ont gagné plusieurs classes de fertilité. Par analyse de la croissance radiale, Kenk et Fischer (1988) ont mis en évidence des tendances à long terme chez *Abies alba*, *Picea abies* et *Fagus sylvatica* depuis 1955 en Allemagne. Ces auteurs évoquent la vraisemblance d'effets d'apports atmosphériques azotés.

La croissance semble avoir également augmenté dans d'autres régions du monde :

--- dès 1984, Lamarche *et al.* ont suggéré une relation entre l'amélioration de la croissance radiale de Pins du Nouveau-Mexique, du Nevada et du Colorado, entre 1840 et 1970, et l'augmentation de la concentration en gaz carbonique atmosphérique car les températures ne montraient pas de tendance similaire ;

--- après avoir étendu l'échantillonnage sur de nombreux sites de Pins à haute altitude dans le sud-est des Etats-Unis, Graybill (1987) a également constaté cette tendance depuis 1880. Au cours des six derniers siècles, la croissance n'avait jamais atteint le niveau auquel elle se situe depuis 1900 ;

--- Graumlich et Brubaker (1987) et Graumlich *et al.* (1991) ont estimé la productivité primaire annuelle nette depuis 1880 de quatre sites à haute altitude dans l'état de Washington. Les trois espèces étudiées (*Abies amabilis*, *Tsuga heterophylla* et *T. mertensiana*) ont montré une augmentation de 60 % pendant le 20ème siècle. La production annuelle a été bien corrélée avec les variations à long terme des températures d'été et les précipitations annuelles ; mais elle n'a pas été corrélée avec la concentration atmosphérique en gaz carbonique, ce qui suggère que la fertilisation directe par le CO₂ est actuellement peu importante ;

--- Payette *et al.* (1985) ont montré une forte tendance à long terme entre 1870 et 1940 sur *Picea mariana* (Mill.) BSP canadiens en limite d'aire de répartition ; aucune tendance équivalente ne s'était produite depuis l'an 1400 ;

--- à partir de carottes issues d'un inventaire forestier à grande échelle en Nouvelle-Angleterre, Hornbeck *et al.* (1988) ont constaté des tendances croissantes plus ou moins prononcées entre 1950 et 1980 sur 8 espèces (*Acer rubrum*, *A. saccharum*, *Betula alleghaniensis*, *Fagus grandifolia*, *Fraxinus americana*, *Pinus strobus*, *Quercus rubra* et *Tsuga canadensis*). Deux autres espèces présentent une croissance de plus en plus faible (*Abies balsamea*, *Picea rubens*), probablement en raison du vieillissement des arbres qui ont des âges peu différents ;

--- Peterson *et al.* (1990) ont mis en évidence une tendance à long terme sur *Pinus contorta* et *P. albicaulis*, dans des forêts subalpines de la Sierra Nevada (Californie). Les séries de croissance en surface terrière montrent le phénomène depuis au moins 1850.

De nombreuses études dendroclimatologiques ont concerné des régions de haute altitude ou des régions boréales car les arbres sont plus sensibles au climat en limite de tolérance écologique (Fritts, 1976). Néanmoins, les recherches sur les forêts de production, qui ne sont généralement pas considérées comme soumises à de fortes limitations climatiques, ont également montré des tendances croissantes. C'est le cas des travaux de Parker (1987) aux Etats-Unis, Kenk et Fisher (1988) en Allemagne, et de toutes les études françaises ci-dessus.

8.6.2. Influence de l'évolution de la sylviculture

Les débuts de la sylviculture moderne peuvent être situés à l'aube du 19^{ème} siècle, avec Hartig et Cotta en Prusse. Les leçons tirées de leurs travaux, puis, dans la première moitié du 19^{ème} siècle, la mise au point du Code forestier, la création de l'Ecole royale forestière à Nancy et les cours de culture des bois concoururent à la diffusion des idées en sylviculture. C'est surtout à partir de 1860 que Nanquette, Bagneris et Broilliard, notamment, mirent au point et diffusèrent une science forestière fondée sur une adaptation optimisée des essences aux conditions locales (Lanier, 1986). Les perfectionnements de la sylviculture depuis un siècle ont ainsi permis d'améliorer progressivement la gestion des forêts.

La question fondamentale est de déterminer si cette amélioration a pu être la cause de l'augmentation de la croissance constatée à l'aide de différentes méthodes. Pour être responsable de toute la tendance, ou de sa plus grande partie, l'intensification de la sylviculture devrait répondre aux conditions suivantes :

--- elle aurait commencé à produire des effets autour de 1860 ;

--- elle se serait produite à peu près simultanément sur toute la surface du Jura. En effet, quand le massif est divisé en trois, les peuplements de chacune des trois parties montrent une tendance à long terme similaire ;

--- elle aurait été capable d'augmenter la productivité moyenne du peuplement dominant de près de 350 % en surface terrière ;

--- elle aurait été différente en futaie jardinée et en futaie régulière ; en effet, à ces deux types de traitements ne correspond pas la même évolution à long terme.

Bien qu'il soit difficile d'avancer des chiffres pour le confirmer, il est peu probable que toutes ces conditions puissent être remplies. De plus, la grande proportion de forêts privées (près de 50 % à l'heure actuelle), réparties entre de nombreux gestionnaires, n'a pas facilité l'amélioration de l'efficacité des traitements forestiers. Par ailleurs, une grande partie des autres études dendrochronologiques qui ont aussi montré des tendances, ont concerné des forêts "naturelles", en altitude, dans des régions septentrionales ou sur des sites arides, pour éviter précisément les perturbations d'origine humaine.

Les inventaires forestiers sont de bons moyens pour apprécier l'évolution des volumes de bois sur pied, les quantités exploitées et la production réelle pendant une période donnée. Malheureusement, les inventaires français les plus anciens datent du début des années 1970, et de 1986 pour la Suisse ; ils ne peuvent donc pas apporter de précisions sur la tendance à long terme. Cependant, leurs informations ont permis de constater que, dans les sapinières, le volume sur pied des arbres de fort diamètre (50 cm) était trop élevé (IFN, 1980 ; IFN, 1982 ; IFN, 1983). La dernière décennie a été caractérisée par un effort important de rajeunissement et de mise en régénération des sapinières soumises. Il en découle une forte augmentation des accroissements qui devrait permettre une augmentation sensible des possibilités, actuellement en deçà de la production biologique.

Ces quelques constatations indiquent que le bois a eu tendance à s'accumuler sur pied depuis quelques décennies. La sylviculture actuelle est en train d'ajuster les prélèvements aux niveaux de productivité constatés au travers des inventaires forestiers. En retour, ces prélèvements plus importants provoqueront une augmentation des accroissements dans les années à venir. Ces indications semblent donc montrer que la sylviculture n'a pas été tout à fait assez dynamique sur l'ensemble des surfaces de sapinières au cours des décennies antérieures, ce qui ne la confirmerait pas dans son rôle d'initiatrice de la tendance à long terme. La partie "influence du milieu et des caractéristiques de l'arbre sur la croissance radiale" de cette étude apportera d'autres observations allant dans ce sens.

8.6.3. Effet des corrections sur la tendance à long terme

La **pondération**, destinée à limiter les effets de la distribution inégale des effectifs parmi les classes d'âge, et la **correction des effets de la compétition** à l'aide du coefficient Cd ont eu des conséquences sur la courbe d'accroissement en fonction de l'âge. La correction par Cd a également été appliquée aux indices au moment du calcul de la courbe de référence. Ces deux corrections ont donc modifié les valeurs des indices et, par conséquent, ont conditionné l'allure de la courbe de référence.

A. Effet de la pondération en fonction de l'effectif

Cette correction a surtout modifié la courbe "accroissement en fonction de l'âge" pour les âges courants de 30 à 100 ans. Or, nous avons vu que la tendance à long terme a été la plus forte à ces âges. Les conséquences sur la courbe de référence sont donc les suivantes :

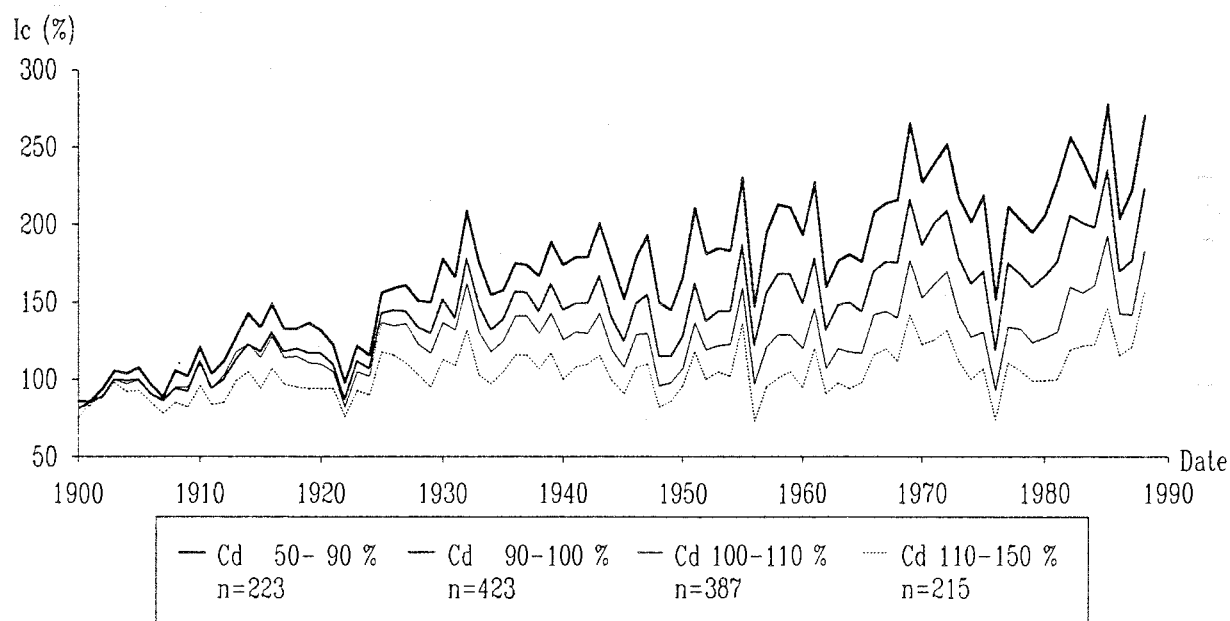
--- avant 1900 : l'effectif total est constitué essentiellement de jeunes cernes car il reste actuellement peu de très vieux arbres (fig. 69). Bien que la valeur de leur indice ait été augmentée par la pondération, leur niveau de croissance étant faible, la courbe de référence n'est que très peu déplacée vers le haut ;

--- après 1900 : l'effectif total comporte de nombreux cernes de 40 à 100 ans qui ont donné en moyenne de forts indices de croissance. La pondération a donc davantage augmenté leurs indices et la courbe de référence a été nettement déplacée vers les fortes valeurs. Elle culminait sans correction à environ 140 % depuis 1982 et à environ 180 % avec la pondération. Cette correction a permis de révéler une part supplémentaire de la tendance à long terme.

B. Effet de la compétition

Les valeurs de la courbe de référence sont légèrement supérieures à celles de la référence "pondérée," mais non corrigée par Cd, depuis un siècle environ. La stratification de l'échantillon en quatre groupes d'arbres, selon la concurrence qu'ils ont subie, et le calcul des quatre courbes moyennes de leurs indices donne le faisceau de courbes de la figure 81. Bien évidemment, ce résultat a été obtenu à partir des indices n'ayant pas été corrigés par le coefficient Cd ; dans le cas contraire, les quatre courbes seraient pratiquement confondues. Les courbes se séparent nettement depuis plusieurs dizaines d'années : les arbres peu concurrencés montrent une tendance à long terme très importante ; au contraire, les arbres très concurrencés ont une croissance stable depuis un siècle. Ceci montre que Cd a correctement intégré l'effet de la concurrence passée depuis 70 à 90 ans.

La prise en compte de l'effet de la concurrence a donc aussi permis d'exprimer une fraction supplémentaire de la tendance à long terme. Les interventions sylvicoles n'ont très probablement pas pris en compte l'augmentation graduelle de la productivité potentielle, et les arbres ont subi une concurrence de plus en plus forte.



g. 81. Indice de croissance au cours du temps en fonction du coefficient Cd, qui indique l'intensité de la concurrence subie par l'arbre au cours de sa vie.

8.6.4. Rôle de la standardisation

Il est acquis que l'effet de l'âge sur l'accroissement doit être pris en compte pour suivre l'évolution de la croissance moyenne au cours du temps (Fritts, 1976). Les études qui n'utilisent pas de correction en fonction de l'âge montrent généralement une décroissance de la courbe moyenne au cours des dernières décennies (Hornbeck et Smith, 1985), ce qui peut être très trompeur. Aussi, diverses méthodes ont été imaginées pour standardiser les données brutes, qu'elles soient des largeurs de cerne ou des surfaces terrières (Briffa *et al.*, 1987 ; Schweingruber, 1988).

Cette variété des types de standardisation rend délicate la comparaison des tendances mises en évidence par des auteurs différents (Innes, 1991). En particulier, certaines études n'ont pas mis révélé de tendance (Grace et Norton, 1990), tandis que d'autres ont montré une faible tendance croissante sur certaines espèces d'une région mais pas sur d'autres espèces similaires de la même région (Graumlich, 1991). Or, il faut être bien conscient que l'utilisation d'ajustements polynomiaux ou de filtres Gaussiens pour standardiser les données de chaque série est une méthode qui élimine les éventuelles tendances à moyen et long terme. De même, l'ajustement de la courbe de chaque arbre par une fonction exponentielle décroissante prend en compte l'effet de l'âge (Graumlich, 1991), mais également toute lente modification de la croissance simultanée au vieillissement, comme celle éventuellement liée à la pollution. Dans ce cas, il y a "confusion" entre les effets de deux facteurs indépendants (Dupouey *et al.*, 1992). Il est donc probable que la fréquence des tendances à long terme ait été jusqu'ici sous-estimée.

9. Conclusions

L'étude des variations des largeurs de cerne de 1248 sapins du Jura a permis de quantifier le niveau actuel de croissance radiale, de le comparer avec celui du 19^{ème} siècle et d'étudier son évolution à court et moyen terme. La croissance a suivi le même sens de variation chez une grande partie des arbres lors de nombreuses années, qualifiées d'années caractéristiques. Parmi celles-ci, citons 1976, 1962 et 1948, pendant lesquelles les arbres ont élaboré des cernes fins à la suite de faibles précipitations, ou 1956, qui a été défavorable aux arbres en raison de froids intenses en février. Ces observations simples constituent de premières indications sur le rôle essentiel joué par les stress climatiques lors des réductions de croissance.

La moindre défoliation des sapinières jurassiennes, comparée à celle des Vosges, correspond à une fréquence plus faible des cernes manquants dans les séries chronologiques.

La sapinière jurassienne considérée dans son ensemble a subi des crises variables en durée et intensité au cours du 20^{ème} siècle. Les principales crises se sont produites pendant les périodes suivantes : 1911, 1917-1925, 1929, 1933-1935, 1944-1950, 1956, 1962-1965 et 1973-1981. La crise de ces dernières années est, du point de vue de la croissance radiale, globalement terminée, et les sapins retrouvent un potentiel d'accroissement en diamètre supérieur à la moyenne du 20^{ème} siècle.

L'ensemble des peuplements ne montre pas de phénomène de baisse générale de vitalité. Tout au contraire, l'étude de l'évolution de la croissance radiale a révélé une tendance à long terme considérable depuis 1860 ; les surfaces terrières élaborées annuellement sont environ de 350 % plus élevées que pendant la première moitié du 19^{ème} siècle. Ces grands traits de l'évolution de la sapinière jurassienne sont similaires à ceux mis en évidence lors de l'étude de la sapinière vosgienne. Les études réalisées sur les deux massifs ont cependant montré des différences quantitatives notables. En particulier, l'accroissement annuel moyen à 100 ans équivaut à 1,5 fois celui constaté dans les Vosges, sur des sols plus pauvres. La tendance à long terme est 2,5 fois plus forte dans le Jura que dans les Vosges.

Les résultats obtenus à partir des surfaces terrières, plus directement proportionnelles à l'accroissement en biomasse, ont montré une tendance à long terme plus importante que les largeurs de cerne. De même, la pondération apportée aux surfaces terrières, en fonction de la répartition de leur effectif à chaque âge selon la date, a amélioré l'expression de la tendance. La correction des indices de croissance de chaque arbre, en fonction de la concurrence passée qu'il a subie, a également eu la même conséquence.

L'hypothèse d'un dépérissement généralisé de la sapinière jurassienne n'a donc pas été vérifiée, d'après l'estimation de la vitalité des arbres que fournit leur accroissement radial. Cependant cette vue d'ensemble pourrait occulter certains phénomènes localisés, notamment liés aux situations actuellement les plus dépérissantes. C'est pourquoi nous traiterons plus en détail dans le chapitre suivant l'incidence des facteurs écologiques sur la croissance radiale, et les relations entre celle-ci et l'état sanitaire.

II. INFLUENCES DU MILIEU ET DES CARACTERISTIQUES DE L'ARBRE SUR LA CROISSANCE RADIALE

1. Introduction

La croissance d'un arbre est très dépendante des principaux facteurs du milieu que sont la lumière, le température et la disponibilité en eau et en éléments nutritifs. Selon l'espèce, la sensibilité vis-à-vis de l'un ou l'autre de ces facteurs est plus ou moins importante ; ainsi, la lumière est très peu limitante pour le Sapin. Le facteur le plus limitant conditionne la répartition géographique et écologique de l'espèce, révélant ainsi les frontières naturelles de sa tolérance écologique.

Au sein de la gamme de milieux susceptibles de convenir au Sapin pectiné, tous ne sont pas également favorables à sa croissance. L'étude de la croissance en hauteur a permis de les hiérarchiser et d'identifier les paramètres du milieu qui expliquent le mieux les différences actuelles. L'étude des influences du milieu sur la croissance radiale a apporté une dimension dynamique en retraçant l'évolution des surfaces terrières au cours du temps en fonction de chaque critère stationnel, permettant ainsi d'approfondir l'autécologie de l'espèce. La dendroécologie a également permis d'étudier les relations entre la croissance et, d'une part l'état sanitaire des arbres, d'autre part leurs caractéristiques morphologiques, qui peuvent être façonnées par la sylviculture.

2. Méthodes

2.1. Stratification de l'échantillon

La croissance radiale a été étudiée au long de gradients écologiques par Fritts *et al.* (1965), puis par LaMarche (1974). Le principe de l'étude de l'influence des facteurs écologiques et des paramètres dendrométriques sur la croissance radiale repose sur la **stratification** de l'échantillon global. La courbe de référence étant la moyenne de toutes les courbes individuelles, elle constitue l'expression de la résultante de toutes les influences écologiques qui conditionnent la croissance radiale des arbres. Pour distinguer les facteurs écologiques prépondérants et déterminer le sens de leur action sur la croissance radiale, chacun d'eux est divisé en plusieurs classes. A ces classes correspondent autant de strates de l'échantillon d'arbres, pour lesquelles la courbe moyenne d'indice de croissance est calculée (fig. 81,1). Dans le cas des stratifications réalisées à partir des caractéristiques des arbres (défoliation, longueur de houppier...), les 6 arbres d'une placette peuvent appartenir à des strates différentes.

ex : altitude

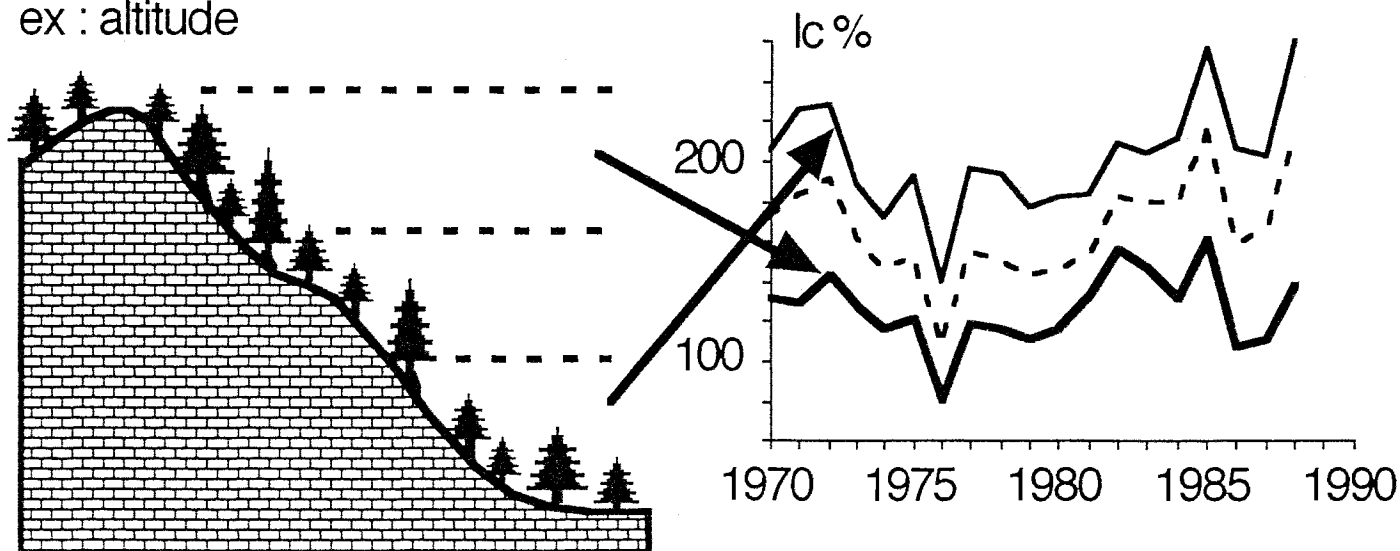


Fig. 81,1. Méthode de stratification de l'échantillon illustrée dans le cas de l'étude de l'influence de l'altitude sur la croissance radiale. Le plus faible niveau de croissance correspond aux altitudes les plus élevées.

L'effectif de chaque sous-échantillon doit rester suffisant pour que la courbe correspondante conserve une valeur statistique. La comparaison des courbes calculées est validée statistiquement par deux types de comparaison de moyennes :

--- même si un facteur conditionne assez nettement la croissance, les courbes obtenues peuvent être proches les unes des autres en raison de l'importante variabilité individuelle des arbres au sein de chaque strate. D'autre part, si ces courbes divergent progressivement, il n'est pas toujours aisé de déterminer la date à partir de laquelle cette différence de comportement devient significative. Pour permettre de juger objectivement l'écart entre deux séries chronologiques, un test de comparaison de moyennes est réalisé à chaque date ; si les deux courbes ne sont pas significativement différentes, au seuil choisi, la courbe moyenne est tracée, dans le cas contraire, les deux courbes sont individualisées (programme "stratind" M. Becker). Les courbes représentées sur les figures qui illustrent ce chapitre sont les courbes moyennes obtenues pour chaque strate et leurs écarts significatifs sont commentés dans le texte ;

--- les éventuelles différences de croissance radiale observées entre les strates de l'échantillon peuvent ensuite être analysées à l'aide des autres données stationnelles ou dendrométriques disponibles. A cette fin, des tests de comparaison de moyennes peuvent être effectués sur chacune des variables pour chaque combinaison de strates désirée.

Sans revenir en détail sur la description des méthodes, les résultats des calculs de corrélations entre variables (annexe 11), de l'analyse en composante principale déjà présentée (partie "productivité et qualité du bois") et issus de l'emploi de régressions progressives seront également présentés.

2.2. Calcul d'indices de croissance synthétiques (IcmpL et IcmpST)

La stratification de l'échantillon met en évidence qualitativement les facteurs qui jouent un rôle sur la croissance. Une certaine caractérisation de leur importance quantitative peut être acquise en distinguant les facteurs qui séparent nettement les courbes. Afin d'évaluer plus exactement ces influences, il est possible d'imaginer divers indices synthétiques de la croissance radiale moyenne d'un arbre au cours de sa vie, ou de celle d'une placette, et d'en étudier les relations avec les paramètres du milieu ou les caractéristiques dendrométriques des arbres.

Dans le cadre de cette étude, un "indice moyen pondéré" (Icmp) a été calculé pour chacune des 208 placettes échantillonnées. Dans un premier temps, la série de croissance moyenne des 6 arbres d'une placette est calculée pour la période pendant laquelle les 6 séries individuelles sont disponibles. Ensuite, l'indice moyen pondéré d'une placette est obtenu en faisant le rapport de la somme des indices de croissance de la série moyenne de la placette sur la somme des indices de la courbe de référence, pris sur la même période. Cet indice, exprimé en pourcentage, peut-être calculé en utilisant les indices de croissance issus des largeurs de cerne, ce qui définit "IcmpL", ou à partir des indices de croissance issus des surfaces terrières, ce qui définit "IcmpST". La figure 82 représente les séries qui ont donné le plus faible (43 %) et le plus fort (202 %) indice IcmpST, comparées à la courbe de référence en surface terrière.

2.3. Prise en compte de l'effet de l'âge sur certains paramètres dendrométriques

La comparaison de la croissance d'ensembles d'arbres d'âges différents, réunis du fait de leur réponse similaire à un paramètre dendrométrique donné, n'est possible de façon valable que si celui-ci est indépendant de l'âge. Dans le cas contraire, la valeur prise par le paramètre, chez un arbre d'un âge donné, a été transformée en pourcentage de la valeur moyenne prise à ce même âge. Le principe est celui d'une standardisation des données, comme dans le cas de la croissance en hauteur ou de la croissance radiale annuelle.

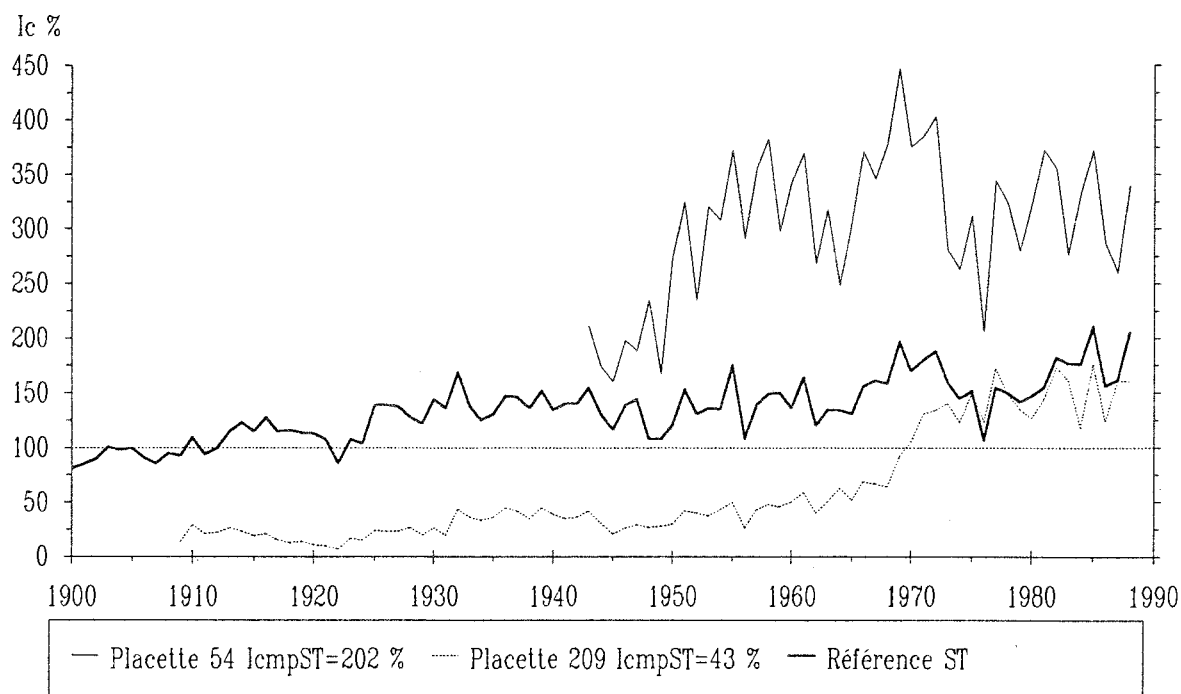


Fig. 82. Evolution de la courbe de croissance moyenne des deux placettes caractérisées par le plus faible et le plus fort "indice de croissance pondéré" (Icmp), et courbe de référence en surface terre.

Surface d'aubier (cm²)

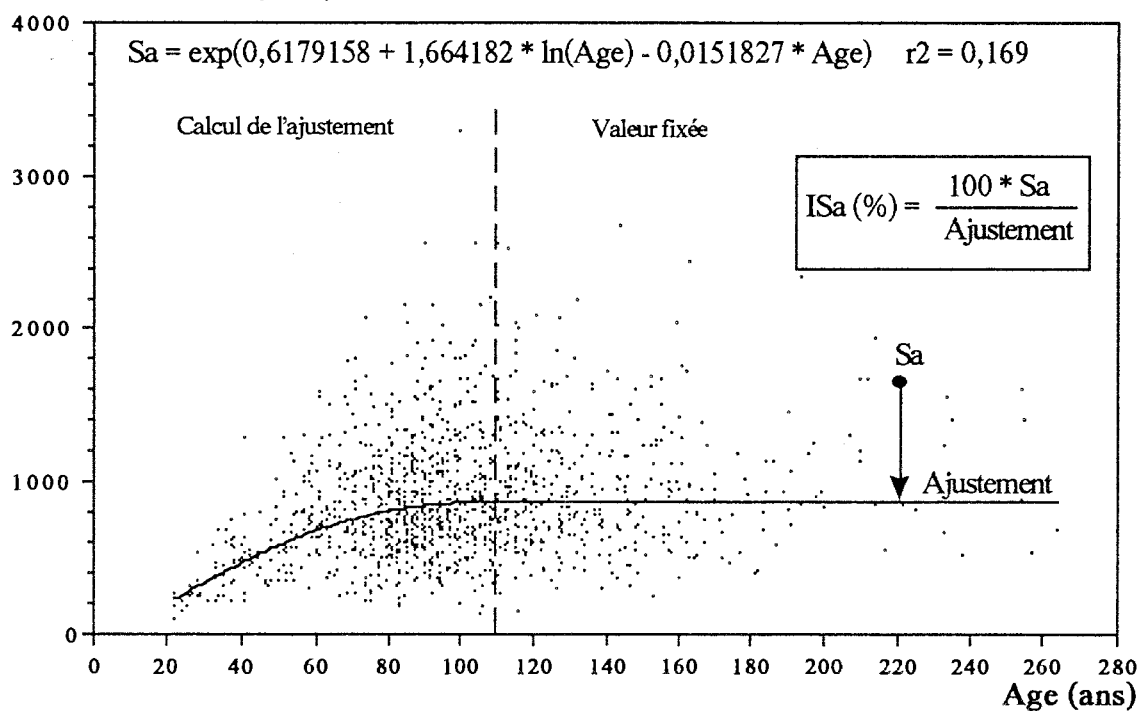


Fig. 83. Effet de l'âge sur la surface d'aubier et ajustement par une fonction exponentielle. Calcul de l'indice de surface d'aubier.

2.3.1. Surface d'aubier

La largeur d'aubier n'est pas significativement liée à l'âge de l'arbre ($r = -0,081$). Par contre, la surface d'aubier est en moyenne plus élevée chez les sapins assez âgés. On sait en effet que la section d'aubier est très corrélée avec la surface foliaire totale de l'arbre (Granier, 1981), qui augmente jusqu'au stade de pleine maturité. Le nuage de points a été ajusté entre 22 et 130 ans, car il est déséquilibré au-delà de cet âge en raison de l'exploitation des arbres (fig. 83). La relation qui a permis de réaliser l'ajustement est la suivante (soit Sa_r = surface d'aubier de référence, en cm^2 ; $r^2 = 16,9 \%$) :

$$Sa_r = \exp(0,6179 + 1,6641 \times \ln(\text{Age}) - 0,0015 \times \text{Age})$$

L'indice de surface d'aubier "ISa" d'un arbre est calculé selon la formule : $\text{ISa} (\%) = 100 \times Sa / Sa_r$.

2.3.2. Longueur relative de houppier

Elle dépend de l'âge selon une relation non linéaire. Les plus grandes longueurs relatives de houppier se rencontrent chez les jeunes sapins, qui n'ont pas encore subi un élagage naturel important, et chez les plus âgés, qui se situent plutôt dans les peuplements peu serrés de futaie jardinée.

L'ajustement a été réalisé grâce à l'équation ($r^2 = 17,4 \%$) :

$$Lh_r = \exp(7,7449 - 1,1721 \times \ln(\text{Age}) + 0,0108 \times \text{Age})$$

De la même manière que dans le cas de la surface d'aubier, l'indice de longueur relative de houppier ILh a été calculé selon la formule : $\text{ILh} (\%) = 100 \times Lh / Lh_r$.

3. Relations entre la croissance et les caractéristiques de l'arbre et du milieu

L'environnement souterrain et aérien d'un arbre influe sur son niveau de croissance moyen par l'intermédiaire de facteurs directs : les **températures** moyennes ou extrêmes, l'**alimentation en eau** moyenne ou extrême (sécheresses ou engorgements), l'**alimentation minérale** (niveau trophique). La définition de **types de stations** que nous avons réalisée était destinée à individualiser des surfaces forestières homogènes du point de vue de ces facteurs écologiques. Cette typologie a été utilisée pour tester l'hypothèse d'une sensibilité plus ou moins grande des arbres vis-à-vis de stress climatiques selon le type de station. Les divers paramètres mesurés sur le terrain, ou résultant d'analyses ultérieures, ont permis de décrire les principaux aspects de l'influence du milieu sur la croissance radiale. Ils ont donc été regroupés et présentés en fonction du **facteur écologique** dont ils ont exprimé le rôle sur la croissance radiale.

De son côté, la **sylviculture** modifie la concurrence au sein des peuplements et conditionne l'accès aux ressources du milieu pour un arbre donné. Certains aspects de la concurrence interindividuelle ont pu être mis en évidence à l'aide de mesures réalisées sur les arbres ou d'une description succincte des peuplements.

Enfin, les conséquences de la dégradation de l'état **sanitaire** des sapins ont pu être analysées et datées.

3.1. Influence des caractéristiques stationnelles liées à la température

3.1.1. Altitude

Les courbes d'indices de croissance des sapins situés à basse altitude (550 à 800 m) montrent une croissance supérieure à la moyenne. La conclusion s'inverse à haute altitude : 1100 à 1300 m (fig. 84). Pour les courbes correspondant aux altitudes intermédiaires, la relation est moins nette. L'altitude, sans doute par l'intermédiaire des basses températures, joue donc un rôle dépressif dans les stations les plus élevées. Cette influence est également révélée, mais moins nettement, par l'utilisation de l'indice floristique If1 (coordonnées sur l'axe 1 de l'AFC) qui avait été interprété comme traduisant un gradient d'altitude.

3.1.2. Indice de climat radiatif : Ir

Cet indice intègre l'exposition de la placette, sa pente et la présence éventuelle d'un masque (versant opposé de la vallée), pour rendre compte du bioclimat plus ou moins chaud qui règne sur le site. Les placettes des "situations froides" ont un indice de climat radiatif inférieur à 0,9 ; les placettes en "situation équilibrée" sont totalement horizontales ou leur exposition compense une pente un peu plus forte ; enfin les placettes en "situations chaudes" sont caractérisées par un indice Ir supérieur à 1,1.

L'interprétation des courbes obtenues révèle deux phénomènes (fig. 85) :

--- les froids intenses de février 1956 ont provoqué une diminution de la croissance radiale dans les placettes en situations froides ;

--- les arbres des placettes à bioclimat chaud ont toujours eu une croissance moins bonne que sur les autres placettes. Ils ont davantage accusé les effets des sécheresses et leur croissance se distingue significativement depuis 1933 de celles des placettes plus froides.

L'indice de climat radiatif a permis de montrer deux aspects de l'effet des températures, soit par leur effets lors de froids intenses, soit par la sensibilisation des arbres lors des sécheresses (augmentation de l'évapotranspiration).

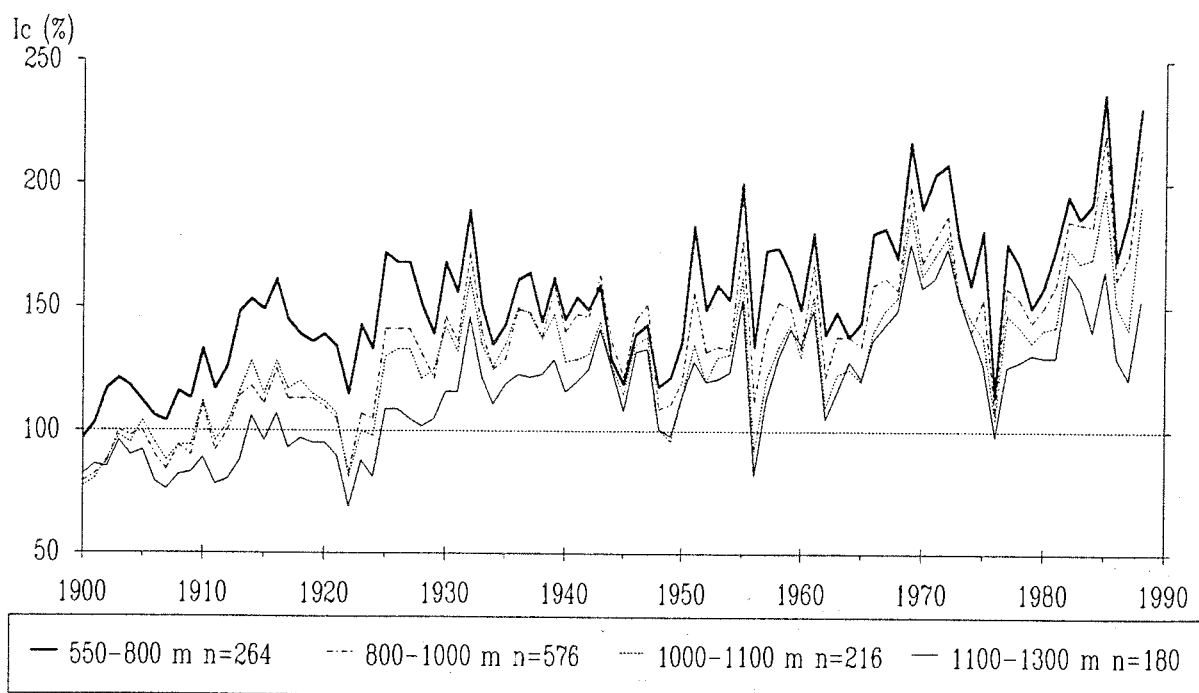


Fig. 84. Evolution de l'indice de croissance au cours du temps en fonction de l'altitude de la placette.

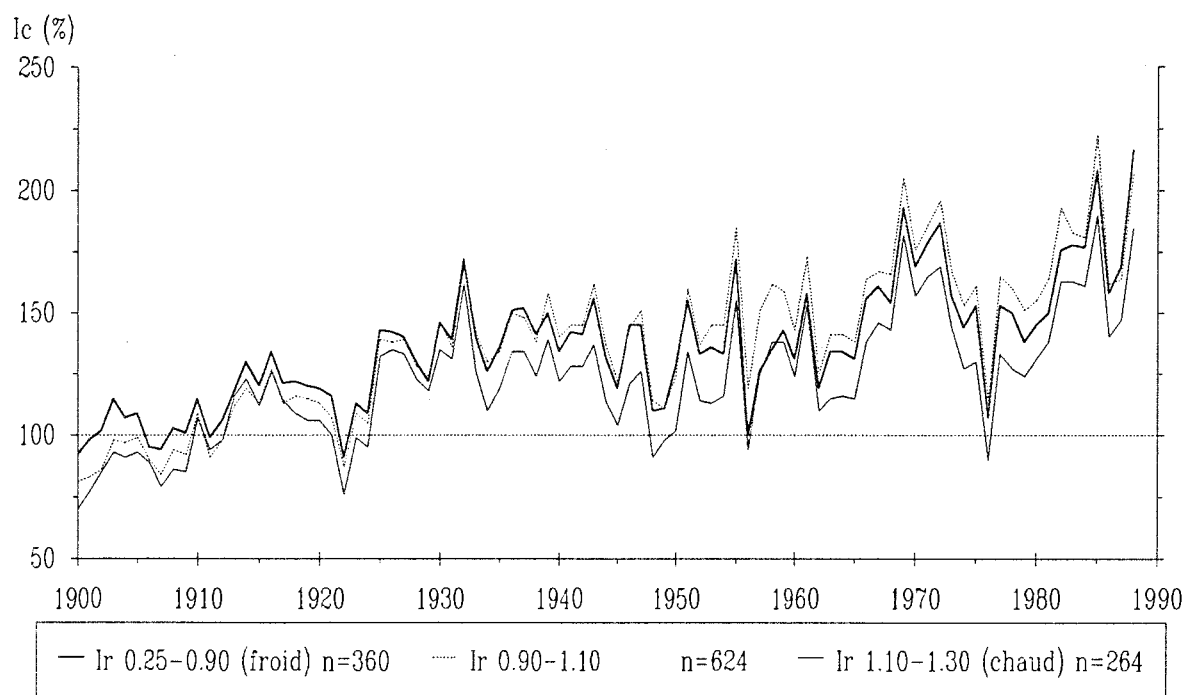


Fig. 85. Evolution de l'indice de croissance au cours du temps en fonction de l'indice de climat radiatif de la placette.

3.2. Influence des caractéristiques stationnelles liées à l'alimentation en eau

3.2.1. Alimentation en eau moyenne de la placette : If2

On a vu que les coordonnées des placettes sur l'axe 2 de l'AFC avaient été interprétées comme l'expression floristique d'un gradient d'alimentation en eau moyenne. Ce critère a fait preuve d'une efficacité remarquable pour mettre en évidence l'influence primordiale de l'alimentation en eau sur la croissance radiale. Il a permis de distinguer parfaitement les quatre ensembles de placettes, des plus sèches aux plus humides (fig. 86). Cette séparation se constate depuis 1870, date avant laquelle les effectifs sont trop faibles.

Dans le détail, les arbres ne réagissent pas de façon uniforme selon la qualité de l'alimentation en eau de leur site. Les variations interannuelles sont plus prononcées sur les stations humides et les arbres retrouvent rapidement un niveau de croissance correct après une année de stress. Au contraire, les arbres des stations sèches subissent des arrière-effets plus importants. Cela se constate par exemple en 1975 et 1977, ou en 1949-1950. La crise du début des années 1920 a été quasiment inexistante au sein des peuplements bien alimentés en eau.

Remarque : le même travail avait été réalisé en 1988 à pour les 87 premières placettes. Seule une légère tendance avait pu être distinguée : pour les placettes les moins humides, la croissance radiale était un peu inférieure à la moyenne, et inversement pour les placettes les plus humides (Bert, 1988). Cette observation confirme qu'un échantillonnage dendroécologique doit comporter de l'ordre de 150 à 200 placettes pour espérer être pleinement efficace.

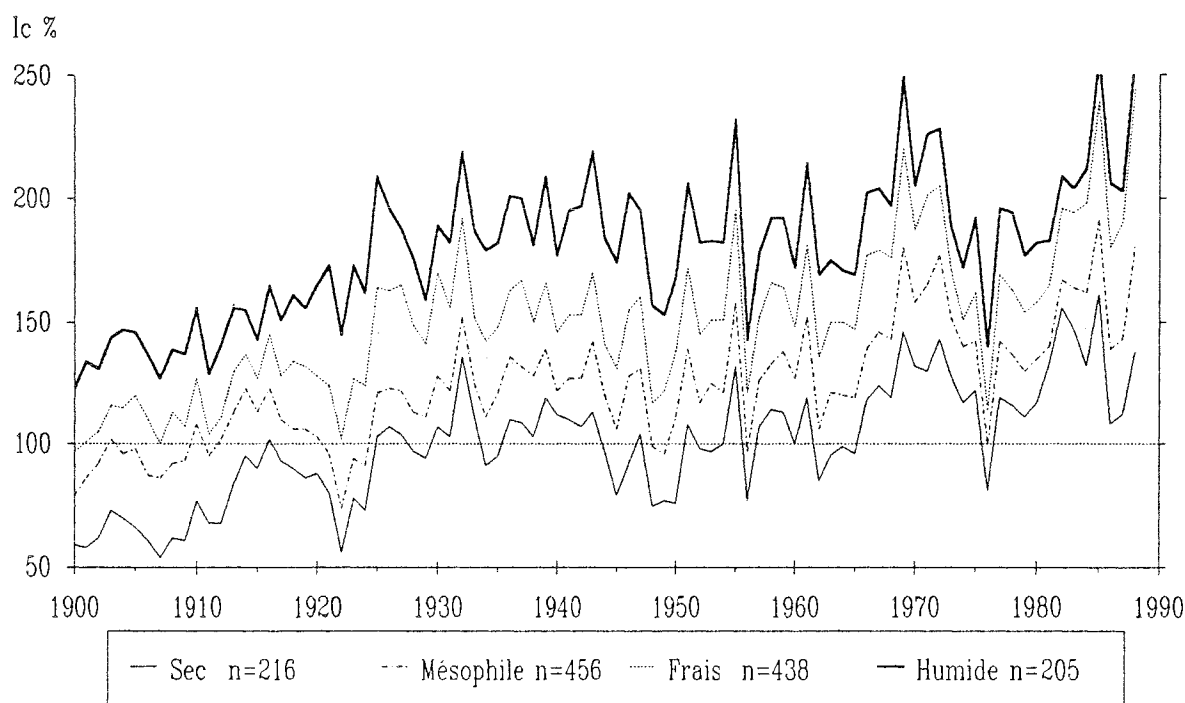


Fig. 86. Evolution de l'indice de croissance en fonction du bilan hydrique de la placette, estimé d'après la composition de la végétation (coordonnées sur le second axe de l'AFC).

3.2.2. Influences océano-continentales : If3

Lors de l'analyse de la végétation, l'axe 3 de l'AFC a révélé les grandes influences climatiques qui règnent sur le massif. Les placettes situées sur la face ouest du massif sont soumises aux influences océaniques, surtout marquées par des précipitations abondantes et régulières, tandis que les placettes de la face est subissent l'influence continentale, avec des températures fortement contrastées (fig. 88).

Les courbes des deux strates qui correspondent aux arbres dans les placettes "sous influence océanique" ($If3 < 70$) sont semblables jusqu'au début de la sécheresse des années 1970, qui semble avoir causé une réduction de croissance plus importante dans le nord du massif (fig. 87). Cette différence de réaction est confirmée par la croissance des arbres de la strate "sous influence continentale", qui ont davantage accusé les effets des sécheresses.

Les analyses climatologiques à l'échelle de la France (Brochet, 1976 ; Dorize, 1990), et les données climatiques de Bâle et Neuchâtel, montrent que la sécheresse de 1976 a effectivement été plus intense dans le nord-est du massif. De même, ces deux stations ont reçu de faibles précipitations entre mai et septembre 1947, alors que celle de Besançon était moins déficitaire.

3.2.3. Position topographique

Les courbes correspondant aux positions topographiques ordonnées selon un gradient d'alimentation en eau croissant se disposent logiquement selon le même gradient. La croissance est la meilleure sur les situations de bas de pente, là où le ruissellement latéral augmente la disponibilité en eau ; elle est moins bonne sur les sommets et les hauts de pentes, qui sont rapidement drainés. Les situations de mi-pente permettent un niveau de croissance intermédiaire.

3.2.4. Type de substrat

Les arbres qui poussent sur les substrats imperméables, tels que des bancs compacts ou des marnes, montrent un niveau de croissance plus élevé que sur les autres types de substrats depuis le siècle dernier. De plus, ils sont caractérisés par une forte tendance à long terme. Les mêmes constatations ont pu être faites à propos des arbres sur les moraines acides, dont la texture limono-sableuse et l'épaisseur offrent une bonne réserve en eau. A l'opposé, les peuplements qui occupent les éboulis drainants ont eu une croissance d'un faible niveau et la tendance à long terme est également moins marquée. Les bancs fissurés ou concassés permettent un niveau de croissance intermédiaire.

3.2.5. Profondeur de sol

La charge en éléments grossiers, généralement importante, a rendu difficile l'appréciation exacte de l'épaisseur de sol. Ce problème technique peut être à l'origine de l'absence de différence de croissance constatée entre les arbres sur les sols de moins de 30 cm et ceux sur les sols de 30 à 55 cm. Les racines sont plus efficaces qu'une pioche quand il s'agit d'explorer les fissures du sol... Par contre, la croissance est meilleure sur les sols de plus de 55 cm, notamment lors de la crise du début des années 1920 ; l'écart s'est ensuite creusé à partir des années sèches 1947-1949, qui ont été plus durement ressenties sur les sols superficiels.

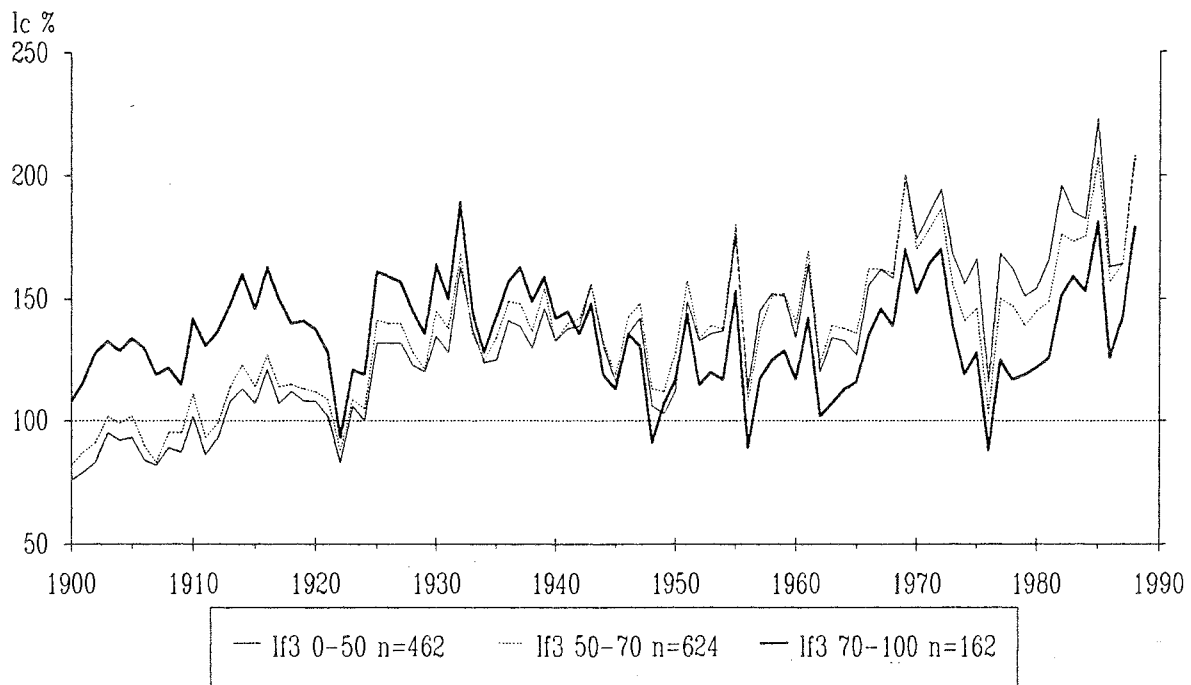


Fig. 87. Evolution de l'indice de croissance en fonction de la coordonnée de la placette sur le troisième axe de l'AFC, interprété comme traduisant les influences océano-continentales.

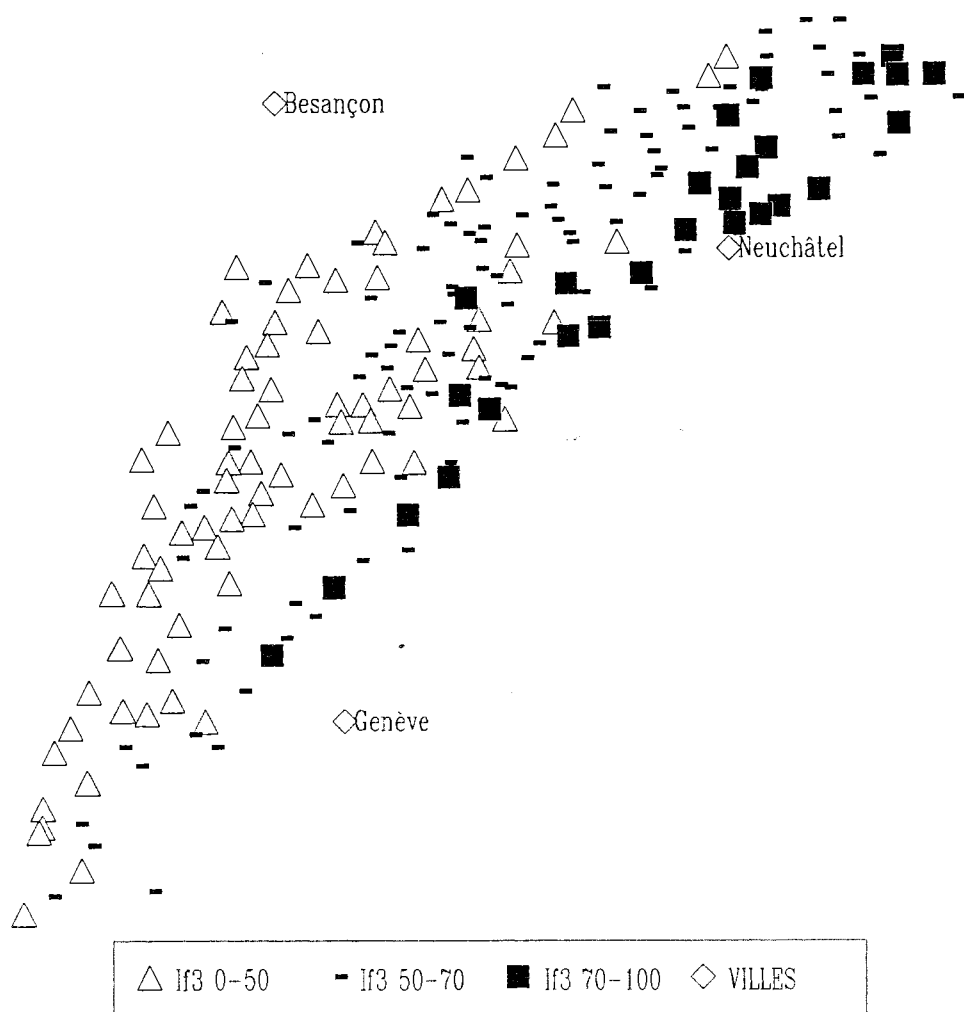


Fig. 88. Répartition géographique des placettes en fonction de leur coordonnée sur le troisième axe de l'AFC.

3.3. Type de sol : niveaux trophique et hydrique

Une première stratification a été réalisée en rassemblant les différents types de sols en sept groupes. Plusieurs de ces groupes n'ont pas montré de différences significatives du point de vue de la croissance. Une seconde stratification a donc concerné quatre grands groupes de sols, les mêmes que ceux qui ont été définis lors de l'étude des relations entre l'état sanitaire et les caractéristiques des sols (tableau 8). Elle a donné les résultats suivants (fig. 89) :

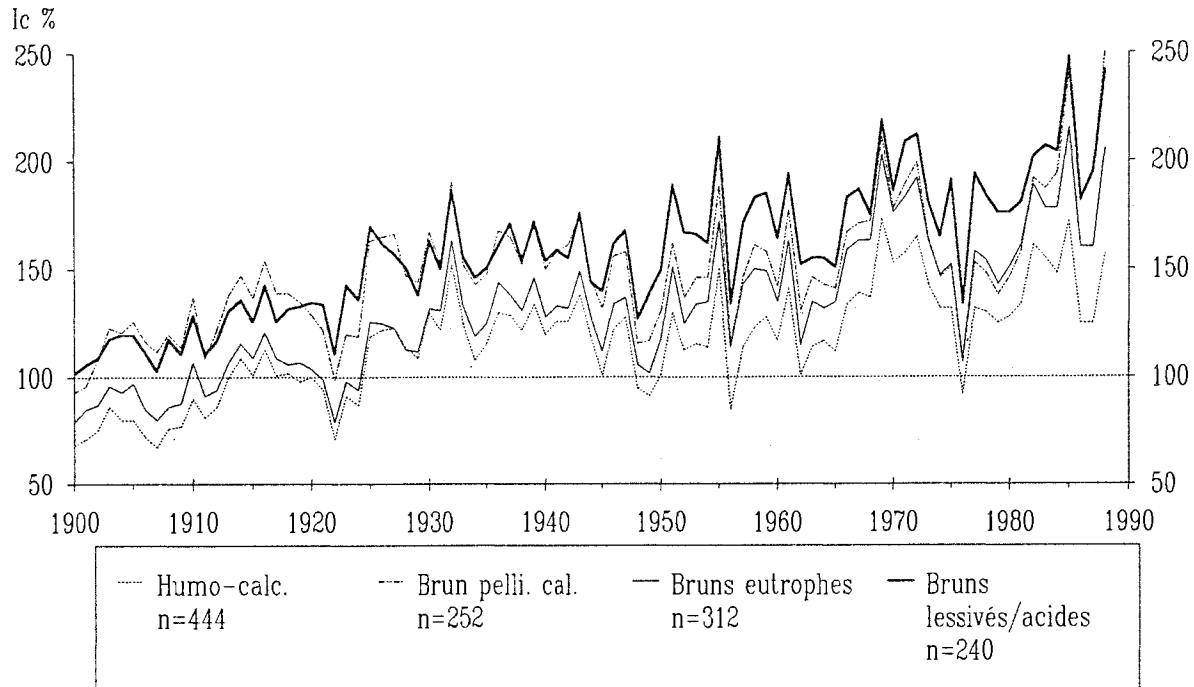


Fig. 89. Evolution de l'indice de croissance en fonction du type de sol.

--- les arbres sur les sols bruns lessivés, bruns limoneux et bruns acides ont montré la même excellente croissance depuis 1860. Ces sols sont épais (66,5 cm en moyenne) et localisés sur des pentes faibles (8°). Leur bonne réserve en eau, équivalente à environ 100 à 190 cm de limon pur, compensent leur plus faible niveau trophique. En effet, ils sont partiellement désaturés et acides (l'horizon A₁ a un pH eau de 4,5 à 5,5), pauvres en matière organique et totalement décarbonatés. La croissance radiale retrouve rapidement un bon niveau après les périodes de sécheresse, comme la stratification en fonction de l'alimentation en eau moyenne de la placette (indice If2) l'avait déjà indiqué ;

--- pendant les périodes climatiques sans année sèche, les arbres sur les sols bruns à pellicule calcaire présentent le même potentiel de croissance que ceux sur les sols précédents, bien qu'ils soient un peu moins épais (40 cm) et plus caillouteux. Cependant, la réserve en eau plus faible est insuffisante lorsque plusieurs années à précipitations réduites se succèdent. Les arbres élaborent alors des cernes un peu plus étroits et mettent davantage de temps pour retrouver leur niveau de croissance moyen : crises de 1921 à 1924, 1948-1949, 1962-1964, 1971-1980 ;

--- les sols bruns eutrophes, bruns humifères de laizines et bruns calciques, rassemblés sous le vocable de "sols bruns eutrophes", offrent un niveau de croissance situé à environ 25 % en indice en dessous de celui des sols bruns lessivés ou acides. La croissance des arbres de ces deux ensembles de sols évolue parallèlement ;

--- enfin, le groupe des sols humo-calciques et humo-calcaires ne permet pas aux arbres d'atteindre un niveau de croissance comparable à ceux des autres sols. Leurs faibles réserves en eau désavantagent beaucoup les sapins, surtout depuis la crise des années 1948-1949, et l'écart avec les autres courbes augmente progressivement.

L'ensemble de ces observations montre que le niveau de nutrition minérale n'est pas le facteur limitant de la croissance radiale des sapins dans le massif du Jura. En effet, les sols les plus lessivés et les plus pauvres chimiquement offrent le meilleur niveau de croissance. Par contre, une bonne alimentation en eau permet l'élaboration de cernes larges et une reprise rapide après chaque période de sécheresse.

3.4. Sylviculture

L'effet de la compétition (passée et inconnue) entre les arbres d'un peuplement sur leur croissance en diamètre a été prise en compte à l'aide du coefficient "Cd", élaboré à partir du coefficient d'élancement (partie "étude dendrochronologique ; Becker, 1992). Tous les résultats présentés dans notre étude qui concernent la croissance radiale ont été obtenus à partir des indices de croissance corrigés à l'aide du coefficient Cd. Or, pour étudier précisément l'influence de la concurrence sur la croissance radiale, les données n'ont pas subi cette correction. Ce traitement particulier ne concerne que les résultats de ce chapitre "3.4. Sylviculture".

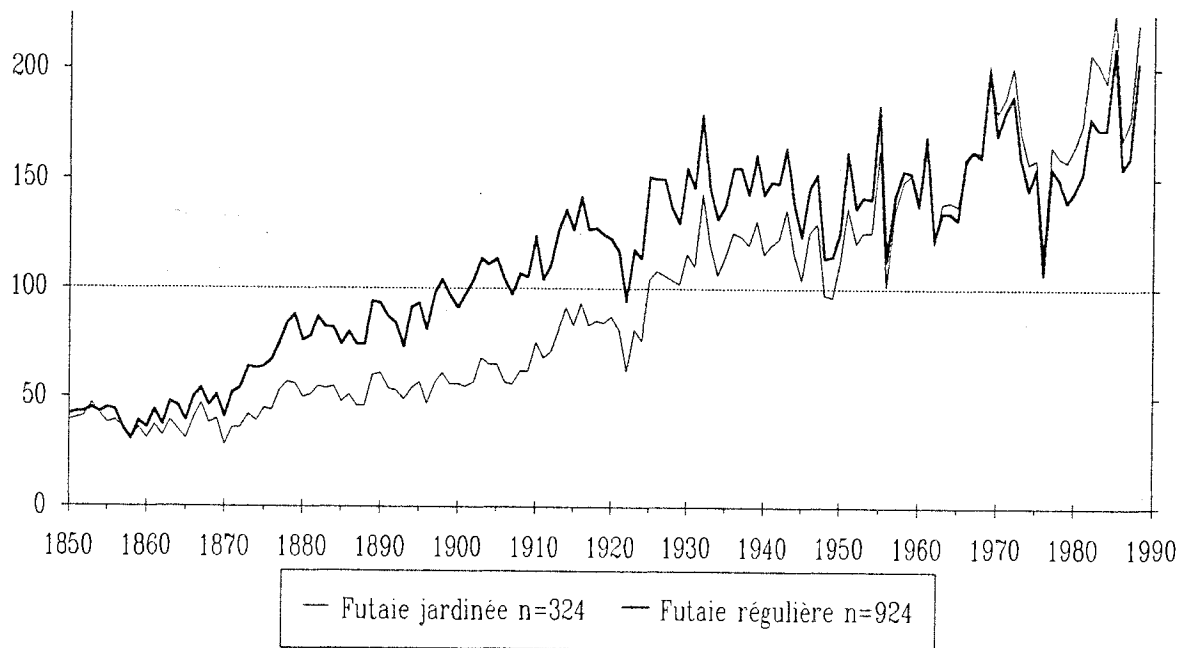
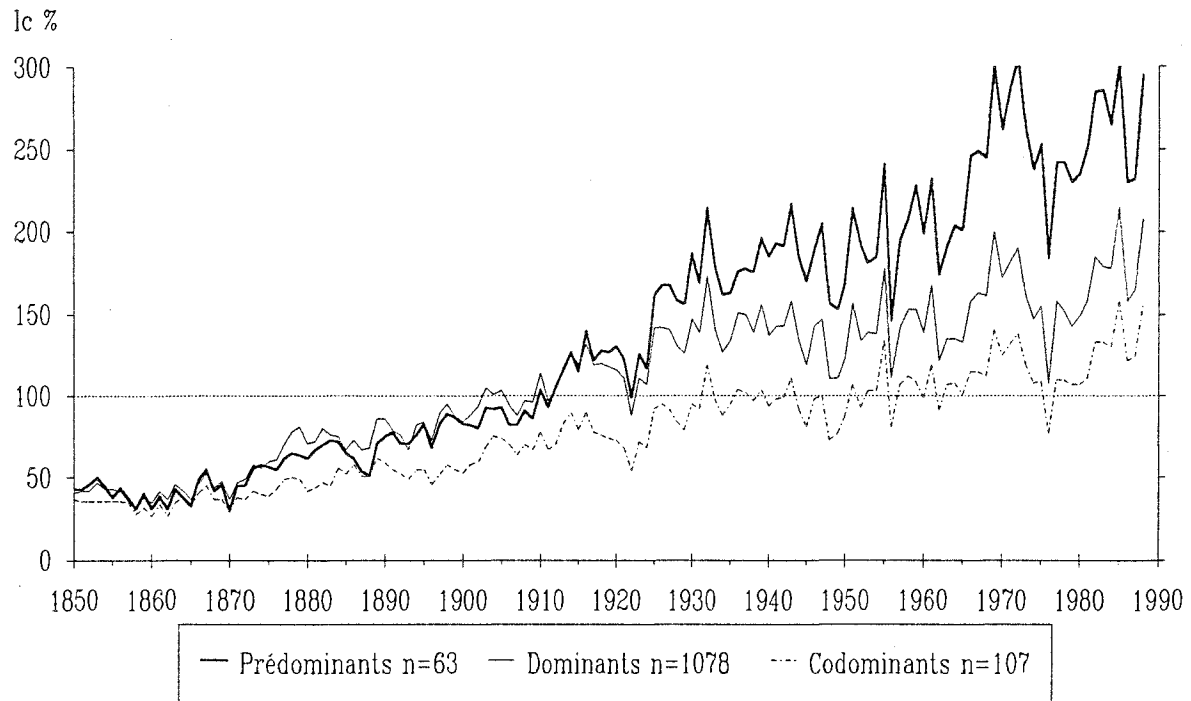
3.4.1. Position sociale

Les 63 sapins **prédominants** se distinguent des 1078 dominants par plusieurs caractéristiques dendrométriques qui expriment leur plus grande vitalité et la moindre concurrence qu'ils ont subi. La "hache" du forestier les a épargnés en moyenne 14 ans de plus que pour les arbres **dominants** (âges moyens respectifs : 113 et 99 ans). Ils ont un diamètre de 57,6 cm (contre 47 cm) et 1,8 m de plus en hauteur totale moyenne. Leur houppier représente 42 % de la hauteur, contre 35 % chez les dominants, et ils sont actuellement nettement moins concurrencés en cime (33 % de la circonférence au lieu de 48 %). A leur masse foliaire plus importante correspond une surface d'aubier 1,44 fois plus grande (1277 cm²) que celle des arbres dominants. Toutes les différences citées sont significatives au seuil de 5 %.

Les arbres prédominants ont une croissance radiale supérieure à celle des arbres dominants depuis la crise 1922-1924 (fig. 90). L'écart entre les deux ensembles d'arbres s'est considérablement creusé pendant 70 ans. Les sapins prédominants ont exprimé une tendance à long terme croissante ininterrompue depuis 1860. Par contre, les arbres dominants ont montré un ralentissement de la tendance depuis les années 1930. Les arbres **codominants** ont suivi la même évolution que les dominants, mais leur niveau moyen de croissance est inférieur depuis un siècle. Il apparaît donc que la tendance à long terme est plus régulière quand les arbres ont subi une faible concurrence.

3.4.2. Type de traitement

Les peuplements traités en futaie jardinée présentent, depuis une trentaine d'années, à peu près les mêmes indices de croissance que ceux conduits en futaie régulière (fig. 91). Par contre, l'évolution de ces deux ensembles de peuplements a été différente depuis 1860. Cette divergence peut être interprétée grâce aux informations relatives à la concurrence entre individus.



Toutes les caractéristiques mesurées sur les sapins indiquent que les arbres de futaie jardinée ont subi une concurrence plus faible que ceux de futaie régulière. C'est pourquoi l'allure de la courbe correspondant à la futaie jardinée est très similaire à celle des arbres prédominants, et celle des peuplements réguliers ressemble à la courbe des arbres dominants, un peu plus concurrencés.

Remarque : Bien que les arbres dominants soient généralement moins concurrencés en futaie jardinée, leur courbe de croissance moyenne est en dessous de celle des arbres de futaie régulière. Ce paradoxe apparent s'explique par la répartition stationnelle des types de traitements : les futaies jardinées sont généralement situées sur les stations les moins fertiles.

Les peuplements réguliers ont connu une forte tendance à long terme dès 1860. Il est probable que les volumes de bois prélevés n'aient pas augmenté en proportion, car le phénomène affectant la croissance était inconnu. Aussi, les peuplements traités en futaie régulière ont-ils commencé à subir, à partir de 1930, un niveau de concurrence tel qu'il a pu contrecarrer l'expression de l'augmentation du niveau de productivité. Leur croissance radiale a été ainsi limitée et le capital sur pied a augmenté davantage que les prélèvements, comme l'attestent aussi les deux inventaires forestiers nationaux de 1970 et 1980, lesquels recommandent à présent d'augmenter les prélèvements.

Les études dendroécologiques tentent d'extraire et d'analyser les différents signaux contenus dans les séries de cernes, en les séparant du bruit dû aux facteurs incontrôlés ou aléatoires. Pour maximiser les signaux climatiques, les sites échantillonnés sont souvent préférentiellement choisis en limite supérieure d'altitude de leur répartition écologique, ou en limite de leur aire de répartition géographique (Schweingruber, 1987). La concurrence interindividuelle constitue un des bruits difficiles à éliminer ; son importance peut être réduite en sélectionnant les peuplements au sein desquels les arbres dominants ont davantage d'espace vital, comme ceux de futaie jardinée.

3.4.3. Longueur relative de houppier

L'indice de longueur relative de houppier, dégagé de l'influence de l'âge, est un bon intégrateur de la concurrence subie par les arbres au cours des décennies passées, et il a permis de les distinguer du point de vue de la croissance radiale (fig. 92). Les sapins à houppier court montrent actuellement une croissance de 140 %, tandis que les autres ont des indices de croissance d'environ 200 %. Ce résultat est aussi une expression de la corrélation entre la masse foliaire et la largeur du bois d'aubier quand l'arbre est en équilibre avec son milieu (hors période de crise) (Granier, 1981). Les arbres possédant un feuillage important, conséquence d'une faible concurrence inter-individuelle, ont une forte capacité photosynthétique ; cette vigueur leur confère, malgré les crises, une croissance radiale supérieure à celle des arbres aux houppiers courts. Ces derniers sont en situation d'autant plus critique lors de pertes de feuillage que leur masse foliaire par unité de section de tronc est faible. En effet, un même taux de défoliation ne signifie pas une même quantité, en valeur absolue, d'aiguilles survivantes sur un sapin à houppier court ou à houppier long. Ces différences morphologiques se traduisent en termes de potentialité variable vis-à-vis de la croissance radiale.

En fait, le phénomène est compliqué par une inversion des courbes à partir de 1930. Cette évolution peut être rapprochée des observations faites au sujet du type de traitement. En effet, depuis une vingtaine d'années, la croissance radiale est meilleure quand la longueur relative de houppier est importante. Ce résultat rejoint ceux d'une étude de 7 placettes de futaie jardinée de sapin, épicéa et hêtre en Forêt Noire, qui a montré une relation pratiquement linéaire entre la longueur des houppiers et la croissance en diamètre au cours des cinq dernières années (Kenk in Becker *et al.*, 1990). Par réciprocity, cette relation permet de penser que le houppier des arbres à houppier actuellement court était plus long avant 1930. A

partir de cette date, la concurrence a augmenté au sein des peuplements, entraînant une augmentation de l'élagage naturel, et la croissance radiale s'est trouvée de plus en plus limitée. Les arbres qui présentent ce phénomène ont montré une tendance à long terme marquée dès 1860. Un tel phénomène ne se constate pas chez les arbres à houppier long car la concurrence au sein des peuplements clairs n'a pas encore atteint le seuil limitant. La courbe correspondant aux arbres de longueur relative de houppier moyenne montre un comportement intermédiaire.

La perte de croissance des arbres à houppier court aurait pu être attribuée principalement à des stress de sécheresse, amplifiés par une plus forte concurrence entre individus. Cette relation a été constatée au sein de couples de peuplements proches géographiquement, mais caractérisés par des densités différentes (Lévy et Becker, 1987). Mais dans le cas de notre échantillon, les arbres à houppier court sont en majorité sur des stations bien alimentées en eau, situées sur les plateaux de la moitié nord du massif et traitées en futaie régulière. Au contraire, les arbres à houppier long constituent les peuplements traités en futaie jardinée sur les stations plus sèches de la moitié sud.

Afin d'éliminer les effets stationnels liés à cette distribution géographique particulière, la relation entre l'indice de longueur relative de houppier et la croissance a été étudiée au sein des peuplements les mieux alimentés en eau, ceux des Hêtraies-Sapinières mésophile et hygrophile. Les résultats sont tout à fait semblables à ceux obtenus sur l'ensemble de l'échantillon : les arbres à houppier actuellement court ont montré une forte croissance jusqu'en 1940, puis celle-ci s'est progressivement ralentie, au fur et à mesure que le couvert se refermait. Au contraire, la croissance des arbres à houppier long, bien qu'en augmentation, était à un niveau inférieur que celle des précédents jusqu'en 1940. Depuis cette date, ils montrent une importante tendance à long terme qui ne marque pas d'infléchissement.

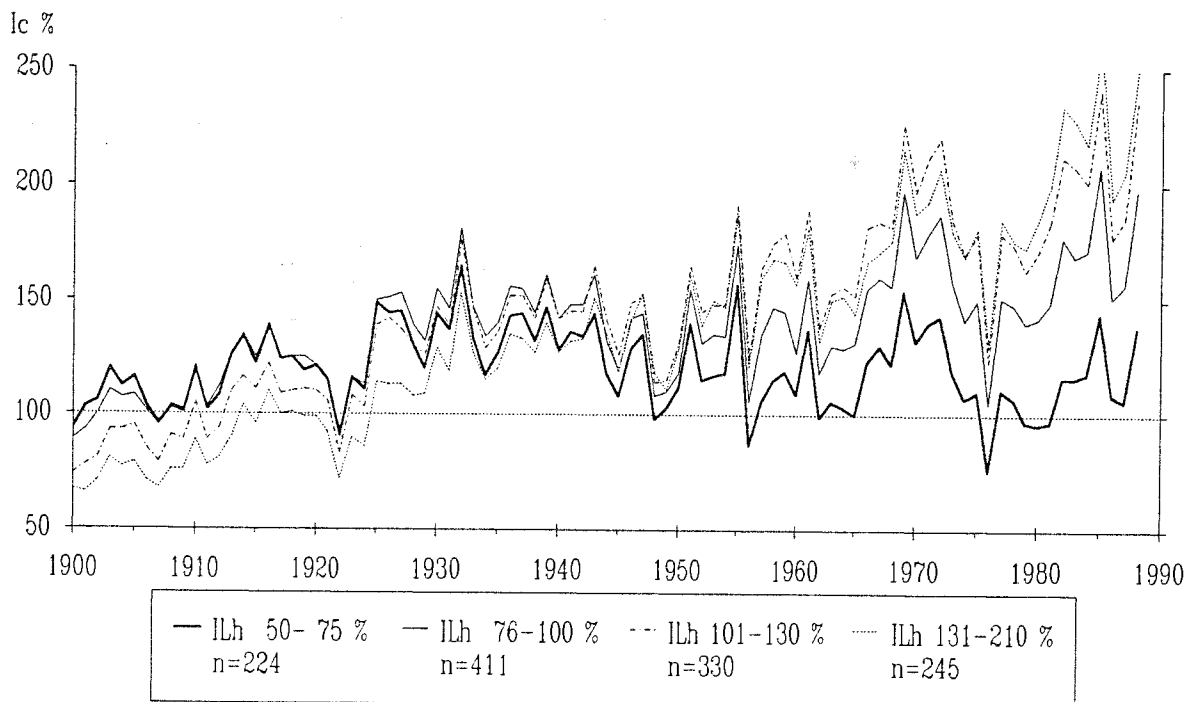


Fig. 92. Evolution de l'indice de croissance en fonction de l'indice de longueur relative de houppier. Cet indice est supérieur à 100 % si la longueur relative de houppier d'un arbre donné est plus grande que la moyenne des longueurs relatives de houppier des arbres du même âge.

3.4.4. Concurrence en cime

Ce critère a révélé le même phénomène que l'indice de longueur relative de houppier, en grande partie parce que ces deux paramètres dendrométriques sont corrélés : l'indice de longueur relative de houppier est de 127 % dans les peuplements actuellement les moins fermés et de 82 % dans les autres. Les peuplements peu fermés de la partie sud du massif (fig. 94) ont marqué une tendance à long terme croissante et régulière entre 1860 et 1988 (fig. 93). Les peuplements de la moitié nord, actuellement plus fermés, sont caractérisés par une forte tendance à long terme jusqu'en 1930. Depuis cette date, la fermeture lente des couverts limite la croissance radiale. Les deux strates intermédiaires confirment ces deux types de comportements, en les exprimant avec moins d'intensité.

Parmi les hypothèses élaborées pour déterminer les causes de la tendance à long terme, il a été envisagé qu'une lente intensification de la sylviculture ait pu améliorer progressivement la productivité des forêts. Cette hypothèse expliquerait difficilement les différences de comportement constatées dans la croissance des peuplements traités en futaie jardinée ou régulière, à moins que l'amélioration de la sylviculture ait été différente pour les deux types de traitements. De plus, les résultats précédents ont montré indirectement que les prélèvements semblent avoir été insuffisants dans les peuplements les plus productifs. Ceci indiquerait donc que l'amélioration de la sylviculture peut éventuellement expliquer une partie de la tendance à long terme, mais qu'elle n'est pas à son origine et semblerait même plutôt en retard sur la tendance depuis une soixantaine d'années.

3.5. Type de station

Lorsque l'on considère la croissance radiale depuis 1930, le classement des types de stations est exactement le même que celui donné par l'indice de hauteur (I_{hau} %). Ce résultat confirme logiquement que la hauteur dominante à un âge de référence est une bonne estimation de la productivité d'un site. Mais l'observation de la croissance avant cette date montre que le classement relatif des types de stations a changé en partie, et que les peuplements n'ont pas tous suivi la même évolution. Les résultats sont présentés par groupes de types de stations assez proches du point de vue de leur composition floristique.

3.5.1. Hêtraie à Laïches typique et Hêtraie à Laïches neutrophile

Les deux types de stations se distinguent du point de vue de la croissance radiale depuis la crise centrée sur 1922 (fig. 95). Les arbres composant les peuplements de Hêtraie à Laïches typique ont davantage souffert que ceux de Hêtraie à Laïches neutrophile pendant les sécheresses des années 1920 et des années 1930. Les peuplements de ces deux types de stations sont assez ouverts et ceux de Hêtraie à Laïches typique ont subi une concurrence un peu plus faible que ceux de Hêtraie à Laïches neutrophile. Ceci indique que la réduction de croissance en Hêtraie à Laïches typique n'est pas liée à une augmentation de la concurrence mais à des conditions stationnelles moins favorables : pente plus prononcée, éboulis drainants, réserve en eau plus faible.

3.5.2. Hêtraie à Tilleul, Hêtraie à Dentaïre et Hêtraie à Adénostyle

Les arbres des Hêtraies à Dentaïre ont une croissance moyenne semblable à la courbe de référence. Les substrats et les sols bruns calciques offrent une réserve en eau suffisante pour éviter des réductions durables de la croissance radiale après les crises climatiques. Par contre, ce n'est pas le cas des stations de

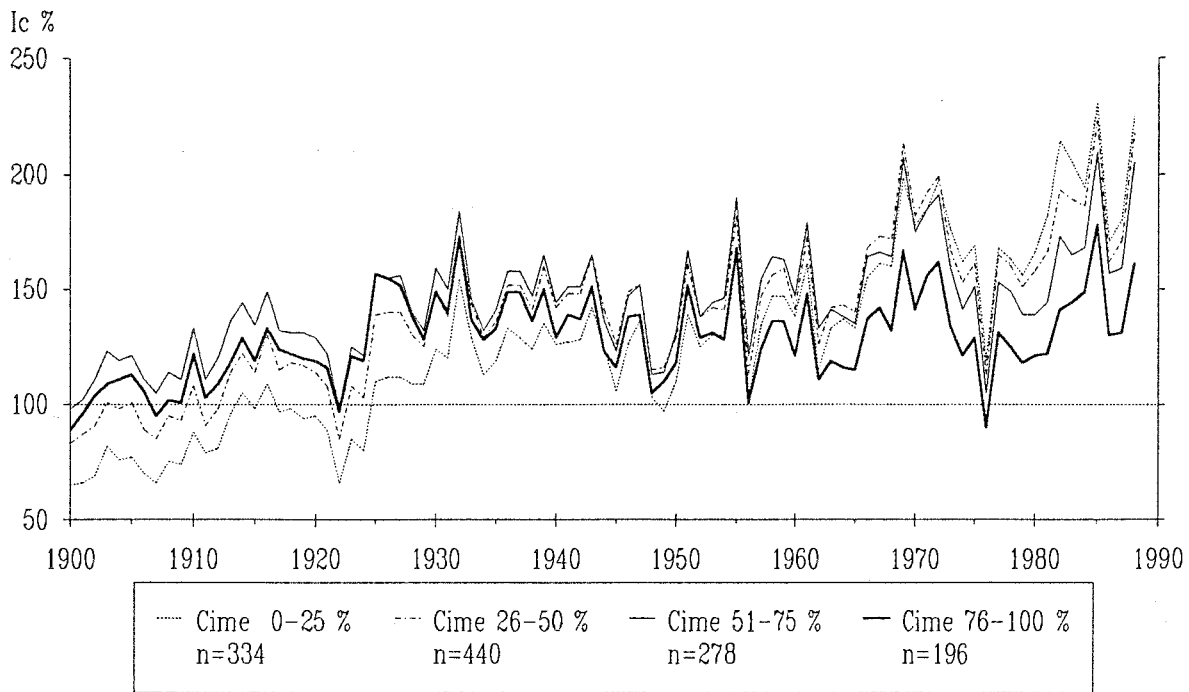


Fig. 93. Evolution de l'indice de croissance en fonction de la concurrence en cime en 1989 (pourcentage de la circonférence du houppier en contact avec les houppiers voisins).

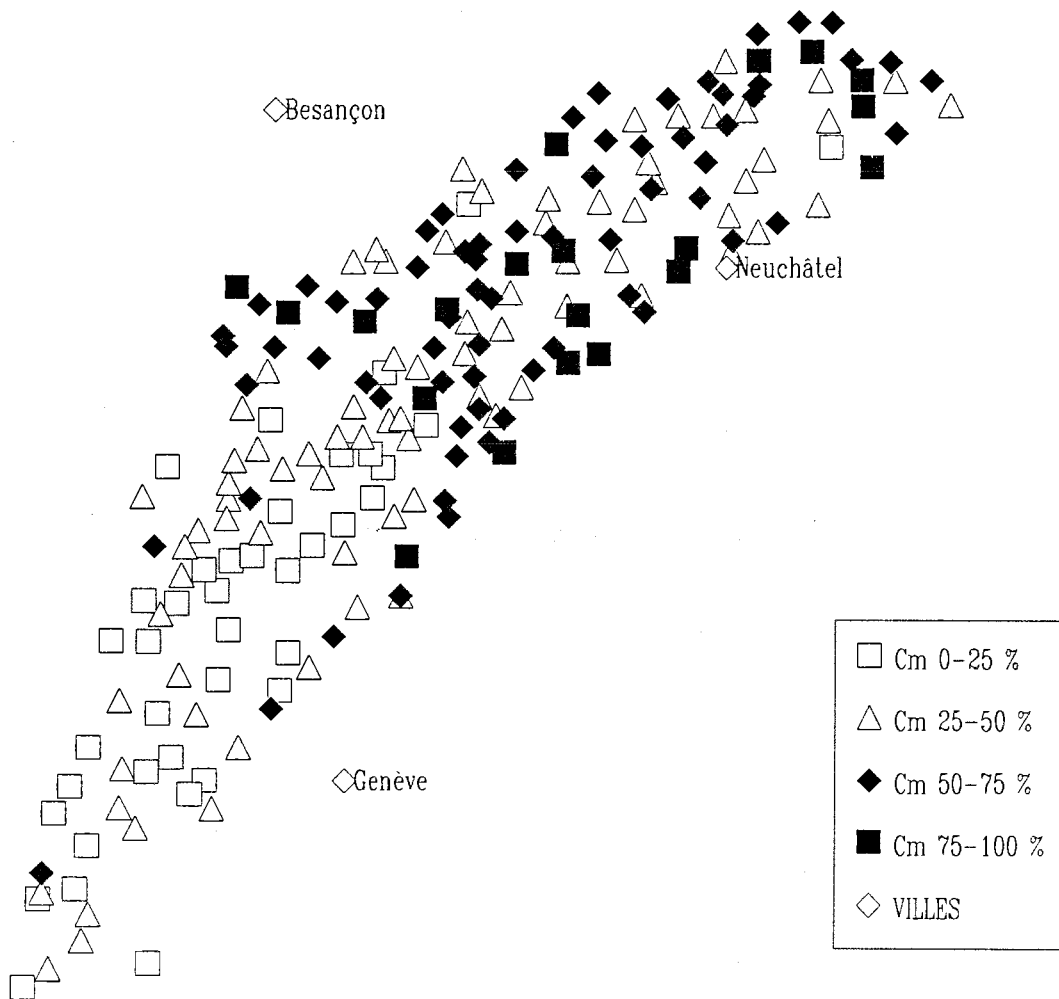


Fig. 94. Répartition géographique de la concurrence en cime moyenne par placette. Les peuplements les plus fermés ont une concurrence en cime "Cm" proche de 100 %.

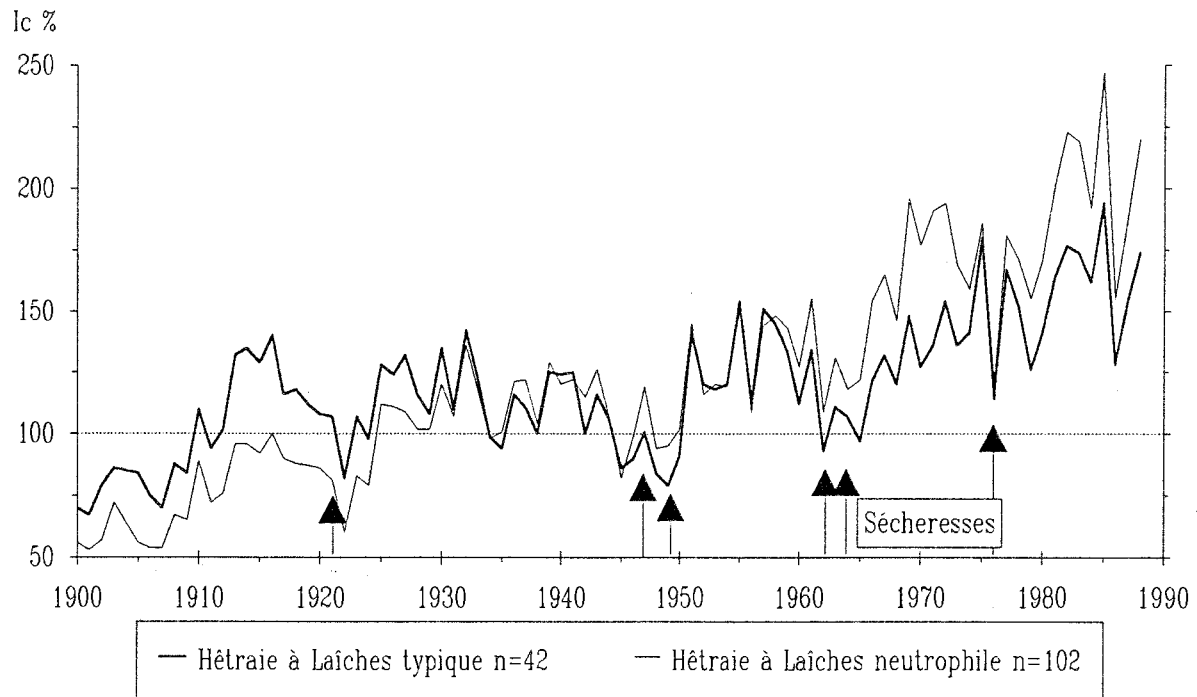


Fig. 95. Evolution de l'indice de croissance des deux types de station définis en Hêtre à Laïches.

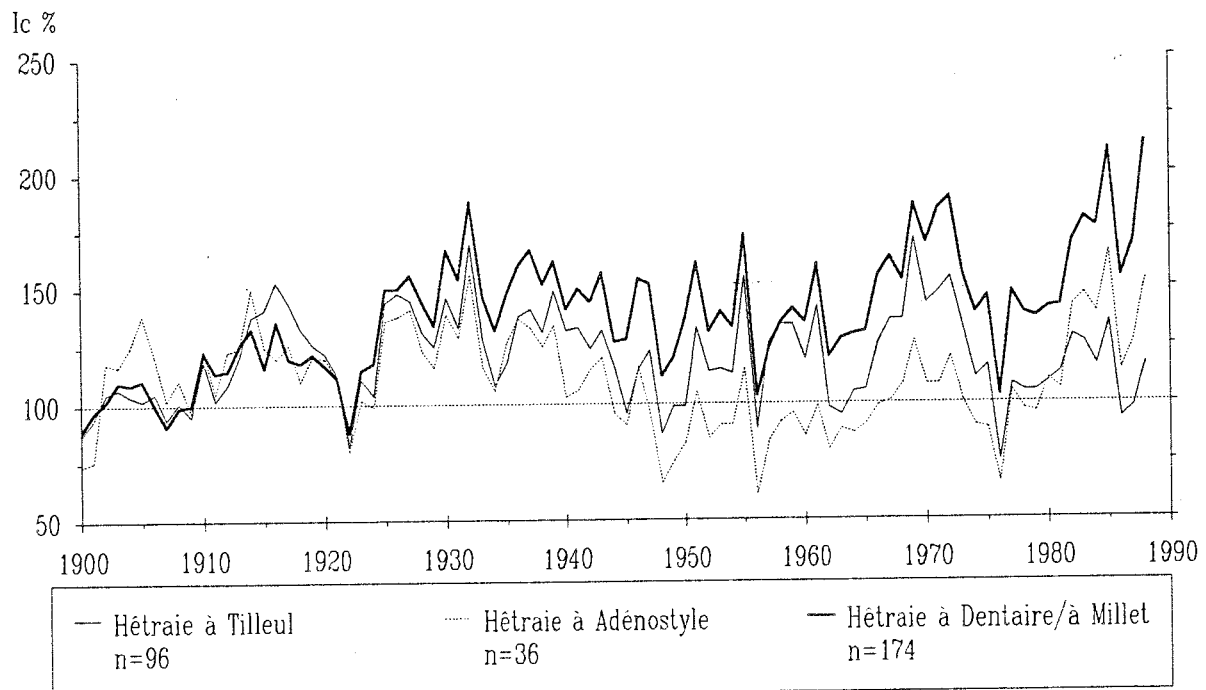


Fig. 96. Evolution de l'indice de croissance des principaux types de station définis pour le nord-est et l'est du massif : Hêtre à Tilleul, Hêtre à Dentaïre et Hêtre à Adénostyle.

Hêtraie à Tilleul qui se situent sur des situations chaudes, des pentes plus fortes, en haut de pente et sur des substrats filtrants. Ces caractéristiques stationnelles défavorables peuvent expliquer une partie de l'écart de plus en plus important entre la croissance des arbres de Hêtraie à Dentaïre et ceux de Hêtraie à Tilleul (fig. 96). Les peuplements de Hêtraie à Dentaïre ont également bénéficié d'éclaircies plus importantes depuis une vingtaine d'années, comme l'ont indiqué les relevés de souches et les caractéristiques morphologiques des arbres.

Les sapins des stations de Hêtraie à Adénostyle, montrent le même comportement que ceux de Hêtraie à Tilleul mais le phénomène est amplifié par la différence d'altitude. En effet, les études phytoécologiques ont montré que la Hêtraie à Adénostyle occupe les mêmes milieux que la Hêtraie à Tilleul, 100 m plus haut en moyenne (vicariance altitudinale). La croissance des arbres de Hêtraie à Adénostyle est donc limitée à la fois par la faiblesse des réserves en eau et par des températures un peu plus rigoureuses. Les arbres de Hêtraie à Adénostyle ont cependant moins accusé les effets de la sécheresse des années 1970, et ont retrouvé un meilleur niveau de croissance que ceux de Hêtraie à Tilleul. Or, les notations de la quantité de souches ont permis de voir que les placettes de Hêtraie à Adénostyle ont bénéficié d'éclaircies plus importantes depuis une quinzaine d'années.

3.5.3. Hêtraies-Sapinières

Les trois principaux types de stations distingués au sein des Hêtraies-Sapinières ont confirmé les interprétations des résultats obtenus au sujet du type de traitement ou de l'intensité de la concurrence (fig. 97). La Hêtraie-Sapinière d'altitude est élevée principalement en futaie jardinée ; la concurrence en cime est actuellement de 33 % en moyenne. Elle montre une croissance inférieure à la courbe de référence jusqu'en 1930, et une tendance à long terme régulière qui lui a permis d'atteindre un niveau de croissance équivalent à la courbe de référence au cours des six dernières décennies. La Hêtraie-Sapinière hygrophile, qui a montré la meilleure croissance radiale, est essentiellement traitée en futaie régulière ; elle subit les effets d'une concurrence accrue depuis 1930 (la concurrence en cime est actuellement de 58 %). La Hêtraie-Sapinière mésophile montre le même phénomène avec moins d'intensité ; sa croissance est plus faible en raison d'une alimentation en eau moins favorable.

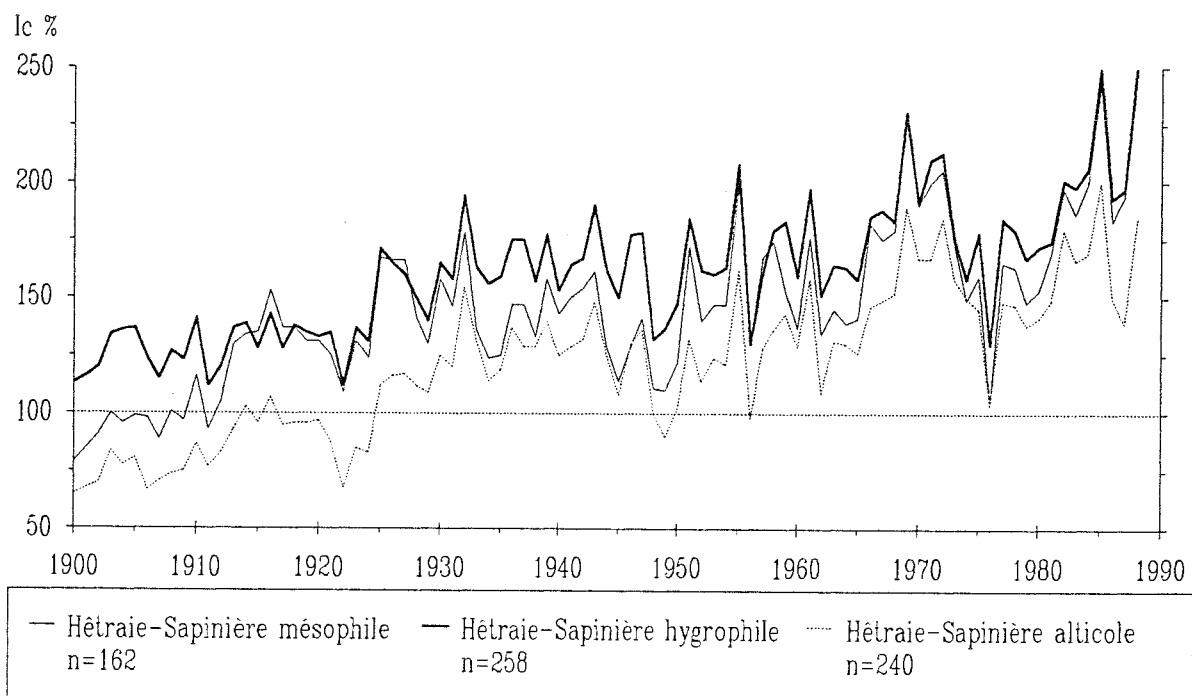


Fig. 97. Evolution de l'indice de croissance des principaux types de Hêtraie-Sapinière.

3.5.4. Hêtraies à Erable et Pessière à Doradille

La divergence de croissance qu'ont montrée la Hêtraie à Dentaire et la Hêtraie à Tilleul, entre 800 et 1100 m, se constate également pour les deux types de stations de Hêtraie à Erable, entre 1100 et 1300 m (fig. 98). La Hêtraie à Erable neutrophile se localise sur des sols à réserve en eau plus faible que la variante mésotrophe. Elle a subi des réductions de croissance importantes à chaque crise climatique et marque une tendance décroissante depuis 1933. Une fois encore, l'importante différence d'état sanitaire constatée entre deux unités stationnelles floristiquement et géographiquement proches correspond à une différence dans l'évolution de la croissance. Cette différence de comportement n'est pas due à la sylviculture, comme les caractéristiques sylvicoles des peuplements ont permis de le constater. Les effets des sécheresses ont donc été amplifiés par de mauvaises conditions stationnelles.

La localisation des Pessièrès à Doradille sur des lapiaz ou des dalles calcaires les expose aux effets des sécheresses. De fait, la croissance des arbres a subi des périodes de dépression comme celle des arbres de Hêtraie à Erable neutrophile, notamment depuis le début des années 1970. Les effets de la concurrence ne peuvent être incriminés car ces peuplements sont traités en futaie jardinée claire (concurrence en cime de 25 %).

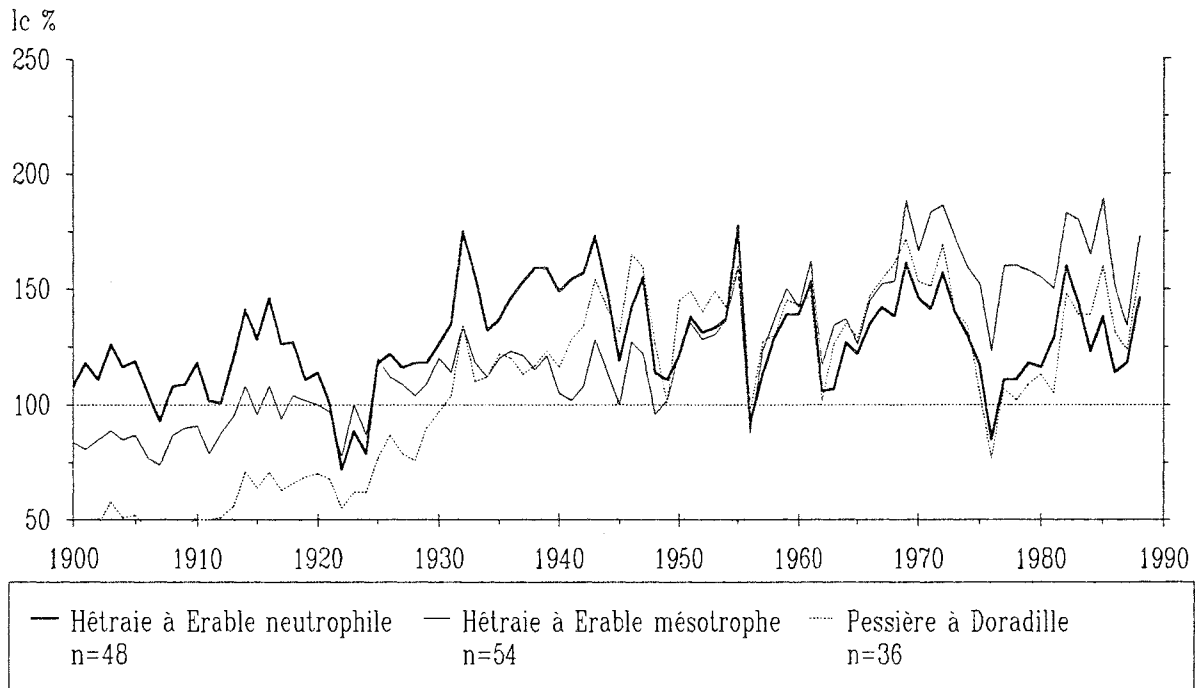


Fig. 98. Evolution de l'indice de croissance des principaux types de stations définis aux altitudes les plus élevées : Hêtraie à Erable et Pessière à Doradille.

3.5.5. Conclusions partielles

Les conditions stationnelles conditionnent très nettement la croissance radiale. Certains types de stations offrent des conditions de vie qui ne permettent pas une bonne résistance des sapins lors de sécheresses intenses et durables. A basse altitude, c'est le cas des Hêtraies à Laïches, à Tilleul ou à Adénostyle ; et à plus de 1100 m, c'est le cas des Hêtraies à Erable neutrophiles et des Pessièrès à Doradille. La faiblesse des réserves en eau constitue le point commun de ces stations peu favorables, généralement situées sur des éboulis, des bancs calcaires concassés ou des lapiez très fissurés.

Les conditions sylvicoles jouent un rôle également important. Sur un même type de station, la diminution de la concurrence améliore la résistance des peuplements lors des stress climatiques ; mais dans certains cas, l'effet du type de station est supérieur celui de la sylviculture. Cela se constate sur les couples de types de station suivants :

--- les arbres des peuplements de Hêtraie à Laïches neutrophile subissent une concurrence plus faible que ceux des peuplements de Hêtraie à Laïches typique ; les premiers montrent cependant une croissance inférieure ;

--- les peuplements de Hêtraie à Erable mésotrophe, assez concurrencés, montrent cependant une meilleure croissance que ceux de Hêtraie à Erable neutrophile, moins fermés.

Sur ces stations très sensibles aux sécheresses, les éclaircies devront être plus fortes et plus régulières que sur les autres pour garantir une bonne vigueur des arbres ; ce qui confirme l'intérêt de la prise en compte du type de station dans la conduite des peuplements.

3.6. Vitalité / état sanitaire

La croissance radiale récente permet d'apprécier objectivement la vitalité d'un arbre ; son évolution au cours du temps donne des indications sur d'éventuelles modifications de ce niveau de vitalité. Par comparaison, elle permet également d'estimer l'efficacité d'autres critères destinés à évaluer la vigueur des arbres. Enfin, l'étude des relations entre les symptômes observés sur les arbres et leur croissance renseigne sur le degré de gravité du dépérissement et sur son évolution.

3.6.1. Largeur d'aubier et indice de surface d'aubier

La stratification en fonction de la largeur d'aubier fournit un faisceau de courbes divergentes. Selon les strates, les courbes se séparent depuis 1927 à 1952. Les arbres à largeur d'aubier inférieure à 6,5 cm ont une croissance radiale qui diminue au cours du temps, tandis que ceux à largeur d'aubier importante (6,5 à 19,5 cm) ont une croissance de plus en plus forte.

L'indice de surface d'aubier a donné le même type de résultats avec davantage d'efficacité. En effet, selon le diamètre de l'arbre, une largeur d'aubier donnée ne correspond pas à la même section conductrice, ni à la même masse foliaire. Le faisceau de courbes est clairement divergent depuis une période plus précise que dans le cas de la largeur d'aubier (fig. 99) ; elle se situe juste après l'importante crise des années 1920. En raison de la relation qui lie la section d'aubier à la masse foliaire (Granier, 1981), cette stratification montre une baisse continue de la vitalité des sapins, depuis ceux de plus grandes masses foliaires jusqu'aux plus petites.

La sécheresse de 1921 n'a pas atteint tous les arbres de la même manière au sein du peuplement dominant. Ceux qui avaient un statut social légèrement moins favorable ont subi des réductions de croissance plus importantes que les individus dominants, comme la stratification en fonction de la position sociale l'a indiqué. Ils ont également perdu davantage de feuillage : les sapins prédominants et dominants ont des défoliations non significativement différentes entre elles (respectivement 15,6 % et 17,3 %), mais significativement inférieures à celles des sapins codominants (24,8 %). Cette différenciation a continué au cours du temps et les arbres à plus faible section d'aubier ont vu leur croissance se réduire progressivement. Ils sont plus sensibles que les autres aux aléas climatiques et aux dégâts de pollution, ce qui est indiqué par les corrélations significatives entre l'indice de surface d'aubier et la défoliation ($r = -0,250$) ou le jaunissement ($r = -0,221$).

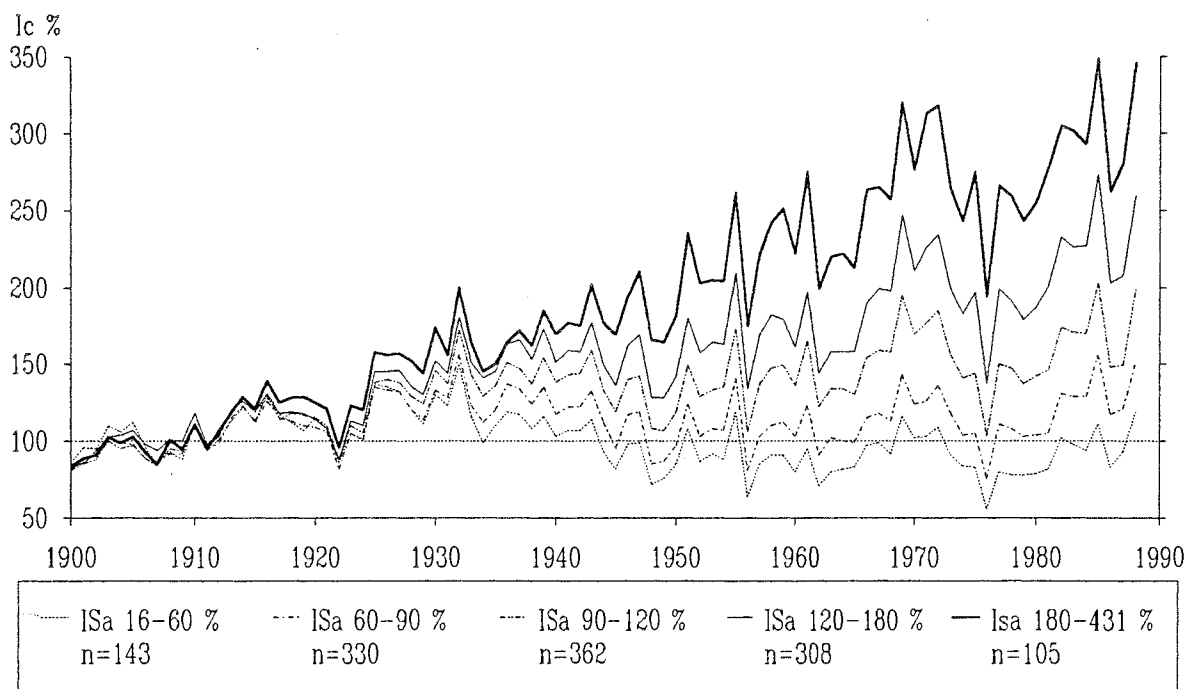


Fig. 99. Evolution de l'indice de croissance en fonction de l'indice de surface d'aubier. Cet indice est supérieur à 100 % si la section d'aubier à 1,30 m d'un arbre donné est plus grande que la moyenne des arbres du même âge.

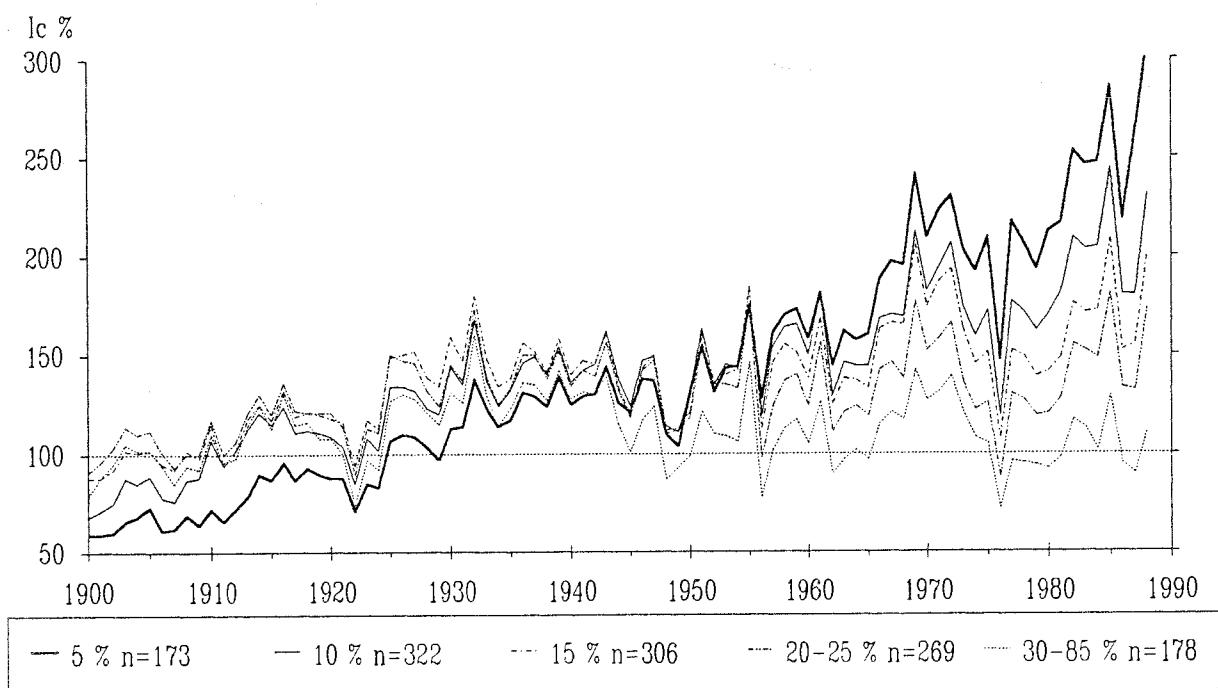


Fig. 100. Evolution de l'indice de croissance en fonction de l'indice de transparence du houppier (It) ou "pourcentage de manque d'aiguilles".

3.6.2. Défoliation

A. Résultats

Les 5 courbes moyennes correspondant aux strates d'indices de défoliation constituent un faisceau divergent (fig. 100). Les différentes courbes s'individualisent progressivement depuis les années 1942, 1956, 1964 et 1974, qui correspondent à des crises climatiques. Il faut souligner la séparation très nette entre la strate correspondant aux arbres qui n'ont pratiquement pas perdu d'aiguilles (5 %) et celle des arbres qui ont perdu 10 % de leur feuillage. Cette distinction indique qu'une faible défoliation provoque déjà une perte d'accroissement en diamètre tout à fait sensible. Toutes les notes de défoliation ont été très discriminantes ; chaque classe de 5 % correspond à une perte de croissance bien déterminée.

La correspondance entre d'une part l'individualisation des courbes et les stress climatiques et, d'autre part, les résultats exposés auparavant et qui ont montré l'importance de l'alimentation en eau, pourraient amener à conclure que le déterminisme de ce faisceau est essentiellement d'origine hydrique. Pour tester cette hypothèse, l'échantillon de 208 placettes a été divisé en trois groupes en fonction du niveau des réserves en eau moyenne (indice If2). La stratification en fonction de l'indice de transparence a ensuite été réalisée sur chacun des groupes. Les résultats obtenus sont exactement les mêmes que pour l'ensemble de l'échantillon. Quelle que soit la qualité de l'alimentation en eau d'un groupe, chaque classe de défoliation correspond à une courbe de croissance différente des autres. Seule change la valeur absolue des indices de croissance entre les trois groupes : le faisceau des stations sèches est situé nettement en dessous de celui des stations humides. Le phénomène responsable des pertes d'aiguilles se retrouve donc dans tous les peuplements, sans distinction de niveau de croissance, et il est conditionné en partie par le climat.

La corrélation importante entre la défoliation et l'âge ($r = 0,535$) nous a conduit à séparer les arbres de moins de 100 ans et les arbres plus âgés pour étudier la relation entre la défoliation et la croissance. A ces deux ensembles d'arbres correspond un faisceau de courbes divergentes. Au sein des jeunes peuplements, les courbes se sont individualisées en 1956, 1966, 1968 et 1974 ; pour les peuplements âgés, les dates sont antérieures : 1917, 1939, 1948 et 1956. Le phénomène est donc essentiellement conditionné par l'âge du peuplement et s'exprime plus nettement lors d'un stress climatique. La différenciation progressive de statuts sociaux correspondrait tout à fait à ces observations. En effet, la défoliation et la position sociale présentent une corrélation de + 0,194 au sein des peuplements de plus de 25 m de haut (dont la structure sociale est bien en place). Cette relation est une conséquence des effets de la concurrence entre individus qui diminue la masse foliaire des arbres dominés. Elle n'est pas flagrante dans le cas de notre échantillon car les individus les plus dominés n'ont pas été échantillonnés.

B. Discussion

Le protocole de notation de la défoliation exige de faire abstraction de la longueur du houppier et de ne considérer que les pertes foliaires par rapport au feuillage d'un arbre parfaitement sain de morphologie identique. En raison de l'impression visuelle plutôt favorable que donne un houppier long, on pourrait craindre que la longueur du houppier ait biaisé la note de défoliation. Si tel était le cas, les arbres à houppier court auraient en moyenne une note élevée (grande transparence) et une croissance radiale faible ; ils constitueraient la courbe inférieure du faisceau obtenu par stratification de l'échantillon en fonction de la note It. En fait, l'indépendance de la notation de l'état sanitaire et de la morphologie est confirmée en observant la répartition des arbres selon la longueur de leur houppier dans les différentes classes d'indice de transparence. Il y a autant de sapins à houpriers courts qui ont perdu 5 à 10 %, 15 % ou plus de 20 % de leur masse foliaire. Par ailleurs, l'étude de l'effet de la défoliation sur la croissance dans trois classes de longueur relative de houppier a donné les mêmes résultats : dans chaque classe de longueur relative de houppier, trois classes d'intensité de la défoliation correspondent à trois courbes divergentes. Les courbes sont significativement distinctes depuis 1919, 1945, 1956, 1962, 1966 ou 1976. Les arbres à faible longueur relative de houppier ont fourni un faisceau faiblement divergent, tandis que ceux à grand houppier se

distinguent davantage. Cette observation montre qu'une note de défoliation donnée ne correspond pas à la même perte de masse foliaire chez un arbre à petit ou à grand houppier. Une défoliation importante chez un arbre à houppier long provoque une perte de croissance proportionnellement plus importante.

Le phénomène de réduction de la croissance radiale n'a pu être constaté sur les sapins vosgiens que pour des défoliations de l'ordre de 35-40 % (Becker, 1987) ; les pertes inférieures à ce "seuil" n'ont pas occasionné de diminution sensible de la largeur des cernes. De même, seuls des dommages importants ont une répercussion significative sur l'accroissement des sapins sur les sols acides de Forêt-Noire (Kenk et Fischer, 1988 ; Becker *et al.*, 1990). Par contre, Commarmot et Schneider (1988) ont observé une diminution d'accroissement chez des épicéas du Jura dès les faibles niveaux de défoliation. De même, le seuil a été situé à un niveau plus bas, de l'ordre de 15 ou 20 %, dans des études conduites dans le nord de l'Allemagne et en Suisse (Kramer, 1986 ; Bräker et Z'Graggen, 1987). Il semble donc que la réponse des arbres à une défoliation soit assez différente sur les sols pauvres et sur les sols plus riches. Le "faible" niveau de croissance moyen dans les Vosges révèle très probablement que le facteur limitant n'est pas la masse foliaire mais plutôt un ou des éléments nutritifs. Par conséquent, une certaine proportion de la masse foliaire pourrait manquer sans que la croissance en soit sensiblement affectée. Dans le Jura, au contraire, le milieu permettrait une croissance en équilibre avec la morphologie de l'arbre et une faible perte de feuillage diminuerait directement les potentialités de croissance. En fait, les analyses foliaires ne montrent pas de différence considérable de niveau de nutrition des sapins et des épicéas vosgiens et jurassiens (Bonneau, 1989a ; Landmann, comm. pers.). Les conifères du Jura montrent une meilleure alimentation calcique, tout à fait logique sur les substrats calcaires, et parfois magnésienne. Les expériences de fertilisation réalisées dans les Vosges ont mis en évidence une nette amélioration de la croissance par ajout de calcium (Lebourgeois, 1991). En effet, les cations basiques Ca^{++} , Mg^{++} ... interviennent non seulement en tant qu'éléments nutritifs mais jouent aussi un rôle essentiel dans la neutralisation de l'acidité, le maintien de l'activité biologique générale et la structuration du sol.

La diminution progressive du niveau de croissance en fonction de la défoliation repose le problème de la définition d'un arbre "sain". Généralement, la classification "sain/non sain" repose sur le pourcentage de perte de feuilles ou d'aiguilles, le seuil habituellement retenu étant de 10 % (Mandallaz *et al.*, 1986). Les études réalisées dans les massifs à faible productivité, sur des sols acides, ont montré que l'aspect des houppiers était un médiocre indicateur de la vitalité réelle des sapins, jugée d'après le critère de la croissance radiale à 1,30 m. Au contraire, d'autres études, dont la nôtre, indiquent que même une faible défoliation peut entraîner une diminution de la croissance radiale. Il faut donc avoir conscience de ces spécificités géographiques et du fait qu'il ne s'agit que de relations moyennes, résultant de comportements individuels variés. Il est alors délicat, en théorie, d'utiliser la notion de "seuils" à valeur générale à partir desquels on considère qu'un arbre n'est plus sain.

3.6.3. Jaunissement

Globalement, ce symptôme distingue des groupes d'arbres qui n'ont pas le même potentiel de croissance depuis les années 1940 (fig. 101). Dans le détail, le jaunissement a distingué les ensembles d'arbres moins nettement que l'indice de transparence du houppier. Les arbres verts ont toujours eu un niveau de croissance supérieur à celui des arbres jaunissants, toutes intensités de jaunissement confondues. Les arbres faiblement jaunissants ont montré une croissance inférieure à celle des arbres verts. Les arbres les plus jaunissants ont davantage marqué les effets des diverses crises climatiques ; l'indice de surface d'aubier indique également que ces arbres sont moins vigoureux que les arbres verts. Les courbes de croissance se séparent définitivement depuis la crise de 1948-1949, et l'écart s'est encore creusé depuis la crise des années 1970. En particulier, les arbres les plus jaunissants montrent une nette tendance décroissante depuis 1970. La perte de croissance est donc de plus en plus importante quand le jaunissement augmente. Il est très probable que cette relation trouve son origine dans la forte relation entre le jaunissement et la défoliation, connaissant l'influence de celle-ci sur la croissance radiale. Toutefois, le

comportement des arbres très jaunissants semble révéler un phénomène nouveau depuis le début des années 1970. Nous reviendrons sur ce point dans la discussion.

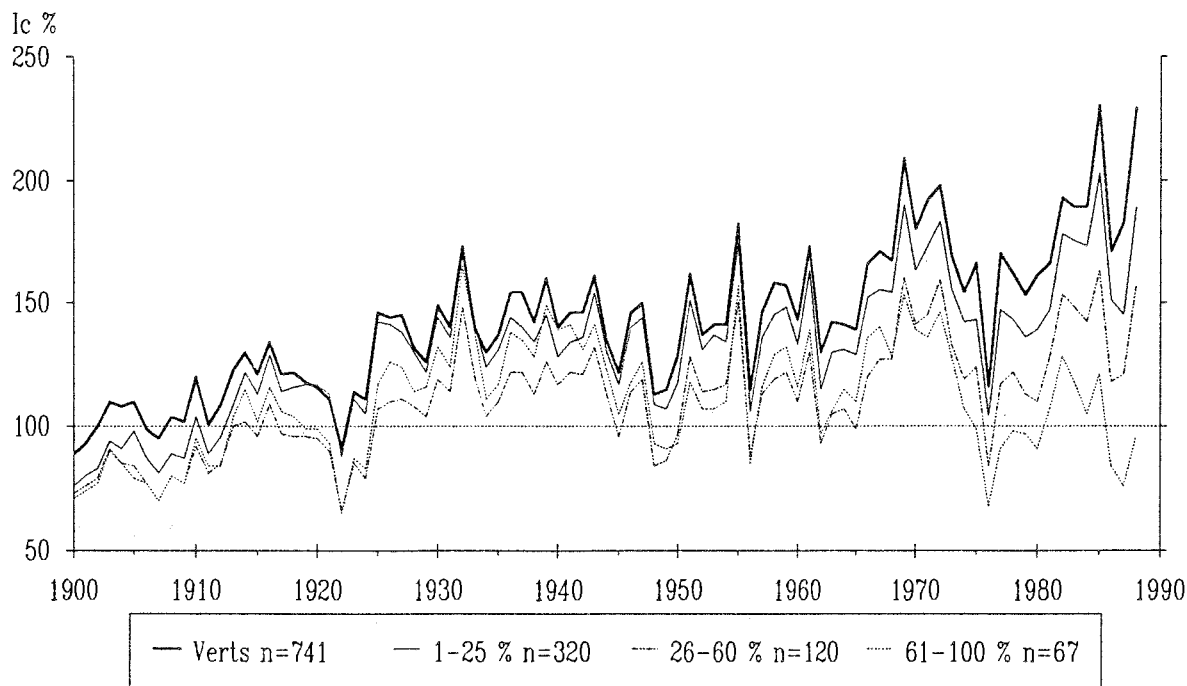


Fig. 101. Evolution de l'indice de croissance en fonction du pourcentage de feuillage jaunissant.

4. Modélisation des indices de croissance synthétiques et de la section d'aubier

Les paragraphes précédents ont montré l'influence qualitative des diverses caractéristiques du milieu relevées sur le terrain, ou résultant des analyses floristiques, sur la croissance radiale. La comparaison visuelle des écarts entre les courbes a montré que les divers paramètres ne conditionnent pas tous la croissance avec la même intensité. Afin de déterminer les variables les plus pertinentes, les indices de croissance synthétiques "IcmpST" et "IcmpL" ont été modélisés à l'aide de régressions progressives. La même opération a été réalisée sur l'indice de surface d'aubier, qui a particulièrement bien distingué les arbres vigoureux.

Chaque analyse a été faite en deux temps :

--- une première régression progressive a été réalisée à partir des composantes principales issues de l'ACP présentée dans la partie "productivité et qualité du bois" ;

--- les variables les mieux corrélées aux composantes apparues dans les équations ont été proposées pour une seconde régression. C'est le résultat de ce dernier calcul qui est présenté sous forme d'équations. Les coefficients des variables n'ont pas été reportés car ils ont peu d'intérêt, mis à part leur signe, étant donné la nature des variables utilisées.

4.1. Modélisation du niveau de croissance en fonction des caractéristiques du milieu

L'indice de croissance pondéré en surface terrière "IcmpST" a été modélisé à partir de composantes principales qui ont montré l'influence prépondérante de l'humidité moyenne du sol, du type de sol, et de l'altitude. Les variables suivantes ont donc été proposées pour la seconde régression : les trois indices floristiques If1, If2, If3 (le premier étant lié à l'altitude et les deux autres aux aspects hydriques), l'altitude et

floristiques If1, If2, If3 (le premier étant lié à l'altitude et les deux autres aux aspects hydriques), l'altitude et le type de sol. Cette dernière variable n'étant pas une variable continue, elle a été "disjointe" : chacun des 10 types de sols a pris la valeur 0 ou 1 selon sa présence ou son absence sur une placette.

Le modèle obtenu explique 33,2 % de la variance (k = constante) :

$$I_{cmpST} = k + If2 - If1 - (\text{présence d'un sol humo-calcique colluvial})$$

Les F partiels respectifs sont : 74,7 ; 13 et 4,3. La variable If2 exprime l'intérêt primordial d'un bilan hydrique favorable sur la placette ; quand If2 varie d'un écart-type, la valeur de l'indice I_{cmpST} augmente de 14,3 %. Le rôle négatif de l'altitude, probablement dû aux basses températures correspondantes, est exprimé grâce à l'indice floristique If1. Quand If1 varie d'un écart-type, I_{cmpST} ne diminue que de 5,9 %, ce qui confirme que l'économie de l'eau conditionne davantage la croissance que la température. L'équation a également indiqué l'influence négative des sols filtrants, sur forte pente.

4.2. Modélisation de l'indice de surface d'aubier "ISa"

Dans un premier temps, la vitalité des arbres a été modélisée en fonction des caractéristiques stationnelles. L'équation obtenue explique 17,3 % de la variance de l'indice de surface d'aubier :

$$ISa = k + (\text{présence d'un sol brun acide}) + If2 - If3$$

Les F partiels respectifs sont de 23,8 ; 11,9 et 10,8. Ce résultat exprime essentiellement le rôle favorable de l'alimentation en eau : les sols bruns acides, sur les moraines au pied du versant suisse, offrent une bonne réserve en eau ; l'indice floristique If2 indique également cette influence. Comme dans le cas de l'indice I_{cmpl} , l'indice floristique If3 traduit la répartition géographique hétérogène des niveaux de vitalité.

Dans un second temps, une régression a été réalisée pour estimer l'importance relative de l'effet des conditions stationnelles, de la concurrence et de l'état sanitaire sur la section d'aubier. Les variables disponibles au départ de la régression concernaient ces trois types de facteurs. L'équation obtenue explique 13,7 % de la variance :

$$ISa = k + If2 + (ILh = \text{Indice de longueur relative de houppier}) - (It = \text{défoliation})$$

Les F partiels respectifs sont de 14,4 ; 10,9 et 3,3. Le rôle primordial de l'alimentation en eau est indiqué par l'indice floristique If2 ; ISa varie de 9,4 % quand If2 varie d'un écart-type. L'indice de longueur relative de houppier traduit dans ce modèle la relation de proportionnalité entre la masse foliaire et la section d'aubier. ISa varie de 7,9 % quand ILh varie d'un écart-type. Cette relation explique également l'influence négative de l'indice de transparence sur la surface d'aubier. ISa diminue de 4,2 % quand la défoliation augmente d'un écart-type.

En résumé, ce modèle exprime les trois types d'influences susceptibles de conditionner la vitalité d'un arbre :

- les caractéristiques stationnelles. Elles sont prépondérantes, notamment celles qui règlent l'économie de l'eau ;
- l'état concurrentiel dans lequel se développe l'individu depuis plusieurs décennies. Il peut être modifié par les interventions sylvicoles ;
- la dégradation de l'état sanitaire. La diminution de la masse foliaire, appréciée plus exactement à l'aide de la section d'aubier qu'avec le manque d'aiguilles, réduit la surface conductrice dans le tronc et induit une perte de croissance.

5. Discussion

L'un des résultats les plus marquants des études d'accroissements conduites sur le thème du dépérissement des forêts, est d'avoir montré que les arbres "atteints" présentent très souvent une perte d'accroissement relativement ancienne. Pour les peuplements résineux étudiés dans les Vosges (Lévy et Becker, 1987) ou en Forêt Noire (Kenk, 1987), la différenciation se situe au début des années 60. C'est également le cas de l'Epicéa dans le Jura (Hartmann *et al.*, 1987). Mais pour d'autres peuplements, généralement plus âgés, elle est encore plus ancienne : crise de 1948-1949 (Bräker et Z'Graggen, 1987 ; notre étude) ou gel de 1956 (Lenz *et al.*, 1988 ; Bräker, 1992) et peut même remonter au siècle dernier (Kenk, 1987 ; Kontic *et al.*, 1990). La perte foliaire semble donc largement liée à un processus très progressif qui pourrait correspondre à la différenciation de statuts sociaux au sein des peuplements et serait amplifiée par les stress climatiques (Landmann, 1988 ; Innes et Cook, 1989). L'étude de la surface d'aubier permet de montrer ce phénomène plus nettement que la perte foliaire car on sait que la section d'aubier est très corrélée avec la masse foliaire totale de l'arbre (Granier, 1981). La prise en compte de caractères descriptifs du houppier améliore la corrélation entre perte foliaire et accroissement.

Les forêts sont des systèmes dynamiques, composés d'arbres de vigueur variable. Elles comportent naturellement de nombreux individus dont la vitalité diminue au fur et à mesure qu'il acquièrent le statut social de "dominé". S'ils ne sont pas exploités avant, ceux-ci finissent par mourir. Les peuplements ne sont donc jamais constitués uniquement d'arbres en parfaite santé. Il est alors logique de rencontrer des arbres défoliés en mélange avec des individus sains. Diverses études, en particulier une étude statistique réalisée sur le Jura suisse, ont montré que "l'état de santé du sapin est, toutes choses égales par ailleurs, fortement lié à la position sociale : à meilleure position, plus grande probabilité d'un état sain" (Mandallaz *et al.*, 1986). Par contre, une augmentation du niveau moyen de manque d'aiguilles est un symptôme alarmant.

La différenciation de statuts sociaux au sein des peuplements individualise des arbres dont la vigueur décroît au fil du temps. Ce phénomène est continu depuis les arbres prédominants jusqu'aux arbres totalement dominés. Parmi le peuplement dominant, ses effets se constatent sur la croissance radiale des arbres depuis au moins une cinquantaine d'années, comme l'a montré la stratification en fonction du pourcentage de défoliation, de même que la stratification en fonction de la section d'aubier. Les arbres peu vigoureux étaient en moyenne plus défoliés en 1989 et ils ont été également plus sensibles aux stress climatiques survenus au cours du 20ème siècle.

Les arbres qui présentaient un faible accroissement ont subi une forte perte de potentiel de croissance en 1976, et sont à présent nettement plus jaunes que les autres. Cette observation est en accord avec la localisation préférentielle des arbres jaunissants sur des sols à faible réserve en eau (voir chapitre "état sanitaire et relation avec le milieu"). De plus, les stress climatiques de 1971-72-73 ont marqué plus intensément les arbres à faible vitalité que les stress antérieurs. Ceci pourrait révéler l'intervention d'un nouveau facteur capable d'altérer les facultés de résistance d'arbres déjà affaiblis. L'hypothèse d'agressions par la pollution atmosphérique, depuis une vingtaine d'années, serait compatible avec ces observations. Les forestiers jurassiens ont effectivement observé des jaunissements sur les sapins depuis 15 à 20 ans, mais le phénomène s'est accéléré depuis quelques années. Il s'agit d'un jaunissement moins franc que dans les Vosges, commençant par un ternissement du feuillage. Il peut se terminer par la mort de l'arbre, qui survient parfois en un ou deux ans. Le phénomène semble plus localisé et plus ancien que dans les Vosges, mais progresse rapidement dans les parties de forêts atteintes (Bonneau, 1989a). Les remarques déjà faites au sujet de la localisation géographique de certains symptômes, et la difficulté d'expliquer la totalité des jaunissements à l'aide d'influences naturelles, trouveraient ainsi leur explication. Peterson *et al.* (1987) ont étudié des peuplements de *Pinus jeffreyi* situés dans la Sierra Nevada (Californie). Ces pins sont soumis, depuis au moins 1970, à des taux d'ozone un peu supérieurs à ceux qui ont été mesurés dans les montagnes de l'Est de la France. Leur feuillage présente des symptômes de sénescence précoce et de chlorose qui ont été attribués à ce polluant. La croissance radiale de ces peuplements a été comparée à celle de peuplements

de la même région dans des zones non polluées. Des pertes d'accroissement depuis 1965 ont été mises en évidence chez les arbres dépérissants.

Bien que ces observations ne prouvent pas définitivement d'éventuelles relations "de cause à effet", l'hypothèse d'atteintes aux peuplements forestiers par certains polluants, dont l'ozone est le plus probable, est de plus en plus confortée.

6. Conclusions

Cette étude a mis en évidence les interactions qui existent entre les effets du milieu et ceux du climat sur la croissance radiale. Du point de vue méthodologique, l'utilisation de données en surface terrière procure davantage de résultats interprétables que les largeurs de cerne.

Le niveau moyen d'accroissement en surface terrière, comme celui de la croissance en hauteur, dépend des deux principaux facteurs du milieu que sont l'eau et la température. Les possibilités d'alimentation en eau sont prépondérantes, comme l'ont montré les caractéristiques stationnelles telles que la topographie, le substrat, la profondeur ou le type de sol. Une réserve en eau importante dans le sol conditionne favorablement la croissance, alors que la richesse minérale ne semble pas limitante. L'analyse de la végétation a permis d'exprimer le rôle de l'eau plus nettement que toutes les caractéristiques précédentes, ce qui confirme l'intérêt des aspects phytoécologiques dans les études dendroécologiques. Les différents types de stations n'ont pas le même niveau moyen de croissance, et celui-ci n'a pas suivi la même évolution depuis le siècle dernier. En effet, certains dépérissements déclenchés par des stress climatiques ont été amplifiés par des conditions stationnelles défavorables, essentiellement en relation avec l'économie de l'eau dans le sol. La perte de vigueur des arbres s'est alors traduite par des défoliations, éventuellement précédées de jaunissement. Au sein des régions susceptibles de subir des taux d'ozone non négligeables, certains jaunissements correspondent à une augmentation des effets négatifs des stress climatiques sur la croissance radiale, depuis 15 à 20 ans.

L'évolution de la croissance au cours du temps est dépendante des conditions de concurrence entre les arbres. En particulier, l'expression de la tendance à long terme est différente chez les arbres prédominants et chez les arbres plus dominés. De même, le traitement sylvicole appliqué aux peuplements pendant les 100 ou 150 dernières années a nettement conditionné l'allure de l'évolution de la croissance. Les futaies jardinées ont montré une tendance parfaitement régulière depuis 1860 jusqu'en 1988 ; les futaies régulières ont subi un net ralentissement de la tendance depuis environ 1930, qui serait vraisemblablement dû à une lente fermeture des peuplements. Par conséquent, bien qu'une lente amélioration de la sylviculture soit probablement responsable d'une partie de la tendance à long terme, il semblerait que la sylviculture ne soit pas à l'origine de cette tendance. Les données morphologiques relevées sur les arbres indiqueraient au contraire que les prélèvements ont été insuffisants sur les bonnes stations (en futaie régulière). L'allure de l'évolution des peuplements traités en futaie régulière est très similaire à celle de l'ensemble des sapinières vosgiennes, qui sont pour la plupart également des peuplements réguliers.

Les données relatives aux conditions de concurrence entre les arbres d'un peuplement ont révélé une importante composante sylvicole du dépérissement, comme dans les Vosges (Becker et Lévy, 1988). Il est possible d'intervenir sur celle-ci par le jeu d'éclaircies plus importantes et régulières au sein des peuplements, notamment sur les types de station sensibles aux sécheresses : Hêtraie à Laïches typique, Hêtraie à Tilleul, Hêtraie à Adénostyle, Hêtraie à Erable neutrophile ou Pessière à Doradille.

III. ETUDE DENDROCLIMATOLOGIQUE

1. Introduction

Les effets des variations climatiques sur la végétation ont été mises en évidence qualitativement depuis de nombreuses années, notamment chez les arbres forestiers : aux Etats-Unis (Douglass, 1919 *in* Fritts, 1976) et en Europe (Pourtet et Tanton, 1948 ; De La Fouchardière, 1949 ; Lachaussée, 1949 ; Fourchy, 1951).

En ce qui concerne le Jura, Primault (1953) a tenté de lier quantitativement, mais sans méthodes statistiques, l'accroissement de l'Epicéa avec les données climatiques.

Les années marquées par des événements climatiques inhabituels (grands froids ou sécheresses intenses et longues) sont généralement défavorables pour la croissance des arbres (tab. 11). En effet, la courbe de croissance et les courbes climatiques présentent certaines similitudes dans leurs variations interannuelles (fig. 102 et 103).

Cependant :

--- un événement climatique défavorable ne produit pas systématiquement une mauvaise croissance. Par exemple, les années suivantes ont permis une croissance relativement normale :

1940 : froid en janvier, sécheresse en mai et août
 1944 : sécheresse en avril, mai et août
 1947 : sécheresse de mai à septembre
 1959 : sécheresse en mai, juillet, août et septembre
 1983 : forte sécheresse en juillet
 1984 : sécheresse en avril, juillet et août
 1985 : froid en janvier
 1987 : froid en janvier ;

--- les années pendant lesquelles la croissance a été faible ne correspondent pas obligatoirement à de mauvaises années climatiques : 1935, 1948, 1960, 1964, 1978, 1979...

Ce dernier cas, plus rare, correspond aux périodes de crises pendant lesquelles le climat était favorable et la croissance réduite. Cette observation est une première indication de l'existence d'arrière-effets d'une ou plusieurs années difficiles sur la croissance des années suivantes. La perte de vitalité subie par les arbres lors des stress climatiques ne leur a pas permis de retrouver une croissance normale dès que le climat est redevenu favorable. Ces arrière-effets pourraient également expliquer que les corrélations brutes entre les séries climatiques et la référence soient non significatives (tab. 12). Les trois exceptions observées dans le tableau ne sont pas dues aux variations interannuelles mais à la tendance à long terme existant au sein des données climatiques.

DATE	CROISSANCE réduite	PRÉCIPITATIONS TOTALES ANNUELLES				TEMPÉRATURE MOYENNE JANVIER-FÉVRIER			
		BESANCON 1099 mm	NEUCHÂTEL 963 mm	GENÈVE 895 mm	BALE 786 mm	BESANCON	NEUCHÂTEL	GENÈVE	BALE
		P < 900 mm	P < 860 mm	P < 800 mm	P < 670 mm	T < 0° C	T < -1,5° C	T < 0° C	T < -1° C
1900	X					X	X	X	X
1901									
1902									
1903			X		X				
1904			X	X	X				
1905								X	
1906		X	X	XX	X				
1907	X	X	X			X		X	X
1908				X					
1909						X	X	X	X
1910									
1911	X	XX		X	X				
1912									
1913									
1914								X	
1915									
1916									
1917						X	X	XX	
1918									
1919									
1920									
1921		XX	XXX	XXX	XXX				
1922	XXX								
1923	X		X						
1924	X			X					X
1925				X					
1926									
1927									
1928									
1929		XX	XXX	XX	X	XX	XXX	XXX	XXX
1930									
1931									
1932									X
1933	X	X							
1934	X			X					
1935	X								
1936									
1937									
1938				X					
1939									
1940						X	X	X	X
1941			X	X					
1942			X	X		XX	XXX	XX	XXX
1943					X				
1944									
1945	X	X	X	X	X				
1946									
1947			X		XXX	X	X	X	X
1948	XXX								
1949	XXX	XX	XX	X	XXX				
1950	XX								
1951									
1952	X					X		X	
1953	X	X	XXX	X	XXX				
1954	X					X			X
1955									
1956	XXX			X		XX	XX	XX	XXX
1957	X		X						
1958		X	X						
1959									
1960	X								
1961		X		X					
1962	XXX		X	X	X				
1963	XX					XX	XXX	XXX	XXX
1964	XX	XX		X	X				
1965	XX							X	
1966	X								
1967									
1968									
1969									
1970									
1971				X	X				
1972		X	X	X	X				
1973		X	XX	X					
1974	X								
1975									
1976	XXX		XX		XXX				
1977									
1978	X								
1979	XX								
1980	X								
1981								X	
1982									
1983									
1984									
1985					XX	X	X	XX	XX
1986	X		X			X			X
1987						X			
1988									
1989					X				
1990									

Tab. 11. Pour quatre stations météorologiques, dates auxquelles : (1) la croissance a été réduite (X) ou très réduite (XXX) ; (2) les précipitations faibles (X) ou très faibles (XXX) ; (3) les températures basses (X) ou très basses (XXX).

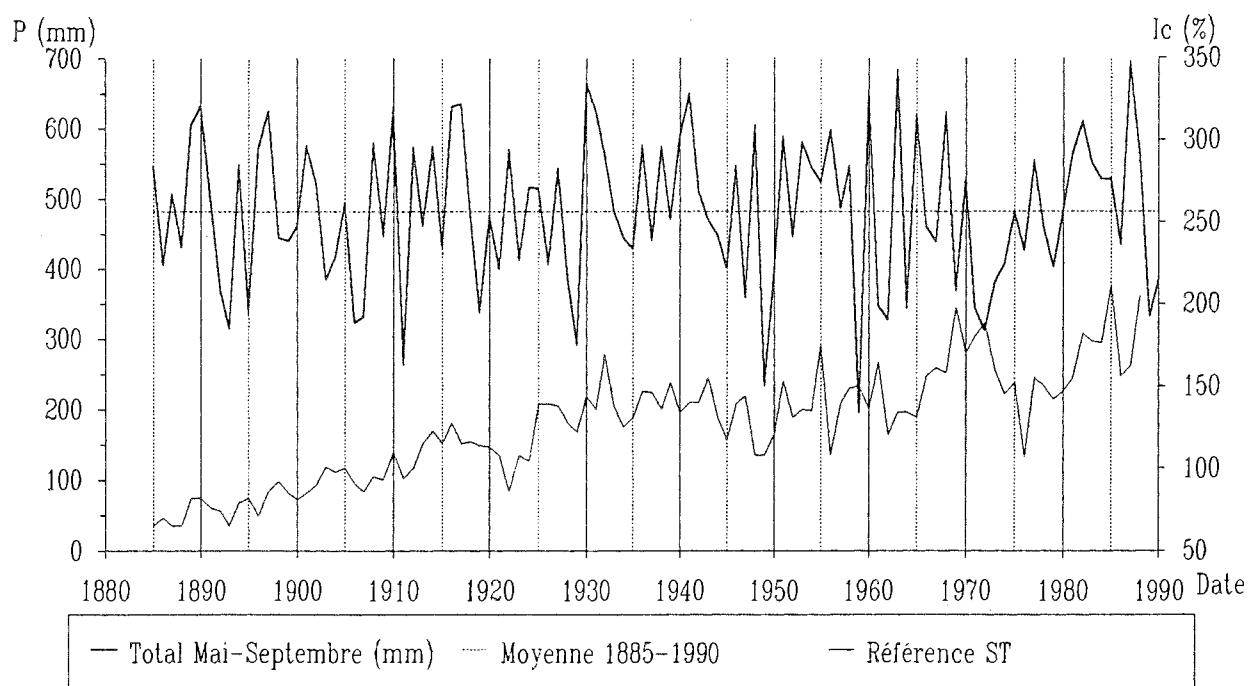


Fig. 102. Evolution de la pluviométrie cumulée de mai à septembre pour la station météorologique de Besançon (311 m d'altitude), moyenne sur l'ensemble de la période et évolution moyenne des indices de croissance.

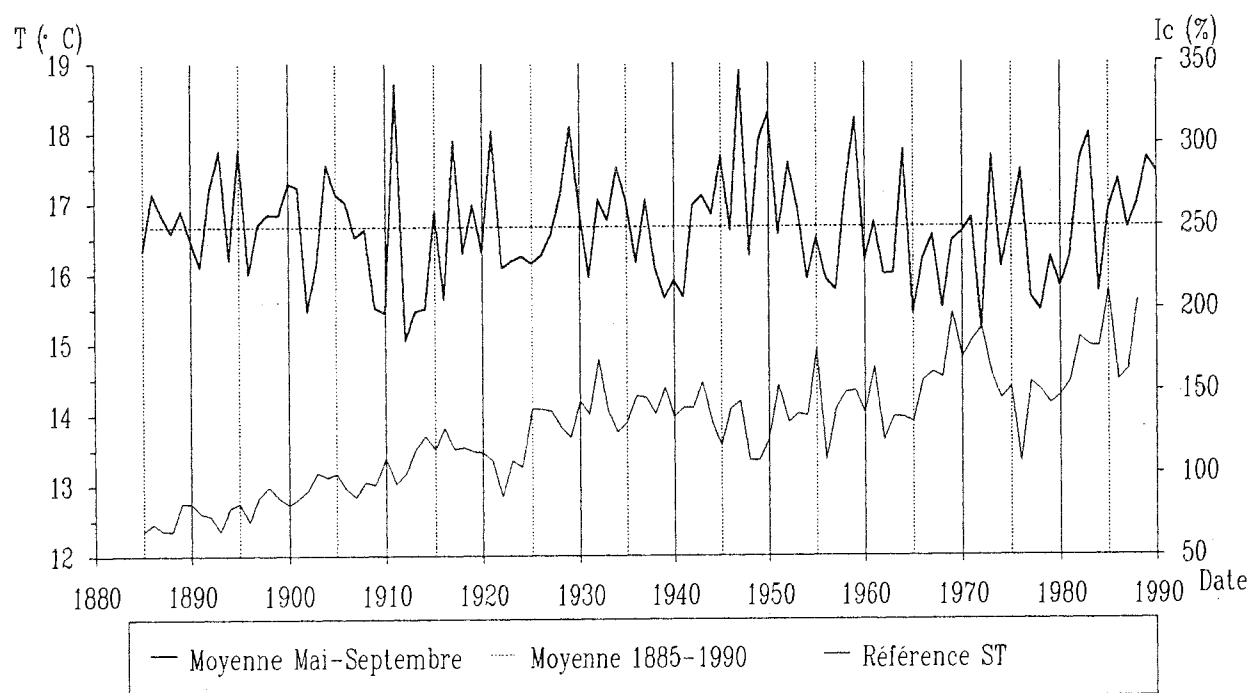
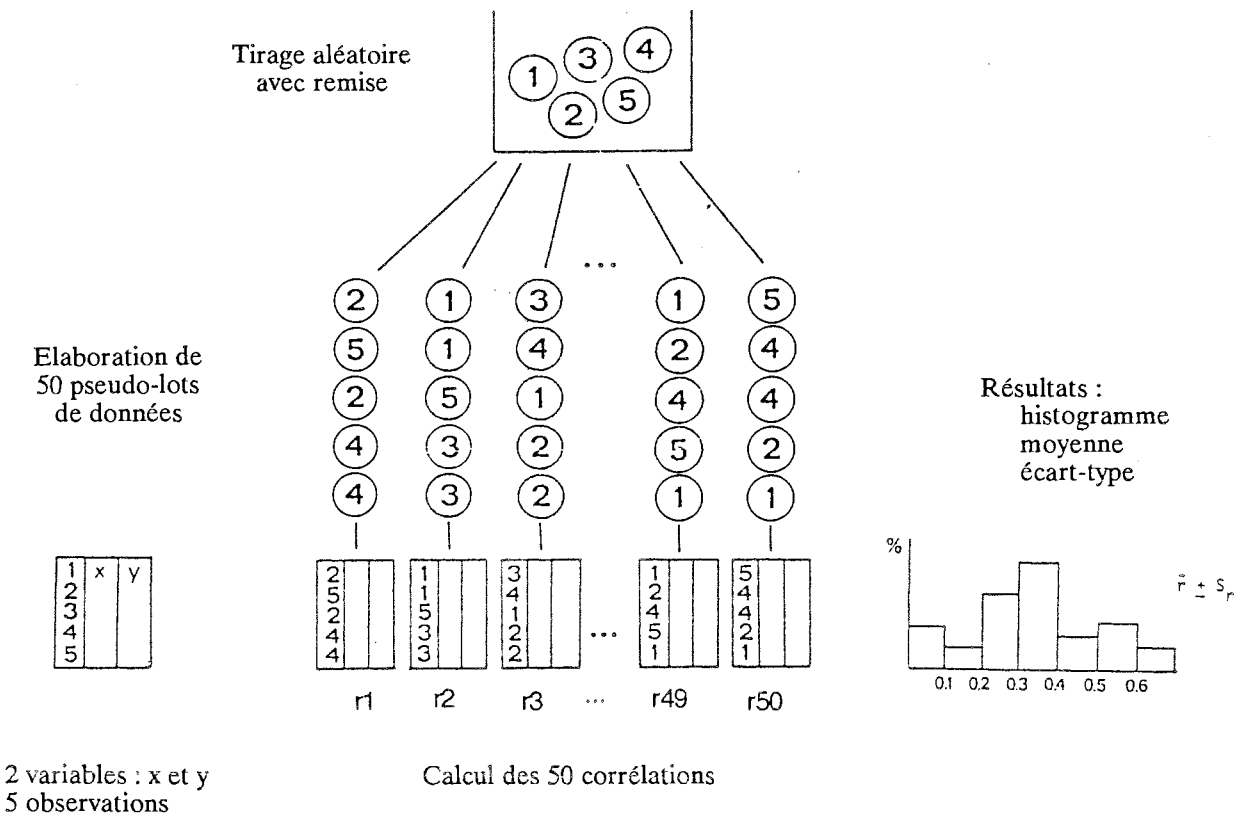


Fig. 103. Evolution de la température moyenne de mai à septembre pour la station météorologique de Besançon, moyenne sur l'ensemble de la période et évolution moyenne des indices de croissance.

		Besançon		Bâle		Neuchâtel		Genève	
Corrélations avec la courbe de référence brute en surface terrière	P annuelle	0,101	NS	0,130	NS	0,161	NS	0,073	NS
	T annuelle	0,175	NS	0,499	***	0,393	***	0,155	NS
	P Mai-Septembre	0,085	NS	0,094	NS	0,126	NS	0,040	NS
	T Mai-Septembre	-0,061	NS	0,227	*	0,103	NS	-0,091	NS
Corrélations avec la courbe de référence "aplatie" (grâce à un ajustement polynomial en x ³)	P annuelle	0,107	NS	0,132	NS	0,132	NS	-0,013	NS
	T annuelle	0,067	NS	0,024	NS	0,019	NS	0,070	NS
	P Mai-Septembre	0,091	NS	0,133	NS	0,159	NS	0,091	NS
	T Mai-Septembre	-0,037	NS	0,002	NS	-0,030	NS	-0,016	NS

Tab. 12. Coefficients de corrélation entre les séries climatiques de quatre stations et les indices de croissance avec ou sans tendance à long terme. NS : non significatif à 5 % ; * : significatif à 5 % ; *** : significatif à 1 %.



2. Méthodes

S'il est acquis, au départ de toute analyse dendroclimatologique, que la séquence des cernes enregistre les variations du climat, il est également certain qu'elle enregistre aussi d'autres influences. Cependant, l'isolement du signal climatique peut être réalisé grâce à deux caractéristiques majeures du facteur climatique : sa variation aléatoire dans le temps, et son intervention à une échelle spatiale qui le rend commun à tout les individus d'une même région (Tessier, 1984 ; Tessier, 1986b).

2.1. Régressions progressives

Les modélisations ont été réalisées en effectuant des régressions progressives pas-à-pas (Tomassonne *et al.*, 1983) afin de déterminer la "fonction de réponse" de l'arbre au climat (Fritts, 1976 ; Kienast *et al.*, 1987 ; Serre-Bachet, 1987 ; Serre-Bachet *et al.*, 1987 ; Becker, 1989 ; Tessier, 1989). Le principe repose sur l'introduction successive de variables climatiques dans une équation linéaire pour expliquer une série de croissance radiale. A chaque étape k , le pourcentage de variance expliquée est calculé, et les résidus de la régression sont analysés grâce au test F en utilisant la table de Snedecor (Becker, 1989) :

$$F = (SCR_k - SCR_{k-1}) / S^2$$

SCR_k = somme des carrés des résidus à l'étape k
 SCR_{k-1} = somme des carrés des résidus à l'étape $k-1$
 S^2 = $SCR_k / (n - k - 1)$
 n = nombre d'années analysées.

Le F partiel est significatif, au seuil de 5 %, s'il est supérieur à 4. Afin de pouvoir comparer l'importance de chaque variable d'un modèle vis-à-vis de la croissance, et pour tenir compte des différences d'unités, le "poids relatif" de chacune d'elles a été calculé. Celui-ci indique la variation absolue de l'indice de croissance quand la variable considérée varie d'un écart type.

2.2. Méthode "bootstrap"

Il s'agit d'une technique récente destinée à estimer les paramètres d'une population dont la distribution est inconnue (Efron, 1979 *in* Guiot, 1990a). Le principe repose sur le rééchantillonnage des observations de manière à élaborer des pseudo-lots de données sur lesquels l'estimation des paramètres statistiques est réalisée. La figure 104 illustre la méthode appliquée à l'estimation d'un coefficient de corrélation. Dans le cas d'une régression, cette méthode est intéressante quand les résidus n'ont pas une distribution normale, s'ils sont autocorrélés ou si le lot de données est peu important.

Dans le cas de notre étude, les données étaient disponibles entre 1891 et 1988, soit sur 98 ans. La régression qui a permis de calculer le modèle de fonction de réponse a été estimée en tirant au hasard 98 données (selon une loi uniforme avec remise) qui ont constitué un pseudo-lot de données. Cette pseudo-série a ensuite été utilisée pour estimer les coefficients de régression du modèle. L'opération a été répétée 50 fois afin d'obtenir des résultats fiables. Les variables contenues dans le modèle sont donc toujours les mêmes lors des 50 répétitions. Finalement, la moyenne de chaque coefficient de régression et son écart type ont pu être calculés de même que le coefficient standardisé de chaque variable et son écart type. Le coefficient standardisé est obtenu à partir des données centrées et réduites, ce qui permet de s'affranchir des différences d'unités et de variance entre les variables du modèle, et autorise la comparaison des coefficients de régression.

La fonction de réponse élaborée pour la sapinière jurassienne a été évaluée à l'aide du logiciel PPPHALOS (Programmes en Paléoclimatologie : Prévion des Hiatus et Analyse des Liens entre Observations et entre Séries) (Guiot, 1990b).

2.3. Prise en compte des tendances à long terme

La série à expliquer est la courbe de référence, en indices de surface terrière. Les séries climatiques sont les moyennes mensuelles de températures, les totaux mensuels de précipitations ou les bilans hydriques mensuels.

Deux voies ont été explorées pour tenir compte des tendances à long terme constatées sur la courbe de référence et sur la plupart des séries climatiques :

- la concentration en gaz carbonique dans l'atmosphère a été ajoutée à l'ensemble des variables climatiques (Neftel *et al.*, 1985 ; Keeling, 1986) ;
- les tendances à long terme, sur la série à expliquer et sur les séries explicatives, ont été supprimées en testant plusieurs transformations mathématiques.

3. Données climatiques

3.1. Stations météorologiques

L'analyse des relations entre la croissance des sapins du Jura et les conditions climatiques régnant sur le massif nécessitait :

--- de disposer de données climatiques provenant d'une ou plusieurs stations au sein du massif ou à proximité. Les résultats des régressions sont indépendants des valeurs absolues prises par les variables et ne dépendent que des variations interannuelles, ce qui permet l'emploi des données de stations assez éloignées du massif tant qu'elles restent soumises au même macroclimat. En effet, le décalage des valeurs absolues des températures et des précipitations ne modifie que très peu le sens des variations interannuelles (fig. 105) ;

--- de ne retenir que les stations disposant de séries complètes et homogènes de mesures de température et de pluviométrie depuis la fin du 19^{ème} siècle.

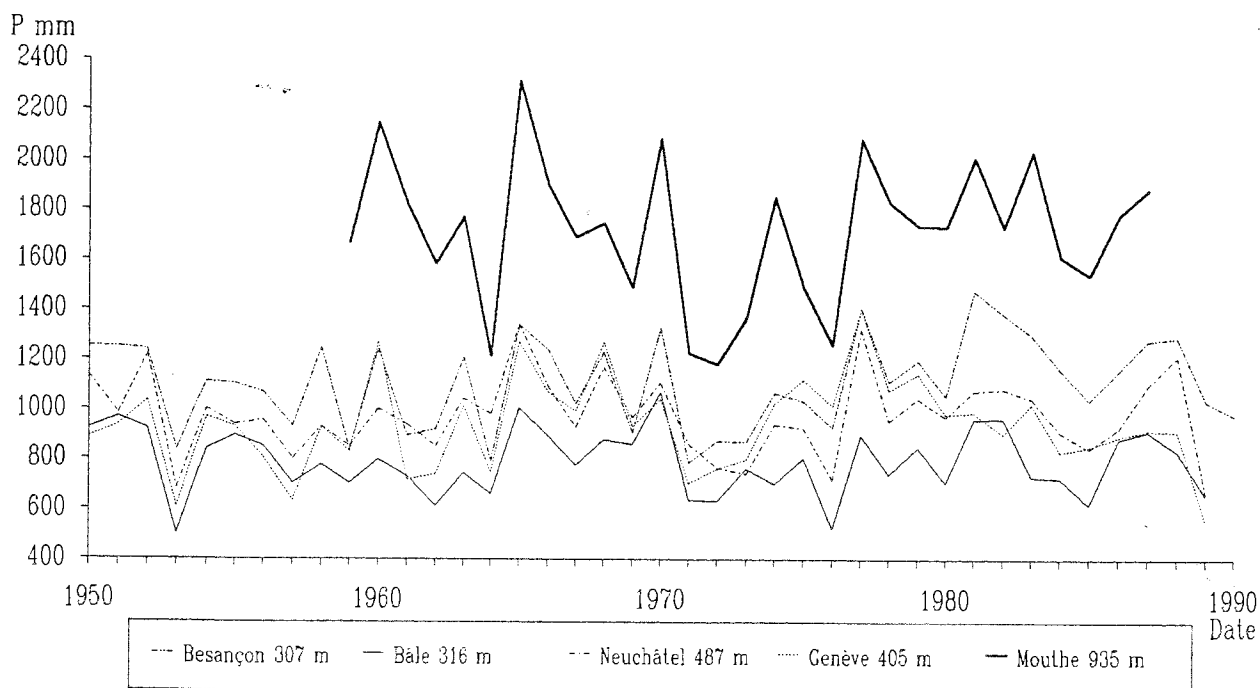


Fig. 105. Evolution des précipitations totales annuelles sur 4 stations de basse altitude et une station sur le massif montagneux (Mouthe).

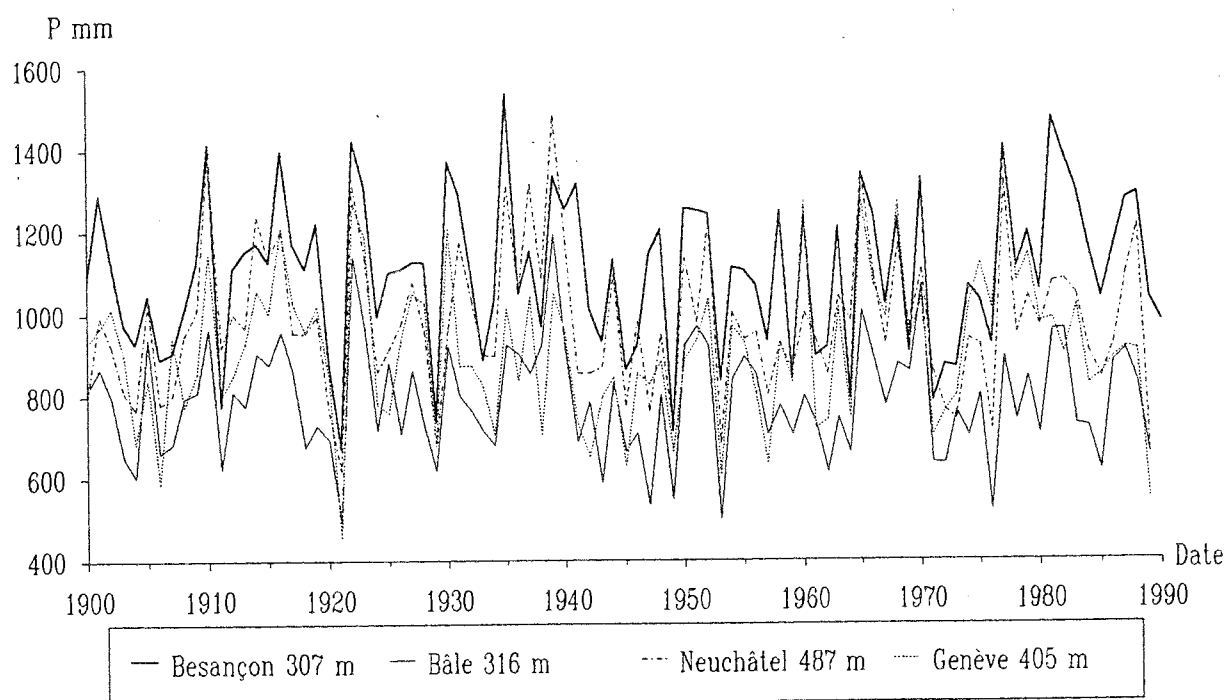


Fig. 106. Evolution des précipitations totales annuelles sur quatre stations météorologiques encadrant le Jura.

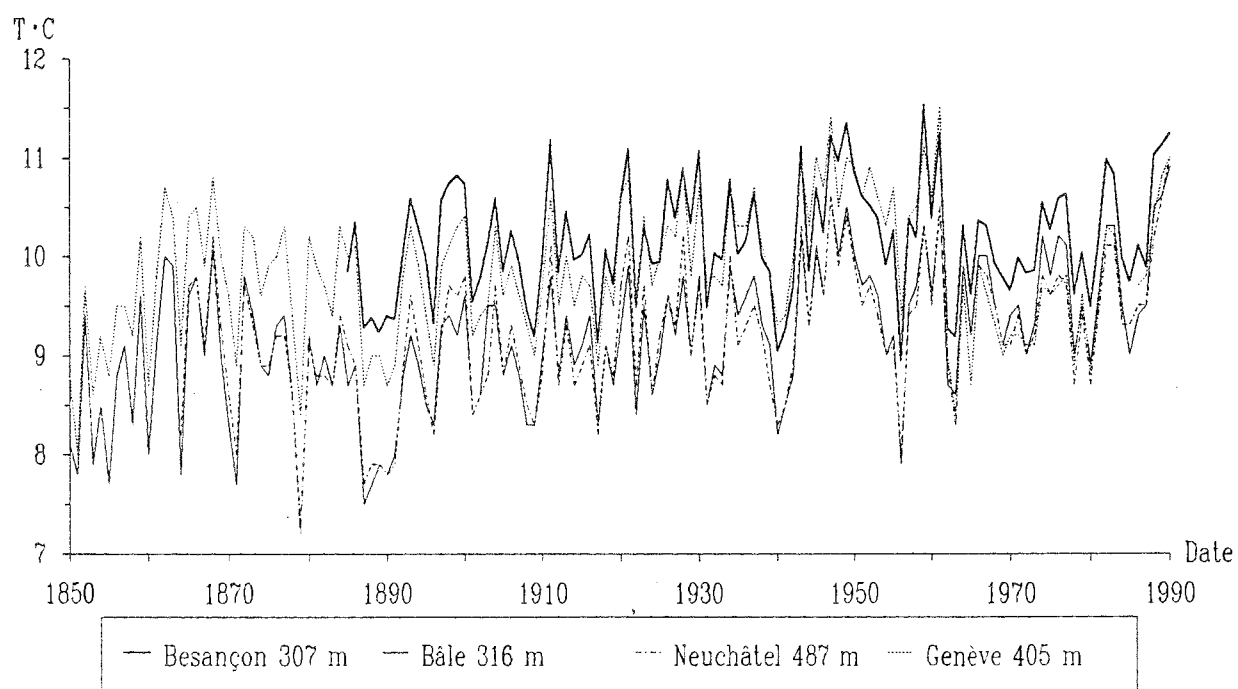


Fig. 107. Evolution des températures moyennes annuelles sur quatre stations météorologiques.

Les données fournies par O.U. Bräker (extraites de la base de données climatiques internationale "CDIC numeric data collection NDP-0122, TR017 climatic data for northern hemisphere land areas, 1851-1980, by Bradley R.S., Kelly P.M., Jones P.D., Goodess C.M., Diaz H.F., 1985"), par les services de la Météorologie Nationale et par l'Office de Météorologie Suisse ont permis de répertorier plusieurs stations susceptibles de convenir : Bâle, Besançon, Bevers, Genève, Levier, Lyon, Maïche, Mouthe, Neuchâtel, Pontarlier, Saint-Hippolyte, Saint-Imier... Après élimination des stations qui présentaient des séries trop courtes ou avec des données manquantes, nous avons retenu 4 stations. Le tableau suivant indique les dates de début et de fin pour chaque série disponible :

Station	Précipitations (Totaux mensuels)	Températures (Moyennes mensuelles)
Besançon	1885-1990	1885-1990
Bâle	1861-1989	1842-1990
Neuchâtel	1856-1989	1864-1990
Genève	1864-1989	1753-1990

3.2. Séries climatiques

3.2.1. Précipitations et températures

Les précipitations totales annuelles et les températures annuelles moyennes, calculées sur l'ensemble des données disponibles, sont les suivantes :

1098 mm/an et 10,16 °C à Besançon ;
 786 mm/an et 9,13 °C à Bâle ;
 962 mm/an et 9,20 °C à Neuchâtel ;
 895 mm/an et 9,32 °C à Genève.

Les figures 106 et 107 confirment les variations synchrones des précipitations et des températures sur tout le pourtour du massif. Le tableau 13 donne les corrélations entre les quatre séries. Les quatre stations sont très fortement corrélées entre elles d'une part pour les précipitations, et d'autre part pour les températures. Les précipitations et les températures d'une même station sont corrélées négativement entre elles, surtout lorsque l'on ne considère que la saison de végétation (mai à septembre).

En raison de la disponibilité de données exploitables provenant de trois stations proches du massif, la station de Bâle, plus éloignée, n'a pas été utilisée lors des modélisations climatiques.

3.2.2. Climat moyen

Les températures moyennes des stations de Besançon, Neuchâtel et Genève sont presque identiques au cours de l'année (fig. 108). Par contre, les précipitations ne sont pas réparties de la même manière. En effet, le massif est une barrière pour les vents dominants du sud-ouest qui apportent l'essentiel des précipitations. Cet effet de foehn diminue nettement les précipitations en hiver et au printemps à Neuchâtel, par rapport à Besançon qui est située sur l'autre versant du Jura (fig. 109). Les sommets les plus élevés de la chaîne sont situés immédiatement à l'ouest de Genève, ce qui se traduit par une forte diminution des précipitations toute l'année. Le versant suisse du Jura est donc nettement moins arrosé que le versant français.

Corrélations 1885-1988		Précipitations				Températures			
		Bes.	Bâle	Neuch.	Genève	Bes.	Bâle	Neuch.	Genève
Précipitations	Besançon		0,717	0,753	0,712	-0,254	-0,119	-0,225	-0,183
	Bâle	0,717		0,802	0,612	-0,272	-0,150	-0,244	-0,167
	Neuchâtel	0,753	0,802		0,694	-0,241	-0,085	-0,207	-0,153
	Genève	0,712	0,612	0,694		-0,204	-0,084	-0,200	-0,281
Températures	Besançon	-0,254	-0,272	-0,241	-0,204		0,865	0,907	0,844
	Bâle	-0,119	-0,150	-0,085	-0,084	0,865		0,952	0,720
	Neuchâtel	-0,225	-0,244	-0,207	-0,200	0,907	0,952		0,802
	Genève	-0,183	-0,167	-0,153	-0,281	0,844	0,720	0,802	

Tab. 13. Corrélations entre les précipitations et les températures des quatre stations météorologiques sur la période 1885-1988.

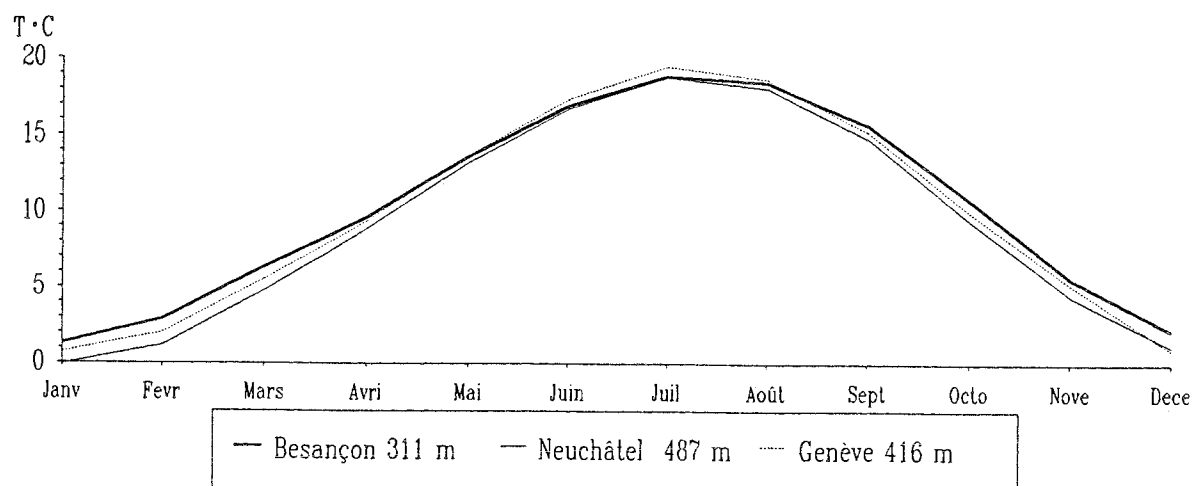


Fig. 108. Températures moyennes au cours de l'année sur trois stations météorologiques pour la période 1885-1990.

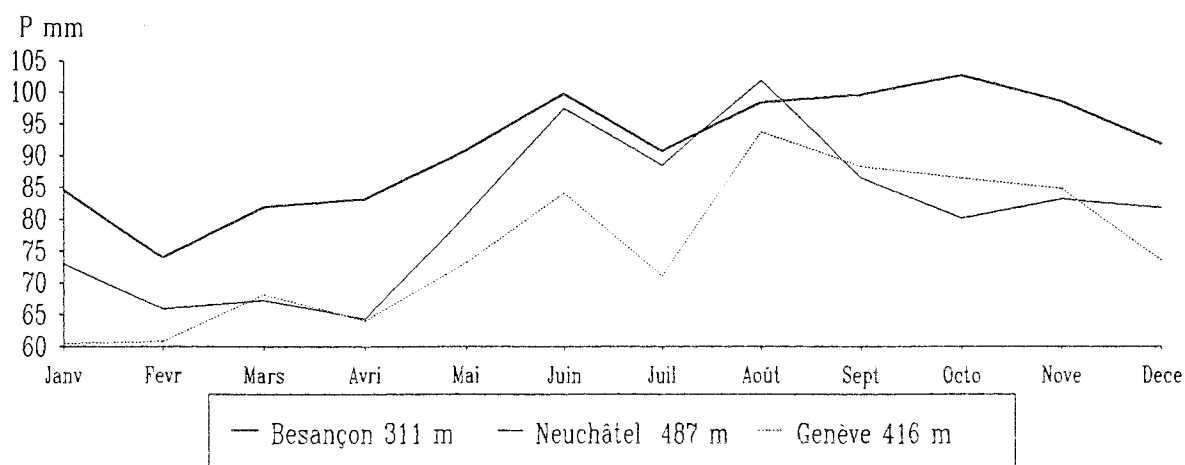


Fig. 109. Précipitations totales mensuelles moyennes au cours de l'année sur trois stations météorologiques pour la période 1885-1990.

3.2.3. Tendances à long terme

La disponibilité de plusieurs longues séries de températures et de précipitations dans le Nord-Est, l'Est et près de la frontière franco-suisse a permis de détecter de nombreuses dérives à long terme (tab. 14). Les températures moyennes annuelles ont augmenté significativement sur toutes les stations, à l'exception de celle de Nancy. Le réchauffement est surtout marqué pendant la saison froide (octobre à mars). Les précipitations totales annuelles sont également en augmentation depuis le siècle dernier sur toutes les stations, mais cette tendance n'est significative que pour les données de Genève. L'observation des tendances pour chaque mois a montré que les précipitations ont significativement augmenté au cours des mois de janvier et février, voire décembre et mars à Genève. Par contre, le mois d'octobre est significativement plus sec sur l'ensemble de la région.

Tendances entre 1860 et 1989														Evolution entre 1880 et 1990	
/	: tendance croissante non significative au seuil de 10 %														
\	: tendance décroissante non significative au seuil de 10 %														
\\	: tendance décroissante significative au seuil de 0,1 à 10 %														
///	: tendance croissante significative au seuil de 0,1 à 10 %														
0	: pas de tendance														
Station	TEMPERATURE													ANNEE	• C
	Jan	Fev	Mar	Avr	Mai	Juin	Juil	Août	Sep	Oct	Nov	Dec			
Besançon	///	/	///	\	\	\	/	/	/	///	/	/	///	0,44	
Neuchâtel	///	/	///	0	/	\	/	/	/	///	///	///	///	0,77	
Genève	///	/	///	\	/	\	\	0	/	///	///	///	///	0,55	
Bâle	///	///	///	/	///	\	///	///	///	///	///	///	///	0,99	
Strasbourg	/	/	/	\	\	\	0	///	///	///	/	/	///	0,44	
Nancy	/	/	/	\\	\\	\\	\\	\	/	///	/	/	\		
Station	PRECIPITATIONS													ANNEE	mm
	Jan	Fev	Mar	Avr	Mai	Juin	Juil	Août	Sep	Oct	Nov	Dec			
Besançon	///	///	\	/	/	/	\\	\	\	\\	/	\	/	85,3	
Neuchâtel	///	///	/	\	\	\	\	/	\	\\	/	/	/		
Genève	///	///	///	\	\	/	\	\	/	\\	/	///	///		
Bâle	/	///	/	/	///	\	/	/	\\	\\	/	/	/		
Strasbourg	///	///	0	///	///	///	\	///	0	\	/	\	///		
Nancy	///	///	/	0	///	/	\\	/	\	\\	\	\	/	83,9	

Tab. 14. Tendances à long terme au sein des séries de données climatiques sur 6 stations météorologiques du Nord-Est et de l'Est de la France, ou proches de la frontière franco-suisse.

Il est délicat de relier toutes ces tendances à long terme avec des modifications du climat car certaines séries ne sont pas parfaitement homogènes. Les déplacements locaux des postes météorologiques ont pu modifier légèrement les valeurs absolues des données climatiques. La station de Neuchâtel est restée constamment sur le même site. Celle de Besançon est installée depuis 1885 sur la colline de la Bouloie qui domine la ville. Depuis 1945, elle a été déplacée de 50 m horizontalement et les appareils de mesure ont changé, mais cela ne semble pas avoir provoqué d'hétérogénéité significative dans la série de mesures. Les stations de Genève et de Bâle ont subi certains remaniements (Primault, communication personnelle). Celle de Genève a été déplacée d'un site proche de la ville vers l'aéroport international de Genève-Cointrin en 1961. A cela semble correspondre une baisse des températures mesurées (fig. 107) ; cependant, cette "chute" brutale des températures se constate également à Besançon bien que cette station n'ait pas subi de modifications à la même date. Pour préciser la réalité des tendances, les données de la station de Mont-Soleil ont également été utilisées. Cette station présente le double intérêt d'être située à 1183 m, au-dessus de Saint-Imier (Suisse) et en dehors de toute influence d'un éventuel réchauffement urbain, et d'être

homogène. La température moyenne annuelle montre une nette tendance croissante depuis le début du 20ème siècle : + 0,81 °C entre 1880 et 1990.

Des tendances similaires ont été observées sur des séries climatiques issues de stations météorologiques de la région de Bade-Wurtemberg (Fischer et Konner, 1989) : les précipitations annuelles ont augmenté de 30 à 170 mm (voire 478 mm !), et les températures annuelles de 0,1 à 0,8 °C en 100 ans.

Les modifications du climat observées à l'échelle de l'hémisphère nord (fig. 110 ; Bach, 1985 ; Jones *et al.*, 1986 ; Harrington, 1987 ; Jones *et al.*, 1990) semblent assez bien reflétées par les séries de mesures effectuées dans la région du Jura. Elles se traduisent par une augmentation des températures moyennes de l'ordre de 0,5 à 1 °C, surtout entre octobre et mars, et moins nettement, par une augmentation des précipitations en janvier et février.

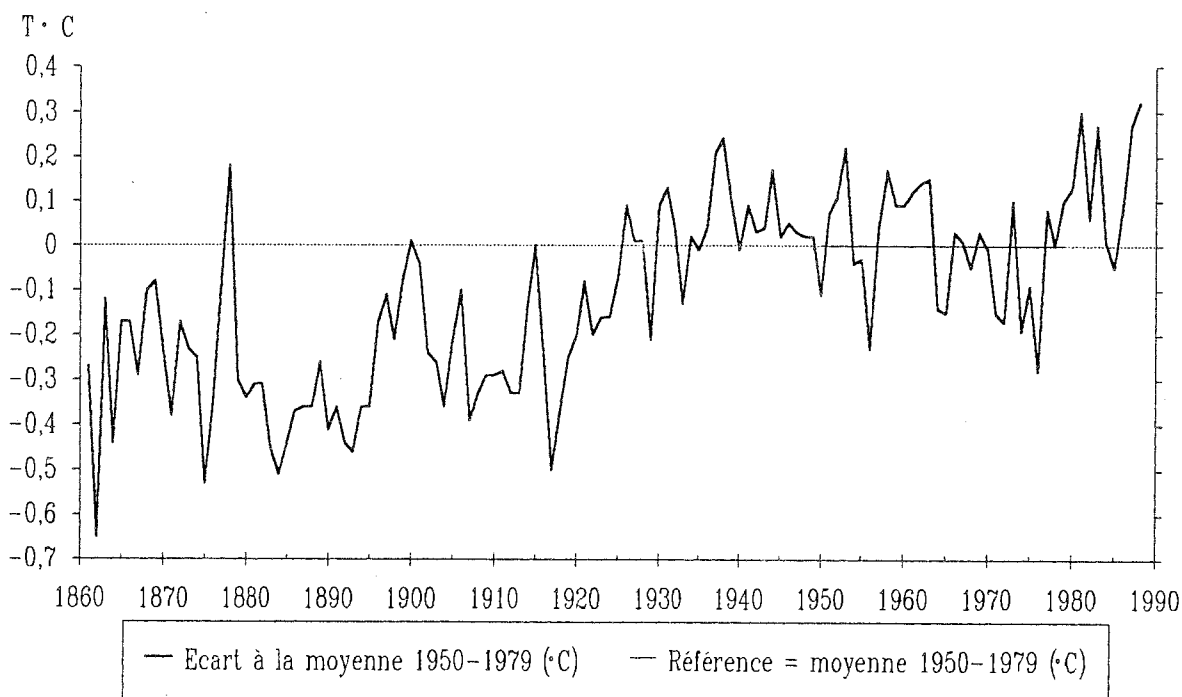


Fig. 110. Evolution des températures moyennes annuelles de l'hémisphère Nord : écarts à la moyenne 1950-1979 (Jones *et al.*, 1990).

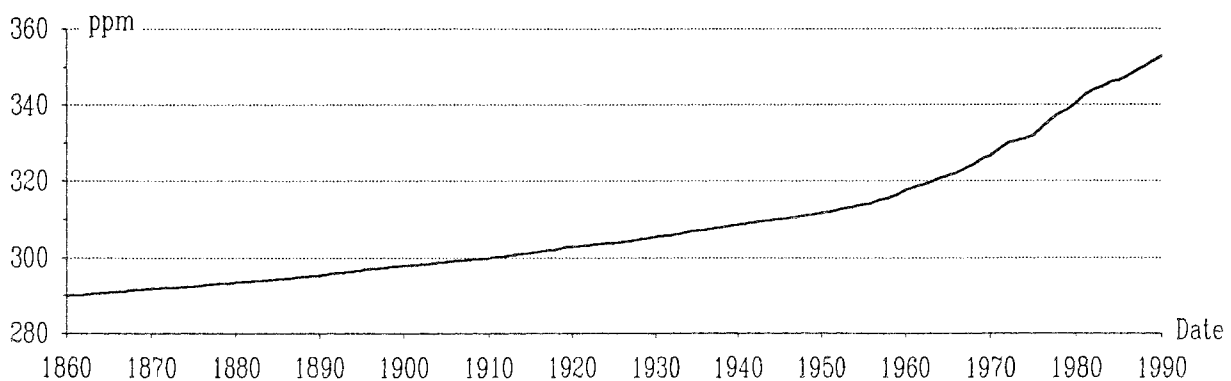


Fig. 111. Evolution du taux de gaz carbonique dans l'atmosphère (Neftel *et al.*, 1985 ; Keeling, 1986).

4. Modélisation de la croissance radiale

4.1. Variables

Les variables utilisées dans les régressions ont été :

--- $\ln CO_2$: logarithme de la concentration en gaz carbonique atmosphérique. Le logarithme est utilisé pour limiter le poids des fortes concentrations depuis 1960 (fig. 111) ;

--- les précipitations totales mensuelles. Elles ont été symbolisées comme il est indiqué ci-dessous sur quelques exemples. Les régressions étaient calculées soit sur les 12 mois de l'année, soit seulement sur certains mois (pour certains essais, les mois de novembre à mars étaient exclus volontairement des données).

* OP1 : "0" indique l'année de formation du cerne (année n) ; "P1" = total des précipitations pour le mois de janvier ;

* 2P3 : total des précipitations du mois de mars 2 ans avant l'année de formation du cerne (année n-2) ;

--- les températures moyennes mensuelles :

* 0LT1 : logarithme (L) de la température (T) du mois de janvier de l'année de formation du cerne (+ 11 °C pour la rendre toujours supérieure à zéro). Le logarithme amplifie l'effet dépressif des très basses températures ;

* 5T8 : température moyenne du mois d'août 5 années avant l'année d'élaboration du cerne ;

--- les bilans hydriques. Par exemple, "3BH6" est le bilan hydrique du mois de juin de l'année n-3. Les bilans hydriques ont été calculés selon l'équation : $BH = P - ETP$

P : total mensuel des précipitations ;

ETP : évapotranspiration potentielle du mois considéré. Elle est calculée à l'aide de la formule de Thornthwaite (1948) : $ETP = 16 \times D \times ((10 \times tmoy)/I)^a$ où "tmoy" est la température moyenne du mois (degrés °C) ;

$$I = \sum_{1}^{12} (tmoy/5)^{1,514}$$

$$a = 0,016 I + 0,5 \text{ ou } a = 0,49 + 1,79.10^{-2} I - 7,71.10^{-5} I^2 + 6,75.10^{-7} I^3$$

D = coefficient correcteur qui dépend de la latitude et du mois (annexe 15).

Le bilan hydrique mensuel est une variable synthétique, positive ou négative, liée aux variations de l'humidité du sol. La figure 112 donne son évolution au cours de l'année à Besançon. Les mois de juin, juillet et août sont déficitaires à cette faible altitude (307 m).

4.2. Résultats

4.2.1. Modélisations à partir des données de Besançon (1885-1988)

Les données de la station de Besançon ont été analysées et contrôlées par les services de la Météorologie Nationale et présentent une bonne homogénéité.

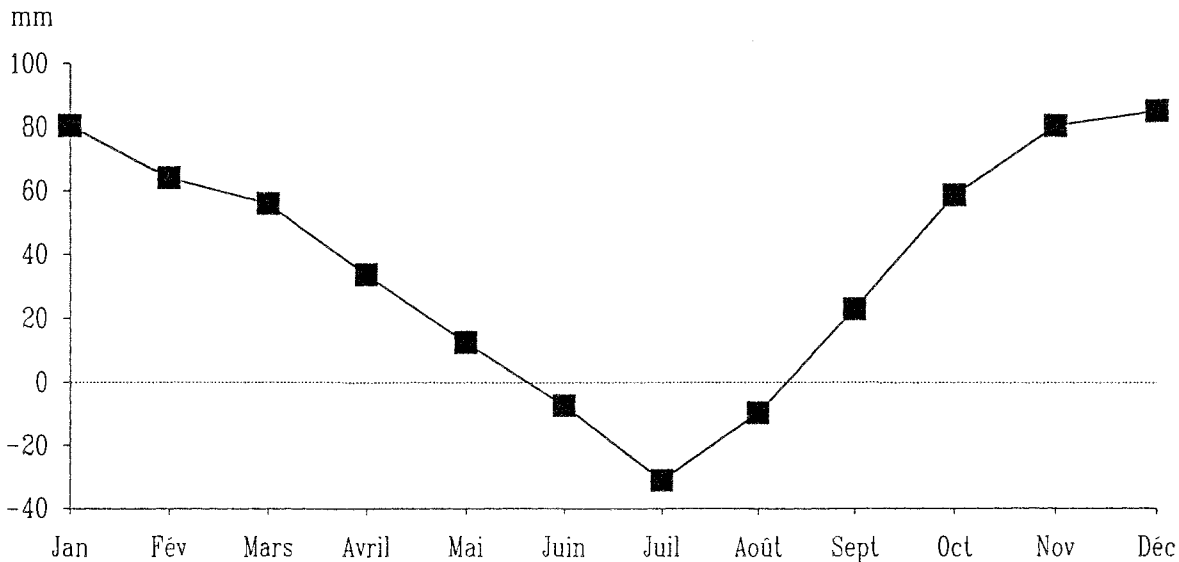


Fig. 112. Evolution du bilan hydrique au cours de l'année à Besançon. Moyenne sur la période 1885-1988.

A. Modélisations à partir des données brutes

Le premier modèle calculé a inclu la concentration en CO_2 et 20 variables climatiques correspondant aux années n à $n-4$ (modèle n° 1, non présenté). Il exprimait 82,6 % de la variance. Le second modèle a été élaboré à partir des mêmes variables de départ, mais sans le CO_2 (modèle n° 2, non présenté). Il exprimait une part plus faible de la variance (77,5 %) avec 27 variables. Ceci montre que la très forte tendance à long terme de la croissance radiale est bien prise en compte à l'aide de la concentration en CO_2 , car les deux données suivent des évolutions semblables. Les variables climatiques seules sont moins efficaces pour prendre en compte cette tendance. Parmi celles-ci, la régression a retenu la pluviométrie des mois de novembre et janvier, jusqu'à $n-4$, qui présentent également une tendance (fig. 113) ; cette conclusion sera vérifiée ultérieurement. Lorsque les mois de novembre et décembre sont exclus, ainsi que le mois de janvier des années $n-1$ à $n-4$, la température du mois d'octobre, qui marque également une tendance croissante, se trouve incluse dans le modèle.

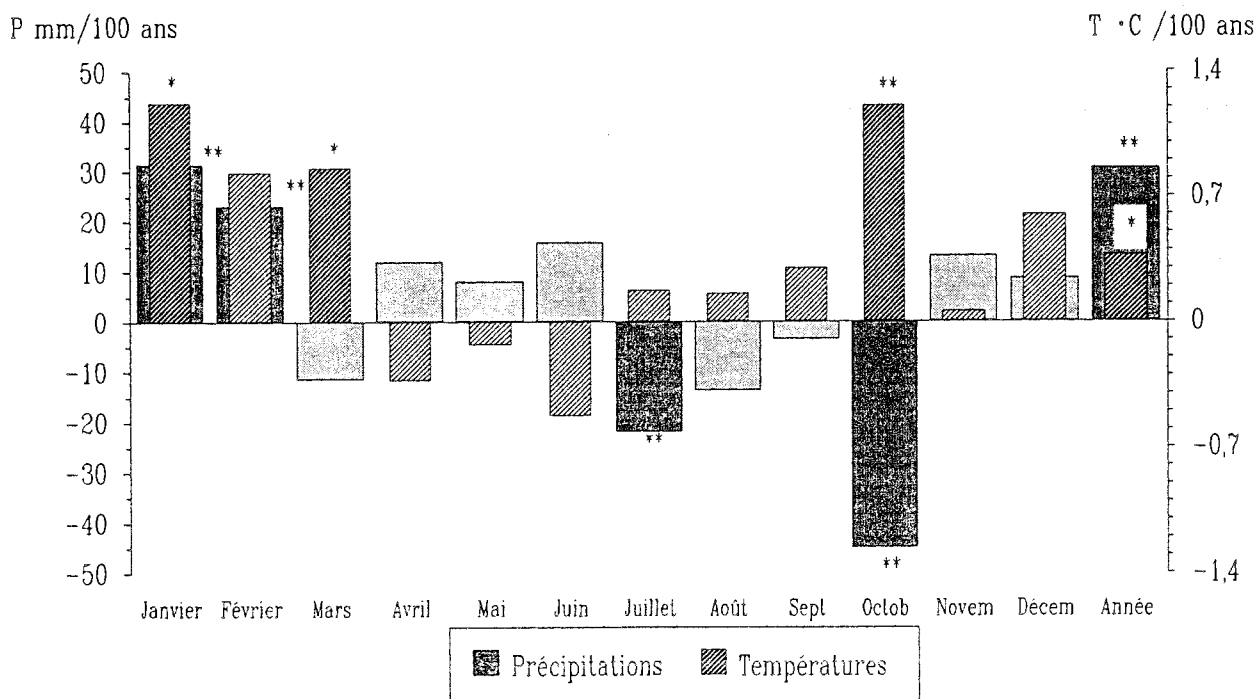


Fig. 113. Tendances à long terme des températures et des précipitations à Besançon selon le mois sur la période 1885-1990. ** : significatif au seuil de 10 % ; * : significatif au seuil de 13 %.

Ces premiers résultats montrent que la modélisation de la croissance radiale des sapins du Jura est réalisable à partir de données climatiques. Cependant, l'existence de tendances à long terme au sein des données de croissance et des séries climatiques rendent difficile la distinction entre les effets du climat, ou du gaz carbonique, sur la croissance et les simples corrélations liées aux tendances. C'est pour cette raison qu'aucun modèle n'est présenté à ce stade des investigations.

B. Modélisations à partir des données dégagées de leur tendance à long terme

Pour tenter de modéliser les variations de croissance à court (interannuelles) et moyen terme (à l'échelle de la décennie), les tendances au sein des séries chronologiques ont été éliminées. Plusieurs techniques ont été testées pour réaliser cette transformation de la courbe de référence. Par ailleurs, les séries climatiques ont été ajustées à l'aide de polynômes du second degré, et ce sont les résidus des ajustements correspondants qui ont été utilisés à la place des données initiales.

B.1. Référence : $\text{Log}(Ic_n / Ic_{n-1})$

La courbe de croissance a été transformée en prenant le logarithme népérien du rapport de l'indice de croissance d'une date n sur l'indice de l'année $n-1$. Cette transformation drastique gomme toute tendance à court et long terme, et ne conserve que les variations interannuelles (fig. 114). Au départ de la régression, les variables climatiques étaient constituées par toutes les précipitations et températures de janvier à septembre de l'année de formation du cerne, et toutes celles des 4 années précédentes. Après la régression, 62,1 % de la variance sont expliqués avec 12 variables climatiques (modèle n° 3 non présenté). 8 variables expriment l'influence du climat des années $n-1$ à $n-2$. Les mois de juin à septembre sont représentés par 7 variables. La croissance est meilleure quand les températures sont peu rigoureuses en février. Les conditions climatiques de janvier et novembre n'apparaissent pas dans le modèle, alors qu'elles l'étaient dans le modèle n° 2, pour lequel les tendances étaient conservées.

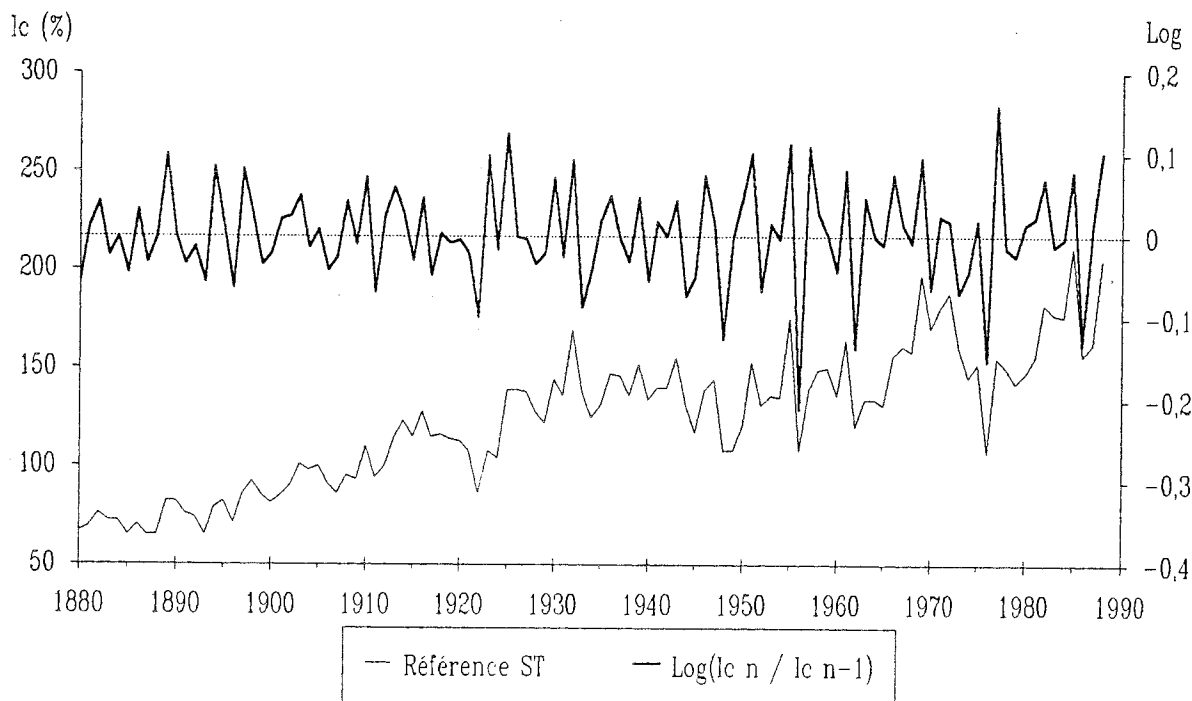


Fig. 114. Evolution de la courbe de référence et de sa transformation en $\text{Log}(Ic_n / Ic_{n-1})$.

B.2. Référence : I_{cn} /ajustement polynomial pour l'année n

La forme légèrement sigmoïde de la courbe moyenne de croissance en surface terrière a été ajustée à l'aide d'un polynôme du troisième degré ($r^2 = 0,932$). Le rapport de l'indice de croissance à la date n sur la valeur de l'ajustement, à la même date, a conservé les variations interannuelles, mais aussi les crises de croissance pluriannuelles (fig. 115).

Les mêmes variables de départ que celles citées précédemment ont été utilisées pour la régression. Le résultat principal est la mise en évidence de nombreuses variables des années $n-3$ et $n-4$, essentiellement les précipitations d'août à décembre (modèle n° 4, non présenté). Le fait de conserver les crises pluriannuelles de croissance a fait apparaître l'expression d'arrière-effets importants, alors que le modèle précédent n'expliquait que la variabilité interannuelle.

A partir de la même série à expliquer et en repartant des données climatiques initiales, nous avons cherché s'il était toujours nécessaire d'utiliser les séries climatiques sans tendance. Le modèle n° 5 ainsi obtenu est très comparable au modèle n° 4, et le nombre de variables est le même dans les deux cas ; il explique 62,4 % de la variance. Les variables qui y entrent sont indiquées dans le tableau 15 ; la figure 116 représente graphiquement ce modèle.

Il est donc plus important de linéariser la courbe de croissance (forte tendance) que les séries climatiques explicatives (tendances moins marquées).

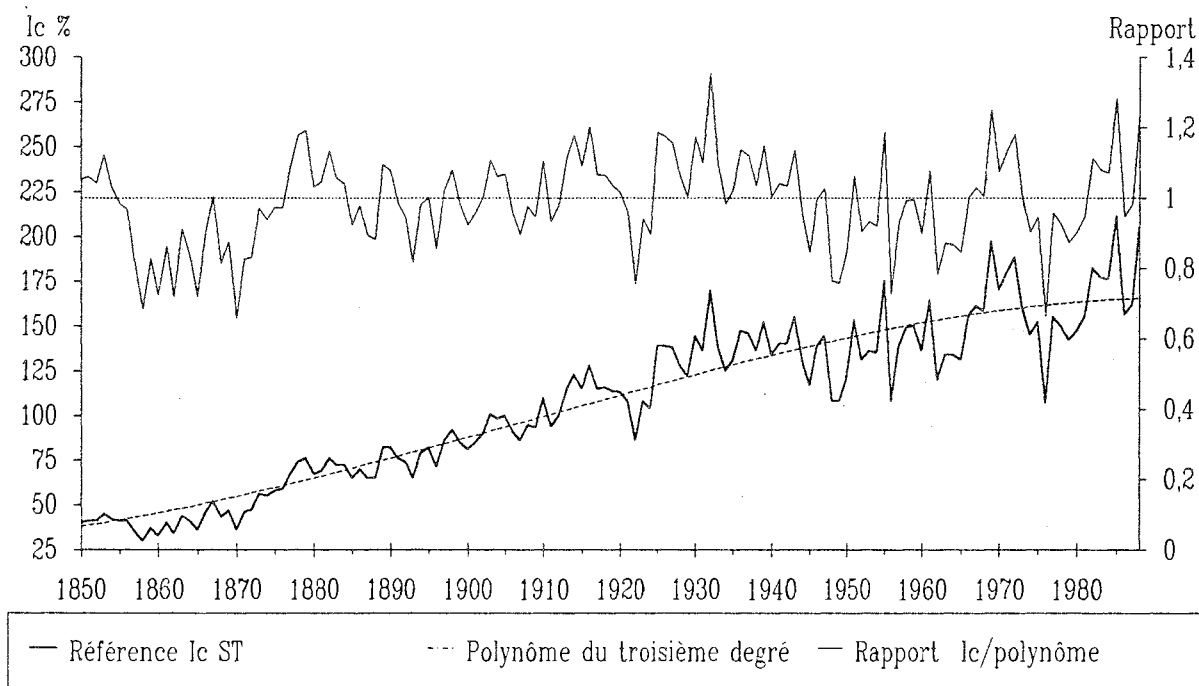


Fig. 115. Evolution de la courbe de référence et de sa transformation en $I_{c'} = I_c / \text{ajustement par polynomial du troisième degré}$.

Ic 0 (%)					F partiel	Poids relatif
Ic 0	=	0,7482	+	0,25014 x ln(0T1 + 11)	32,9	5,8
Année n		-	0,00079	x 0P1	9,1	- 2,9
		+	0,00043	x 0P6	5,5	2,2
Année n-1		-	0,11199	x ln(1T1 + 11)	7,1	- 2,6
		-	0,00139	x 1T8	3,8	- 1,9
		-	0,00257	x 1T9	16,8	- 4,3
		+	0,00158	x 1T11	7,0	2,6
		+	0,00069	x 1P7	8,5	2,9
Année n-2		+	0,00059	x 2P4	8,6	2,7
		+	0,00039	x 2P5	4,4	1,9
Année n-3		+	0,00083	x 3P3	14,2	3,6
		+	0,00029	x 3P9	3,0	1,5
		+	0,00044	x 3P10	9,6	2,9
Année n-4		-	0,00214	x 4T5	9,6	- 3
		+	0,00166	x 4T10	9,0	2,8
		-	0,00153	x 4T11	5,6	- 2,4
		+	0,00029	x 4P5	2,0	1,4
		+	0,00037	x 4P6	3,6	1,8
		+	0,00039	x 4P7	3,1	1,6

Tab. 15. Equation du modèle n° 5 ($r^2 = 62,4 \%$). La variable expliquée Ic 0 est ici le rapport de l'indice de croissance moyen et de son ajustement polynomial du troisième degré. Les variables explicatives sont les données climatiques brutes de Besançon (précipitations et températures mensuelles).

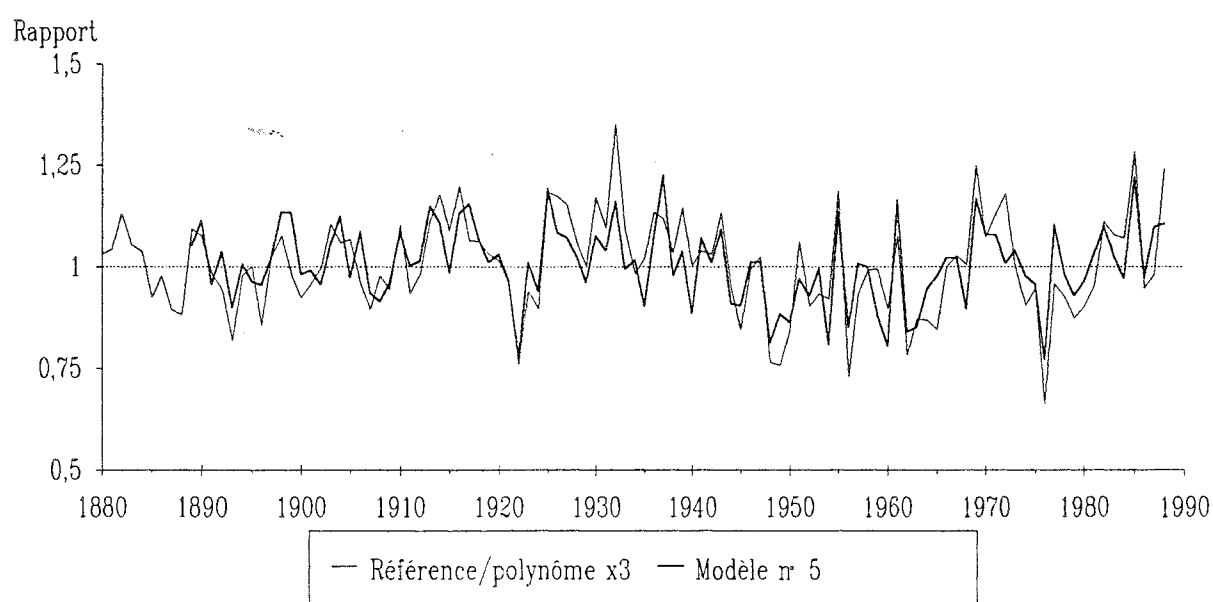


Fig. 116. Evolution du rapport de l'indice de croissance moyen sur son ajustement par un polynôme du troisième degré selon la date et de sa reconstruction à partir des données climatiques de Besançon (précipitations et températures).

Ic 0 (%)				F partiel	Poids relatif
Ic 0	=	- 0,38328	+ 0,19864 x ln(0T1 + 11)	19,6	4,6
Année n		+ 0,09315	x ln(0T2 + 11)	5,2	2,3
		+ 0,00057	x 0BH5	9,0	3
		+ 0,00053	x 0BH6	7,6	2,8
		+ 0,00069	x 0BH7	10,6	3,4
		- 0,00083	x 0P1	9,6	- 3,1
Année n-1		- 0,00198	x 1T9	11,1	- 3,3
		+ 0,00118	x 1T11	3,7	1,9
		+ 0,00028	x 1BH6	2,1	1,5
		+ 0,00034	x 1BH7	2,5	1,7
Année n-2		+ 0,00083	x 2BH4	18,1	4,1
		- 0,00503	x 2BH10	13,2	- 0,3
		+ 0,00554	x 2P10	14,9	0,3
Année n-3		+ 0,00030	x 3BH8	2,9	1,7
		+ 0,00030	x 3BH9	3,1	1,7
		+ 0,00046	x 3P10	9,5	3
Année n-4		+ 0,00048	x 4BH7	5,7	2,4
		+ 0,00053	x 4BH8	8,3	3
Année n-5		+ 0,00055	x 5BH8	8,5	3,1
Année n-6		+ 0,00046	x 6BH6	5,8	2,3

Tab. 16. Equation du modèle n° 6 ($r^2 = 60,9\%$). La variable expliquée Ic 0 est ici le rapport de l'indice de croissance moyen et de son ajustement polynomial du troisième degré. les variables explicatives sont les données climatiques brutes de Besançon (précipitations et températures mensuelles et bilans hydriques).

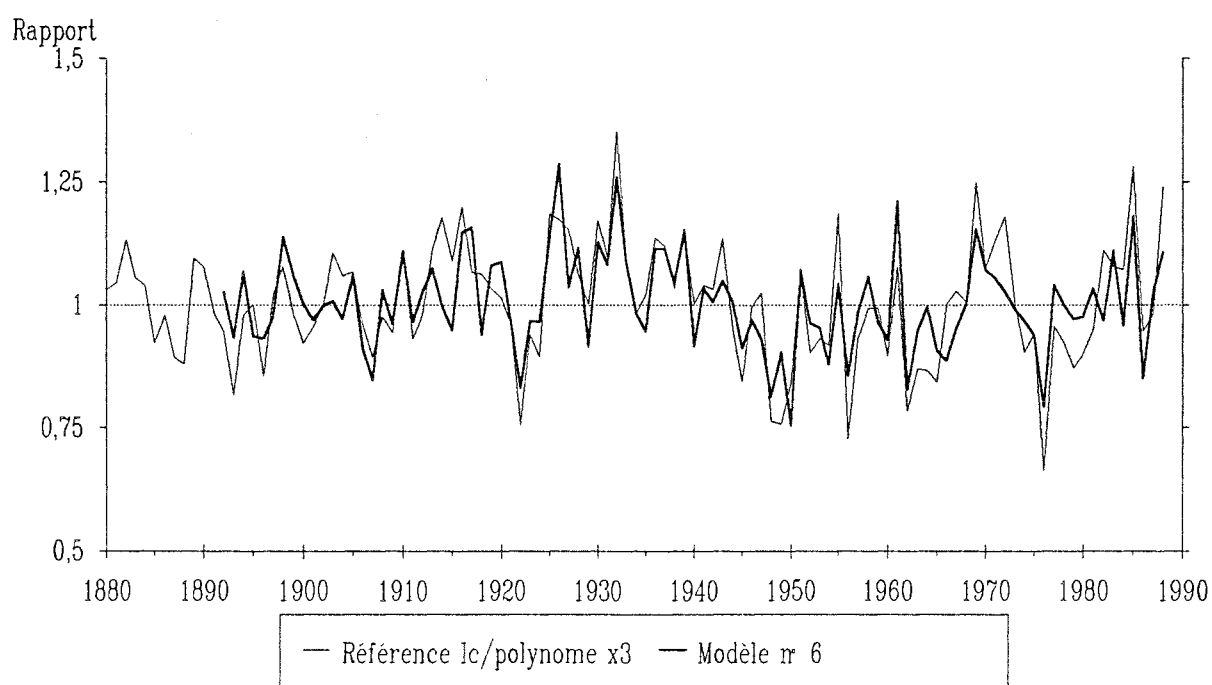


Fig. 117. Evolution du rapport de l'indice de croissance moyen sur son ajustement polynomial du troisième degré, et reconstruction à partir des données climatiques de Besançon (précipitations, températures et bilans hydriques).

Ic 0 (%)				F partiel	Poids relatif
Ic 0	=	- 24,94838	+ 19,15861 x ln(OT1 + 11)	2,6	4,4
Année n		+ 19,27822	x ln(OT2 + 11)	2,9	4,7
		+ 0,27206	x OT3	2,7	4,9
		- 0,30745	x OT4	3,3	- 5
		- 0,23453	x OT7	1,7	- 3,7
		+ 0,17316	x OBH5	10,5	9
		+ 0,22431	x OBH6	16,8	12
Année n-1		+ 0,32019	x 1T11	3,5	5,2
		+ 0,20149	x 1BH5	13,4	10,5
		+ 0,17835	x 1BH6	10,2	9,6
		+ 0,10428	x 1BH8	5,0	5,8
		+ 0,08737	x 1P9	3,0	4,6
Année n-2		+ 0,12190	x 2BH5	5,4	6,3
Année n-3		+ 0,08001	x 3BH5	2,3	4,1
		+ 0,07589	x 3BH6	2,1	3,9
		+ 0,14794	x 3BH8	8,9	8,4
Année n-4		+ 0,11239	x 4BH5	4,3	5,7
		+ 0,10058	x 4BH6	3,4	5,2
		+ 0,18131	x 4BH8	12,3	10,3
Année n-5		+ 0,06349	x 5BH5	1,3	3,2
		+ 0,10235	x 5BH8	4,4	5,8

Tab. 17. Equation du modèle n° 7 ($r^2 = 54,7 \%$), qui reconstruit l'évolution de l'indice de croissance moyen à partir des données climatiques de Besançon (précipitations, températures et bilans hydriques).

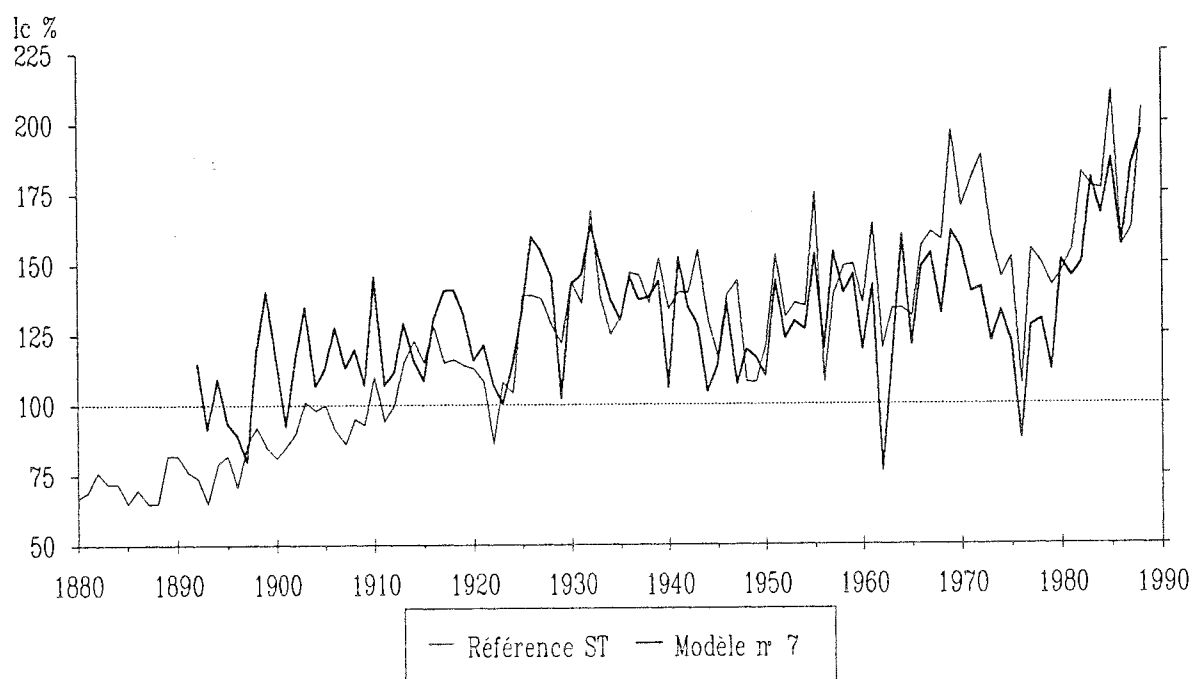


Fig. 118. Evolution de l'indice de croissance moyen selon la date et reconstruction à partir des données climatiques de Besançon (précipitations, températures et bilans hydriques).

B.3. Modélisations à partir des bilans hydriques

En plus des données climatiques brutes, les bilans hydriques des mois d'avril à octobre ont été proposés comme variables explicatives. Un mois donné était donc représenté par sa pluviométrie, sa température moyenne et son bilan hydrique, celui-ci intégrant les deux grandeurs précédentes.

Dans la grande majorité des essais, le bilan hydrique a remplacé efficacement la température et la pluviométrie. Il confirme donc son intérêt pour apprécier l'influence des conditions climatiques sur la végétation.

La modélisation de la série de croissance radiale sans tendance à long terme a fourni le modèle n° 6, présenté dans le tableau 16. Il explique 60,9 % de la variance avec 20 variables, dont 13 sont des bilans hydriques.

Pendant l'année de formation du cerne, les bilans hydriques excédentaires en mai, juin et juillet améliorent la croissance radiale, ainsi que des températures assez élevées en janvier et février. Des arrière-effets ne se constatent "que" sur 6 années, alors que les données étaient disponibles sur 7 années. Ces arrière-effets se sont principalement exprimés à travers les bilans hydriques de juin, juillet et août. Des précipitations abondantes en fin d'été (septembre et octobre) semblent également favorables à la croissance. La figure 117 représente la reconstruction de la croissance radiale.

La comparaison des modèles n° 5 (précipitations et températures) et n° 6 (avec bilans hydriques) montre que les bilans hydriques mettent en évidence le rôle du climat de l'année de formation du cerne. Les bilans hydriques ont également permis d'obtenir des résultats mieux interprétables biologiquement : les variables correspondant à un mois donné interviennent plusieurs fois dans l'équation, pour des années d'arrière-effets différentes. Ceci n'était pas le cas avec les précipitations et les températures.

C. Retour à la modélisation de la courbe de référence initiale (avec sa tendance à long terme)

Une modélisation de la courbe de référence initiale, avec sa tendance à long terme, a été réalisée à partir des mêmes variables initiales que pour le modèle n° 6. Le modèle n° 7 obtenu explique 54,7 % de la variance à l'aide de 21 variables (tab. 17). La figure 118 montre la difficulté d'ajuster la tendance à long terme à partir des seules données climatiques (bilans hydriques compris), même si celles-ci apparaissent plus pertinentes que lors de la réalisation du modèle n° 1.

Deux principales observations ressortent de la comparaison des modèles n° 6 et n° 7 :

--- la disparition des bilans hydriques du mois de juillet des années n , $n-1$ et $n-4$ et l'apparition des bilans hydriques des mois de mai des années $n-1$ à $n-5$, de juin des années $n-3$ et $n-4$, et d'août de l'année $n-1$;

--- la disparition des précipitations du mois d'octobre des années $n-2$ et $n-3$.

lc 0 (%)				F partiel	Poids relatif
lc 0	=	- 2672,21	+ 464,8288 x ln(CO2)	116	21,6
Année n		+ 16,88907	x ln(OT1 + 11)	5,0	3,9
		+ 13,52676	x ln(OT2 + 11)	3,3	3,3
		- 0,16664	x OT7	2,0	- 2,6
		+ 0,05074	x OBH5	1,9	2,6
		+ 0,14762	x OBH6	17,0	7,9
		+ 0,03213	x OBH8	1,0	1,8
Année n-1		+ 0,25641	x 1T11	5,9	4,2
		+ 0,05807	x 1BH5	2,4	3
		+ 0,11226	x 1BH6	9,6	6
		+ 0,11247	x 1BH8	12,7	6,3
		+ 0,07639	x 1P9	5,1	4,1
Année n-2		+ 0,04569	x 2BH5	1,7	2,4
		+ 0,06932	x 2BH8	4,6	3,9
Année n-3		+ 0,12708	x 3BH8	15,0	7,2
Année n-4		+ 0,06208	x 4BH6	3,4	3,2
		+ 0,14073	x 4BH8	17,7	8
Année n-5		+ 0,08968	x 5BH8	7,7	5

Tab. 18. Equation du modèle n° 8 ($r^2 = 79,1 \%$), qui reconstruit l'évolution de l'indice de croissance moyen à partir de la concentration en CO₂ et des données climatiques de Besançon.

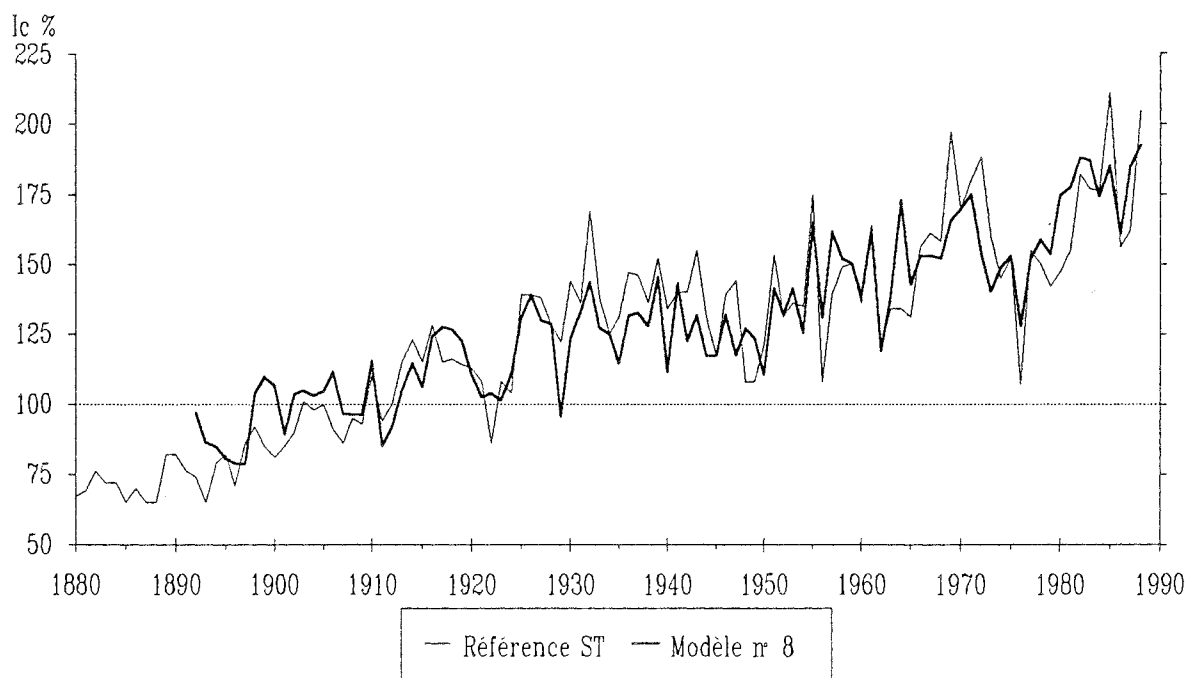


Fig. 119. Evolution de l'indice de croissance moyen selon la date, et reconstruction à partir de la concentration en CO₂ et des données climatiques de Besançon.

D. Modélisation de la courbe de référence initiale, avec prise en compte du CO₂

Le modèle n° 8 (tab. 18) a été réalisé avec les mêmes variables de départ que le modèle n° 7. Il explique 79,1 % de la variance à l'aide de 18 variables seulement, dont le logarithme de la concentration en gaz carbonique atmosphérique. La figure 119 montre la qualité de la reconstruction de la tendance à long terme. La prise en compte de la plus grande partie de cette tendance par la concentration en CO₂ n'a pas permis à la température du mois de mars d'apparaître dans le modèle. Les températures de janvier et février sont présentes, comme dans la plupart des modèles élaborés. Elles montrent l'importance des effets négatifs des grands froids au cours de l'hiver. Les bilans hydriques de mai n-3 et n-4 ont disparu. En revanche, le bilan hydrique du mois d'août est maintenant présent sur les 6 années représentées dans le modèle (au départ de la régression, les variables de 8 années étaient disponibles).

4.2.2. Modélisations régionales

Les différents modèles présentés ci-dessus ont été élaborés à partir de la courbe moyenne de croissance des 1248 sapins répartis sur l'ensemble du massif. Or, pour aboutir finalement au modèle global n° 8, seules les données climatiques de Besançon ont été employées. Les arbres du sud du massif étaient donc très éloignés de cette station météorologique et leur croissance, peut-être mal corrélée avec le climat de Besançon, pouvait diminuer l'efficacité de la modélisation. C'est pourquoi nous avons voulu tester l'hypothèse d'une amélioration des résultats en modélisant la croissance des arbres les plus proches de chaque station météorologique.

De la même façon, Tessier (1989) a comparé les fonctions de réponses de six populations de *Pinus silvestris*, du sud de la France, obtenues à partir de stations météorologiques plus ou moins éloignées de ces peuplements. Les fonctions de réponses étaient en moyenne plus significatives quand les données climatiques venaient d'une station proche.

Le massif a été divisé en trois sous-régions proches des stations de Besançon, Neuchâtel et Genève (fig. 120). Les croissances moyennes des sapins de chaque sous-région sont sensiblement différentes les unes des autres (fig. 121). Ceci confirme d'une part, l'utilité de vérifier l'hypothèse précédente, et d'autre part, l'intérêt d'échantillonner toute la surface d'une région pour en estimer la croissance radiale moyenne.

Les trois modélisations ont porté sur la même période (1885-1990) pour autoriser la comparaison des résultats. Les modèles obtenus (n° 9, 10 et 11, non présentés) ont les caractéristiques générales suivantes :

Ensemble du Jura :	18 variables	79,1 % de variance expliquée
Région de Besançon :	21 variables	79,3 % "
Région de Neuchâtel :	19 variables	76,2 % "
Région de Genève :	16 variables	88,8 % "

La croissance radiale du sud du massif est mieux modélisée ; le pourcentage de variance expliquée pour les deux sous-régions situées au nord est équivalent à celui de l'ensemble de l'échantillon. Les variables des trois modèles sont indiquées, sans leur coefficient pour faciliter les comparaisons, dans le tableau 19.

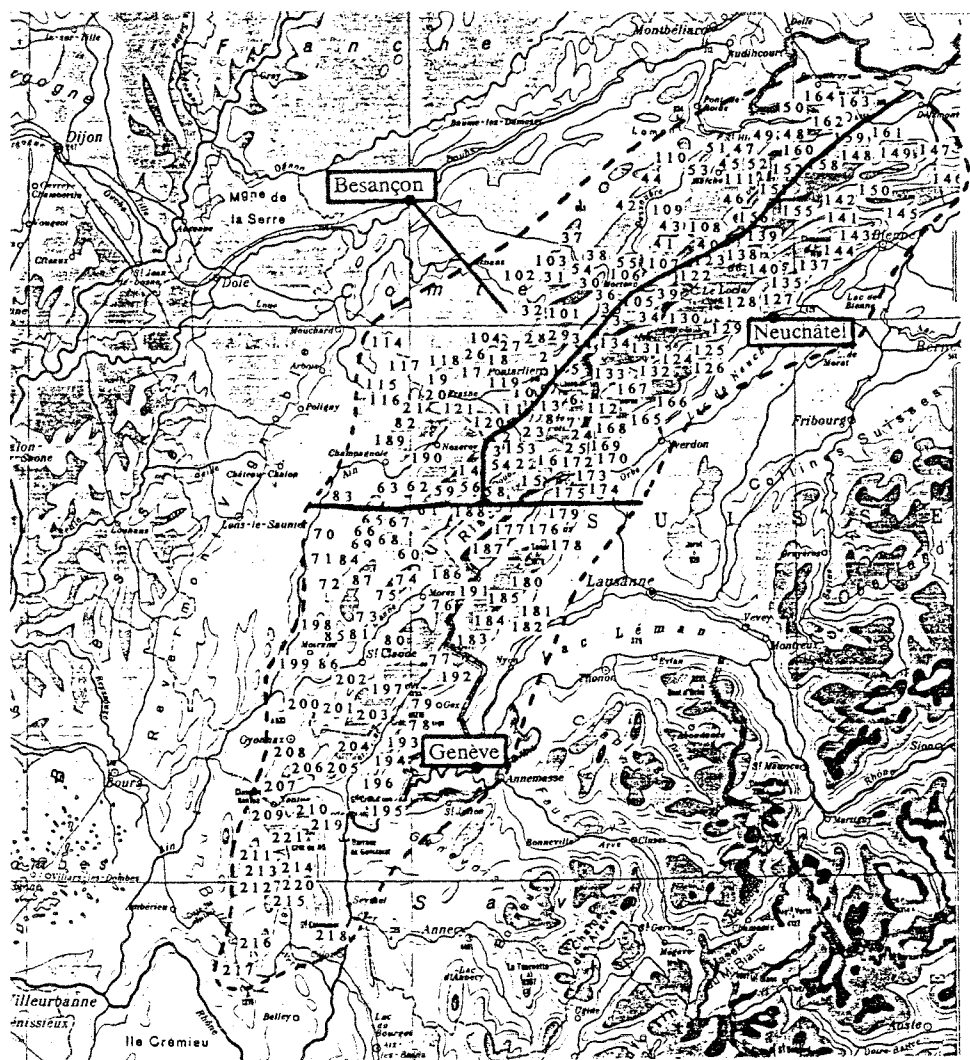


Fig. 120. Regroupement des placettes selon leur proximité d'une des trois stations météorologiques utilisées pour les modélisations.

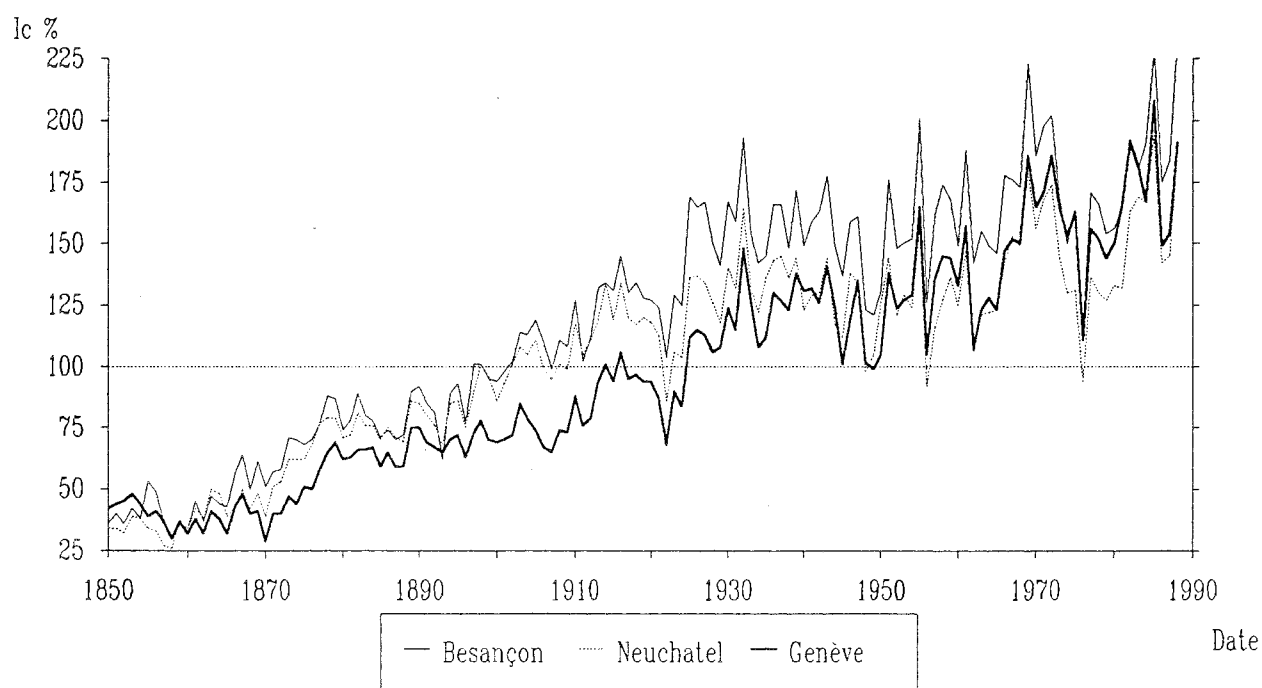


Fig. 121. Evolution de l'indice de croissance au cours du temps selon la proximité géographique de Besançon, Neuchâtel ou Genève.

		Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre
BESANCON													
Année	ln(CO2)	OLT1	OLT2					OT7					
n		-OP1					OBH6		OP8				
n - 1						1BH5	1BH6		1BH8	1BH9		1T11	
n - 2											2T10		
n - 3									2P8				
n - 4							4BH6		4BH8				
n - 5									5BH8	5BH9			
n - 6							6BH6		6BH8				
NEUCHÂTEL													
Année	ln(CO2)	OLT1					OT6						
n							OP6						
n - 1							1T6	-1T7			1T10		1T12
n - 2							2T6				2T10		
n - 3									2BH8				
n - 4									2P4				
n - 5									3BH8				
n - 6									4BH7	4BH8			
n - 7									5BH8	5BH9			
n - 8													
GENEVE													
Année	ln(CO2)	OLT2		OT4					OT6				
n						OP5	OP6						
n - 1							1T6			1BH8			
n - 2										1P9			
n - 3							2T6				2T10		
n - 4						2BH4				2BH8			
n - 5										3BH8			
n - 6										4BH8			
n - 7										5BH8			
n - 8													

Tab. 19. variables entrant dans les trois modèles (n° 9, $r^2 = 79,3 \%$; n° 10, $r^2 = 76,2 \%$ et n° 11 ; $r^2 = 88,8 \%$) correspondant aux trois sous-régions proches d'une station météorologique.

Globalement, la division en trois sous-régions a confirmé les grandes lignes du modèle global :

- importance des arrière-effets des 5 années précédant l'élaboration du cerne, voire des 6 années près de Besançon ;
- rôle fondamental des conditions climatiques du mois d'août, particulièrement du bilan hydrique, pendant 5 à 6 ans ;
- rôle du climat au mois de juin : la température, les précipitations ou le bilan hydrique selon la sous-région ;
- action défavorable des températures en janvier et/ou février. Le fait de retrouver l'un ou l'autre, ou ces deux mois semble indiquer que le découpage mensuel n'est pas le plus pertinent ; en travaillant avec un pas de temps de 10 jours, par exemple, il est probable que les périodes "fin-janvier" et/ou "début février" auraient été plus intéressantes pour la modélisation.

Mais au-delà de ces traits communs, des différences apparaissent entre les trois modèles :

- le modèle de la sous-région proche de Besançon est celui qui ressemble le plus au modèle global : 13 variables sur 18 sont communes aux deux modèles, alors qu'elles ne sont que 7 sur 18 à Neuchâtel, et 8 sur 18 à Genève. En fait, il faut pondérer cette observation car, par exemple, si le bilan hydrique du mois de juin de l'année en cours n'est pas apparu dans l'équation de la sous-région de Neuchâtel, le rôle de ce mois a cependant été exprimé par la température et les précipitations prises isolément ;
- la variable "concentration en gaz carbonique" est nettement plus importante dans le modèle correspondant à la région de Genève ; en effet, la courbe moyenne de croissance suit une évolution très semblable à celle du CO_2 , et ne marque pas de "plateau" comme celle des deux autres régions.

Conclusions partielles :

La modélisation de la croissance radiale a pu être réalisée avec de bons résultats à grande et à plus petite échelle. Le découpage en régions de surface réduite et relativement proches d'une station météorologique n'a pas permis d'améliorer très nettement la part de la variance expliquée, ni de simplifier les modèles. Au contraire, il est apparu que si les modèles locaux parviennent bien à expliquer statistiquement la croissance locale, aussi bien dans ses grandes lignes que dans ses particularités, ils sont cependant moins satisfaisant d'un point de vue biologique. En effet, dans ces modèles, certaines variables apparaissent pour l'année n , disparaissent pour l'année $n-1$ et réapparaissent enfin pour l'année $n-2$ (exemple des précipitations d'août à Besançon). Le modèle global limite beaucoup ces phénomènes, qui sont probablement des artefacts statistiques, éventuellement dus au grand nombre de variables prises en compte.

4.2.3. Modélisations à partir d'une série climatique moyenne

En appliquant les conclusions précédentes aux données climatiques, nous avons cherché à voir si la modélisation pouvait être améliorée en utilisant une série climatique plus représentative des conditions moyennes réelles régnant sur l'ensemble du massif. Comme pour la courbe de référence, qui est la moyenne de toutes les courbes de croissance individuelles, nous avons calculé la moyenne des trois séries de températures et de précipitations à Besançon, Neuchâtel et Genève.

Le modèle n° 12 ainsi obtenu est décrit par le tableau 20 et la figure 122. Il explique 88,7 % de la variance à l'aide de 24 variables représentant 7 années. Le taux de variance expliquée est donc supérieur de 10 % à celui du modèle n° 8, élaboré à partir des seules données climatiques de Besançon. Cette amélioration du taux traduit une meilleure reconstruction de la croissance, notamment lors des crises de 1973-1981, 1962-1966, 1956...

Ic 0 (%)			F partiel	Poids relatif
Ic 0	= - 2930,6 + 477,78413 x ln(CO2)		220	22,2
	+ 21,88692 x ln(OT2 + 11)		11,6	4,9
Année n	+ 0,32167 x OT5		8,3	4,6
	+ 0,13159 x OBH5		10,3	5,3
	+ 0,14969 x OBH6		21,0	6,6
	+ 0,05841 x OBH9		4,4	2,9
Année n-1	+ 0,22047 x 1T6		2,7	2,8
	- 0,37820 x 1T8		14,5	- 5,2
	+ 0,07426 x 1BH5		3,9	3
	+ 0,04778 x 1BH6		1,5	2,1
	+ 0,16086 x 1BH9		31,0	8
Année n-2	+ 0,42934 x 2T6		13,0	5,5
	+ 0,34241 x 2T10		11,3	4,7
	+ 0,10203 x 2BH9		12,9	5
Année n-3	+ 0,08596 x 3BH8		9,7	4,4
	+ 0,05156 x 3BH9		3,4	2,5
Année n-4	+ 0,09357 x 4BH7		10,0	4,3
	+ 0,11152 x 4BH8		15,7	5,8
	+ 0,37658 x 4T10		14,1	5,4
	+ 0,06253 x 4BH9		4,4	3
Année n-5	+ 0,10769 x 5BH8		14,8	5,5
	+ 0,24519 x 5T10		5,9	3,5
	+ 0,05027 x 5BH9		2,9	2,4
Année n-6	+ 0,31237 x 6T10		10,9	4,6

Tab. 20. Equation du modèle n° 12 finalement retenu ($r^2 = 88,7\%$), qui reconstruit l'évolution de l'indice de croissance moyen à l'aide des données climatiques moyennes obtenues à partir des stations météorologiques de Besançon, Neuchâtel et Genève.

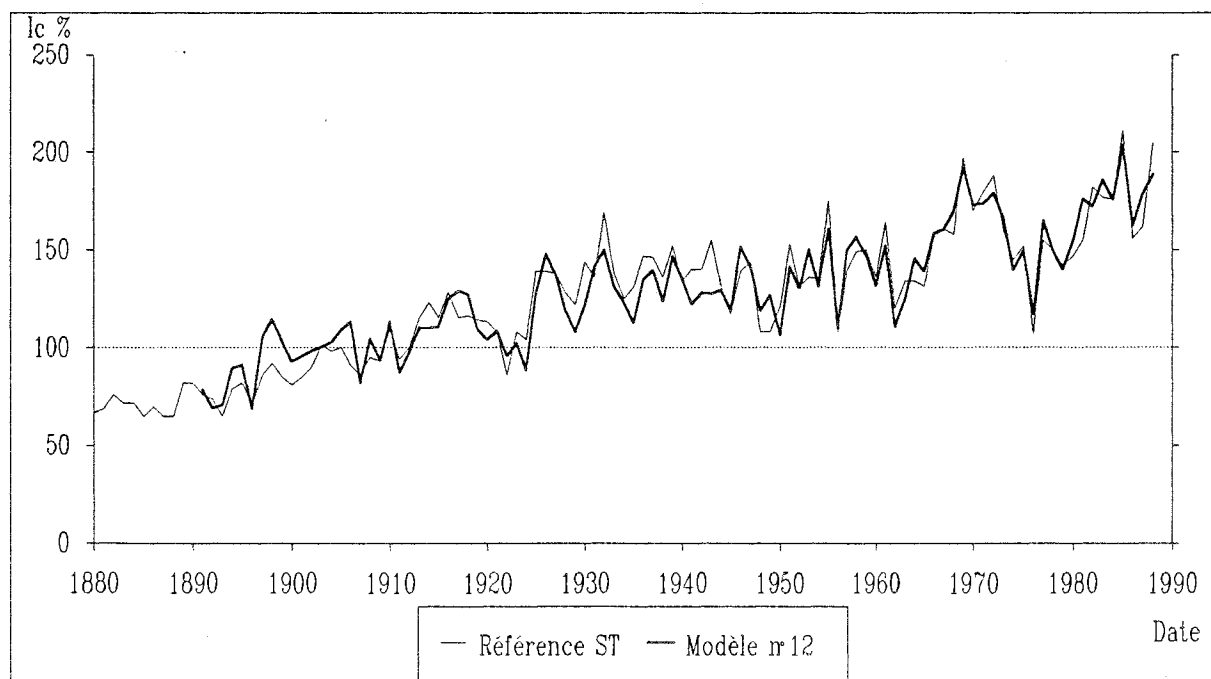


Fig. 122. Evolution de l'indice de croissance moyen et de sa reconstruction à l'aide des données climatiques moyennes obtenues à partir des stations météorologiques de Besançon, Neuchâtel et Genève.

Les deux modèles présentent de nombreuses similitudes, mais les variables explicatives ne sont pas tout à fait les mêmes :

--- la température moyenne de janvier n'intervient plus, seule celle de février joue un rôle important ;

--- au cours de l'année d'élaboration du cerne, les bilans hydriques de mai et juin sont favorables dans les deux modèles, tandis que le bilan hydrique d'août a été "remplacé" par celui de septembre. Ce phénomène a été constaté pour les années n à $n-3$; ceci semble confirmer que le pas mensuel du découpage est un peu trop long, et que la croissance serait conditionnée par la période "fin août-début septembre" ;

--- les arrière-effets sont davantage représentés dans le modèle élaboré à partir des données climatiques moyennes. En effet, les bilans hydriques des mois d'août et septembre apparaissent pour les années $n-3$ à $n-5$, ainsi que celui de juillet de l'année $n-4$. Cette observation peut expliquer l'amélioration de la reconstruction des crises à l'échelle de la décennie ;

--- enfin, des températures assez élevées au mois d'octobre, lors des années $n-2$ et $n-4$ à $n-6$, sont favorables. Il est peu probable que ces variables aient été incluses dans le modèle uniquement à cause de la similitude de tendance à long terme entre la température moyenne du mois d'octobre et celle de la courbe de référence. En effet, les modélisations effectuées à partir des séries sans tendance avaient également mis en évidence l'action de ces températures. Il est possible que l'influence de cette caractéristique climatique passe par l'élaboration de réserves en fin de saison de végétation, s'exprimant sur la croissance de l'année suivante.

Remarque : les variables de juillet ne sont représentées dans le modèle que par le bilan hydrique de l'année $n-4$, alors que les mois de juin et août apparaissent chacun à 4 reprises. Plusieurs hypothèses ont été testées pour tenter d'expliquer cette observation. D'une part, nous avons vérifié que la variance du mois de juillet est sensiblement la même que celle des autres mois. D'autre part, la croissance radiale ne montre pas de ralentissement au cours de ce mois, autrement dit, on ne peut pas constater de phases de croissance au cours de la saison de végétation chez le Sapin pectiné (voir § 7). Par ailleurs, on sait que la croissance des différentes parties d'un arbre est plus ou moins désynchronisée (Riedacker, 1976). Le mois de juillet pourrait donc correspondre à une réorganisation de la répartition des photosynthétats, en faveur de la croissance des racines, d'un stockage de réserves ou d'autres phénomènes physiologiques.

La modélisation de la croissance de *Pinus silvestris* a été réalisée à partir de données climatiques de plusieurs stations d'une même région (Tessier, 1989 ; fig. 122,1 ; tab. 20,1). Cette étude a montré que les variables climatiques qui modélisent bien une série de croissance donnée sont sensiblement les mêmes quelle que soit la station météorologique d'où proviennent les données climatiques, tant que les stations sont soumises au même climat régional. La fonction de réponse dépend donc essentiellement des caractéristiques de la série de croissance à expliquer. Ceci pourrait expliquer pourquoi le climat moyen de la région, estimé à partir de trois stations, correspond mieux à la croissance moyenne de l'ensemble des sapinières.

C'est finalement le modèle n° 12 que nous avons retenu comme étant le plus satisfaisant.

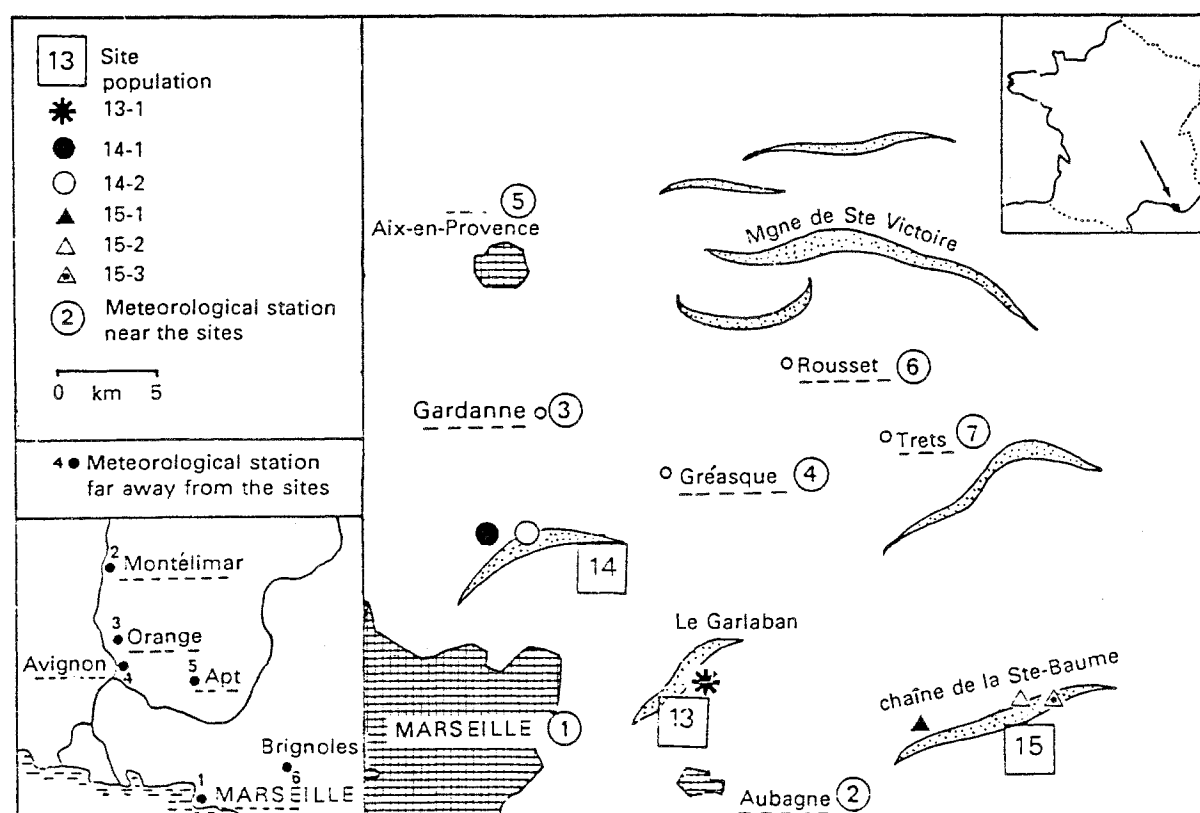


Fig. 122,1. Distribution géographique des populations de *Pinus silvestris* L. et des stations météorologiques (Tessier, 1989).

Meteorological station	No.	Alt. (m)	Periods	Nature of data*	Site location
Marseille obs.	1	75	1821-1980	<i>P</i> and <i>T</i>	Near
Aubagne	2	127	1880-1980	<i>P</i>	
Gardanne	3	283	1892-1980	<i>P</i>	
Gréasque	4	322	1861-1980	<i>P</i>	
Aix-en-Provence	5	173	1882-1980	<i>P</i>	
Rousset	6	235	1914-1980	<i>P</i>	
Trets	7	242	1881-1980	<i>P</i>	
Montélimar	2	75	1921-1980	<i>P</i>	Distant
Orange	3	53	1871-1980	<i>P</i>	
Avignon	4	25	1871-1980	<i>P</i>	
Apt	5	234	1876-1980	<i>P</i>	
Brignoles	6	430	1907-1980	<i>P</i>	

* *P*, precipitation; *T*, temperature.

Tab. 20,1. Données météorologiques utilisées lors des modélisations (Tessier, 1989).

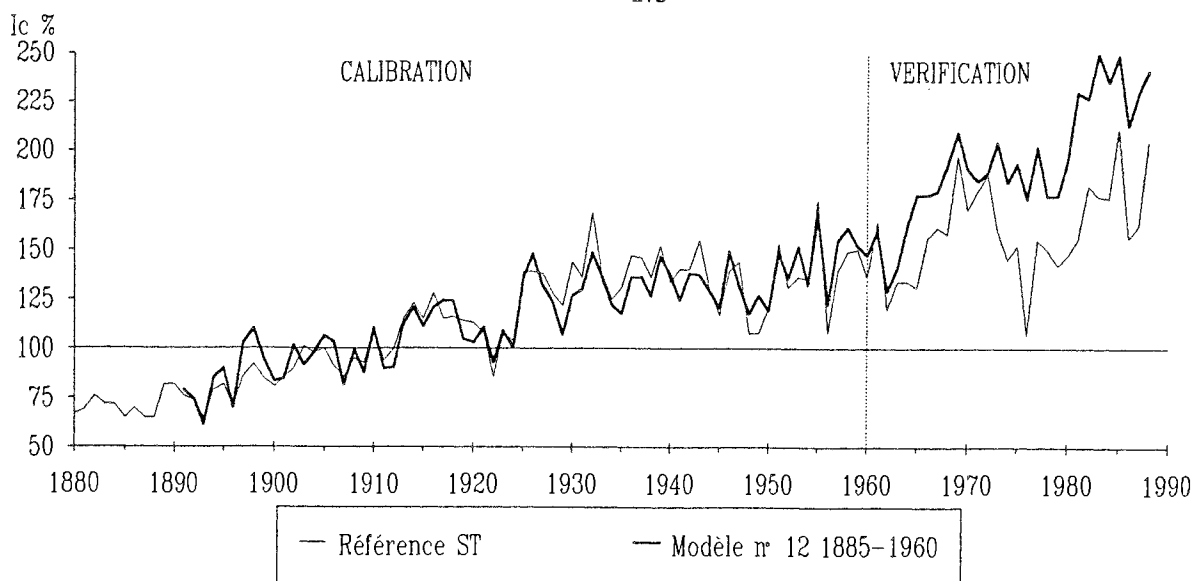


Fig. 123. Evolution de l'indice de croissance moyen et de sa reconstruction calibrée sur la période 1885-1960, puis vérifiée sur la période 1961-1988.

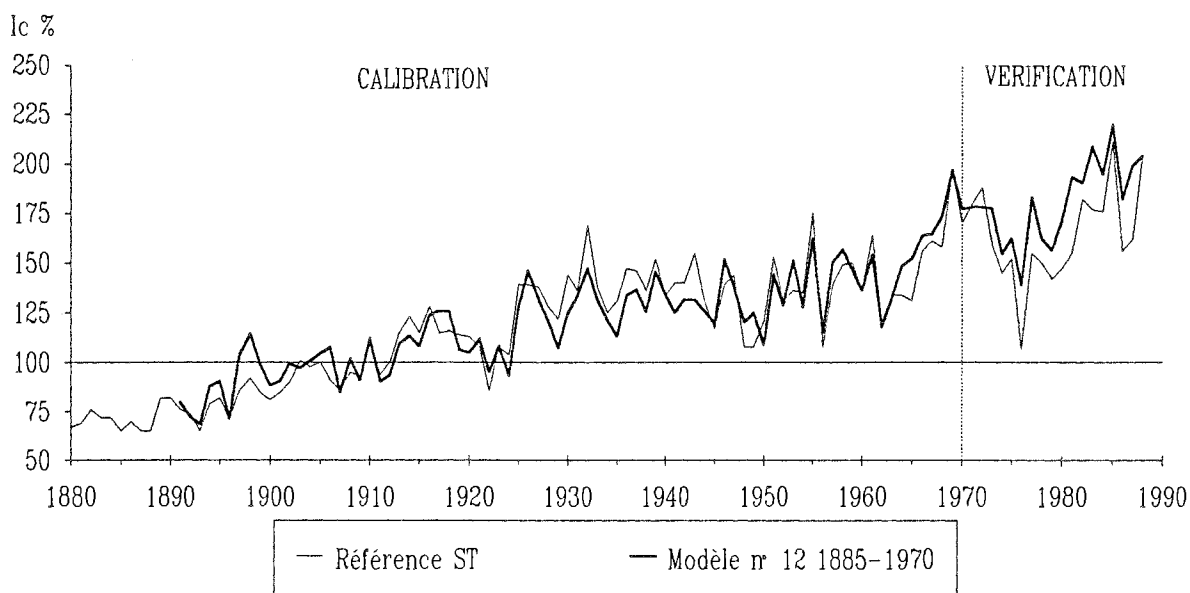


Fig. 124. Evolution de l'indice de croissance moyen et de sa reconstruction calibrée sur la période 1885-1970, puis vérifiée sur la période 1971-1988.

Rapport Ic/Polynome

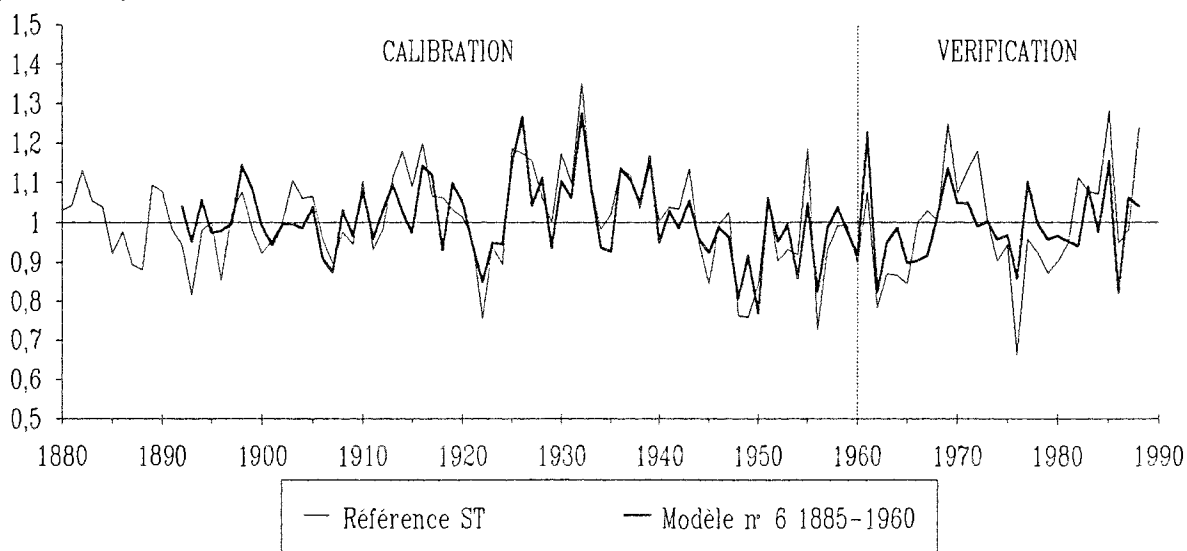


Fig. 125. Evolution du rapport de l'indice de croissance moyen sur son ajustement polynomial du troisième degré, et reconstruction calibrée sur la période 1885-1960, puis vérifiée sur la période 1961-1988.

4.2.4. Validation du modèle final retenu

Les fonctions de réponses sont intéressantes pour révéler les relations linéaires entre la croissance des arbres et les variables du milieu (Fritts, 1990). Cependant, d'après certains biométriciens, la régression pas-à-pas surestime la validité des résultats (Rencher et Pun, 1980 ; Fritts, 1990). Le nombre important de variables composant le modèle n° 12 (24 variables) et le taux élevé de variance expliquée (88,7 %) peuvent donc amener à s'interroger sur la validité statistique du modèle.

A. Calibration et vérification

Parmi les techniques possibles pour tester la validité d'un modèle élaboré à partir de séries chronologiques, la méthode de calibration et vérification sur deux périodes différentes est particulièrement intéressante (Cook *et al.*, 1987 ; Briffa *et al.*, 1988 ; Serre-Bachet, 1988). Elle consiste à élaborer un modèle temporaire sur une première période, dite "période de calibration", puis de faire fonctionner la fonction de réponse sur une seconde période, dite "période de vérification", qui peut être antérieure ou postérieure. L'écart entre la série de croissance radiale et le modèle, surtout pendant la période de vérification, renseigne sur la qualité de la reconstruction.

Dans un premier temps, le modèle a été calibré sur la période 1885 à 1960. La vérification sur les trois dernières décennies devait détecter de possibles modifications dans les réponses de la croissance radiale au climat, éventuellement en relation avec une augmentation de la pollution de l'air (Cook, 1987b). A première vue, le résultat obtenu semble effectivement confirmer cette hypothèse : après 1960, le modèle a prévu une croissance nettement plus forte que celle qui a été mesurée réellement (fig. 123). Dans un second temps, pour vérifier cette dernière observation, la période de calibration a été allongée jusqu'en 1970. La croissance prévue par le modèle est alors comparable à celle de la courbe de référence (fig. 124). En particulier, la crise de croissance subie par les sapins entre 1972 et 1982 est assez bien reconstruite, ce qui confirme son déterminisme essentiellement climatique à l'échelle de l'ensemble du massif.

Enfin, pour comprendre l'imperfection de la calibration du modèle n° 12 sur la période 1885-1960, nous avons appliqué la même technique au modèle n° 6 (sans tendance à long terme). Les résultats montrent alors que le modèle reconstruit correctement l'ensemble de la série de croissance radiale (fig. 125). La principale différence entre les deux modèles est l'absence de la variable CO₂ dans le modèle n° 6. Or, comme on peut le constater sur la figure 111, le taux de CO₂ connaît une augmentation très forte depuis 1950 (Neftel *et al.*, 1985 ; Keeling, 1986 ; Boden *et al.*, 1990). On peut en déduire que la calibration du modèle n° 12 sur la période 1885-1960 surestime le coefficient attribué à la variable "gaz carbonique", et que c'est son utilisation qui provoque une surestimation de la croissance entre 1960 et 1988. Cette imprécision ne se retrouve pas pour le modèle calibré sur la période 1885-1970, car les années 1950-1970 ont permis d'estimer les coefficients plus correctement.

Cette dernière observation met en évidence la dépendance qui existe entre la valeur des coefficients de régression et la période utilisée pour les calculer. Des méthodes ont été développées pour suivre l'évolution de la réponse des arbres aux modifications du climat (Visser et Molenaar, 1986). Elles autorisent les coefficients des variables utilisées dans la régression à varier au cours du temps, ce qui permet de voir quels sont les paramètres climatiques qui interviennent le plus à chaque date (fig. 126). De façon générale, un modèle ne peut-être utilisé avec sûreté que si les valeurs prises par les variables qui le composent restent dans la fourchette de valeurs utilisées lors de sa construction. Or, cette condition ne peut être remplie ici car le taux de CO₂ augmente de façon exponentielle et certaines variables climatiques connaissent des tendances à long terme.

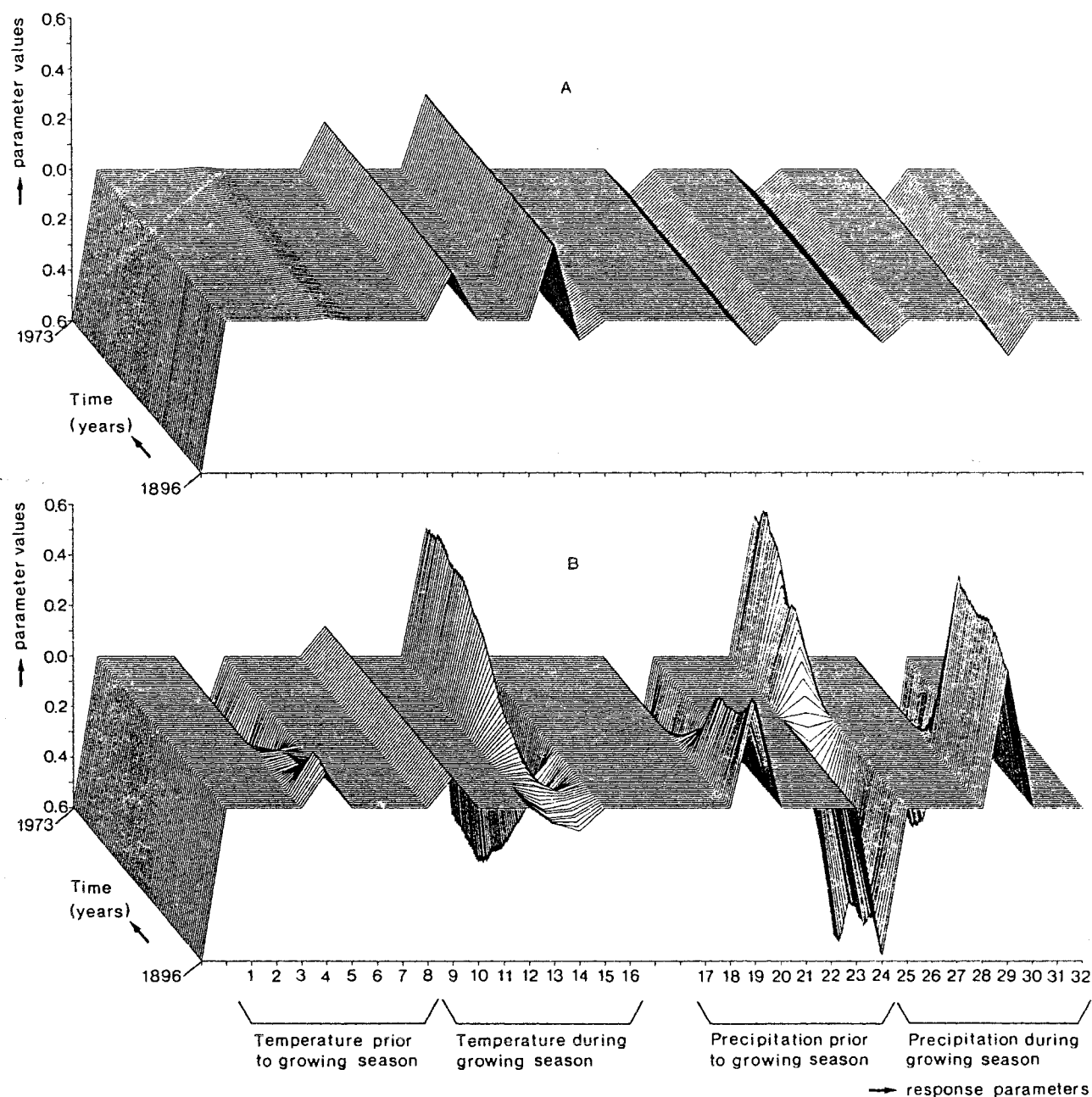


Fig. 126. Exemples de deux estimations d'une fonction de réponse (Visser et Molenaar, 1986). (A) : fonction de réponse élaborée à l'aide des techniques de régression progressive. (B) : le filtre de Kalman a été appliqué aux mêmes données que dans le cas (A). Les températures sont en °C et les précipitations en mm.

B. Application du modèle retenu aux trois sous-régions

Les données climatiques des stations météorologiques de Besançon, de Neuchâtel et de Genève ont été injectées dans le modèle n° 12 pour tester sa sensibilité. Les coefficients des variables n'ont pas été modifiés, et la concentration en CO_2 était la même dans les trois cas.

Les séries calculées ont assez bien reconstruit les courbes de croissance moyenne de chaque sous-région (fig. 127, 128 et 129), bien que celles-ci soient nettement différentes (fig. 121). Cependant, ces reconstructions rendent moins bien compte des séries de croissance que les modèles régionaux décrits plus haut.

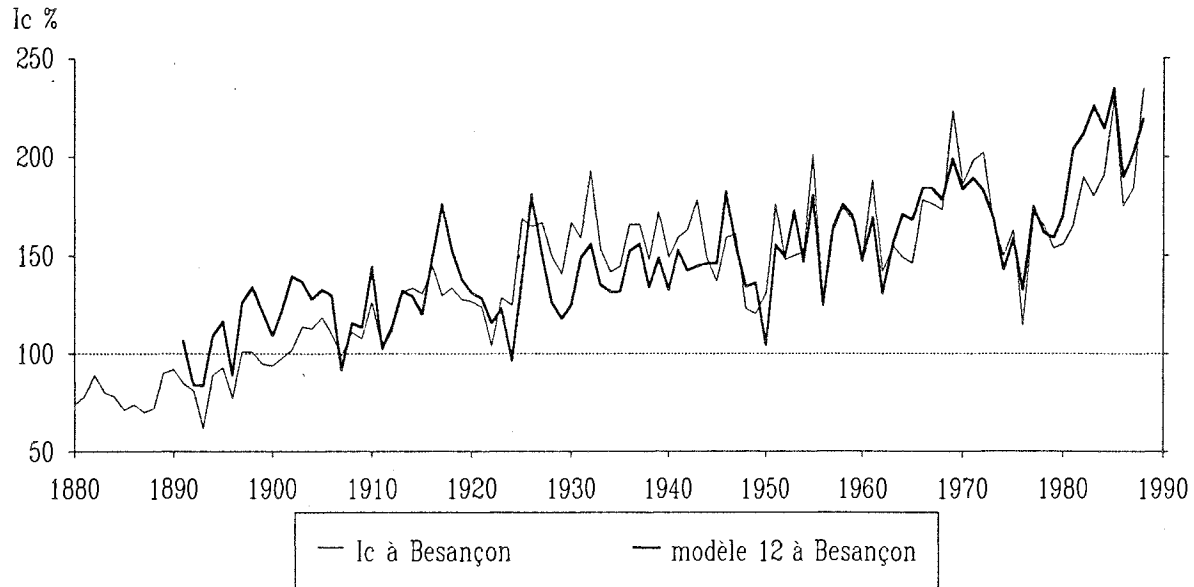


Fig. 127. Modèle n° 12 appliqué aux données climatiques de Besançon, et courbe de croissance moyenne de la sous-région correspondante.

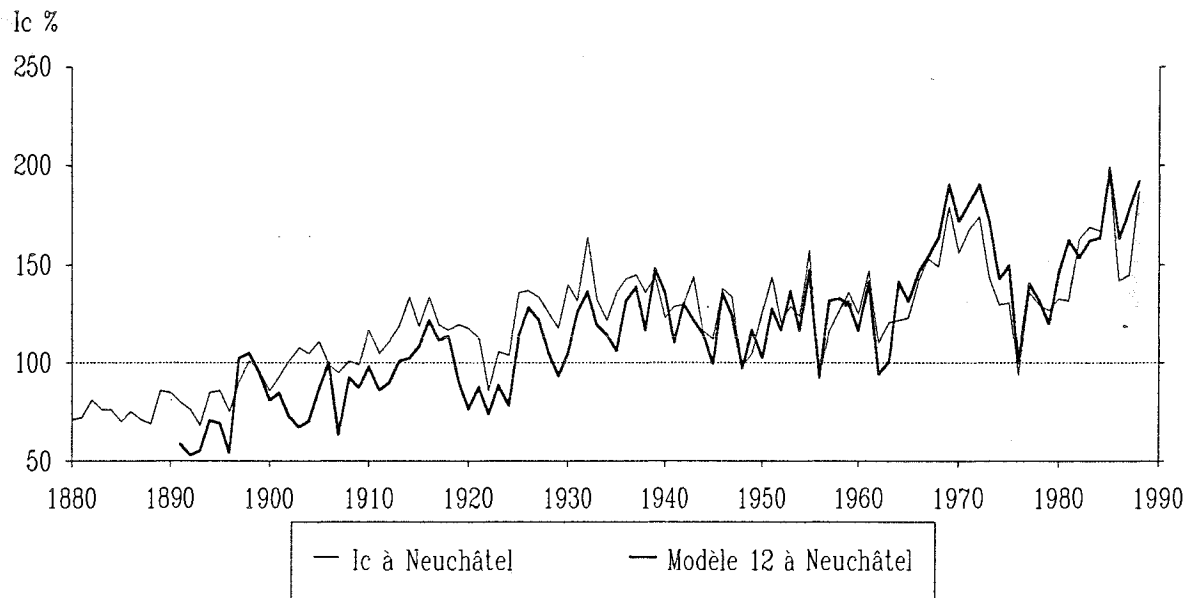


Fig. 128. Modèle n° 12 appliqué aux données climatiques de Neuchâtel, et courbe de croissance moyenne de la sous-région correspondante.

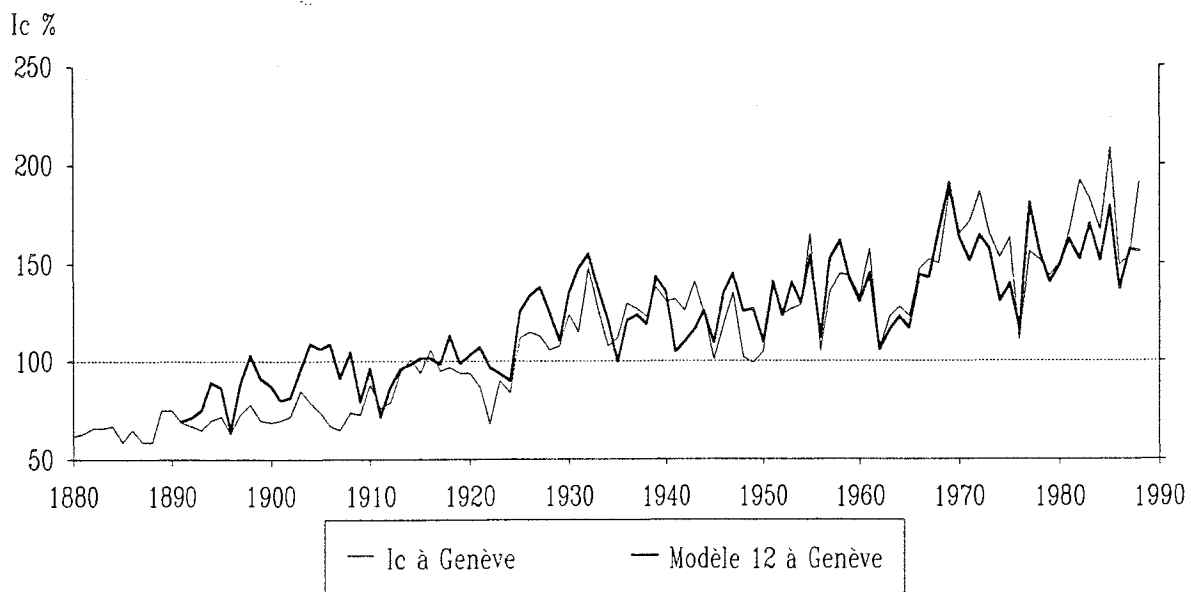


Fig. 129. Modèle n° 12 appliqué aux données climatiques de Genève, et courbe de croissance moyenne de la sous-région correspondante.

Année	Variable	Signe	Régression progressive		Régression bootstrap		
			Coefficient	F partiel	Coefficient	Coef. standardisé	Ec. type stand.
Année n	Constante	-	2930,580		2505,180		
	ln(C02)	+	477,784	220	420,830	0,62	0,08
	ln(OT2 + 11)	+	21,887	11,6	17,430	0,12	0,09
	OT5	+	0,322	8,3	0,071	0,03	0,09
	OBH5	+	0,132	10,3	0,075	0,10	0,09
Année n-1	OBH6	+	0,150	21,0	0,099	0,14	0,07
	OBH9	+	0,058	4,4	0,023	0,04	0,08
	1T6	+	0,220	2,7	0,092	0,04	0,09
	1T8	-	0,378	14,5	0,323	0,14	0,07
	1BH5	+	0,074	3,9	0,082	0,11	0,09
Année n-2	1BH6	+	0,048	1,5	0,019	0,03	0,08
	1BH9	+	0,161	31,0	0,126	0,20	0,06
	2T6	+	0,429	13,0	0,151	0,06	0,09
	2T10	+	0,342	11,3	0,328	0,14	0,08
	2BH9	+	0,102	12,9	0,086	0,14	0,08
Année n-3	3BH8	+	0,086	9,7	0,032	0,05	0,07
	3BH9	+	0,052	3,4	0,038	0,06	0,09
Année n-4	4BH7	+	0,094	10,0	0,389	0,18	0,08
	4BH8	+	0,112	15,7	0,069	0,10	0,08
	4T10	+	0,377	14,1	0,052	0,09	0,07
	4BH9	+	0,063	4,4	0,044	0,07	0,07
Année n-5	5BH8	+	0,108	14,8	0,276	0,13	0,08
	5T10	+	0,245	5,9	0,058	0,09	0,08
	5BH9	+	0,050	2,9	0,035	0,05	0,08
Année n-6	6T10	+	0,312	10,9	0,423	0,20	0,07

Tab. 21. Equations du modèle n° 12 obtenues par régression progressive sur l'ensemble des données entre 1891 et 1988 ($r^2 = 88,7 \%$) et par estimation "bootstrap" avec 50 répétitions ($r^2 = 78,4 \%$). Les coefficients standardisés ont été obtenus à partir des données centrées réduites.

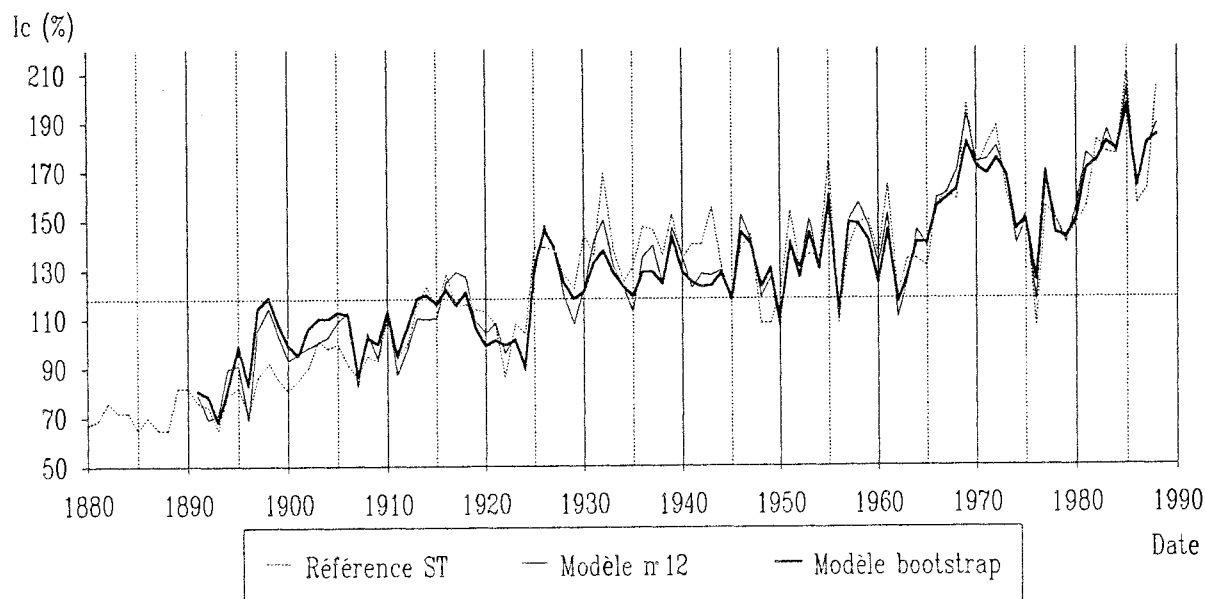


Fig. 130. Evolution de l'indice de croissance moyen, de sa reconstruction climatique obtenue par régression progressive (modèle n° 12, $r^2 = 88,7 \%$) et du modèle estimé par régression "bootstrap" ($r^2 = 78,4 \%$).

C. Estimation de la régression avec la méthode "bootstrap"

Certains coefficients de régression peuvent apparaître significativement dans une régression calculée sur un lot de données, mais ne pas être significatifs lorsqu'on les teste sur d'autres données. Il est donc utile de calculer leur variance. Un coefficient est considéré comme significatif, au seuil de 5 %, s'il est 1,96 fois plus grand que son écart type.

Les résultats sont synthétisés dans le tableau 21 et le modèle obtenu est reporté sur la figure 130. Il explique en moyenne 78,4 % de la variance de l'indice de surface terrière, contre 88,7 % pour le modèle initial ; la surestimation du pourcentage de variance expliqué semble donc avoir été de 10,3 %.

Les deux modèles sont très proches entre 1937 et 1988 et reconstruisent bien la croissance. Avant 1937, le modèle "bootstrap" a tendance à amortir les extrêmes et, globalement, les données climatiques existantes ne permettent pas une excellente reconstruction de la croissance du début du siècle, quel que soit le modèle.

Les coefficients de toutes les variables montrent à peu près le même écart type standardisé ; ils varient donc dans les mêmes proportions. Les variables qui ont un fort coefficient standardisé ont en général un F partiel important, ce qui est logique.

Ainsi, les variables les plus significatives seraient le bilan hydrique de juin de l'année n , la température du mois d'août (défavorable) et le bilan hydrique de septembre de l'année $n-1$, et enfin, la température d'octobre des années $n-4$ et $n-6$.

		Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre
JURA		88.70%											
Année	ln(CO2)	OLT2											
n		OT5 OBH5 OBH6 OBH9											
n - 1		1T6 - 1T8 1BH5 1BH6 1BH9											
n - 2		2T6 2T10 2BH9											
n - 3		3BH8 3BH9											
n - 4		4BH7 4BH8 4BH9 4T10											
n - 5		5BH8 5BH9 5T10											
n - 6		6T10											
VOSGES		79.00%											
Année		OLT2 - OT6											
n		OBH5											
n - 1		- 1T7 - 1T8 1BH8 1BH9											
n - 2		2BH4 2BH8											
n - 3		3BH7 3BH8 3BH10											
n - 4		4BH5 4BH8											
n - 5		5BH4 5BH8											
n - 6		6BH6 6BH8											

Tab. 22. Variables entrant dans les modèles de croissance radiale pour la sapinière jurassienne et pour la sapinière vosgienne (Becker, 1989).

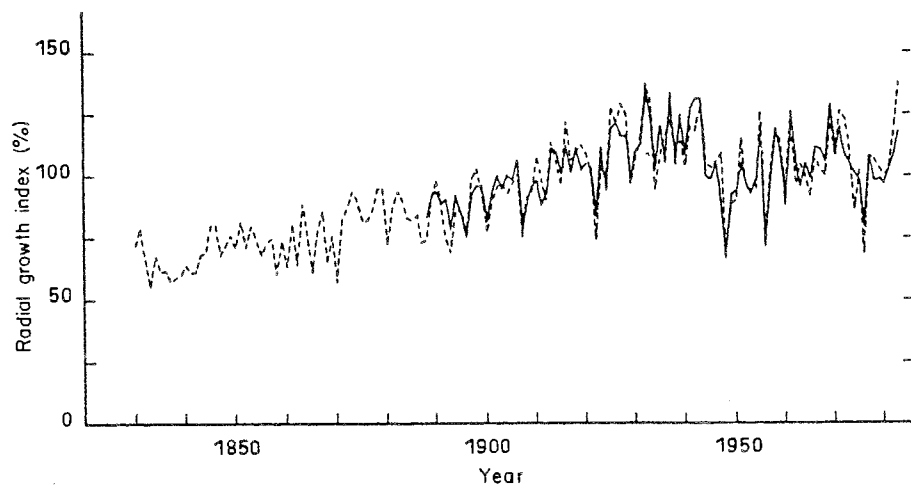


Fig. 131. Evolution de l'indice de croissance moyen, issu des largeurs de cerne, entre 1830 et 1983 (ligne en tirets) et de sa reconstruction climatique ($r^2 = 79\%$) (ligne pleine) (Becker, 1989).

5. Comparaison des modèles jurassien et vosgien

En employant les mêmes méthodes de modélisation, Becker (1989) a élaboré un modèle qui a reconstruit l'évolution de la croissance radiale moyenne des sapinières vosgiennes, exprimée en indices de *largeur de cerne*, en fonction des données climatiques de Strasbourg.

A l'aide de 18 variables, ce modèle explique 79 % de la variance de la croissance radiale. Il est à noter que la tendance à long terme est nettement plus faible (+ 70 %) que dans le Jura, en raison, d'une part de l'emploi des largeurs de cerne dans les Vosges alors nous avons travaillé sur les surfaces de cerne, d'autre part de comportements différents des sapins des deux massifs : les sapins du Jura ont une croissance radiale plus importante.

Le tableau 22 permet de comparer les deux modèles. On remarquera tout d'abord que, malgré l'absence de la concentration en CO₂ et un plus faible taux d'explication, le modèle vosgien reconstruit mieux la croissance radiale que le modèle jurassien (fig. 131). Les données climatiques ont permis de reconstruire les variations de la croissance à toutes les fréquences. Nous avons vu plus haut que cela n'a pas été possible pour les sapins du Jura en raison de la très forte tendance à long terme observée.

Les deux modèles ont 7 variables en commun, ce sont essentiellement les bilans hydriques des mois de mai, août et septembre. Le modèle jurassien confirme le rôle important du mois d'août, déjà nettement mis en évidence pour les Vosges. Les deux modèles montrent également l'importance du début de saison de végétation (mai et juin) au cours de l'année d'élaboration du cerne, et la nécessité de températures clémentes en février. Pour l'année précédente, de fortes chaleurs au mois d'août sont défavorables pour les sapins des deux massifs, tandis qu'un bilan hydrique bien équilibré au mois de septembre est favorable.

Les différences les plus importantes portent sur l'expression des arrière-effets. Le modèle vosgien comporte plusieurs variables de début de saison de végétation, telles que le bilan hydrique des mois d'avril, mai et même juin à n-6, tandis que le modèle jurassien est nettement plus "riche" en variables de fin d'été, telles que le bilan hydrique de septembre et les températures d'octobre, jusqu'à n-6. Des raisons d'ordre macroclimatique pourraient expliquer une partie de ces différences, mais les données climatiques ne nous ont pas permis de le vérifier.

Il est également possible que les sapins des Vosges et ceux du Jura constituent deux "écotypes" dont les réactions au climat ne sont pas tout à fait identiques.

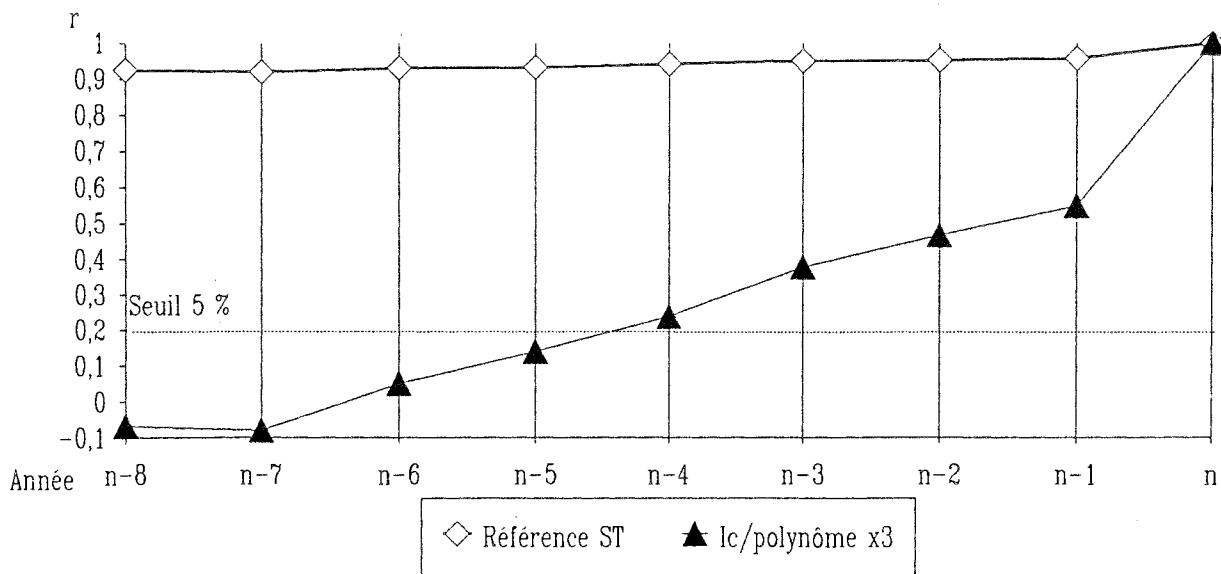


Fig. 132. Autocorrélation entre la série d'indices de croissance et les séries n-1 à n-8 : (1) pour la courbe de référence ; (2) pour le rapport "indice de croissance / ajustement polynomial du troisième degré" (sans tendance à long terme). Les points situés au-dessus de la ligne pointillée horizontale indiquent une autocorrélation positive significative au seuil de 5 %.

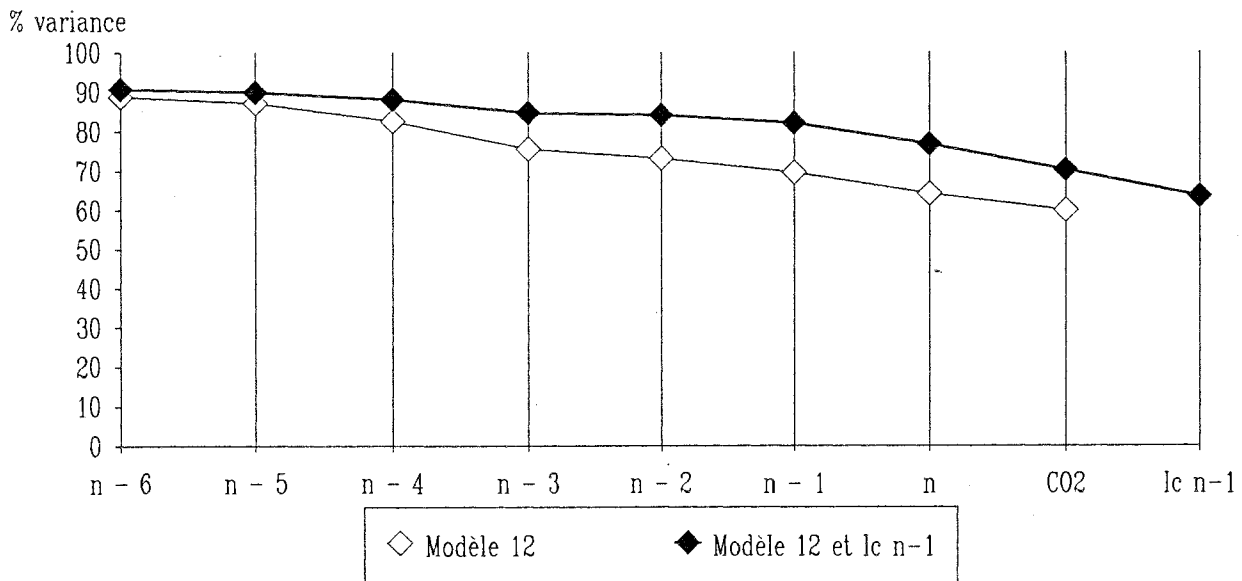


Fig. 133. Evolution du pourcentage de variance expliquée par le modèle n° 12 (avec tendance à long terme) incluant ou non le cerne de l'année précédente, en fonction du nombre d'années d'arrière-effets incluses dans le modèle.

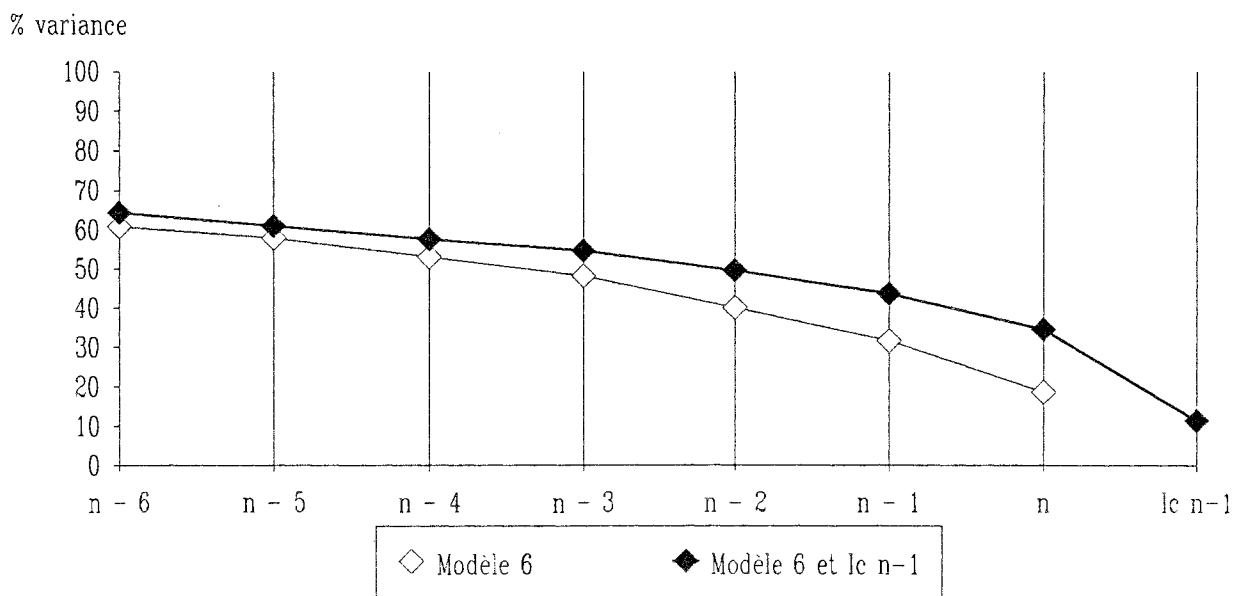


Fig. 134. Evolution du pourcentage de variance expliquée par le modèle n° 6 (sans tendance à long terme) incluant ou non le cerne de l'année précédente, en fonction du nombre d'années d'arrière-effets incluses dans le modèle.

6. Autocorrélation et arrière-effets climatiques

6.1. Principe

L'autocorrélation d'ordre 1 d'une série de cernes est la corrélation qui existe entre celle-ci et la série décalée d'une année dans le passé.

L'autocorrélation n'est pas nulle quand la largeur du cerne de l'année n dépend en partie de la largeur du cerne de l'année précédente. Dans ce cas, la croissance de l'année précédente peut être utilement incluse dans les régresseurs lors du calcul de la fonction de réponse. Elle peut également être éliminée par "préblanchiment" lors de l'emploi des techniques ARMA (Autoregressive Moving Average) (Box et Jenkins, 1976 ; Guiot *et al.* 1982a, 1982b ; Guiot, 1986 ; Monserud, 1986 ; Cook *et al.*, 1987 ; Park, 1990).

6.2. Résultats

Dans le cas de notre échantillon, l'autocorrélation d'ordre 1 de la série de référence est de 0,957 (hautement significatif) ; l'autocorrélation entre la série n et la série $n-8$ est encore de 0,924. En fait, une fois encore, la forte tendance à long terme est responsable de ce résultat.

Les mêmes calculs ont été effectués à partir de la série moyenne sans tendance à long terme, après ajustement par un polynôme du troisième degré. Dans ce cas, l'existence d'une autocorrélation importante est confirmée, mais celle-ci devient non significative à partir de l'année $n-5$ (fig. 132).

Nous avons cherché à évaluer l'influence de l'autocorrélation dans le modèle élaboré à partir des seules données climatiques. Dans un premier temps, seules les variables de l'année n ont été incluses dans le modèle n° 12, le pourcentage de variance expliquée a été noté ; puis le modèle a été progressivement complété avec toutes les variables de l'année $n-1$, $n-2$... en notant la progression du taux de variance expliquée entre chaque année. Les mêmes opérations ont été répétées en ajoutant l'indice de croissance de l'année $n-1$ ($Ic1$) dès le départ des régressions.

Quand il est pris seul, $Ic1$ explique 63,4 % de la variance de l'indice de croissance de l'année en cours ($Ic0$). On constate sur la figure 133 que l'écart entre les deux courbes diminue progressivement, pour devenir très faible, inférieur à 3 %, lorsque les variables des années $n-5$ et $n-6$ sont ajoutées au modèle. La prise en compte des arrière-effets d'ordre climatique expliquent donc l'autocorrélation.

Les mêmes observations ont pu être réalisées dans le cas de la série sans tendance à long terme (fig. 134). Dans ce cas, $Ic1$ explique 11,5 % de la variance quand il est pris seul, puis cette proportion diminue pour tendre vers 3 % quand 5 ou 6 années d'arrière-effets sont incluses dans le modèle.

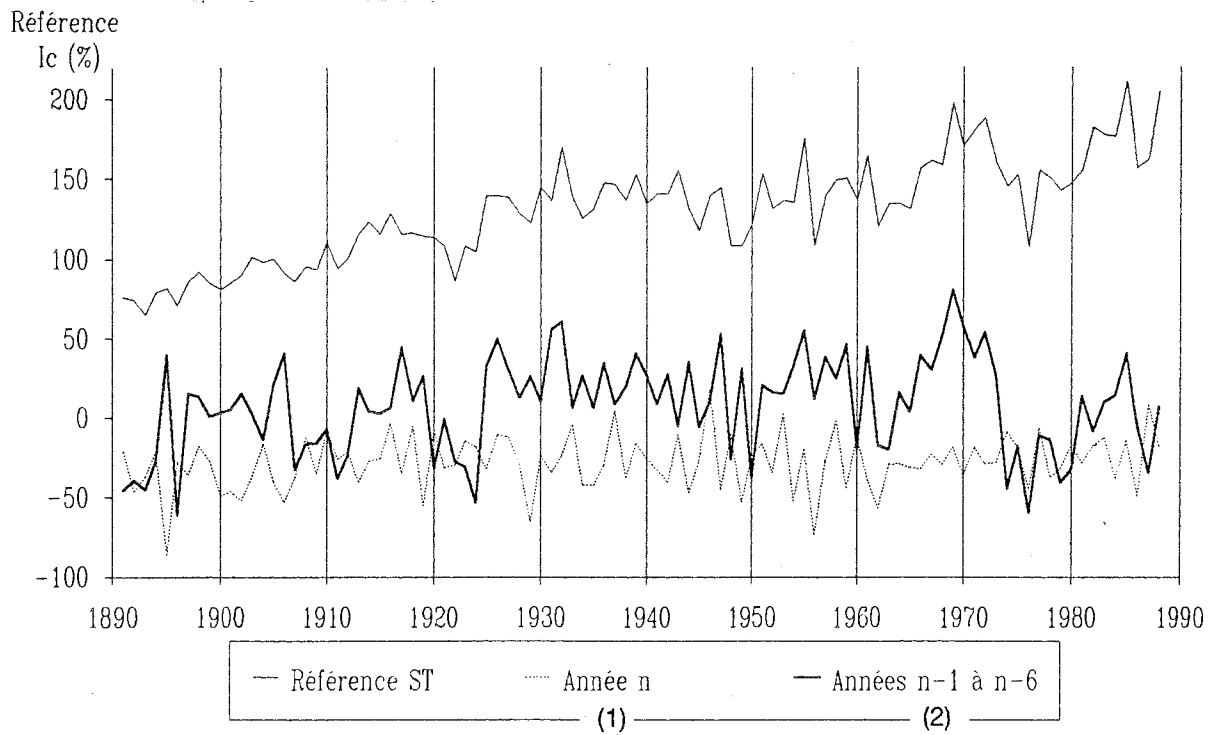


Fig. 135. Evolution au cours du temps de l'indice de croissance moyen et du modèle n° 12 décomposé en : (1) part de la croissance due aux conditions climatiques de l'année n ; (2) part de la croissance due aux conditions climatiques des années n-1 à n-6. La part de la croissance due au CO₂ et au terme constant ne sont pas reportée sur la figure, ce qui explique les valeurs négatives prises par les deux courbes du bas.

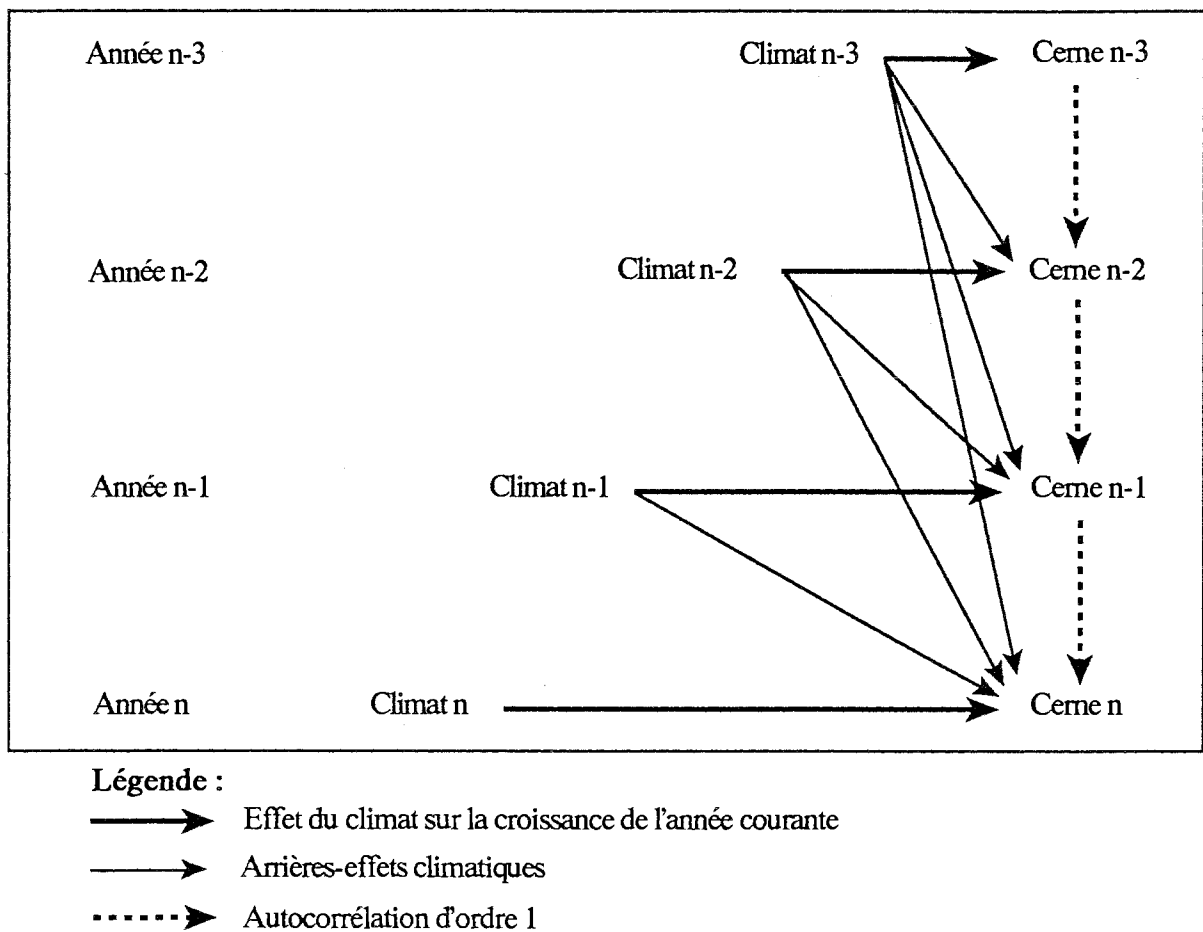


Fig. 136. Schématisation des relations directes entre la croissance et le climat, et des relations indirectes par l'intermédiaire d'arrière-effets sur plusieurs années. Ces derniers se traduisent par une autocorrélation positive entre les cerne.

6.3. Rôle de la date dans la part de la croissance due aux arrière-effets

Le modèle linéaire n° 12 permet de calculer pour chaque date la part de la croissance due au climat de l'année courante, et la part due au climat des années précédentes. La croissance totale reconstruite par le modèle est la somme de ces deux grandeurs, à laquelle il faut ajouter le terme constant et la valeur qui dépend de la concentration en CO₂. Les courbes de la figure 135 montrent que la part due aux arrière-effets est nettement réduite pendant les périodes de crise de la croissance radiale.

Ces observations permettent de comprendre certains décalages chronologiques, signalés dans l'introduction de cette partie, entre des stress climatiques et la croissance. Par exemple, bien que l'année 1947 ait été marquée par une grave sécheresse, la croissance des sapins a été quantitativement satisfaisante ; au contraire, l'année 1948 a connu un climat correct mais 82 % des sapins ont accusé une forte diminution de leur croissance. La courbe qui représente la part de la croissance due à l'année en cours suit bien évidemment les variations du climat. Par contre, la part de la croissance due aux arrière-effets était très importante en 1947, ce qui a permis une bonne croissance totale au cours de cette année. En 1948, au contraire la croissance "courante" a été correcte, mais le stress de 1947 ayant diminué les capacités de croissance due aux arrière-effets, la croissance totale a été faible.

6.4. Discussion

Les résultats précédents rejoignent tout à fait ceux de Becker (1989) avec le modèle élaboré pour les sapins des Vosges. L'autocorrélation, considérée comme un phénomène indésirable dans beaucoup d'études dendrochronologiques ou dendroclimatologiques, serait donc avant tout l'expression de relations entre la croissance radiale et le climat des années précédentes (fig. 136). Les intermédiaires biologiques ou physiques entre le climat et l'arbre, qui pourraient expliquer ces liaisons démontrées statistiquement, ne sont pas aisément identifiables. Cependant, certaines caractéristiques des sapins permettent de penser que les intermédiaires les plus probables peuvent être :

--- la section de bois d'aubier ; en effet, l'aubier constitue la partie du tronc dans laquelle la sève circule et alimente l'arbre en éléments minéraux. On peut penser que les variations de sa largeur ne sont pas aussi rapides que celles du climat ;

--- la pérennité du feuillage des sapins pendant 6 à 15 ans. La masse foliaire élaborée lors d'une année climatique défavorable est réduite, ce qui diminue l'intensité de la photosynthèse pendant plusieurs années, surtout pendant l'année en cours puis de moins en moins. Ainsi, Guyon (1986) a étudié l'influence du climat sur la croissance en hauteur chez le Pin noir d'Autriche, entre 1979 et 1984. La température et l'alimentation en eau sont les deux facteurs principaux qui conditionnent la longueur des entre-noeuds. Les précipitations cumulées de juin, juillet et septembre de l'année n influencent le nombre d'entre-noeuds et la croissance en hauteur de l'année $n + 1$. L'initiation des ébauches foliaires dépend beaucoup de la disponibilité de l'eau dans le sol ; l'élongation semble moins dépendante de ce facteur.

--- le développement racinaire, qui est en partie sous la dépendance de facteurs climatiques (Becker, 1970 ; Becker, 1977). Ainsi, la biomasse des racines de plus de 1 mm de diamètre et surtout leur longueur est plus importante dans la partie irriguée et fertilisée d'un peuplement de *Pinus sylvestris* que dans la partie témoin (Ericson et Persson, 1980) ;

--- le stockage de réserves dans les tissus. La quantité d'amidon, stocké dans la partie vivante de l'écorce et dans le bois des racines de 2-5 mm de diamètre, est supérieure si le peuplement est bien alimenté en eau et fertilisé (Ericson et Persson, 1980) ;

--- la physiologie des différentes parties de l'arbre et des organismes symbiotiques ou parasites...

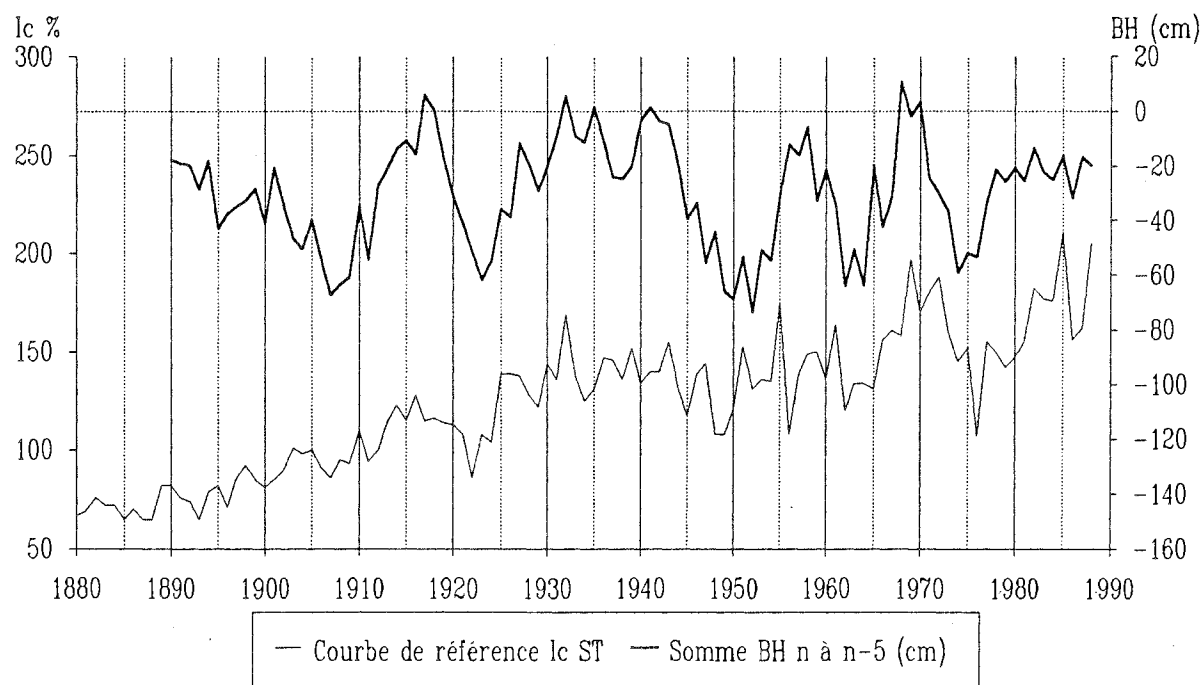


Fig. 137. Evolution au cours du temps de l'indice de croissance moyen et de la somme des bilans hydriques qui interviennent dans le modèle n° 12 (années n à n-5).

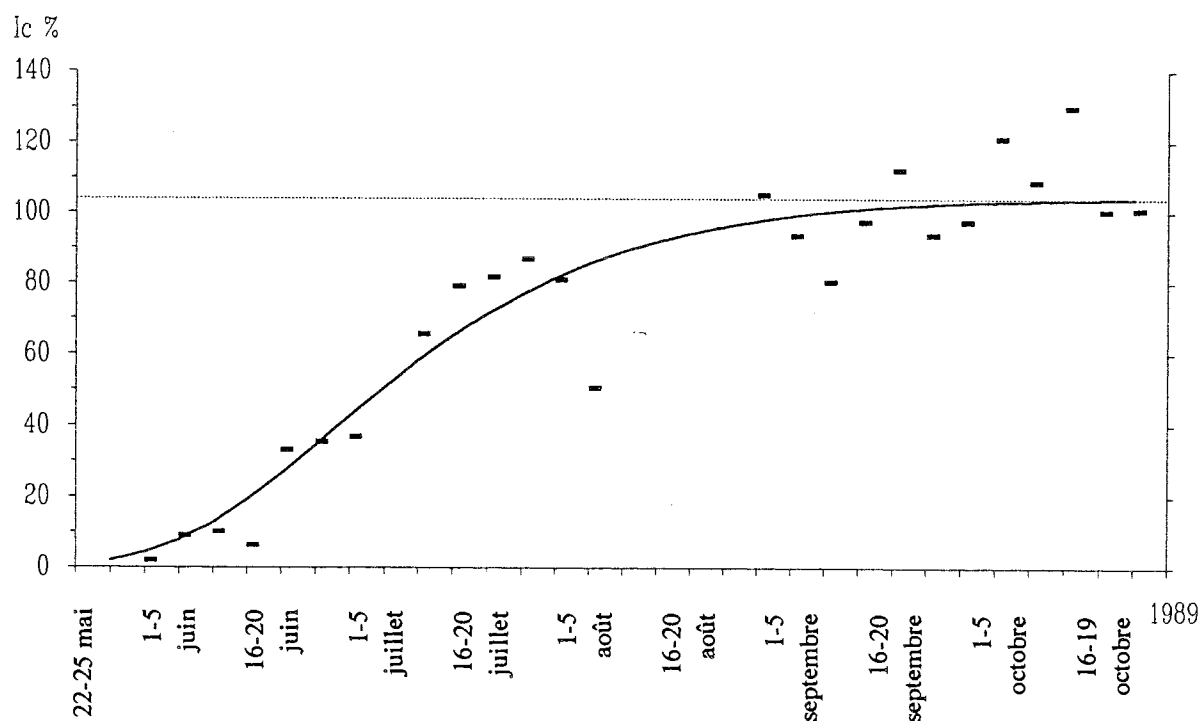


Fig. 138. Evolution de la largeur moyenne du cerne 1989, en indice de croissance, calculée sur les arbres carottés au cours de la même période de 5 jours pendant la saison de végétation. La ligne pointillée indique l'indice de croissance estimé pour l'année (104 %).

Ces divers phénomènes contribuent à donner une certaine inertie à la croissance des arbres, notamment lors des périodes pendant lesquelles des sécheresses sont fréquentes. En effet, l'essentiel de l'activité photosynthétique est assurée par les aiguilles de l'année, alors que les aiguilles plus âgées auraient un rôle de réserve (Prinz et Krause, 1987 *in* Badot et Garrec, 1990). Les défoliations qui surviennent à la suite de stress hydriques importants concernent principalement les aiguilles les plus âgées, ce qui peut limiter la partie de la croissance due aux arrière-effets. Si le climat le permet, la masse foliaire se reconstitue plus ou moins rapidement au cours des années suivantes, augmentant ainsi les potentialités de croissance jusqu'à un niveau en équilibre avec le milieu et la concurrence au sein du peuplement. La figure 137 illustre le phénomène d'inertie due aux effets de sécheresses pendant plusieurs années consécutives. La somme des bilans hydriques, qui interviennent dans le modèle sur 6 années, met en évidence les périodes de déficits hydriques importants. Il apparaît ainsi que quelques années sèches consécutives se sont traduites par des crises durables, à l'échelle de la décennie, pendant les années 1905-1910, 1920-1927, 1944-1954, 1962-1967 et 1971-1977.

7. Limites de la période de végétation

Les variables qui composent le modèle n° 12 sont celles qui caractérisent les mois de mai à octobre, exception faite de la température de février. Il était donc intéressant de préciser les limites de la période de végétation pour voir quelle est la coïncidence entre la période proposée par le modèle et la saison de végétation.

7.1. Méthode

La détermination directe nécessite l'emploi de microdendromètres fixés sur le tronc des arbres qui mesurent en continu leur circonférence. Cette technique nécessite l'installation d'un dispositif spécial qui ne pouvait être mis en place dans le cadre de notre étude. Par contre, comme le prélèvement des carottes a été fait entre le 22 mai et le 19 octobre 1989, il a été possible de suivre l'élaboration progressive du cerne de 1989, sur des arbres différents et dans des stations différentes. Le cerne de 1989 a donc été mesuré sur toutes les carottes, puis transformé en indice de croissance. L'indice de croissance moyen a été ensuite calculé pour chaque période de 5 jours au cours de la saison de végétation.

7.2. Résultats

L'évolution de l'indice moyen est représentée sur la figure 138. La relation a été ajustée à l'aide d'un modèle de Gompertz de la forme (Gompertz, 1825 *in* Lebreton et Millier, 1982) ($r^2 = 0,977$) :

$$\text{cerne} = a \times \exp(-c \times \exp(-b \times \text{temps}))$$

L'asymptote de cette courbe indique l'indice de croissance, issu des largeurs de cerne, qui a été atteint en fin de saison, soit 104 % (intervalle de confiance à 95 % : 94,4 à 115,3 %). Elle donne ainsi une estimation de la croissance moyenne pour l'année 1989, très peu arrosée. L'observation de la courbe de référence (fig. 78) montre que cette valeur est similaire à celle de 1986 ou 1987. Du point de vue de la croissance radiale, la saison de végétation a débuté entre le 22 mai et le 15 juin, selon l'altitude de la placette. La fin de la période d'élaboration est moins évidente ; il semble qu'elle se soit située entre le 15 et le 25 ou 30 septembre.

Bien qu'il soit délicat de généraliser ces observations faites pour une seule année, il apparaît logiquement que les cinq mois pendant lesquels le cerne s'élabore sont bien représentés dans le modèle. Le climat des mois de mars et d'avril n'intervient pas dans celui-ci, mais ils semblent en dehors de la période d'activité cambiale. Par contre, les températures du mois d'octobre sont représentées au sein des variables

qui indiquent des arrière-effets, ce qui pourrait s'expliquer par un stockage plus important de réserves carbonées en début d'automne si celui-ci est assez chaud. Le mois de juin correspond à la période pendant laquelle le cerne s'élabore avec la plus grande rapidité. Or, la régression bootstrap a montré que le bilan hydrique du mois de juin de l'année n est une des variables les plus significatives du modèle.

8. Discussion. Conclusions

8.1. Rôle du climat sur la croissance radiale

Les divers essais de modélisation ont permis de montrer que la croissance radiale peut être reconstruite assez fidèlement à partir des données climatiques. Cependant, l'existence d'une très forte dérive à long terme au sein des données de croissance complique beaucoup la modélisation en raison des phénomènes d'autocorrélation. Pour tenter de nous affranchir de ce problème, deux méthodes ont été utilisées : (1) la suppression de la tendance sur la courbe de croissance (le même traitement n'est pas indispensable sur les données climatiques) ; (2) l'introduction du taux de CO_2 atmosphérique parmi les variables explicatives. Les deux voies ont fourni des résultats assez peu différents, si ce n'est évidemment une différence importante dans les pourcentages de variance expliquée. Le modèle calculé à partir de la courbe de référence "aplatie" a un taux d'explication de 60,9 %, et celui utilisant le CO_2 explique 88,7 % de la variance.

Les variables qui sont entrées dans les modèles ont exprimé le rôle du climat de l'année en cours : un bilan hydrique excédentaire est favorable en mai, juin et juillet (en septembre également d'après le modèle n° 12, mais ce résultat est moins fiable) ; le rôle négatif des basses températures d'hiver a été mis en évidence par les variables qui représentent la température moyenne de janvier et surtout février. De nombreuses variables ont exprimé les arrière-effets du climat des années $n-1$ à $n-6$: ce sont surtout les bilans hydriques des mois d'août et septembre, qui représentent la fin de la saison de végétation. Le climat du mois d'octobre est apparu dans les deux types de modèles, bien que le cerne soit totalement élaboré à cette époque de l'année. Cela pourrait révéler un certain stockage de réserves qui permettraient une meilleure croissance l'année suivante.

Les arrière-effets sur six années conditionnent la majorité des variables entrant dans les modèles et peuvent expliquer que les crises de croissance épisodiques constatées sur la courbe de référence se prolongent pendant 4 à 10 ans. Ceci indique que le déterminisme de ces crises est essentiellement climatique, à l'échelle de l'ensemble du massif.

Les modèles élaborés ont tous fait intervenir les températures des mois de janvier et/ou de février. L'influence favorable des températures clémentes, au cours de la saison froide, sur l'activité des conifères a été également montrée par des approches physiologiques. Tant que la température est assez élevée, une certaine activité de photosynthèse se poursuit. En particulier, la capacité de photosynthèse du Sapin est encore à 50 % de son maximum à une température instantanée de 0°C ; le point de compensation de la photosynthèse se situe vers -5°C (Guehl, 1985). Cette production énergétique en dehors de la période de croissance pourrait être utilisée pour élaborer des réserves qui permettraient une meilleure croissance au cours de l'été suivant.

L'effet des températures hivernales peut également être interprété en considérant les dégâts infligés à l'arbre par les froids intenses. Les conifères des zones tempérées et subarctiques de l'hémisphère nord peuvent acquérir en hiver des états de résistance importante au gel grâce à des processus d'endurcissement. Le Sapin pectiné est une "espèce résistante au gel de façon limitée". La formation de glace à l'intérieur des cellules est évitée par des états de surfusion. L'endommagement est causé par la déshydratation cellulaire liée à la formation de glace dans les espaces intercellulaires. Des études de résistance au gel par

refroidissement lent et progressif ont permis d'établir que les aiguilles de *Abies alba* subissent un début de nécrose vers -35°C (Larcher, 1981 et Sakai, 1983 in Guehl, 1985). En conditions naturelles, les stress thermiques peuvent également occasionner des dégâts sur le système racinaire, les rameaux, voire le tronc. Les effets négatifs des basses températures sont certainement plus importants que les apports de la photosynthèse hivernale. En effet, les conséquences des froids intenses se constatent nettement sur la croissance radiale (en 1929, 1956...).

Il ne semble pas y avoir d'agressions directes (du type pollution...) déprimant la croissance de l'ensemble des peuplements. En effet, l'équation qui ajuste la croissance sans tendance sur la période 1885-1960 permet de reconstruire aussi de façon satisfaisante le niveau moyen de croissance observé depuis 1960.

Les bilans hydriques ont été plus efficaces que les données climatiques brutes pour expliquer la croissance radiale. Ce type de résultat est obtenu assez souvent car les variables climatiques simples ne décrivent pas très bien les conditions de croissance subies par les plantes. Les auteurs américains employant l'indice de sévérité de la sécheresse de Palmer (PDSI : Palmer Drought Severity Index) l'ont également observé (Jordan et Lockaby, 1990). Cet indice dépend de la latitude, de la réserve en eau du sol, des précipitations et des températures moyennes mensuelles.

Les taux de variance expliquée obtenus ont été généralement élevés (plus de 50 %). Ceci tient en partie à la fiabilité statistique de la courbe de référence, due à la taille importante de l'échantillon. De plus, les séries climatiques sont assez longues. Mais le nombre élevé de variables explicatives est à l'origine d'une certaine surestimation des taux de variance expliquée. L'estimation du modèle par régression "bootstrap" a montré que cette surestimation a été d'environ 10 %, et que la présence de certaines variables est dépendante du lot de données utilisé pour effectuer les calculs.

Certaines imperfections pourraient être en partie corrigées en utilisant des variables encore plus synthétiques que les bilans hydriques mensuels, notamment en regroupant les variables par périodes plus longues (saisons) (Peterson *et al.*, 1990). La diminution du nombre de variables dans les modèles réduirait l'inflation du r^2 et pourrait améliorer les résultats (Jordan et Lockaby, 1990).

Tous les résultats fournis par les fonctions de réponse constituent des éléments objectifs révélés par le calcul en terme de corrélations significatives. Mais celles-ci ne correspondent pas forcément à des relations de cause à effet. Seule la cohérence des résultats obtenus pour différentes populations peut permettre d'aboutir à des indications fiables quant au comportement de l'espèce étudiée (Tessier, 1984 ; Tessier, 1986b ; Kienast *et al.*, 1987 ; Tessier, 1987). Ainsi, la comparaison entre le modèle élaboré pour le Jura et le modèle élaboré pour le massif vosgien, ou entre les modèles élaborés pour les trois sous-régions, ont montré des ressemblances et des différences qui laissent deviner l'importance du biotope vis-à-vis des réponses au climat. Il serait donc intéressant d'approfondir ces aspects.

8.2. Rôle du CO_2 sur la croissance

Les modélisations réalisées à partir de la courbe de référence avec sa tendance à long terme sans utiliser le taux de CO_2 n'ont pas permis de reproduire la totalité de la tendance. Le déterminisme de celle-ci ne semble donc pas seulement climatique. Mis à part une certaine amélioration de la sylviculture difficile à mettre en évidence et un rôle indirect par effet de serre (annexe 16), il semblerait que le gaz carbonique puisse avoir un rôle direct complémentaire important sur la tendance à long terme. Cependant, nos résultats ne permettent pas de conclure définitivement sur ce type de phénomène.

La mise en évidence de l'existence d'une tendance à long terme est un des aspects de l'étude de l'évolution des séries de croissance radiale. Un autre aspect de ce phénomène, tout aussi important, est

constitué par son intensité. Les taux d'augmentation sont en effet véritablement considérables alors que le milieu ne semble pas avoir connu des modifications d'une telle ampleur, notamment les séries de précipitations et les températures. Cela permet de penser que le taux de gaz carbonique atmosphérique en augmentation exponentielle peut avoir une responsabilité. Sa concentration est passée de 260-280 ppm, à l'époque préindustrielle, au taux actuel de 340-360 ppm. Il serait très important de quantifier les effets de l'augmentation réelle de la concentration en CO₂. Les mesures directes sont difficiles à réaliser sur des végétaux aussi grands que les essences forestières. Certaines expérimentations ont concerné des plants d'arbres pour tester l'effet d'un enrichissement en gaz carbonique sur leur croissance. Les effets semblent varier selon l'espèce ; par exemple, un enrichissement en CO₂ diminue la pousse de *Castanea sativa* et provoque une sénescence précoce des feuilles quand le sol est pauvre ; dans ce cas, le surplus de carbone est utilisé pour la croissance racinaire (Mousseau et Enoch, 1989). En revanche, quand le sol est fertilisé, la partie aérienne est nettement plus importante que chez les plants témoins. De même, Norby *et al.* (1986) constatent une augmentation de 85 % en poids sec en 40 semaines chez des plants de *Quercus alba* quand le CO₂ passe de 360 à 690 ppm. Kienast et Luxmoore (1988) ont également observé une amélioration de la croissance de jeunes plants, provenant de huit sites européens et nord-américains, quand la concentration en CO₂ est artificiellement augmentée.

Le taux d'amélioration de la croissance correspondant à une certaine augmentation du gaz carbonique est exprimé par le facteur β :

$$P / P_0 = 1 + \beta \ln (C / C_0)$$

P = productivité mesurée quand la concentration en CO₂ est C ;

P_0 = productivité quand la concentration en CO₂ est C_0 (référence).

Pour plusieurs espèces de conifères, dont *Abies alba*, *Picea abies* et *Pinus silvestris*, le facteur β a été déterminé empiriquement à 0,49 ($n=18$; écart type = 0,28) quand la concentration en CO₂ passe de 300 ppm à 1320 ppm (le taux le plus probable en 2050 serait de 700 ppm). Dans ce cas, une concentration de CO₂ 4,4 fois plus forte a produit une augmentation de la productivité de 1,3 fois ; or cette augmentation est bien inférieure à celles observées dans les peuplements naturels soumis à une augmentation de CO₂ pourtant plus faible. De même, Wigley *et al.* (1984) citent des valeurs de $\beta = 0,3$ à 0,7, dans le cas d'une augmentation de CO₂ de 25 % entre 1850 et aujourd'hui. Cette estimation correspondrait à une production de biomasse seulement de 7 à 16 % plus élevée.

Kramer (1981) a constaté une plus grande réactivité chez les jeunes plants que chez les plus vieux quand la concentration en CO₂ augmente. En effet, la proportion de la photosynthèse totale utilisée pour compenser l'énergie de la respiration est plus importante chez les individus âgés. Par conséquent, même si les arbres âgés augmentent leur photosynthèse brute, l'augmentation de la croissance radiale sera plus faible que chez les jeunes arbres ; le facteur β va décroître avec l'âge de l'arbre. Les résultats obtenus sur le Jura avec différentes méthodes ont effectivement confirmé la forte réactivité des Sapins jusqu'à 80-100 ans et l'absence de tendance des cernes élaborés au delà de cet âge.

Certains auteurs considèrent l'élaboration de bois comme l'utilisation du "surplus" de la photosynthèse lorsque l'énergie nécessaire à la respiration a été prélevée (Cooper, 1986). Aussi, une faible augmentation de la photosynthèse pourrait augmenter de façon non proportionnelle l'énergie disponible pour la synthèse de bois. Différents phénomènes pourraient être impliqués dans cette amplification ; en particulier, une croissance racinaire plus importante augmenterait l'alimentation minérale et hydrique des arbres. Il est également probable qu'une photosynthèse plus importante permette l'augmentation de la masse foliaire, donc une production d'énergie encore plus forte (Graybill, 1987). Nos observations à propos de l'influence de la densité des peuplements sur la croissance radiale sont cohérentes avec cette hypothèse. En effet, la croissance des peuplements assez ouverts (futaie jardinée) montrent une tendance à long terme

ininterrompue depuis 1860, ce qui peut être interprété en partie par un accroissement de la masse foliaire (à un âge donné). Les futaies actuellement les plus fermées se rencontrent préférentiellement sur les stations productives. Les sapins de ces peuplements ont pu également subir une augmentation de leur masse foliaire et exprimer une forte tendance à long terme entre 1860 et 1930. Cette accumulation de feuillage a pu contribuer à une fermeture lente des couverts et conduire à une limitation de la croissance depuis une soixantaine d'années.

Les résultats obtenus sur de jeunes plants, soumis en laboratoire à des enrichissements en CO₂, ne peuvent être extrapolés sans risques aux peuplements forestiers. Des indications plus globales pourraient être fournies par l'étude du cycle du carbone à l'échelle planétaire (annexe 17). Mais ces modélisations dépendent en partie du facteur β choisi, ce qui implique de le préciser davantage en détectant et quantifiant les augmentations de productivité des écosystèmes naturels.

8.3. Rôle des dépôts azotés

En France, les émissions d'ammoniac dans l'atmosphère liées à la production animale représentent 80 % du total, et l'utilisation des engrais minéraux constitueraient la seconde source (18 %) ; l'industrie interviendrait pour environ 2 %. Les couverts forestiers reçoivent, selon les régions, de 2 à 25 kg/ha/an d'azote ammoniacal et 2 à 27 kg/ha/an d'azote nitrique (Landmann, 1991c).

Or l'azote est très souvent un élément minéral limitant de la croissance dans les écosystèmes forestiers. Il serait donc tentant de chercher une relation entre ces dépôts et les tendances à long terme observées au sein des peuplements étudiés. En revanche :

--- cette hypothèse ne pourrait expliquer les tendances constatées dans des régions très éloignées de sources de pollutions azotées ;

--- le début des tendances est généralement localisé au cours du 19^{ème} siècle et les émissions d'ammoniac n'ont fortement augmenté que depuis 1950 ;

--- les quantités d'azote apportées aux écosystèmes forestiers ne sont pas négligeables mais elles restent cependant relativement peu importantes par rapport au stock naturel.

Par conséquent, les apports azotés atmosphériques seraient plutôt à considérer comme des agents amplificateurs d'un phénomène déclenché par une autre cause.

8.4. Modifications des écosystèmes observées ou prévisibles

Les changements mis en évidence directement à partir des augmentations de croissance des arbres au cours d'études dendrochronologiques sont confirmés par d'autres types de résultats. En particulier, on a observé que l'aire de répartition de certaines espèces est en évolution depuis le début du 20^{ème} siècle. C'est le cas de *Betula pubescens*, en Norvège, dont la limite altitudinale supérieure a augmenté, particulièrement dans le nord du pays (Aas, 1969 in Innes, 1991). De nombreuses autres études ont également montré le même phénomène en Suède, CEI et Amérique du Nord (Innes, 1991). Cependant, ces mouvements d'extension "récents" n'atteignent pas encore les limites vers le nord ou en altitude qu'a connue la végétation au milieu de l'Holocène, comme le montrent les études palynologiques et la présence d'arbres subfossiles au dessus des limites actuelles de végétation.

Des simulations ont été réalisées pour estimer l'impact de changements climatiques sur la composition d'écosystèmes forestiers. Par exemple, Pastor et Post (1988) ont montré quels pourraient être les conséquences d'un doublement en 100 ans du taux de CO₂ atmosphérique sur la composition de forêts du nord-est des Etats-Unis et du Québec. Au cours des 200 ans qui suivraient cette importante perturbation du milieu, les épicéas disparaîtraient progressivement et seraient remplacés par des Erables et des Bouleaux. De telles modifications auraient probablement comme conséquence, dans les montagnes de l'Est de la France, un envahissement des pelouses sommitales par l'Epicéa et le Hêtre, un enrichissement en Hêtre des sapinières de basse altitude qui subiraient des dépérissements intenses et finiraient par être remplacées à terme par des feuillus (Chênes, Hêtres). Bien que ce type d'évolution ait déjà eu lieu après la dernière glaciation, il faut souligner que la vitesse du réchauffement était alors 10 fois plus faible que celui qui se profile à l'horizon de la première moitié du 21ème siècle. On dispose depuis peu de toutes les cartes européennes et nord-américaines de répartition des espèces aux différentes phases de l'holocène (fin du quaternaire). On a ainsi pu calculer les vitesses de migration de certains arbres lors de la colonisation post-glaciaire : de 10 à 50 km par siècle (Gates, 1990 ; Dupouey, 1992). Or, si le réchauffement devient proche de 0,1 °C par décennie, les simulations indiquent que les espèces auraient à migrer de 1000 km par siècle ! On peut donc craindre des déséquilibres importants dans le fonctionnement des écosystèmes, avec des conséquences sur les forêts difficiles à prévoir exactement. Au moins pour ces raisons, la réduction des émissions de polluants (dont le CO₂) est donc particulièrement souhaitable.

CONCLUSIONS

RAPPEL DES PRINCIPAUX RESULTATS ET CONCLUSIONS

Typologie des principaux types de sapinières

L'échantillonnage de 208 sites de sapinières a permis de réaliser une typologie des principales unités stationnelles sur toute l'aire de répartition du Sapin dans le Jura. En particulier, l'analyse de la végétation a mis en évidence les principaux facteurs caractéristiques de chaque type de station. Ici encore, il s'avère que la flore spontanée intègre de nombreuses caractéristiques du milieu, tant climatiques qu'édaphiques ; par le jeu de la composition en espèces et de leur abondance, elle fournit des indications difficiles à obtenir par des mesures ou des descriptions stationnelles. L'importance de l'alimentation en eau a notamment été bien révélée par la flore. Les principales unités phytosociologiques, à partir du niveau "association", s'individualisent par la combinaison de l'*altitude* et du *bilan hydrique* du site, qui dépend de la position topographique, de la pente et du drainage. Le gradient d'acidité du sol est plus ou moins corrélé à la qualité de l'alimentation en eau des sites. En effet, les sols carbonatés riches en cailloux calcaires sont également les plus secs, tandis que les sols bruns lessivés limoneux ou argileux, plus acides, assurent une bonne alimentation en eau à la végétation.

Cette étude a distingué 11 principales unités stationnelles se rattachant à 6 associations : Hêtraie à Laîche, Hêtraie à Tilleul, Hêtraie à Dentaïre, Hêtraie-Sapinière, Hêtraie à Erable et Pessière à Doradille. La grande étendue de la surface étudiée a permis d'apprécier la variabilité écologique et de cerner la répartition géographique de chaque unité stationnelle. A travers l'analyse des divers types de groupements auxquels le Sapin pectiné participe, et des conditions écologiques correspondantes, cette étude phytoécologique a permis de préciser l'écologie du Sapin sur toute l'étendue de son aire de répartition dans le Jura.

Avant d'exposer les résultats relatifs aux divers types de stations, nous rappellerons rapidement leur localisation et leurs traits essentiels. En fait, l'échantillonnage réalisé dans le cadre de l'étude n'a pas permis de définir avec une précision égale l'ensemble des "types de stations" ; en effet, la surface d'étude était trop vaste pour espérer parvenir à ce but avec 208 relevés. Les unités stationnelles décrites doivent le plus souvent correspondre à la réunion de types de stations élémentaires que nous ne pouvions préciser davantage. Nous les avons cependant provisoirement nommées "types de stations". Leur dénomination s'inspire de la nomenclature phytosociologique européenne.

En raison de la géomorphologie de la chaîne plissée calcaire, les conditions stationnelles ne sont pas réparties de façon homogène. En effet, le relief du Jura est nettement dissymétrique : du côté français, une succession de plateaux entre 600 et 900 m d'altitude permet d'atteindre progressivement la Haute-Chaîne (1400-1700 m), tandis que le rebord oriental s'abaisse brutalement sur la plaine suisse (500 m). La moitié nord du massif est essentiellement constituée par les plateaux, alors que ceux-ci se réduisent vers le sud pour laisser place aux grands plis de la Haute-Chaîne. Cette double dissymétrie conditionne la répartition des types de sols, des mésoclimats, des espèces végétales et explique la localisation géographique particulière de certains types de stations.

La moitié nord peut être globalement divisée en deux zones :

--- la Hêtraie-Sapinière constitue de belles forêts sur les grands plateaux recouverts de limons de la partie Ouest :

* la **Hêtraie-Sapinière mésophile** se rencontre entre 700 et 900 m d'altitude, sur des sols "bruns à pellicule calcaire" de 30 à 50 cm d'épaisseur ;

* la **Hêtraie-Sapinière hygrophile** occupe les sols bruns limoneux ou lessivés argileux profonds (60 cm à plus de 1,20 m), entre 800 et 1050 m.

--- le côté Est, principalement formé de plateaux calcaires, est plus varié :

* les éboulis sur pentes fortes recouverts de sols humo-calcaires constituent le milieu de la **Hêtraie à Tilleul** ;

* la **Hêtraie à Adénostyle** se localise dans les situations froides entre 900 et 1100 m, sur les sols drainants et les pentes fortes. Elle est située dans les mêmes milieux que la **Hêtraie à Tilleul**, avec un décalage vers les altitudes plus élevées ;

* la **Hêtraie à Dentaïre**, caractérisée par une végétation calcicole, se rencontre entre 800 et 1050 m d'altitude sur les substrats à l'origine de sols à réserve en eau correcte (sols bruns calciques) ;

* la **Hêtraie à Millet** occupe les sols sur limons épais des plateaux ;

* les sols bruns acides sur les moraines non calcaires au pied du Jura suisse constituent le milieu de la **Hêtraie à Luzule**.

Remarque : Les trois stations précédentes ont été regroupées sous la dénomination "Hêtraie à Dentaïre", car ces différents milieux ont des bilans hydriques assez semblables.

La moitié sud montre une organisation générale des unités stationnelles parallèle au grand axe du Jura :

* la **Hêtraie à Laïches** (*Carex alba*) forme des taches sur le bord sud-ouest du massif, sur les stations chaudes et "sèches" couvertes par des sols humo-calcaires, entre 600 et 950 m d'altitude. La **Hêtraie à Laïches neutrophile** est une variante moins calcicole caractérisée par *Carex montana*. Elle est également présente sur le bas du versant suisse, car le massif montagneux crée un effet de foehn qui réduit les précipitations à l'est de la Haute-Chaîne ;

* le flanc du massif exposé à l'Est est également occupé par la **Hêtraie à Dentaïre**, sur les sols peu décalcifiés, et par la **Hêtraie à Luzules**, sur les moraines acides des bas de versants ;

* la **Hêtraie-Sapinière d'altitude (alticole)** est située entre 900 et 1100 m, sur les dalles calcaires couvertes par les sols humo-calciques drainants ou bruns eutrophes ;

* les plateaux boisés des sommets de la Haute-Chaîne sont le domaine de la **Pessière à Doradille** (*Asplenium viride*), qui se développe sur les sols "bruns de laizines" entre 1150 et 1300 m ;

* les situations froides entre 1100 et 1300 m sont occupées par la **Hêtraie à Erable**. La **Hêtraie à Erable neutrophile** se rencontre sur les sols humifères assez secs ; la **Hêtraie à Erable mésotrophe** se rencontre sur les sols bruns, plus acides et à meilleure réserve en eau.

Production du Sapin et types de stations

A cette typologie des stations établie sur des bases écologiques correspondent des fertilités moyennes par station échelonnées entre 7,7 et 12 m³/ha/an. La **Hêtraie-Sapinière hygrophile** constitue le milieu le plus fertile ; la hauteur dominante moyenne est de 30,6 m à 100 ans, ce qui correspond à une production de 12 m³/ha/an. Viennent ensuite la **Hêtraie-Sapinière mésophile** (29,6 m) et la **Hêtraie à Dentaïre** (29,1 m), proches de 11 m³/ha/an. Les écarts entre les groupes suivants sont faibles, et leurs hauteurs moyennes s'échelonnent entre 27,3 et 25,0 m (9,8 à 8,3 m³/ha/an) : **Hêtraie à Laïches neutrophile**, **Hêtraie à Erable mésotrophe**, **Hêtraie-Sapinière alticole**, **Hêtraie à Tilleul**, **Hêtraie à Erable neutrophile**, **Hêtraie à Laïches** et **Hêtraie à Adénostyle**. La **Pessière à Doradille** est le milieu le moins productif ; les sapins dominants mesurent en moyenne 23,5 m à 100 ans (7,7 m³/ha/an).

La flore et les caractéristiques écologiques de chaque placette ont permis de montrer que les facteurs limitants vis-à-vis de la production sont les possibilités d'alimentation en eau des arbres, conditionnées par la réserve en eau du sol, et la température. Par contre, aucune liaison nette entre la richesse chimique des sols et la production n'est mise en évidence. L'hétérogénéité des substrats calcaires sur de courtes distances pourrait expliquer l'importante variabilité de la productivité observée au sein de chaque unité stationnelle. Cette variabilité montre qu'il serait utile de subdiviser ultérieurement les 11 unités reconnues en "types de station" plus homogènes à tous points de vue. Ceci passera par un échantillonnage plus conséquent et la réalisation d'un véritable "catalogue des stations".

Traitement sylvicole observé sur les placettes

74,5 % des peuplements de l'échantillon ont la structure de futaies régulières. Cette proportion n'est pas significativement différente en France et en Suisse. Par contre, 42 % des placettes de la moitié sud du massif sont traitées en futaie jardinée pour seulement 19 % dans le nord. La morphologie de la chaîne montagneuse explique en grande partie cette répartition : les reliefs accidentés et les altitudes élevées de la partie sud de la Haute-Chaîne se prêtent mal au traitement régulier.

Densité du bois

L'analyse de la qualité du bois a montré que les différents types de stations se distinguent du point de vue de la densité du bois produit. Les sapins à bois dense appartiennent aux Hêtraies-Sapinières mésophiles et hygrophiles, qui sont les stations les plus fertiles. Les Pessières à Doradille et les Hêtraies à Erable neutrophiles, peu fertiles, sont composées de sapins à bois plus tendre, donc de moins bonne qualité. Les autres groupes de stations sont en situation intermédiaire. Entre 950 et 1300 m, la qualité du bois est davantage conditionnée par l'altitude que par la fertilité de la station. Ce résultat a été interprété par le raccourcissement de la période de végétation quand l'altitude augmente, ce qui diminuerait la proportion de bois final dense dans les cernes.

A largeur de cerne égale, il n'y a pas de relation significative entre la densité du bois et le manque d'aiguilles ou le degré de jaunissement du feuillage. Le dépérissement n'a donc pas de répercussions fâcheuses sur la qualité du bois.

Etat sanitaire des peuplements

La perte d'aiguilles et le jaunissement constituent les deux principaux symptômes apparents du dépérissement et ne sont pas forcément associés. En 1987, les 522 sapins observés avaient perdu en moyenne 14,4 % de leur feuillage ; en 1989, les mêmes arbres présentaient une défoliation moyenne de 16,8 %. Ces notations révèlent une légère augmentation (significative) de la défoliation en deux ans. L'ensemble des 1248 sapins avait un manque d'aiguilles moyen de 17,9 % en 1989. Il apparaît donc que la sapinière jurassienne est peu dépérissante dans son ensemble, mais comporte localement des sujets qualifiés de "fortement détériorés à dépérissants" par la notation CEE (défoliation supérieure à 25 % du feuillage).

Le niveau général est nettement meilleur dans le Jura que dans les Vosges. La défoliation n'est pas concentrée sur une région particulière du massif. Le jaunissement a été observé sur 40,6 % des sapins et 5,4 % d'entre eux sont presque totalement jaunes. La moitié sud du massif, surtout le versant ouest, montre des jaunissements plus intenses, ainsi que le Jura suisse au nord de Neuchâtel.

Le nombre de générations d'aiguilles est lié à ces symptômes ; il évolue entre 3 et 12, et la grande majorité des arbres avait entre 5 et 9 générations d'aiguilles (moyenne = 7 années). Les arbres défoliés ont logiquement tendance à avoir moins de générations d'aiguilles, alors que c'est le contraire chez les arbres jaunissants. Ces observations semblent révéler un décalage dans le temps de deux étapes d'un même phénomène : tout d'abord un jaunissement d'une partie de plus en plus importante du feuillage, puis une chute des aiguilles jaunes.

La perte de vigueur subie par les arbres au cours de leur vieillissement et les possibilités d'alimentation en eau sont les deux facteurs essentiels pour comprendre la dégradation de l'état sanitaire. Les peuplements fortement atteints sont le plus souvent situés sur des sols à pH neutre, ou légèrement alcalin, mais superficiels, tandis que les sols profonds, plus acides et chimiquement plus pauvres, correspondent aux peuplements qui présentent le meilleur état sanitaire.

Des études de nutrition par analyses foliaires d'épicéas et de sapins dans le Jura central et méridional ont révélé des problèmes nutritionnels portant, selon les cas, sur l'azote, le potassium, le phosphore et parfois le manganèse. Dans un certain nombre de forêts, et pour certains éléments, des causes édaphiques peuvent expliquer l'apparition du dépérissement. On peut alors, comme dans les Vosges, considérer que le sol a joué le rôle de facteur prédisposant, un autre facteur (pollution, sécheresse) ayant joué le rôle de facteur déclenchant (Bonneau, 1989a ; Bonneau, 1990). Il peut s'agir de suites d'accidents de sécheresses, notamment des sécheresses de 1985 et 1986. Dans d'autres cas, une faible richesse minérale du sol ne peut être retenue ; ce sont en général des peuplements implantés sur des sols superficiels, à faible réserve en eau. Une mauvaise alimentation hydrique peut donc conduire à des altérations de la couleur du feuillage puis à sa chute, plus ou moins importante selon la station. Les difficultés rencontrées par les arbres de ces peuplements peuvent être aggravées par une concurrence trop forte.

Dans le Jura, le jaunissement semble davantage lié aux déficits hydriques que dans les Vosges. En effet, dans le massif vosgien, les déficits hydriques entraînent des défoliations tandis que le jaunissement a plutôt été mis en relation avec des carences minérales, notamment magnésiennes. Dans le Jura, le rôle indirect de précipitations acides, par l'intermédiaire du sol, est moins probable. En effet, Bruckert et Tan (1986) ont montré que ces apports de protons sont insuffisants pour acidifier les sols qu'on y rencontre.

Les placettes les plus défoliées ne montrent pas de localisation géographique particulière, même quand la part de la défoliation due aux effets stationnels est prise en compte. Par contre, quand la part du jaunissement dû à l'âge et à la faiblesse des réserves en eau est prise en compte, les peuplements les plus jaunissants semblent localisés préférentiellement sur le versant sud-ouest et dans la partie nord-est du massif. L'hypothèse d'effets de polluants atmosphériques serait compatible avec ces observations. En effet, les vents dominants viennent des secteurs sud-ouest et peuvent transporter les produits émis par l'agglomération lyonnaise, qui n'est pas à plus de 80 à 100 km des massifs forestiers de la région d'Oyonnax, Saint-Claude... Les vents, qui proviennent également souvent du nord-est, pourraient aussi véhiculer les pollutions du bassin industriel de Bâle-Mulhouse sur la partie nord-est du massif. De même, l'agglomération de Genève n'est qu'à une vingtaine de kilomètres des versants jurassiens.

Ces conclusions permettent d'interpréter les faibles différences d'état sanitaire moyen entre les types de station. Les Hêtraies-Sapinières mésophile et hygrophile, ainsi que la Hêtraie à Erable mésotrophe sont bien alimentées en eau et constituées de peuplements peu défoliés bien verts. La Hêtraie à Dentaïre, la Hêtraie à Adénostyle et la Hêtraie à Tilleul, sont plus jaunissantes que ce que l'âge des arbres et l'alimentation en eau ne permettraient de prévoir. Ces stations sont principalement localisées dans la partie

nord-est du massif, potentiellement soumise à des ambiances de pollution. Les stations de Hêtraie à Laïches, situées à basse altitude, de Hêtraie-Sapinière alticole et de Hêtraie à Erable neutrophile, situées en altitude, présentent un mauvais état sanitaire. Les sols qui leur correspondent n'offrent pas de bonnes réserves en eau (humu-calcaires, humu-calciques ou bruns humifères sur des lapiaz). Ces stations sont situées dans la région sud et plutôt sur le versant ouest du massif. Ces deux types de localisation peuvent les exposer à des apports de pollutions en provenance de la région lyonnaise.

La pollution par l'ozone serait la plus probable. Les mesures de quantité de polluants atmosphériques sont encore rares sur le massif du Jura mais certaines données indiquent que les niveaux de pollution susceptibles d'être rencontrés sont faibles ou très faibles (SO_2 , NO_2 , NO), sauf pour l'ozone. Les taux de ce polluant sont comparables, avec les réserves dues à la courte période de mesure, aux moyennes annuelles enregistrées au col du Donon (Vosges) depuis 1985 (58 à $64 \mu\text{g}/\text{m}^3$). Les expérimentations effectuées par d'autres auteurs ont montré que ce polluant pourrait entraîner une sénescence précoce des aiguilles, qui traduirait à la fois une mauvaise alimentation en eau et une augmentation des fuites hydriques en relation avec l'altération de la surface des aiguilles.

En résumé, les différentes observations peuvent être synthétisées selon le schéma suivant. Les arbres soumis à des stress climatiques peuvent subir des pertes de feuillage sans jaunissement préalable. Ils se localisent préférentiellement sur des sols à faible réserve en eau (humu-calcaires, humu-calciques), et ne sont pas tous également sensibles aux stress hydriques, pour des raisons de statut social, concurrence passée, variabilité génétique, microtopographie..., comme l'indique le mélange pied à pied d'arbres plus ou moins défoliés. Sur certains sites, les années sèches peuvent provoquer ou amplifier des carences minérales, comme cela peut être constaté par des analyses foliaires ; les peuplements sont alors jaunissants puis défoliés. Les difficultés rencontrées pour expliquer la totalité du phénomène de jaunissement par des sécheresses ou des carences minérales, et sa répartition géographique accréditent l'hypothèse d'altérations provoquées ou amplifiées par la pollution atmosphérique, plus particulièrement par l'ozone. Certaines altérations physiologiques semblent avoir pour conséquence des pertes hydriques au niveau des aiguilles, similaires à une sénescence précoce, et aboutir à des jaunissements du feuillage, suivis de défoliations.

Conclusions de l'étude dendrochronologique

L'étude des variations des largeurs de cerne de 1248 sapins a permis de quantifier le niveau actuel de croissance radiale, de le comparer avec celui du 19^{ème} siècle et d'étudier son évolution à court et moyen terme.

La sapinière jurassienne considérée dans son ensemble a subi des crises variables en durée et intensité au cours du 20^{ème} siècle. Les principales crises se sont produites pendant les périodes suivantes : 1911, 1917-1925, 1929, 1933-1935, 1944-1950, 1956, 1962-1965 et 1973-1981. La crise de ces dernières années est, du point de vue de la croissance radiale, globalement terminée, et les sapins retrouvent un potentiel d'accroissement en diamètre supérieur à la moyenne du 20^{ème} siècle.

L'ensemble des peuplements ne montre donc pas de phénomène de baisse générale de vitalité. Tout au contraire, l'étude de l'évolution de la croissance radiale a révélé une tendance à long terme considérable depuis 1860 ; les surfaces terrières élaborées annuellement sont environ de 350 % plus élevées que pendant la première moitié du 19^{ème} siècle. Ces grands traits de l'évolution de la sapinière jurassienne sont similaires à ceux de la sapinière vosgienne. Les études réalisées sur les deux massifs ont cependant montré des différences quantitatives notables. En particulier, l'accroissement annuel moyen à 100 ans équivaut, dans le Jura, à 1,5 fois celui constaté dans les Vosges, sur des sols nettement plus pauvres. La tendance à long terme est 2,5 fois plus forte dans le Jura que dans les Vosges. De telles tendances à long terme ont

également été mises en évidence chez de nombreuses espèces et dans des localisations géographiques très variées, tant en France qu'à l'étranger.

Les surfaces terrières, plus directement proportionnelles à l'accroissement en biomasse que les largeurs de cerne, ont révélé une part plus importante de la tendance à long terme. Elles ont notamment permis de voir que la tendance a concerné toutes les gammes d'âges courants, au moins jusqu'à l'âge de 100 ans. De même, la pondération apportée aux surfaces terrières, en fonction de la répartition de leur effectif à chaque âge selon la date, et la correction des indices de croissance, en fonction de la concurrence passée subie par chaque arbre, ont amélioré l'expression de la tendance.

L'hypothèse d'un dépérissement généralisé de la sapinière jurassienne n'a donc pas été vérifiée, d'après l'estimation de la vitalité des arbres que fournit leur accroissement radial.

Influences des caractéristiques de l'arbre et du milieu sur la croissance radiale
--

Les conclusions globales précédentes ne semblent pas pouvoir être appliquées aux peuplements actuellement les plus dépérissants. L'étude de l'influence du milieu et des caractéristiques des arbres sur la croissance radiale a montré que les effets du climat sont modulés par le milieu et la compétition entre les arbres. Ces interactions font que les stress climatiques n'ont pas les mêmes conséquences sur tous les sites. Du point de vue méthodologique, l'utilisation de données en surface terrière procure des résultats plus interprétables que les largeurs de cerne.

Le niveau moyen d'accroissement en surface terrière, comme celui de la croissance en hauteur, dépend principalement des possibilités d'alimentation en eau et, dans une moindre mesure, de la température. Par contre, la richesse minérale ne semble pas limitante. L'analyse de la végétation a permis d'exprimer le rôle de l'eau plus nettement que toutes les caractéristiques qui ont servi à décrire chaque placette ; ceci confirme l'intérêt de l'analyse phytoécologique du milieu dans une étude dendroécologique.

Les différents types de stations n'ont pas le même niveau moyen actuel de croissance, et n'ont pas suivi la même évolution depuis le siècle dernier. En effet, certains dépérissements déclenchés par des stress climatiques ont été amplifiés par des conditions stationnelles défavorables, essentiellement en relation avec l'économie de l'eau. La perte de vigueur des arbres s'est alors traduite par des défoliations, éventuellement précédées de jaunissement.

Les données relatives aux conditions de concurrence entre les arbres d'un peuplement ont révélé une importante composante sylvicole du dépérissement, comme dans les Vosges. Il est donc possible d'intervenir sur celle-ci par le jeu d'éclaircies plus importantes et régulières au sein des peuplements, notamment sur les types de station sensibles aux sécheresses.

Par rapport aux arbres non défoliés, les arbres défoliés présentent une perte d'accroissement proportionnelle au manque d'aiguilles, et ceci dès les faibles défoliations. La différenciation a commencé dans les années 1940, et elle est d'autant plus ancienne que le peuplement est plus âgé. La perte foliaire semble donc largement liée à un processus très progressif qui pourrait correspondre à la différenciation de statuts sociaux au sein des peuplements, et serait amplifiée par les stress climatiques. Cette différenciation individualise des arbres dont la vigueur décroît au fil du temps, d'autant plus qu'ils sont plus dominés. Les arbres peu vigoureux étaient en moyenne plus défoliés en 1989, et ils ont également été plus sensibles aux stress climatiques survenus au cours du 20^{ème} siècle. L'étude de la surface d'aubier a permis de montrer ce phénomène plus nettement que celle de la perte foliaire car la section d'aubier est très corrélée avec la

masse foliaire totale de l'arbre. La prise en compte de caractères descriptifs du houppier améliore la corrélation entre perte foliaire et accroissement.

Les forêts sont des systèmes dynamiques, composés d'arbres de vigueur variable et qui comportent naturellement de nombreux individus dont la vitalité diminue au fur et à mesure qu'il acquièrent le statut social de "dominé". S'ils ne sont pas exploités avant, ceux-ci finissent par mourir. Les peuplements ne sont donc jamais constitués uniquement d'arbres en parfaite santé. Il est alors logique de rencontrer des arbres défoliés en mélange avec des individus sains. Par contre, une augmentation du niveau moyen de manque d'aiguilles est un symptôme alarmant.

Les arbres qui présentaient un faible accroissement ont subi une forte perte de potentiel de croissance en 1976, et sont à présent nettement plus jaunes que les autres. Ils sont généralement localisés sur des sols à faible réserve en eau, ce qui explique une partie de la perte de croissance. Cependant, les stress climatiques de 1971-72-73 ont davantage marqué les arbres peu vigoureux que les stress antérieurs. Ceci pourrait révéler l'intervention d'un nouveau facteur capable d'altérer les facultés de résistance d'arbres déjà affaiblis. Ces observations confirmeraient l'hypothèse d'agressions par la pollution atmosphérique depuis une vingtaine d'années. Bien que ces interprétations ne prouvent pas définitivement d'éventuelles relations "de cause à effet", elles confortent l'hypothèse d'atteintes aux peuplements forestiers par certains polluants, dont l'ozone serait le plus probable.

L'évolution de la croissance au cours du temps est dépendante des conditions de concurrence entre les arbres. En particulier, l'expression de la tendance à long terme est différente chez les arbres prédominants et chez les arbres plus dominés. De même, le traitement sylvicole appliqué aux peuplements pendant les 100 ou 150 dernières années a nettement conditionné l'allure de l'évolution de la croissance. Les futaies jardinées ont montré une tendance parfaitement régulière depuis 1860 jusqu'à 1988 ; par contre les futaies régulières ont subi un net ralentissement de la tendance depuis environ 1930. Les caractéristiques morphologiques des arbres et le degré de fermeture des peuplements permettent d'interpréter ces observations comme étant les effets d'une augmentation de la concurrence entre les individus. Par conséquent, bien qu'une amélioration progressive de la sylviculture soit probablement responsable d'une partie de la tendance à long terme, il semblerait quelle ne soit pas à son origine. Les données morphologiques relevées sur les arbres indiqueraient au contraire que les prélèvements ont été insuffisants sur les stations fertiles (futaies régulières). L'allure de l'évolution des peuplements traités en futaie régulière est très similaire à celle de l'ensemble des sapinières vosgiennes, qui sont pour la plupart également des peuplements réguliers.

Conclusions de l'étude dendroclimatologique

Les divers essais de modélisation ont permis de montrer que la croissance radiale peut être reconstruite assez fidèlement à partir des données climatiques. Cependant, l'existence d'une très forte dérive à long terme au sein des données de croissance complique beaucoup la modélisation en raison des phénomènes d'autocorrélation. Pour tenter de nous affranchir de ce problème, deux méthodes ont été utilisées : (1) la suppression de la tendance sur la courbe de croissance (le même traitement n'est pas indispensable sur les données climatiques) ; (2) l'introduction du taux de CO₂ atmosphérique parmi les variables explicatives. Les deux voies ont fourni des résultats peu différents, si ce n'est, évidemment, une différence importante dans les pourcentages de variance expliquée. Le modèle calculé à partir de la courbe de référence "aplatie" a un taux d'explication de 60,9 %, et celui utilisant le CO₂ explique 88,7 % de la variance.

Les variables utilisées pour la modélisation ont exprimé le rôle du climat de l'année en cours : un bilan hydrique excédentaire est favorable en mai, juin et juillet (en septembre également d'après le modèle final, mais ce résultat est moins fiable) ; le rôle négatif des basses températures d'hiver a été mis en évidence par les variables qui représentent la température moyenne de janvier et surtout février. De nombreuses variables ont exprimé les arrière-effets du climat des années $n-1$ à $n-6$: ce sont surtout les bilans hydriques des mois d'août et septembre, qui représentent la fin de la saison de végétation. Le climat du mois d'octobre est apparu dans les deux types de modèles, bien que le cerne soit totalement élaboré à cette époque de l'année. Cela pourrait révéler un certain stockage de réserves qui permettraient une meilleure croissance l'année suivante.

Les arrière-effets sur six années conditionnent la majorité des variables entrant dans les modèles, et peuvent expliquer que les crises de croissance épisodiques constatées sur la courbe de référence se prolongent pendant 4 à 10 ans. Ceci indique que le déterminisme de ces crises est essentiellement climatique, à l'échelle de l'ensemble du massif.

Les modélisations réalisées à partir de la courbe de référence avec sa tendance à long terme sans utiliser le taux de CO_2 n'ont pas permis de reproduire la totalité de la tendance. Le déterminisme de celle-ci ne semble donc pas seulement climatique. Mis à part une certaine amélioration de la sylviculture, difficile à mettre en évidence à partir de nos données, il semblerait que le gaz carbonique puisse avoir un rôle direct complémentaire important sur la tendance à long terme (en plus de son rôle indirect probable via les facteurs climatiques...), mais nos résultats ne permettent pas de conclure définitivement sur ce type de phénomène.

Il ne semble pas y avoir d'agressions directes (du type pollution...) déprimant la croissance de l'ensemble des peuplements. En effet, l'équation qui ajuste la croissance sans tendance sur la période 1885-1960 permet aussi de reconstruire de façon satisfaisante le niveau moyen de croissance observé depuis 1960.

CONCLUSION GENERALE

Les recherches présentées ont été entreprises dans le cadre de la problématique "dépérissement des forêts et pollution atmosphérique" (programme DEFORPA) en 1987. L'approche dendroécologique, associant la phytoécologie et la dendrochronologie, a permis d'analyser l'ensemble des milieux naturels comportant des peuplements de Sapin pectiné en proportion non négligeable, et d'estimer la vigueur réelle des sapinières à partir de leur croissance radiale.

L'échantillonnage de la totalité de l'aire de répartition du Sapin dans le Jura français et suisse a permis d'estimer la répartition géographique des dépérissements. La réalisation d'une typologie des sapinières a servi de base pour mettre en relation l'état sanitaire des peuplements et les caractéristiques du milieu. La richesse chimique des sols n'a pas pu être reliée à l'expression de dépérissements, comme c'est le cas pour certains dépérissements dans les Vosges. Par contre, l'influence prépondérante d'une mauvaise alimentation en eau dans l'expression de défoliations et de jaunissements a été clairement mise en évidence. Les conditions stationnelles sensibilisent donc les arbres aux stress climatiques, ce qui confirme l'hypothèse avancée au départ de ces travaux.

La reconstitution de la dynamique de la croissance depuis 150 ans a apporté plusieurs informations essentielles. L'intensité de la concurrence subie par les peuplements pendant les 60 à 80 dernières années a conditionné la capacité de résistance des peuplements au cours des stress climatiques. Il est possible d'intervenir sur cette composante sylvicole en pratiquant régulièrement des éclaircies plus conséquentes sur les stations sensibles.

Les crises qu'ont connues périodiquement les sapinières sont essentiellement d'origine climatique et ne menacent pas l'existence de l'ensemble des peuplements. L'étude dendroclimatologique a permis de montrer le rôle fondamental du climat d'une année dans l'évolution de la croissance de la même année et, par le jeu d'arrière-effets, de la croissance des 5 à 6 années suivantes.

Il n'a pas été constaté de dégradation de la croissance sous l'effet de la pollution à l'échelle de l'ensemble du massif. Cependant, les arbres des régions exposées à des vents dominants susceptibles de transporter des polluants, montrent des symptômes de dépérissements plus accusés qu'ailleurs (à conditions stationnelles semblables). L'hypothèse d'atteintes par l'ozone est avancée.

La croissance moyenne de l'ensemble des 1248 arbres échantillonnés montre une forte tendance croissante depuis 1860 : les indices de croissance issus des surfaces terrières ont augmenté de 350 % en 130 ans. Ce résultat inattendu au départ des recherches sur le dépérissement des forêts nous a rapproché d'une autre problématique, concernant les "changements globaux". En effet, l'augmentation des combustions de charbon à partir de 1850, puis de la consommation des produits pétroliers, ont entraîné une élévation du taux de CO₂ dans l'atmosphère. Parallèlement, les climatologues ont mis en évidence un "effet de serre" qui se traduit notamment par une lente augmentation de la température de l'atmosphère. La plupart des stations météorologiques encadrant le Jura ont également révélé de telles tendances. Les modélisations réalisées au cours de notre étude n'ont pas permis de reconstruire la totalité de la tendance constatée sur la croissance à partir des seules données climatiques. Cela pourrait indiquer que les effets du CO₂ n'ont pas été seulement indirects, via le climat, mais probablement aussi directs, par stimulation de la photosynthèse et/ou amélioration de l'efficacité de l'eau. Ces observations montrent que le champ d'investigation des recherches sur les sapinières du Jura s'est considérablement élargi ; il a rejoint les thèmes liés à la modification du climat à l'échelle de l'hémisphère nord et à ses impacts sur les forêts. De nombreux points nécessitent des confirmations, et l'étude de ces aspects pourra apporter des indications sur l'avenir à plus long terme des écosystèmes forestiers tempérés.

REFERENCES

- Abgrall J.F., Soutrenon A., 1991. La forêt et ses ennemis. Ed. CEMAGREF, 399 p.
- Bach W., 1985. Der anthropogen gestörte Kohlenstoffkreislauf: Methoden zur Abschätzung der CO₂-Entwicklung in der Vergangenheit und in der Zukunft. Dusseldorfer Geobot. Kolloq. 2, 3-23.
- Badot P.M., Garrec J.P., Millet B., Badot M.J., Mercier J., 1988. Dépérissement et état hydrique des aiguilles chez le *Picea abies*. Can. J. Bot. 66, 1693-1701.
- Badot P.M., Garrec J.P., 1990. Perturbation hydrique et altération des surfaces dans les aiguilles d'épicéas (*Picea abies* (L.) Karst.) du Jura en fonction de leur âge et de l'état de dépérissement des arbres. Ann. Sci. For. 47, 6, 591-598.
- Badot P.M., Perrier P., Garrec J.P., Badot M.J., Mercier J., 1990. Implications possibles des récentes sécheresses et de la pollution atmosphérique dans le dépérissement de l'Epicéa dans les forêts jurassiennes. Ann. Sci. Univ. Fr.-Comté, Besançon, Biol.-Ecol. 5, 2, 43-49.
- Baize D., Girard M.C., 1990. Référentiel Pédologique Français. Troisième proposition. Ed. AFES-INRA, Plaisir. 279 p.
- Barthet J.H., 1976. Construction de tables de production à sylviculture variable pour le Sapin du Jura. Bulletin Technique de l'ONF, doc 76-11, 90 p.
- Becker M., 1970. Transpiration et comportement vis-à-vis de la sécheresse de jeunes plants forestiers (*Abies alba* Mill., *Picea abies* L. Karsten., *Pinus nigra* Arn. ssp *laricio* Poir., *Pinus strobus* L.). Ann. Sci. For. 27, 4, 401-420.
- Becker M., 1977. Contribution à l'étude de la transpiration et de l'adaptation à la sécheresse des jeunes plants résineux. Exemple de 3 sapins du pourtour méditerranéen (*Abies alba*, *A. nordmanniana*, *A. numidica*). Ann. Sci. For. 34, 2, 137-158.
- Becker M., 1982. Influence relative du climat et du sol sur les potentialités forestières en moyenne montagne. Exemple des sapinières à Fétuque (*Festuca altissima* Vill.) dans les Vosges alsaciennes. Ann. Sci. For. 39, 1, 1-32.
- Becker M., 1987. Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin dans les Vosges. Etude écologique et dendrochronologique. Ann. Sci. For. 44, 4, 379-402.
- Becker M., 1989. The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. Can. J. For. Res. 19, 1110-1117.
- Becker M., 1991. Incidence des conditions climatiques, édaphiques et sylvicoles sur la croissance et la santé des forêts. In : Landmann G., ed., Les recherches en France sur le dépérissement des forêts. Programme DEFORPA, 2e rapport. ENGREF Nancy, 25-43.
- Becker M., 1992. Deux indices de compétition pour la comparaison de la croissance en hauteur et en diamètre d'arbres aux passés sylvicoles variés et inconnus. Ann. Sci. For. 49, 1, 25-37.
- Becker M., Bert G.D., Bouchon J., Picard J.F., Ulrich E., (submitted). Growth trends in various broadleaved and coniferous trees in northeastern France from the mid 19th century. Proc. 6th European Ecological Congress, Marseille, 1992/09/07-12.

- Becker M., Drapier J., 1984. Rôle de l'aalélopathie dans les difficultés de régénération du sapin (*Abies alba* Mill.). I. Propriétés phytotoxiques des hydrosolubles d'aiguilles de sapin. Acta Oecologica, Oecologica Plantarum 5, 19, 4, 347-356.
- Becker M., Drapier J., 1985. Rôle de l'aalélopathie dans les difficultés de régénération du sapin (*Abies alba* Mill.). II. Etude des llessivats naturels de feuillage, de litière et d'humus. Acta Oecologica, Oecologica Plantarum 6, 20, 1, 31-40.
- Becker M., Le Goff N., 1988. Diagnostic stationnel et potentiel de production. In : Diagnostics en forêt. Rev. For. Fr. n° spécial, 29-43.
- Becker M., Lévy G., 1988. A propos du dépérissement des forêts : climat, sylviculture et vitalité de la sapinière vosgienne. Rev. For. Fr. 40, 5, 345-358.
- Bert G.D., 1988. Etude dendroécologique du dépérissement du Sapin (*Abies alba* Mill.) dans le Jura. Mémoire de DEA. Univ. Nancy. 60 p.
- Bert G.D., 1992a. Les principaux types de sapinières (*Abies alba* Mill.) dans le massif du Jura (France et Suisse). Etude phytoécologique. Ann. Sci. For. 49, 2, 161-183.
- Bert G.D., 1992b. Production du Sapin pectiné et qualité de son bois sur les types de stations dans le Jura français et suisse. Rev. For. Fr. (sous presse).
- Bert G.D., 1992c. Silver fir (*Abies alba* Mill.) shows an increasing long term trend of ring width in the Jura mountains (France and Switzerland). International Dendrochronological Symposium "Tree Rings and Environment", Lund (Sweden), 3-9 Sept 1990, Lundqua Report 34, 3 p.
- Bert G.D., Becker M., 1990. Vitalité actuelle et passée du sapin (*Abies alba* Mill.) dans le Jura. Etude dendroécologique. Ann. Sci. For. 47, 395-412.
- Boden T.A., Kanricuk P., Farrel M.P., 1990. Trends'90. A compendium of data on global change. Sepanski R.J., Stoss F.W., eds., Oak Ridge, Tennessee, 257 p.
- Bonneau M., 1985. Le "nouveau dépérissement" des forêts. Symptômes, causes possibles, importance éventuelle de la nature des sols. Sci. Sol, 4, 239-251.
- Bonneau M., 1987a. Genèse et contenu du programme DEFORPA. In : Les recherches en France sur le dépérissement des forêts. Programme DEFORPA, 1er rapport. ENGREF Nancy, 6-10.
- Bonneau M., 1987b. Incidences des conditions écologiques sur le dépérissement. In : Les recherches en France sur le dépérissement des forêts. Programme DEFORPA, 1er rapport. ENGREF Nancy, 34-43.
- Bonneau M., 1989a. Etude de la nutrition minérale du Sapin et d'Epicéas jaunissants du Jura central et méridional. Journées de travail DEFORPA, Nancy-Paris (France), février-mars 1989, Nancy, Vol. 3, 6.4 bis.1-6.4 bis.16
- Bonneau M., 1989b. Le dépérissement des forêts : rôle des apports acides et des polluants gazeux en interaction avec les contraintes naturelles. C. R. Acad. Agric. Fr., 1989, 75, 125-136.
- Bonneau M., 1990. Dépérissement des forêts : sécheresse, pollution acide, autres causes. Sécheresse 1, 1, 44-54.

- Bonneau M., 1991.** Exploitation d'essais de fertilisation mis en place en 1985 dans les Vosges pour lutter contre le dépérissement des forêts. Compte-rendu Contrat CEE DG VI/INRA n° 8860 FR OO2.0, 12 p. + annexes.
- Bonneau M., Souchier B., 1979.** Pédologie. Tome 2 : Constituants et propriétés du sol. Ed. Masson, 459 p.
- Box G.E.P., Jenkins G.M., 1976.** Time-series analysis, forecasting and control. Holden-Day, San Francisco, CA, 575 p.
- Bräker O.U., 1987.** Analyse des cernes annuels. *In* : Rapport Sanasilva sur les dégâts aux forêts. Inst. Féd. Rech. For., Birmensdorf, Suisse, 21-24.
- Bräker O.U., 1992.** Erkenntnisse aus Zuwachsuntersuchungen. *In* : Waldschadenforschung in der Schweiz : Stand der Kenntnisse. Inst. Féd. Rech. For., Birmensdorf, Suisse, 55-58.
- Bräker O.U., Z'Graggen S., 1987.** Tree-ring analysis in Swiss forest decline study of 1984. *In* : Workshop on Forest decline and reproduction. Regional and global consequences. Krakow, Poland, 1987/03/23-31, 1-8.
- Briffa K.R., 1992.** Increasing productivity of 'natural growth' conifers in Europe over the last century. Int. Symposium "Tree rings and environment", 1990/09/03-09, Lund, Sweden, (sous presse dans Lundqua Report).
- Briffa K.R., Jones P.D., Schweingruber F.H., 1988.** Summer temperature patterns over Europe : a reconstruction from 1750 A.D. based on maximum latewood density indices of conifers. *Quat. Res.* 30, 36-52.
- Briffa K.R., Wigley T.M.L., Jones P.D., 1986.** Towards an objective approach to standardization. *In* : Methods of dendrochronology. I. Proceedings of the Task Force Meeting on Methodology of Dendrochronology, Krakow, Poland, 1986/06/02-06. Kairukstis L., Bednars Z., Feliksik E., eds., Warsaw, 69-86.
- Brochet P., 1976.** Aspects climatiques de la sécheresse de 1976. La météorologie VIème siècle, Paris, 81-103.
- Brossier J., 1969.** Réflexions sur le Gui du Sapin. *Rev. For. Fr.* 21, 6, 558-561.
- Bruckert S., Gaiffe M., 1980.** Analyse des facteurs de formation et de distribution des sols en pays calcaire ou karstique. *Ann. Sci. Univ. Besançon, 4e série Biol. Vég.*, 19-67.
- Bruckert S., Gaiffe M., 1990.** Les systèmes de subsurface sols-roches, modèles de pédogenèses. Exemple des domaines karstiques et non-karstiques de Franche-Comté. *Sci. Sol*, 28, 4, 319-332.
- Bruckert S., Tan B.S., 1986.** Etude du dépérissement des forêts de l'étage montagnard du Jura en relation avec les sols calcaïques ou acides du karst, l'importance de leurs éléments nutritifs et l'état nutritionnel des peuplements. *In* : Etat des recherches à la fin de l'année 1986. Programme DEFORPA, vol.1, 133-147.
- Buffet M., 1987.** Le réseau de surveillance sanitaire des forêts. Description. Problématique. *In* : Les recherches en France sur le dépérissement des forêts. Programme DEFORPA. 1er rapport. ENGREF Nancy, 11-16.

- Chambaud, 1989.** Les mesures de pollution atmosphérique dans le massif jurassien. Etude comparative sur le premier 1987. CJT "Groupe Environnement". Doc. Région de Franche-Comté. 35 p.
- Chauve P., 1975.** JURA. Guides géologiques régionaux. Ed. Masson, Paris, 216 p.
- Cheret V., 1987.** La sapinière du Luchonnais (Pyrénées hautes-garonnaises). Etude phytoécologique, recherches sur le phénomène de dépérissement forestier. Thèse Univ. Toulouse. 287 p.
- Claustres J.P., 1992.** Influence de la pollution atmosphérique sur les échanges gazeux des Epicéas. résultats d'une nouvelle méthodologie. Thèse Univ. Nancy I, 72 p. + annexes.
- Claval F., 1972.** Les températures et les pluies en Franche-Comté (commentaires de cartes). Rev. Géo. Est, 12, 23, n° spécial climatologie régionale, 297-304.
- Commarmot B., Schneider O., 1988.** Einfluss der Waldschäden auf die Rohholzprouktion der Schweiz. Schlussbericht des Projektes Nr. 4. 966-0.86.12., Fachbereich Forsteinrichtung Institut für Wald und Holzforschung, Zürich, 99 p.
- Cook E.R., 1987a.** The decomposition of tree-ring series for environmental studies. Tree-Ring Bull. 47, 37-59.
- Cook E.R., 1987b.** The use and limitations of dendrochronology in studying effects of air pollution on forests. In : Effects of atmospheric pollutants on forests, wetlands and agricultural ecosystems. Hutchinson T.C. and Meema K.A., eds., Springer-Verlag, Berlin, 277-290.
- Cook E.R., Johnson A.H., Blasing T.J., 1987.** Forest decline : modelling the effect of climate in tree rings. Tree Physiology, 3, 27-40.
- Cook E.R., Kairiukstis L.A., 1990.** Methods of dendrochronology. Applications in the environmental sciences. Cook E.R. and Kairiukstis L.A., eds., Kluwer Acad. Publ. Dordrecht, Boston, London, 394 p.
- Cooper C.H., 1986.** Carbon dioxide enhancement of tree growth at high elevations. Science 231, 231-231.
- CPCS, 1967.** Commission de Pédologie et de Cartographie des Sols : classification des sols. Ed. ENSA, Grignon, 96 p.
- Czarnowski M.S., 1961.** Dynamics of even-aged forests stands. Louisiana State University Press. Baton Rouge.
- De La Fouchardière, 1949.** La sécheresse de 1949 en Haute-Bretagne. Rev. For. Fr., Sept., 271-273.
- De Martonne, 1926.** L'indice d'aridité. Bull. de l'Assoc. des Géographes Français.
- Décourt N., 1973.** Production primaire, production utile : méthodes d'évaluation, indices de productivité. Ann. Sci. For., 30, 395-412.
- Delpech R., Dumé G., Galmiche P., 1985.** Typologie des stations forestières. Vocabulaire. IDF, Paris, 243 p.
- Dizengremel P., 1991.** Bilan des études physiologiques sur le dépérissement de l'Epicéa. Journées de travail DEFORPA. Le bilan. Pulnoy, France, 1991/10/08-10, p. 35.

- Dorize L., 1990. Economie et climat en France, de 1976 à 1989. Sécheresse 1, 1, 17-29.
- Douglass A.E., 1919. Climatic cycles and tree growth, Vol. 1. Publication 289, Carnegie Institute, Washington D.C., U.S.A.
- Drach A., 1989. Résultats de mesures de dioxyde de soufre, d'oxydes d'azote et d'ozone obtenus sur les stations légères du Donon et d'Aubure. Journées de travail DEFORPA, Nancy-Paris (France), février-mars 1989, Nancy, Vol. 3, 5.4.1-5.4.14
- Drapier J., 1983. Les difficultés de régénération des sapinières vosgiennes. Importance de l'humus et rôle de l'allélopathie. Thèse Univ. Nancy, 109 p.
- Drapier J., 1985. Les difficultés de régénération naturelle du Sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Etude écologique. Rev. For. Fr. 47, 1, 619-627.
- Duhamel D., 1984. Statut écologique du Chêne pédonculé et du Chêne sessile dans le quart nord-ouest de la France. Performances relatives et gestion sylvicole. Mémoire ENGREF/INRA-Nancy, 58 p.
- Ducrey M., 1970. Conditions climatiques et introduction du Sapin pectiné (*Abies pectinata* D.C.) dans l'arrière-côte bourguignonne. Rev. For. Fr. 22, 6, 619-628.
- Duplat P., 1980. Table de production de référence pour le Sapin du Jura. Bulletin technique de l'ONF, 11, 13-25.
- Dupouey J.L., 1985. Intérêt de la notion d'ensemble flou en phytosociologie forestière. Application à la classification des relevés de végétation. Colloques Phytosociologiques 14, "Phytosociologie et foresterie", 43-53.
- Dupouey J.L., 1989. Classification floue non hiérarchique : le programme FUZZY. Rev. Modulad 4, 1-7.
- Dupouey J.L., 1992. Evolution de la composition des peuplements. In : G. Landmann, ed. Les recherches en France sur les écosystèmes forestiers. Actualités et perspectives. 65 p.
- Dupouey J.L., Denis J.B., Becker M., 1992. A new method of standardization for examining long term trends in tree-rings chronologies. International Dendrochronological Symposium "Tree Rings and Environment", Lund (Sweden), 3-9 Sept 1990, Lundqua Report 34, 4 p.
- Eckstein D., Greve U., Frühwald A., 1981. Anatomische und mechanisch-technologische Untersuchungen am Holz einer SO₂-geschädigten Fichte und Tanne. Holz als Roh- und Werkstoff 39, 12, 477-487.
- Elling W., 1987. Eine Methode zur Erfassung von Verlauf und Grad der Schädigung von Nadelbaumbeständen. Eur. J. For. Path., 17, 426-440.
- Equihua M., 1990. Fuzzy clustering of ecological data. J. Ecol., 78, 519-534.
- Ericsson A., Persson H., 1980. Seasonal changes in starch reserves and growth of fine roots of 20-year-old scots pines. In : Structure and function of northern coniferous forests. An ecosystem study. Ecol. Bull. (Stockolm) 32, 239-250.

- Fischer H., Konnerth V., 1989. Temperaturen und Niederschläge in Baden-Württemberg während der letzten 100 Jahre. AFZ 49, 1317-1318.
- Fourchy P., 1951. Sécheresse, variations climatiques et végétation. Rev. For. For. 3, 1, 47-55.
- Friend A.L., Hafley W.L., 1989. Climatic limitations to growth in Loblolly and Shortleaf Pine (*Pinus taeda* and *P. echinata*) : a dendroclimatological approach. For. Ecol. Manage. 26, 113-122.
- Fritts H.C., 1976. Tree rings and climate. Academic Press, New York. 567 p.
- Fritts H.C., 1990. Modelling tree-ring and environmental relationships for dendrochronological analysis. In : Process modelling of forest growth responses to environmental stress. Timber Press, Portland, Oregon, 369-382.
- Fritts H.C., Smith D.G., Cardis J.W., Budelsky C.A., 1965. Tree-ring characteristics along a gradient in northern Arizona. Ecology 46, 393-401.
- Fritts H.C., Swetnam T.W., 1988. Dendroecology : a tool for evaluating variations in past and present forest environments. Advances in Ecological Research.
- Gaiffe M., 1987. Processus pédogénétiques dans le karst jurassien. Analyse de la complexation organo-minérale en ambiance calcique. Thèse D. Etat, Univ. Besançon, 160 p.
- Gaiffe M., Schmitt A., 1980. Sols et végétation à l'étage montagnard dans les forêts du Jura Central. Sci. Sol. Bull. AFES, 4, 265-296.
- Garrec J.P., Rose C., 1989. Tests d'exclusion dans les chambres à ciel ouvert (open-top) du col du Donon - Vosges. Journées de travail DEFORPA, Nancy-Paris (France), février-mars 1989, Nancy, 1, 7.1.1-7.1.20.
- Gates D.M., 1990. Climate change and forest. Tree Physiol. 7, 1-5.
- Gillet F., Lhote P., Trivaudey M.J., 1984. Etude cartographique de la végétation et des milieux naturels du Jura Gessien. Laboratoire de Taxonomie expérimentale et de Phytosociologie. Thèse Univ. Besançon, 82 p + annexes.
- Gouet J.P., Philippeau G., 1986. Comment interpréter les résultats d'une analyse de variance ? Ed. Institut technique des Céréales et des Fourrages, Paris, 47 p.
- Grace J., Norton D.A., 1990. Climate and growth of *Pinus sylvestris* at its upper altitudinal limit in Scotland : evidence from tree growth-rings. J. Ecol. 78, 601-640.
- Granier A., 1981. Etude des relations entre la section du bois d'aubier et la masse foliaire chez le Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). Ann. Sci. For., 38, 4, 503-512.
- Graumlich L.J., 1991. Subalpine tree growth, climate and increasing CO₂ : an assessment of recent growth trends. Ecol. 72, 1, 1-11.
- Graumlich L.J., Brubaker L.B., 1987. Increasing net primary productivity in Washington (USA) forests during the last 100 years. In : Jacoby G.C. and Hornbeck J.W., eds., Proc. Int. Symp. on Ecologic Aspects of Tree-Rings analysis, Springfield : National Technical Information Service, United States Department of Commerce, 59-69.

- Graybill D.A., 1987. A network of high-elevation conifers in the western US for detection of tree-ring growth response to increasing atmospheric carbon dioxide. *In* : Jacoby G.C. and Hornbeck J.W. eds., Proc. Int. Symp. on Ecologic Aspects of Tree-Rings analysis, Springfield : National Technical Information Service, United States Department of Commerce, 463-473.
- Greve U., Eckstein D., Aniol R.W., Scholz F., 1986. Dendroklimatologische Untersuchungen an Fichten unterschiedlicher Immissionsbelastung in Nordostbayern. *Allg. Forst. -Jagztg.*, 157, 9, 174-179.
- Guehl J.M., 1985. Etude comparée des potentialités hivernales d'assimilation carbonée de trois conifères de la zone tempérée (*Pseudotsuga menziesii* Mirb., *Abies alba* Mill. et *Picea excelsa* Link.). *Ann. Sci. For.*, 42, 1, 23-38.
- Guehl J.M., 1982. Gaz à effet de serre (CO₂, CH₄, N₂O, CFC, O₃). *In* : G. Landmann, ed. Les recherches en France sur les écosystèmes forestiers. Actualités et perspectives. 65 p.
- Guinochet M., 1973. Carte phytosociologique Pontarlier 5-6 au 1/20000. *In* : Phytosociologie. Masson, Paris, 227 p.
- Guiot J., 1986. ARMA techniques for modelling tree-ring response to climate and for reconstructing variations of paleoclimates. *Ecol. Modelling* 33, 149-171.
- Guiot J., 1990a. Methods of calibration. *In* : Cook E.R. and Kairiukstis L.A., Eds. Methods of dendrochronology. Applications in the environmental sciences. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, Boston, London, 165-178.
- Guiot J., 1990b. Quantification des changements climatiques : méthodes et programmes. Monographie n° 1. Methods and Programs of Statistics for Paleoclimatology and Paleoecology. Guiot J. et Labeyrie L., Eds., Marseille, 252 p.
- Guiot J., Berger A., Munaut, A.V., Till C., 1982a. Some mathematical procedures in dendroclimatology, with examples from Switzerland and Morocco. *Tree-Ring Bull.* 42, 33-48.
- Guiot J., Tessier L., Serre-Bachet, F., 1982b. Application de la modélisation ARMA en dendroclimatologie. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 294, 133-136.
- Guyon J.P., 1986. Influence du climat sur l'expression des composantes de la croissance en hauteur chez le Pin noir d'Autriche. *Ann. Sci. For.* 43, 2, 207-226.
- Halliday G., Beadle M., 1983. *Flora Europaea*. 5 Vol. Cambridge Univ. Press.
- Hari P., Arovaara H., 1988. Detecting CO₂ induced enhancement in the radial increment of trees. Evidence from northern timber line. *Scand. J., For. Res.* 3, 67-74.
- Hari P., Arovaara H., Raunemaa T., Hauttojärvi A., 1984. Forest growth and the effects of energy production : a method for detecting trends in the growth potential of trees. *Can. J. For. Res.* 14, 437-440.
- Harrington J.B., 1987. Climatic change : a review of causes. *Can. J. For. Res.* 17, 1313-1339.

- Hartmann P., Schneider O., Petter D.A., Schlaepfer R., 1987.** Etude des relations, chez l'Epicéa, entre la largeur du cerne et l'état sanitaire de la cime. *Schweiz. Z. Forstwes.* 138, 11, 923-943.
- Hornbeck J.W., Smith R.B., Federer C.A., 1988.** Growth trends in 10 species of trees in New-England, 1950-1980. *Can. J. For. Res.* 18, 1337-1340.
- IFN, 1980.** Résultats du deuxième Inventaire Forestier National. Département du Jura. 180 p.
- IFN, 1982.** Résultats du deuxième Inventaire Forestier National. Département du Doubs. 180 p.
- IFN, 1983.** Résultats du deuxième Inventaire Forestier National. Département de l'Ain. 195 p.
- IFN, 1991.** Potentialités des stations forestières des Vosges alsaciennes. Inventaire Forestier National Nancy, 75 p.
- IFNS, 1990.** Résultats du premier Inventaire Forestier 1982-1986. Inventaire Forestier National Suisse. Institut Fédéral de Recherches Forestières. Birmensdorf. 375 p.
- Innes J.L., 1991.** High-altitude and high latitude tree growth in relation to climate change. *The Holocene*, 1, 2, 168-173.
- Innes J.L., Cook E.R., 1989.** Tree-ring analysis as an aid to evaluating the effects of pollution on tree growth. *Can. J. For. Res.* 19, 1174-1189.
- Jones P.D., Wigley T.M.L., 1990.** Global warming trends. *Scientific American*, August, 66-73.
- Jones P.D., Wigley T.M.L., Wright P.B., 1986.** Global temperature variations between 1861 and 1984. *Nature (London)* 322, 430-434.
- Jones P.D., Wigley T.M.L., Wright P.B., 1990.** Global and hemispheric annual temperature variations between 1861 and 1988. NDP-022/R1, Carbon Dioxide Information Analysis Center. Oak Ridge National Laboratory. Oak Ridge, Tennessee, 194-195.
- Jordan D.N., Lockaby B.G., 1990.** Times series modelling of relationship between climate and long-term radial growth of loblolly pine. *Can. J. For. Res.* 20, 738-742.
- Keeling C.D., 1986.** Atmospheric CO₂ concentrations. Mauna Loa Observatory, Hawaii 1958-1986. NDP-001/R1. Carbon Dioxide Information Analysis Center. Oak Ridge National Laboratory. Oak Ridge, Tennessee.
- Kenk G., 1987.** Zuwachsuntersuchungen im Zusammenhang mit den gegenwärtigen Waldschäden. Vortrag bei Kuratoriumssitzung der forstlichen Versuchs und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Feiburg (non publié).
- Kenk G., Fischer H., 1988.** Evidence from nitrogen fertilisation in the forests of Germany. *Env. Poll.* 54, 199-218.
- Kienast F., Schweingruber F.H., Bräker O.U., Schär E., 1987.** Tree-ring studies on conifers along ecological gradients and the potential of single-year analysis. *Can. J. For. Res.* 17, 683-696.
- Kienast F., Luxmoore R.J., 1988.** Tree-ring analysis and conifer growth responses to increased atmospheric CO₂ levels. *Oecologia* 76, 487-495.
- König E., 1979.** Entwicklungstendenzen bei der Tannenerkrankung. *Forst und Holzwirt* 16, 361-366.

- Kontic, R., Bräker O.U., Nizon V., Müller R., 1990. Jahrringanalytische Untersuchungen im Sihlwald. Schweiz. Z. Forstwes. 141, 1, 55-76.
- Kramer H., 1986. Dégâts dans les couronnes et accroissements dans les peuplements forestiers résineux frappés par le récent "dépérissement des forêts". Rev. For. Fr. 38, 2, 124-132.
- Kramer P.J., 1981. Carbon dioxide concentration, photosynthesis, and dry matter production. Bio Science 31, 29-33.
- Lachaussée E., 1949. La sécheresse de 1949. Soc. For. de Franche-Comté, Déc. 1949, 478-483.
- Lamarche V.C., 1974. Frequency-dependant relationships between tree-ring series along an ecological gradient and some dendroclimatic implications. Tree-Ring Bull. 34, 1-20.
- Lamarche V.C., Graybill D.A., Fritts H.C., Rose H.R., 1984. Increasing carbon dioxide : tree ring evidence for growth enhancement in natural vegetation. Science 225, 1019-1021.
- Landmann G., 1988a. Evaluation de l'incidence des conditions écologiques sur le dépérissement et premiers résultats d'une approche symptomatologique. Journées de travail DEFORPA, Nancy, 24-26 février 1988, 2.03-2.48.
- Landmann G., 1988b. Comment apprécier la vitalité d'un arbre ou d'un peuplement forestier ? Rev. For. Fr. 40, 4, 265-284.
- Landmann G., 1989. Observation au sol de l'état sanitaire des forêts : évaluation critique des données 1983-1988. Journées de travail DEFORPA, Nancy-Paris (France), février-mars 1989, Nancy, 1, 1.1.1-1.1.16.
- Landmann G., 1991a. Surveillance au sol de l'état sanitaire des forêts. In : Landmann G., ed., Les recherches en France sur le dépérissement des forêts. Programme DEFORPA, 2e rapport. ENGREF Nancy, 7-23.
- Landmann G., 1991b. Le suivi au sol des dommages forestiers. Journées de travail DEFORPA. Le bilan. Pulnoy, France, 1991/10/08-10, 1-2.
- Landmann G., 1991c. Les émissions d'ammoniac : leurs origines et leurs effets sur les écosystèmes forestiers. Analyse sommaire des données récentes de la littérature. Doc. DEFORPA. INRA Nancy-Champenoux, 47 p. + annexes.
- Lanier L., 1986. Précis de sylviculture. Ed. ENGREF, Nancy, 468 p.
- Launay P., 1988. Le dépérissement du Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) dans le massif vosgien. Etude symptomatologique et analyse de l'incidence des facteurs stationnels et sylvicoles. Rapport de stage. INRA Nancy / ENGREF, 32 p.
- Lebreton J.D., Millier C., 1982. Modèles dynamiques déterministes en biologie. Ed. Masson, Paris, 207 p.
- Le Tacon F., 1975. Sol, altitude et croissance de l'Epicéa commun dans le Jura. Premiers résultats. Bulletin du Centre Régional de la Propriété Forestière de Franche-Comté, 17 p.

- Lebart L., Morineau A., Lambert T., 1988.** SPAD N : système portable l'analyse des données. Manuel de référence. Version 1.2. CISIA, Sèvres.
- Lebart L., Morineau A., Tabard N., 1977.** Techniques de la description statistique, méthodes et logiciels pour l'analyse des grands tableaux. Dunod, Paris.
- Lebourgeois F., 1991.** Modifications observées à la suite d'une fertilisation dans diverses sapinières dépérissantes des Vosges. Etude phytoécologique et dendrochronologique. Mémoire de DEA, Univ. Paris-Orsay. 47 p.
- Lenz O., Nogler P., Bräker O.U., 1988.** L'évolution du temps et le dépérissement du Sapin blanc dans la région de Berne. Rapport n° 303, Inst. Féd. Rech. For., Birmensdorf, Suisse, 44 p.
- Lesinski J.A., Landmann G., 1988.** Crown and branch malformations in conifers related to forest decline. In : Cap J.N. and Mathy P., Eds., CEC Workshop on Scientific basis of forest decline symptomatology. Edinburgh, 1988/03/21-24, 92-105.
- Lévy G., Becker M., 1987.** Le dépérissement du Sapin dans les Vosges : rôle primordial de déficits d'alimentation en eau. Ann. Sci. For. 44, 4, 403-416.
- Lingg W., 1986.** Dendroökologische Studie an Fichte (*Picea abies*) und Weisstanne (*Abies alba*) im subkontinentalen Klimagebiet (Wallis, Schweiz). Eidgenössische Anstalt für das forstliche Versuchswesen. Berichte 287, 1-81.
- McLaughlin S.B., Blasing T.J., Mann L.K., DuVick D.N., 1983.** Effects of acid rains and gaseous pollutants on forest productivity : a regional approach. J. Air Pollut. Control Assoc. 33, 1042-1049.
- Magnin H., 1990.** Dépérissement du Pin maritime (*Pinus pineaster* Ait.) sur le littoral vendéen. Memoire ENITEF. 76 p.
- Mandallaz D., Schlaepfer R., Arnould J., 1986.** Dépérissement des forêts : essai d'analyse des dépendances. Ann. Sci. For. 43, 4, 441-458.
- Mazet J.F., Nepveu G., Velling P., 1989.** Etude des effets de quelques paramètres sylvicoles et environnementaux sur la densité du bois de l'Epicéa commun, du Sapin pectiné et du Pin sylvestre dans le nord-est de la France. Doc. interne, Station de Recherches sur la Qualité des Bois, INRA Nancy-Champenoux, 96 p.
- Monserud R.A., 1986.** Time series analysis of tree ring chronologies. Forest Science 32, 349-372.
- Moor M., 1952.** Die Fagion-Gesellschaften (Buchen, Tannen-Buchen und Ahornwälder) im Schweizer Jura. Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme der Schweiz Heft 31. Hans Huber, Berne, 200 p.
- Moor M., 1968.** Der Linden-Buchenwald. Vegetatio. Acta Geobotanica 16, 1-4, 159-191.
- Moor M., 1971.** Adenostylo-Fagetum Höhenvikariant des Linden-Buchenwaldes. Bauhinia, 4.
- Moor M., 1972.** Versuch einer soziologisch-systematischen Gliederung des Carici-Fagetum. Vegetatio 24, 1-3, 31-69.
- Moreau R., Schaeffer R., 1955.** La descente du Sapin dans le département du Doubs : phénomène naturel ou provoqué par l'homme ? Bull. Soc. Hist. Nat. du Doubs, 59, 158-160.

- Mousseau M., Enoch H.Z., 1989. Carbon dioxide enrichment reduces shoot growth in sweet chesnut seedlings (*Castanea sativa* Mill.). *Plant, Cell Environ.* 12, 9, 927-933.
- Neftel A., Moor E., Oeschger H., Stauffer B., 1985. Evidence from polar ice core measurements give atmospheric CO₂ content during the pas 40 000 yr. *Nature* 295, 220-223.
- Nepveu G., 1979. L'utilisation du torsiomètre en forêt : influence de l'opérateur et de l'appareil. *Ann. Sci. For.* 36, 347-351.
- Nepveu G., Velling P., Aubert D., 1988. Comparaison de la structure des bois de pays (*Picea abies*, *Abies alba*, *Pinus sylvestris*) et des bois du Nord originaires de Finlande (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*) : distribution de densité dans le cerne et régularité. Doc. interne, Station de Recherches sur la Qualité des Bois, INRA Nancy-Champenoux, 24 p.
- Norby R.J., Pastor J., Melillo M., 1986. Carbon-nitrogen interactions in CO₂-enriched white oak : physiological and long-term perspectives. *Tree Physiol.* 2, 233-241.
- Nylinder P., 1967. Non-destructive field sampling systems for determining the wood density of standing timber over large areas, variation within and between species, and the influence of environmental factors on wood density. *Rapp. Instn. Virkeslära Skogshögsk, Stockolm*, N° R 56, 19 p.
- Pardé J., Bouchon J., 1988. Dendrométrie. 2ème édition. ENGREF Nancy, 328 p.
- Park W., 1990. Development of anatomical tree-ring chronologies from southern Arizona conifers using image analysis. Ph. D. thesis, Univ. Arizona, 233 p.
- Pastor J., Post W.M., 1988. Response of northern forests to CO₂ induced climate change. *Nature* 334, 55-58.
- Payette S., Filion L., Gauthier L., Boutin Y., 1985. Secular climate change in old-growth tree-line vegetation of northern Quebec. *Nature*, 315, 6015, 135-138.
- Perrier P., 1989. Etude de la croissance radiale de l'Epicéa (*Picea abies*) sur un échantillonnage du transect jurassien 2220. Relations avec le phénomène actuel du dépérissement forestier. Doc. Lab. dendrochronologie. Univ. Besançon, 25 p.
- Perrin H., 1931. Indices d'aridité et répartition des essences forestières. Congrès de l'AFAS. Nancy.
- Peterson D.L., Arbaugh M.J., Wakefield V.A., Miller P.R., 1987. Evidence of growth reduction in ozone-injured Jeffrey Pine (*Pinus jeffreyi* grev. and Balf.) in Sequoia and Kings Canyon National Parks. *J.A.P.C.A.* 37, 906-912.
- Peterson D.L., Arbaugh M.J., Robinson L.J., Derderian B.R., 1990. Growth trends of whitebark pine and lodgepole pine in a subalpine Sierra Nevada forest, California, U.S.A. *Artic and Alpine Res.* 22, 3, 233-243.
- Pfister R.D., 1989. Basic concepts of using vegetation to build a site classification system. *In* : Proceedings-Land classifications based on vegetation : applications for resource management. Intermountain Research Station, Ogden, UT, 22-29.

- Philippeau G., 1986.** Comment interpréter les résultats d'une analyse en composante principale ? Ed. Institut technique des Céréales et des Fourrages, Paris, 47 p.
- Picard J.F., 1991.** Etude de la croissance actuelle et passée du Hêtre dans les Vosges. Rapport scientifique. Contrat INRA-Min. Agric. n° 2203 A. Opération n° 6.
- Pochon M., 1978.** Origine et évolution des sols du Haut-Jura suisse. Thèse de Univ. Neuchâtel. 190 p.
- Polge H., Keller R., 1970.** Première appréciation de la qualité du bois en forêt par l'utilisation d'un torsiomètre. Ann. Sci. For. 27, 197-223.
- Pourtet J., Tanton B., 1948.** Les caractéristiques climatiques de l'année 1947 et le reboisement. Soc. For. de Franche-Comté Sept. 1948, 284-288.
- Primault B., 1953.** Contribution à l'étude de l'influence des éléments météorologiques sur l'accroissement des forêts. Thèse EPFZ, Rev. Geofisica pura et appl. 24, Milan, 61 p.
- Rameau J.C., 1987.** Contribution phytoécologique et dynamique à l'étude des écosystèmes forestiers : application aux forêts du nord-est de la France. Thèse Univ. Besançon, 340 p.
- Rameau J.C., 1988.** Les Hêtraies mésoneutrophiles et acidiclinales (*Milio-Fagetum*) du nord-est de la France. Doc. phytosociologiques. Nouvelle série, Vol. 11. Ed Camerino. Univ. degli Studi, 205-220.
- Rameau J.C., Schmitt A., Bidault M., Gaiffe M., 1980.** Végétation et écologie des forêts comtoises. In : Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle du Doubs et de l'Association UNIVERS. Numéro spécial, Février 1980, 80-116.
- Rameau J.C., Mansion D., Dumé G., Timbal J., Lecoïnte A., Dupont P., Keller R., 1989.** Flore forestière française. Plaines et collines. Vol. 1, 1785 p.
- Rencher A.C., Pun F.C., 1980.** Inflation of R^2 in best subset regression. Technometrics 22, 1, 49-53.
- Richard J.L., 1961.** Les forêts acidophiles du Jura. Etude phytosociologique et écologique. Matériaux pour le levé géobotanique de la Suisse. Fascicule 38. Ed Hans Huber Berne. 164 p.
- Richard J.L., Favarger C., 1960.** Les enclaves de végétation acidophile dans le Jura et le problème du climax. In : Rapports du sol et de la végétation. Ed. Masson, Paris, 99-109.
- Riedacker A., 1976.** Rythmes de croissance et de régénération des racines des végétaux ligneux. Ann. Sci. For., 33 (3), 109-138.
- Ringard E., 1980.** Etude technologique du bois de mélèze dans le Queyras et l'Embrunais. Mémoire 3^e année ENITEF, Nogent-sur-Vernisson, 125 p.
- Rol R., 1937.** Contribution à l'étude de la répartition de Sapin (*Abies alba* Mill.). Ann. de l'Ecole Nationale des Eaux et Forêts. VI, 2, 235-290.
- Saporta G., 1990.** Probabilités, analyses de données et statistiques. Technip, Paris.
- SAS Institute Inc., 1988.** SAS Language Guide. Release 6.03. Ed. Cary, NC : SAS Institute., 530 p.

- Schweingruber F.H., 1987. Site selection and sampling strategy. *In* : Methods of dendrochronology. I. Proceedings of the Task Force Meeting on Methodology of Dendrochronology, Krakow, Poland, 1986/06/02-06. Kairukstis L., Bednarski Z., Feliksik E., eds., Warsaw, 15-22.
- Schweingruber F.H., 1988. Long and short term variability of climate. Lecture Notes in Earth Sciences 16. Wanner H. and Siegenthaler U., eds., Springer-Verlag, Berlin, 35-55.
- Schweingruber F.H., 1988. Tree rings. Basics and applications of dendrochronology. Ed. D. Reidel Publ. Co., Dordrecht, 276 p.
- Sell J., 1987. Recherches sur la qualité du bois. *In* : Rapport Sanasilva sur les dégâts aux forêts. Doc. Inst. Féd. Rech. For., Birmensdorf, Suisse, 25-27.
- Serre-Bachet F., 1987. Summer temperatures changes from tree rings in the mediterranean area during the last 800 years. *In* : Abrupt climatic change. evidence and implications. Berger W.H., Labeyrie L.D., Eds., Reidel D., Pub. Co., 89-97.
- Serre-Bachet F., 1988. La reconstruction climatique à partir de la dendroclimatologie. *In* : Douguedroit A., Ed. Colloque d'Aix-en-Provence, France, 1988/06/8-10. Publ. Ass. Int. Climatol. 1, 225-233.
- Serre-Bachet F., Tessier L., Loris K., 1987. Mise en place et signification de cerne. Première conf. eur. sur le bois et l'archéologie. Louvain-La-neuve, 1987/10/2-3, 14 p.
- Simmeray J., 1976. Essai d'interprétation des groupements végétaux de la région de Saint-Claude en vue d'une synthèse cartographique. Thèse Univ. Besançon, 214 p.
- Souchier B., Deguilhem B., Guicherd P., Lemarie J.M., Moure F., 1989. Essai de typologie des symptômes de dépérissement dans les massifs dauphinois externes (Vercors-Charentreuse-Belledune). Journées de travail DEFORPA, Nancy-Paris (France), février-mars 1989, Nancy, 1, 2.2.1-2.2.28.
- Tan B.S., Chovrelat C., Bailly G., Bruckert S., 1986. Etudes des relations entre le dépérissement et les principaux types de stations forestières du Jura central. Journées de travail DEFORPA, Nancy (France), 1989/01/22-24, 177-181.
- Tessier L., 1984. Dendroclimatologie et écologie de *Pinus sylvestris* L. et *Quercus pubescens* Willd. dans le Sud-Est de la France. Thèse d'Etat, Univ. Aix-Marseille III, 275 p.
- Tessier L., 1986a. Chronologie de Mélèzes des Alpes et petit âge glaciaire. Dendrochronologia 4, 97-113.
- Tessier L., 1986b. Approche dendroclimatologique de l'écologie de *Pinus sylvestris* L. et *Quercus pubescens* Willd. dans le Sud-Est de la France. Acta Oecol. Plant. 7, 4, 339-355.
- Tessier L., 1987. Dendroclimatological approach to the ecology of *Quercus pubescens* Willd. and *Pinus sylvestris* L. in the french mediterranean area (methodological aspects). *In* : Proceedings of the International Symposium on Ecological Aspects of Tree-ring Analysis. Jacoby G.C., Hornbeck J.W., Eds., 599-610.
- Tessier L., 1989. Spatio-temporal analysis of climate-tree ring relationships. New Phytol. 111, 517-529.
- Thornthwaite C.W., 1948. An approach toward a rational classification of climate. Geogr. Rev., 38, 55-94.

- Tomassone R., Lesquoy E., Millier C., 1983.** La régression. Ed. Masson. 180 p.
- Tuomisto H., 1988.** Use of *Picea abies* needles as indicators of air pollution : epicuticular wax morphology. Ann. Bot. Fennici, 25, 351-364.
- Visser H., Molenaar J., 1986.** Time dependent responses of trees to weather variations : an application of the Kalman filter. Dutch Priority Programme on Acidification. Rep. N° 73-01, Landbouwniversiteit, Wageningen.
- Wätzig H., Fischer B., 1987.** Untersuchungen über den Jahrringausfall an Fichtenbeständen. Wiss Z. Tech. Univ. Dresden, 36, 273-275.
- Wiedemann E., 1927.** Untersuchungen über das Tannensterben. Forstwissenschaftliches Centralblatt 49, 759-788, 815-827, 845-853.
- Wigley T.M.L., Briffa K.R., Jones P.D., 1984.** Atmospheric carbon dioxide. Predicting plant productivity and water resources. Nature 312, 102-103.

ANNEXES

Météo		Latitude (gr.)		Date	PLACETTE
		Longitude (gr.)		SITE :	
Forêt	☐ Domaniale	de	Série		
	☐ Communale				
	☐ Privée				
	☐ Indéterminé		Parcelle		
Carte IGN 1/50 000°		NW NE SW SE	Carte Suisse 1/		NW NE SW SE
			Canton		
			Arrondissement		

DONNEES STATIONNELLES		SOL Type :		Sous-sol :				
Altitude (m)		Substrat : 1. Eboulis moyens 2. Eboulis grossiers 3. Colluvions 4. Alluvions 5. Moraines 6. Autre						
Azimuth magnétique (°)		Horizon	Profondeur	Couleur Racines	Structure Texture	Effervescence	% Elements grossiers Degré d'altération	Transition
Position topographique	Pente P (°)							
Sommet								
Plateau								
Haut-de-pente								
Mi-pente								
Ras-de-pente								
Replat								
Dépression ouverte								
Dépression fermée								
TRAITEMENT : ☐ 1. Futaie jardinée ☐ 2. Intermédiaire ☐ 3. Futaie régulière								

DENDROMETRIE

N° arbre	1	2	3	4	5	6
Circ. à 1,30 m						
Couple torsion (cm/kg)						
Hauteur sommet (m)						
Hauteur base houppier						
Hauteur pied						
ente (°)						
aut. sommet (m ou °)						
aut. base houppier						
aut. pied (m ou °)						
stance à l'arbre (m)						
ncurrence en cime (%)						
uche proche 0. Absence						
écence 2 Peu âgée 3 Agée						
sition sociale						
1. Prédom. 2. Dom.						
3. Codom.						

ETAT SANITAIRE

N° arbre	1	2	3	4	5	6
Défoliation It %						
Défoliation récente 0. Absence 1. Présence						
Nb de générations d'aiguilles						
Jaunissement X. Notation impossible 0. Absence 1. 1-25 % 2. 26-60 % 3. 61-100 %						
Gourmands (< 5 ans) 0. Absence 1. Un peu 2. Beaucoup						
Nid de cigogne 0. Absence 1. Présence						
Cime double 0. Absence 1. Présence						
Largeur d'aubier (mm)						
Carottage et couple de torsion avec la tarière						

OBSERVATIONS

STRATE ARBORESCENTE	
1	Abies alba
199	Picea abies
111	Fagus sylvatica
7	Acer pseudoplatanus
269	Sorbus aucuparia
3	Acer campestre
5	Acer platanoides
17	Alnus glutinosa
36	Betula pendula
38	Betula pubescens
63	Carpinus betulus
65	Castanea sativa
121	Fraxinus excelsior
215	Populus tremula
222	Prunus avium
230	Quercus petraea
232	Quercus pubescens
234	Quercus robur
267	Sorbus aria
272	Sorbus terminalis
286	Tilia cordata
288	Tilia platyphyllos
292	Ulmus glabra
294	Ulmus minor

STRATE ARBUSTIVE	
2	Abies alba
200	Picea abies
112	Fagus sylvatica
8	Acer pseudoplatanus
270	Sorbus aucuparia
4	Acer campestre
4	Acer platanoides
18	Alnus glutinosa
37	Betula pendula
37	Betula pubescens
64	Carpinus betulus
66	Castanea sativa
82	Cornus mas
83	Cornus sanguinea
84	Corylus avellana
85	Cotoneaster tomentosus
86	Crataegus monogyna
87	Crataegus laevigata
93	Daphne laureola
94	Daphne mezereum
105	Euonymus europaeus
120	Fraxinus alnus
122	Fraxinus excelsior
147	Ilex aquifolium
152	Laburnum anagyroides
157	Liquidum vulgare
161	Lonicera alpigena
162	Lonicera nigra
163	Lonicera periclymenum
164	Lonicera xylosteum
216	Populus tremula
223	Prunus avium
224	Prunus spinosa
231	Quercus petraea
233	Quercus pubescens
235	Quercus robur
240	Rhamnus alpinus
241	Rhamnus catharticus
245	Ribes alpinum
246	Ribes rubrum
247	Ribes uva-crispa
248	Rosa arvensis
249	Rosa pendulina
250	Rubus idaeus
251	Rubus saxatilis
252	Rubus sp.
255	Ruscus aculeatus
256	Salix appendiculata
257	Salix caprea
258	Sambucus nigra
259	Sambucus racemosa
268	Sorbus aria
271	Sorbus mougeotii
273	Sorbus terminalis
279	Taxus baccata
287	Tilia cordata
289	Tilia platyphyllos
293	Ulmus glabra
295	Ulmus minor
297	Vaccinium myrtillus
307	Viburnum lantana
308	Viburnum opulus
316	Viscum album

STRATE HERBACEE	
9	Aconitum vulpina
10	Actaea spicata
11	Arenostyles alliariae
12	Adoxa moschatellina
13	Agrostis stolonifera
14	Ajuga reptans
15	Alchemilla vulgaris
16	Alliaria petiolata
19	Anemone nemorosa
20	Anemone sylvestris
21	Anthoxanthum odoratum
22	Anthriscus sylvestris
23	Aquilegia vulgaris
24	Arum maculatum
25	Aruncus dioicus
26	Asarum europaeum
29	Aster bellidiastrium
30	Astrantia major

34	Atropa bella-donna
41	Brachypodium sylvaticum
42	Brachythecium rutabulum
43	Bromus ramosus
44	Caltha palustris
46	Campanula cochlearifolia
47	Campanula rhomboidalis
48	Campanula trachelium
50	Cardamine amara
51	Cardamine heptaphylla
52	Cardamine pratensis
53	Carex brizoides
54	Carex digitata
55	Carex flacca
56	Carex montana
57	Carex ornithopoda
58	Carex pallidescens
59	Carex pendula
60	Carex pilosa
61	Carex remota
62	Carex sylvatica
67	Centaurea montana
68	Cephalanthera damasonium
69	Cephalanthera rubra
70	Chaerophyllum hirsutum
71	Chaerophyllum villarsii
72	Chrysosplenium alternifolium
73	Chrysosplenium oppositifolium
74	Cicerbita alpina
75	Circaea alpina
76	Circaea intermedia
77	Circaea lutetiana
80	Clematis vitalba
81	Convallaria majalis
88	Crepis paludosa
91	Dactylis glomerata
92	Dactylorhiza maculata
95	Deschampsia cespitosa
101	Epilobium montanum
102	Epipactis atrorubens
103	Epipactis helleborine
104	Equisetum sylvaticum
106	Eupatorium cannabinum
107	Euphorbia amygdaloides
108	Euphorbia dulcis
113	Festuca altissima
114	Festuca gigantea
115	Festuca heterophylla
116	Filipendula ulmaria
119	Fragaria vesca
123	Galeopsis tetrahit
124	Galium asperum
125	Galium odoratum
126	Galium rotundifolium
127	Galium sylvaticum
128	Geranium nodosum
129	Geranium robertianum
130	Geranium sylvaticum
131	Geum rivale
132	Geum urbanum
133	Glechoma hederacea
135	Hedera helix
136	Helleborus foetidus
137	Heracleum sphondylium
138	Hieracium murorum
139	Homogyne alpina
140	Hordeium europaeus
142	Hypericum hirsutum
143	Hypericum maculatum
144	Hypericum montanum
145	Hypericum pulchrum
148	Impatiens noli-tangere
150	Juncus sp.
151	Knaulia sylvatica
153	Lamium galeobdolon
154	Lathyrus montanus
155	Lathyrus pratensis
156	Lathyrus vernus
158	Lilium martagon
159	Listera cordata
160	Listera ovata
166	Luzula forsteri
167	Luzula luzulina
168	Luzula luzuloides
169	Luzula pilosa
170	Luzula sylvatica
172	Lysimachia nemorum
173	Maianthemum bifolium
175	Melampyrum sylvaticum
176	Melandrium silvestre
177	Melica nutans
178	Melica uniflora
179	Melittis melissophyllum
180	Mercurialis perennis
181	Milium effusum
183	Moehringia muscosa
186	Moehringia trinervia
187	Molinia caerulea
188	Mycelis muralis
189	Narcissus pseudonarcissus
191	Neottia nidus-avis
192	Ornithogalum pyrenaicum
193	Oxalis acetosella
194	Paris quadrifolia
196	Petasites albus
198	Phyteuma spicatum
201	Pimpinella major
204	Poa nemoralis
205	Polygonatum multiflorum
206	Polygonatum verticillatum
207	Polygonum bistorta
217	Potentilla erecta
218	Potentilla sterilis

PLACETTE:	
219	Prenanthes purpurea
220	Primula elatior
221	Prunella vulgaris
227	Pulmonaria officinalis
228	Pyrola minor
229	Pyrola secunda
236	Ranunculus aconitifolius
237	Ranunculus lanuginosus
238	Ranunculus nemorosus
239	Ranunculus platanifolius
253	Rumex acetosa
254	Rumex crispifolius
260	Sanicula europaea
261	Saxifraga rotundifolia
263	Senecio fuchsii
264	Sesleria caerulea
265	Silene dioica
266	Solidago virgaurea
275	Stachys officinalis
276	Stachys sylvatica
277	Stellaria holostea
278	Stellaria nemorum
280	Teucrium scordonia
281	Thalictrum aquilegifolium
284	Thlaspi montanum
286	Urtica dioica
288	Valeriana dioica
289	Valeriana montana
300	Valeriana officinalis
301	Veratrum album
302	Veronica beccabunga
303	Veronica chamaedrys
304	Veronica latifolia
305	Veronica montana
306	Veronica officinalis
309	Vicia sepium
310	Vinca minor
311	Viola canina
312	Viola mirabilis
313	Viola odorata
314	Viola reichenbachiana
315	Viola riviniana

FOUGERES	
27	Asplenium trichomanes
28	Asplenium viride
31	Athyrium distentifolium
32	Athyrium filix-femina
40	Blechnum spicatum
90	Cystopteris fragilis
97	Dryopteris carthusiana
98	Dryopteris dilatata
99	Dryopteris filix-mas
134	Gymnocarpium dryopteris
197	Phyllitis scolopendrium
208	Polypodium vulgare
209	Polystichum aculeatum
210	Polystichum lonchitis
225	Pteridium aquilinum
233	Thelypteris phegopteris

BRYOPHYTES	
33	Atrichum undulatum
35	Barbilophozia lycopodioides
45	Calypogeia trichomanis
49	Camptothecium lutescens
78	Cirriophyllum crassinervium
79	Cirriophyllum piliferum
89	Ctenidium molluscum
96	Dicranum scoparium
100	Encalypta streptocarpa
109	Eurhynchium striatum
110	Eurhynchium zetterstedtii
117	Fissidens bryodes
118	Fissidens taxifolius
141	Hylacomium splendens
146	Hypnum cupressiforme
149	Isoetes myurum
165	Lophocolea bidentata
171	Lycopodium annotinum
174	Marchantia polymorpha
182	Mnium affine
183	Mnium punctatum
184	Mnium undulatum
190	Neckera crispa
195	Pellia epiphylla
202	Plagiochila asplenoides
203	Pleurozium schreberi
211	Polytrichum commune
212	Polytrichum formosum
213	Polytrichum piliferum
214	Polytrichum strictum
226	Ptilium crista-castrensis
242	Rhytidiadelphus loreus
243	Rhytidiadelphus squarrosus
244	Rhytidiadelphus triquetus
262	Scleropodium purum
274	Sphagnum sp.
282	Thamnum alopecurum
285	Thuidium tamariscinum
290	Tortella tortuosa
291	Tritomaria quinqueidentata

N° placette	Latitude	Longitude	Altitude	Profondeur de décarbonatation	Profondeur de sol	Pente	Indice de climat	Position topographique	Type de traitement	Type de sol	Substrat
	Gr	Gr	m	cm	cm	°					
1	52.13	4.483	950	30	30	5	1.04	Plateau	Futaie régulière	br pel cal	Banc diaclasé
2	52.144	4.479	930	40	40	12	0.89	Mi-pente	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diaclasé
3	52.179	4.547	970	50	50	6	0.89	Mi-pente	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diaclasé
4	52.164	4.578	1020	25	25	31	0.95	Mi-pente	Futaie régulière	hum-ci-q col	Eboulis grossier
5	52.122	4.523	1090	25	35	28	1.12	Mi-pente	Futaie régulière	br calcique	Eboulis grossier
6	52.067	4.518	1090	25	50	20	1.18	Mi-pente	Futaie régulière	br calcique	Eboulis grossier
7	52.027	4.54	1180	70	75	12	1.05	Mi-pente	Futaie régulière	br limoneux	Banc diaclasé
8	52.016	4.469	1080	30	30	4	0.97	Haut-de-pente	Futaie régulière	br eutrophe	Banc concassé
9	52.077	4.451	1030	25	25	3	0.92	Haut-de-pente	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diaclasé
10	52.058	4.36	980	25	25	35	0.71	Mi-pente	Futaie régulière	hum-ci-q col	Eboulis fin
11	52.032	4.341	990	40	40	8	1.1	Plateau	Futaie jardinée	br eutrophe	Banc diaclasé
12	51.989	4.332	970	25	25	8	0.92	Mi-pente	Futaie jardinée	hum-ci-q	Banc diaclasé
13	51.973	4.271	1040	50	50	3	1.06	Mi-pente	Futaie jardinée	br pel cal	Banc diaclasé
14	51.921	4.234	1100	15	30	33	1.13	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal	Eboulis grossier
15	51.918	4.395	1150	25	50	6	0.9	Mi-pente	Futaie régulière	br limoneux	Banc compact
16	51.941	4.433	1070	0	70	25	1.2	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal col	Eboulis fin
17	52.157	4.232	830	50	50	8	1	Plateau	Futaie régulière	br limoneux	Banc marneux
18	52.162	4.324	790	60	60	3	0.96	Plateau	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diaclasé
19	52.138	4.124	730	30	30	2	1.01	Plateau	Futaie régulière	br pel cal	Banc diaclasé
20	52.077	4.095	690	50	50	12	0.89	Bas-de-pente	Futaie régulière	br argileux	Banc compact
21	52.035	4.077	840	30	30	3	1	Plateau	Futaie régulière	br pel cal	Banc diaclasé
22	51.953	4.377	950	35	35	13	0.79	Haut-de-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diaclasé
23	51.988	4.43	1060	30	45	6	1.05	Plateau	Futaie régulière	br limoneux	Banc concassé
24	51.992	4.551	1180	30	30	8	0.86	Plateau	Futaie jardinée	br eutrophe	Banc diaclasé
25	51.97	4.55	1040	10	55	18	1.1	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal	Eboulis fin
26	52.227	4.267	810	30	30	20	1.14	Mi-pente	Futaie régulière	hum-ci-q col	Eboulis grossier
27	52.228	4.342	780	70	75	5	1.05	Bas-de-pente	Futaie régulière	br argileux	Banc compact
28	52.217	4.413	715	25	30	8	0.92	Mi-pente	Futaie régulière	br calcique	Banc diaclasé
29	52.231	4.542	1010	20	20	7	1.05	Mi-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diaclasé
30	52.245	4.518	920	30	30	9	1.13	Mi-pente	Futaie jardinée	br pel cal	Banc diaclasé
31	52.31	4.468	820	35	35	6	0.92	Mi-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc compact
32	52.262	4.475	830	45	45	14	1.14	Mi-pente	Futaie régulière	br pel cal	Eboulis grossier
33	52.224	4.635	960	50	50	5	0.9	Mi-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diaclasé
34	52.228	4.748	1060	5	50	5	1.07	Plateau	Futaie jardinée	hum-ci-q	Banc diaclasé
35	52.271	4.715	850	30	30	16	1.2	Mi-pente	Futaie régulière	br calcique	Eboulis fin
36	52.279	4.633	880	25	25	6	1	Haut-de-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diaclasé
37	52.387	4.512	790	40	40	3	1.03	Plateau	Futaie régulière	br pel cal	Banc diaclasé
38	52.386	4.632	840	40	40	15	1.18	Mi-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diaclasé
39	52.266	4.844	1060	30	30	8	1.1	Mi-pente	Futaie régulière	hum-ci-q col	Eboulis fin
40	52.365	4.942	870	50	50	25	0.93	Mi-pente	Futaie jardinée	br pel cal	Banc diaclasé
41	52.374	4.804	990	30	30	6	0.92	Haut-de-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diaclasé
42	52.43	4.722	830	65	65	5	0.98	Bas-de-pente	Futaie régulière	br argileux	Banc compact
43	52.427	4.912	880	30	30	5	1.04	Plateau	Futaie régulière	br pel cal	Banc concassé
44	52.476	4.76	790	45	50	12	1.17	Bas-de-pente	Futaie régulière	br limoneux	Banc compact
45	52.509	4.969	890	50	50	12	0.98	Bas-de-pente	Futaie régulière	br limoneux	Banc marneux
46	52.442	5.004	880	30	30	10	0.89	Mi-pente	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diaclasé
47	52.518	5.096	930	45	45	12	1.14	Mi-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diaclasé
48	52.576	5.177	840	0	50	15	1.19	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal col	Banc concassé
49	52.576	5.101	780	60	60	8	0.88	Depression	Futaie régulière	br argileux	Banc diaclasé
50	52.622	5.174	770	35	35	25	1.25	Mi-pente	Futaie régulière	hum-ci-q col	Eboulis fin
51	52.54	5.061	820	75	75	7	1.09	Depression	Futaie régulière	br argileux	Banc marneux
52	52.48	5.072	940	60	60	18	1.2	Mi-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diaclasé
53	52.474	4.897	855	40	40	10	1.03	Mi-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diaclasé
54	52.35	4.555	720	70	70	2	1.02	Depression	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diaclasé
55	52.336	4.704	950	40	40	10	1.04	Haut-de-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diaclasé
56	51.889	4.243	1070	40	40	12	0.8	Haut-de-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diaclasé
57	51.867	4.337	1295	0	50	0	1	Sommet	Futaie régulière	hum-cal col	Banc concassé
58	51.891	4.309	1090	35	35	13	0.98	Mi-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc concassé
59	51.892	4.171	1170	5	25	5	0.91	Mi-pente	Futaie jardinée	hum-ci-q	Banc concassé
60	51.755	4.063	950	40	40	0	1	Depression	Futaie jardinée	br pel cal	Banc diaclasé
61	51.79	4.108	1070	30	30	11	0.91	Mi-pente	Futaie régulière	hum-ci-q	Banc concassé
62	51.865	4.112	1100	10	25	0	1	Sommet	Futaie jardinée	hum-ci-q	Banc concassé
63	51.9	4.056	770	50	50	10	0.91	Mi-pente	Futaie jardinée	br eutrophe	Banc concassé
64	51.879	4.004	550	25	50	25	0.82	Bas-de-pente	Futaie régulière	hum-ci-q	Eboulis fin
65	51.84	3.992	780	30	45	13	0.87	Mi-pente	Futaie régulière	br calcique	Banc diaclasé
66	51.812	3.992	870	45	45	22	0.69	Mi-pente	Futaie régulière	hum-ci-q col	Eboulis grossier
67	51.814	4.04	900	30	30	10	1.02	Plateau	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diaclasé
68	51.779	3.897	910	50	50	8	0.86	Plateau	Futaie jardinée	br eutrophe	Banc diaclasé

nexe 3. Principales caractéristiques stationnelles des 208 placettes. Abréviations pour les types de sols : hum-cal col = no-calcaire colluvial ; hum-cal = humo-calcaire ; hum-ci-q col = humo-calcaïque colluvial ; hum-ci-q = humo-calcaïque sur rocher concassé ; br pel cal = brun à pellicule calcaire ; br calcique = brun calcique ; br eutrophe = brun eutrophe, brun riche en azote ; br limoneux = brun limoneux ; br argileux = brun argileux ; br acide = brun acide.

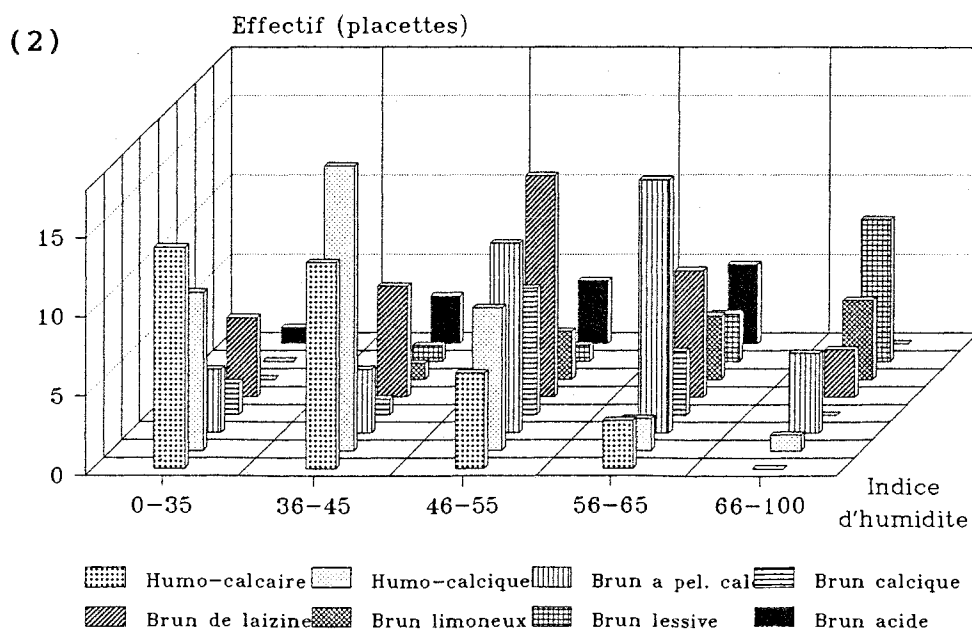
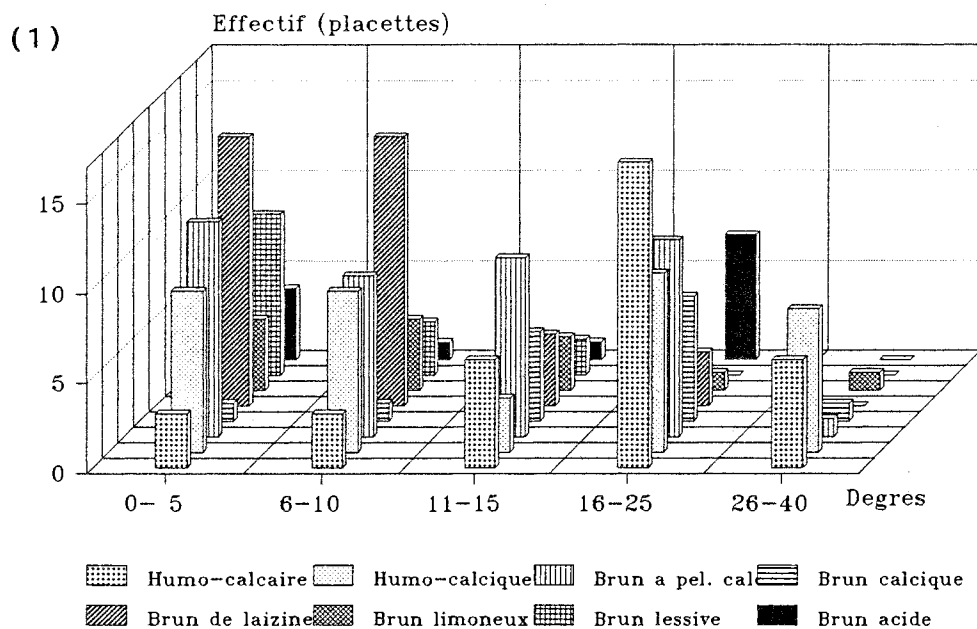
69	51.758	3.924	940	25	35	20	0.64	Mi-pente	Futaie jardinée	hum-ciq col	Eboulis grossier
70	51.817	3.803	630	50	50	5	1	Plateau	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diacaté
71	51.73	3.83	710	25	45	10	0.94	Plateau	Futaie régulière	hum-ciq	Banc concassé
72	51.681	3.889	960	30	50	19	1.17	Bas-de-pente	Futaie régulière	hum-ciq	Eboulis grossier
73	51.654	3.968	850	40	40	15	0.99	Mi-pente	Futaie jardinée	br eutrophe	Banc diacaté
74	51.714	4.045	1030	50	50	23	1.22	Bas-de-pente	Futaie jardinée	br eutrophe	Eboulis grossier
75	51.706	3.999	1110	20	40	4	0.97	Plateau	Futaie jardinée	hum-ciq	Banc concassé
76	51.689	4.125	1210	30	30	20	0.77	Mi-pente	Futaie jardinée	hum-ciq	Banc marneux
77	51.547	4.126	1300	30	50	10	0.99	Mi-pente	Futaie jardinée	br eutrophe	Banc diacaté
78	51.449	4.088	830	0	40	15	1.01	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal col	Eboulis fin
79	51.482	4.108	900	20	30	28	1.07	Mi-pente	Futaie régulière	hum-ciq col	Eboulis fin
80	51.586	3.993	1000	50	51	5	0.94	Plateau	Futaie jardinée	br eutrophe	Banc diacaté
81	51.632	3.879	950	0	50	19	1.17	Mi-pente	Futaie jardinée	hum-cal col	Eboulis fin
82	52.011	4.032	760	45	45	5	1	Plateau	Futaie régulière	br argileux	Banc diacaté
83	51.868	3.859	590	25	25	3	1.02	Plateau	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diacaté
84	51.73	3.896	910	15	35	7	0.94	Haut-de-pente	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diacaté
85	51.614	3.843	850	50	50	8	1.01	Mi-pente	Futaie jardinée	br pel cal	Eboulis fin
86	51.566	3.817	880	50	50	0	1	Plateau	Futaie jardinée	br eutrophe	Banc diacaté
87	51.69	3.839	800	30	45	10	1.07	Bas-de-pente	Futaie jardinée	hum-ciq	Eboulis fin
101	52.257	4.551	940	30	30	17	1.2	Mi-pente	Futaie régulière	br eutrophe	Eboulis grossier
102	52.281	4.435	770	25	25	11	1.11	Haut-de-pente	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diacaté
103	52.326	4.527	800	75	75	8	0.86	Bas-de-pente	Futaie jardinée	br argileux	Banc marneux
104	52.248	4.32	835	35	35	21	0.66	Mi-pente	Futaie régulière	br pel cal	Eboulis fin
105	52.246	4.74	920	30	30	20	1.21	Mi-pente	Futaie régulière	hum-ciq col	Eboulis fin
106	52.295	4.698	1010	40	40	7	1.05	Haut-de-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diacaté
107	52.331	4.82	1040	30	30	12	0.82	Mi-pente	Futaie régulière	br argileux	Banc marneux
108	52.398	4.927	930	30	30	10	0.89	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal col	Eboulis fin
109	52.436	4.832	920	30	30	5	1.05	Haut-de-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diacaté
110	52.519	4.817	770	40	45	10	1.14	Bas-de-pente	Futaie régulière	br limoneux	Banc compact
111	52.48	4.992	865	30	30	3	0.96	Plateau	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diacaté
112	52.082	4.551	1100	30	30	11	0.85	Mi-pente	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diacaté
113	52.043	4.414	970	25	25	0	1	Bas-de-pente	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diacaté
114	52.183	4.01	640	110	110	4	0.95	Dépression	Futaie régulière	br argileux	Banc compact
115	52.097	3.979	690	100	100	0	1	Plateau	Futaie régulière	br limoneux	Banc compact
116	52.079	3.986	670	90	90	4	1.05	Plateau	Futaie régulière	br limoneux	Banc diacaté
117	52.152	4.06	630	80	80	0	1	Plateau	Futaie régulière	br limoneux	Banc diacaté
118	52.185	4.167	755	80	90	3	0.96	Bas-de-pente	Futaie régulière	br limoneux	Banc compact
119	52.122	4.297	860	75	75	3	0.99	Plateau	Futaie régulière	br argileux	Banc compact
120	52.015	4.299	945	40	40	13	0.91	Mi-pente	Futaie régulière	hum-ciq col	Eboulis fin
121	52.059	4.192	860	100	100	0	1	Plateau	Futaie régulière	br argileux	Banc compact
122	52.317	4.896	1160	30	30	19	0.67	Mi-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diacaté
123	52.353	4.934	880	45	45	12	0.8	Mi-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diacaté
124	52.169	4.886	920	50	50	29	0.56	Mi-pente	Futaie régulière	hum-ciq col	Eboulis fin
125	52.169	4.913	860	25	30	33	0.75	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal	Eboulis fin
126	52.14	4.92	790	50	50	17	1.13	Mi-pente	Futaie jardinée	br acide	mora
127	52.244	5.115	1000	50	50	18	1.2	Mi-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diacaté
128	52.25	5.012	1030	25	50	28	1.25	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal	Eboulis fin
129	52.21	4.996	810	40	40	17	0.72	Mi-pente	Futaie régulière	br acide	mora
130	52.23	4.858	1130	20	20	4	0.93	Plateau	Futaie jardinée	br eutrophe	Banc diacaté
131	52.15	4.746	970	15	30	17	1.2	Haut-de-pente	Futaie jardinée	hum-cal	Eboulis fin
132	52.133	4.772	850	45	45	21	0.64	Mi-pente	Futaie jardinée	br pel cal	Eboulis fin
133	52.11	4.601	1050	50	50	28	0.44	Mi-pente	Futaie jardinée	hum-ciq col	Eboulis fin
134	52.174	4.619	1170	75	75	4	1.06	Plateau	Futaie jardinée	br argileux	Banc compact
135	52.264	5.12	800	40	40	15	0.78	Mi-pente	Futaie jardinée	hum-ciq col	Eboulis fin
136	52.279	5.176	915	40	40	30	1.18	Mi-pente	Futaie régulière	hum-ciq col	Eboulis fin
137	52.295	5.218	740	35	35	13	1.12	Mi-pente	Futaie régulière	br calcique	Eboulis grossier
138	52.337	5.043	1020	50	50	19	1.21	Haut-de-pente	Futaie régulière	br pel cal	Eboulis fin
139	52.368	5.148	1070	50	50	17	0.72	Haut-de-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc concassé
140	52.308	5.109	990	100	100	7	1.04	Haut-de-pente	Futaie jardinée	br acide	mora
141	52.425	5.338	980	35	70	25	0.52	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal	Eboulis fin
142	52.472	5.331	890	50	50	14	0.76	Mi-pente	Futaie jardinée	br calcique	Banc concassé
143	52.391	5.431	735	50	50	13	0.77	Mi-pente	Futaie régulière	br pel cal	Eboulis fin
144	52.326	5.308	830	25	50	7	1.04	Bas-de-pente	Futaie régulière	br eutrophe	Banc compact
145	52.45	5.486	710	50	50	25	0.51	Mi-pente	Futaie régulière	br pel cal	Eboulis fin
146	52.499	5.606	820	10	45	14	1.11	Sommet	Futaie jardinée	hum-cal	Banc concassé
147	52.542	5.564	960	85	85	18	1.19	Haut-de-pente	Futaie jardinée	br limoneux	Banc compact
148	52.542	5.408	1010	20	45	25	1.27	Mi-pente	Futaie régulière	br calcique	Eboulis grossier
149	52.541	5.483	1110	10	45	7	0.98	Sommet	Futaie jardinée	hum-cal col	Banc concassé
150	52.497	5.411	800	110	110	28	0.48	Mi-pente	Futaie régulière	br limoneux	Banc compact
151	52.514	5.165	1010	10	50	17	0.87	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal	Eboulis grossier

Annexe 4. Principales caractéristiques stationnelles des 208 placettes.

152	52,49	5,147	980	50	50	9	0,86	Bas-de-pente	Futaie jardinée	br eutrophe	Banc diacaté
153	51,95	4,351	930	30	40	25	0,5	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal col	Eboulis grossier
154	51,921	4,291	1050	25	25	0	1	Plateau	Futaie jardinée	br eutrophe	Banc diacaté
155	52,404	5,189	990	30	30	20	1,19	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal	Eboulis fin
156	52,4	5,055	920	35	50	15	0,84	Mi-pente	Futaie régulière	br calcique	Eboulis fin
157	52,464	5,105	890	20	50	23	0,79	Mi-pente	Futaie régulière	br calcique	Banc diacaté
158	52,542	5,314	920	10	80	35	1,18	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal	Eboulis fin
159	52,578	5,385	730	20	45	13	0,72	Mi-pente	Futaie régulière	br calcique	Banc concassé
160	52,535	5,178	950	40	40	3	1,01	Sommet	Futaie régulière	hum-ciq	Banc concassé
161	52,575	5,471	890	35	35	21	0,81	Mi-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diacaté
162	52,591	5,295	870	20	20	20	1,2	Mi-pente	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diacaté
163	52,643	5,34	790	20	35	25	0,82	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal	Eboulis fin
164	52,644	5,265	670	25	60	22	0,59	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal	Eboulis fin
165	52,05	4,751	820	70	70	20	1	Mi-pente	Futaie régulière	br acide	mora
166	52,066	4,82	920	70	70	17	0,96	Mi-pente	Futaie régulière	br acide	mora
167	52,077	4,718	1090	60	60	7	1,03	Plateau	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diacaté
168	52,036	4,672	970	40	60	10	0,82	Bas-de-pente	Futaie régulière	hum-ciq	Eboulis grossier
169	52,008	4,645	1200	50	60	15	0,72	Haut-de-pente	Futaie régulière	hum-cal	Banc concassé
170	51,953	4,607	740	70	70	3	1	Dépression	Futaie régulière	br acide	mora
171	51,958	4,588	1320	35	50	20	1,22	Mi-pente	Futaie jardinée	br calcique	Banc concassé
172	51,937	4,51	1160	30	50	15	1,14	Haut-de-pente	Futaie régulière	hum-cal	Banc concassé
173	51,912	4,573	820	70	70	0	1	Bas-de-pente	Futaie régulière	br acide	mora
174	51,894	4,608	660	50	50	0	1	Sommet	Futaie régulière	br acide	mora
175	51,888	4,501	1130	30	50	10	0,96	Haut-de-pente	Futaie régulière	hum-ciq col	Banc concassé
176	51,812	4,406	1280	25	25	20	0,73	Mi-pente	Futaie régulière	hum-ciq col	Banc diacaté
177	51,784	4,362	1190	25	45	20	0,73	Mi-pente	Futaie jardinée	hum-cal	Eboulis fin
178	51,783	4,484	810	50	50	0	1	Dépression	Futaie régulière	br acide	mora
179	51,811	4,475	1120	25	30	5	0,98	Bas-de-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc marneux
180	51,713	4,392	1140	10	55	18	1,13	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal	Eboulis fin
181	51,647	4,378	800	50	50	15	0,84	Mi-pente	Futaie régulière	br acide	mora
182	51,647	4,378	800	50	50	17	0,72	Mi-pente	Futaie régulière	br acide	mora
183	51,577	4,227	1070	10	50	25	1,16	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal col	Eboulis fin
184	51,627	4,279	1020	15	45	0	1	Bas-de-pente	Futaie régulière	hum-cal col	Eboulis fin
185	51,72	4,25	1125	10	50	30	0,48	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal col	Eboulis fin
186	51,768	4,247	1280	10	10	4	1	Plateau	Futaie jardinée	br eutrophe	Banc diacaté
187	51,815	4,313	1270	40	40	4	1,04	Plateau	Futaie jardinée	hum-ciq	Banc concassé
188	51,85	4,2	1075	25	25	5	1,04	Haut-de-pente	Futaie régulière	hum-ciq	Banc concassé
189	51,971	4,022	790	25	25	10	0,99	Mi-pente	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diacaté
190	51,95	4,086	720	20	50	22	1,15	Mi-pente	Futaie jardinée	hum-cal	Eboulis fin
191	51,733	4,179	1290	20	30	12	1,11	Mi-pente	Futaie jardinée	hum-cal	Banc concassé
192	51,971	4,022	790	25	25	10	0,99	Mi-pente	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diacaté
193	51,382	4,015	900	0	45	25	1,25	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal col	Eboulis fin
194	51,324	3,941	1240	30	30	20	1,2	Mi-pente	Futaie jardinée	br pel cal	Banc concassé
195	51,275	3,955	610	50	50	20	0,88	Mi-pente	Futaie régulière	br acide	mora
196	51,299	3,907	1310	25	30	25	0,76	Mi-pente	Futaie régulière	hum-ciq	Banc concassé
197	51,5	3,97	1120	20	50	32	0,34	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal	Eboulis fin
198	51,637	3,807	860	40	40	5	0,95	Haut-de-pente	Futaie jardinée	br pel cal	Banc diacaté
199	51,567	3,737	710	60	60	10	1,07	Bas-de-pente	Futaie jardinée	br eutrophe	Banc diacaté
200	51,464	3,754	850	10	25	0	1	Plateau	Futaie jardinée	hum-cal	Banc concassé
201	51,441	3,837	990	15	25	3	1	Plateau	Futaie jardinée	hum-ciq	Banc concassé
202	51,508	3,883	1050	15	60	25	1,27	Sommet	Futaie régulière	hum-cal col	Eboulis fin
203	51,439	3,922	1210	60	60	39	0,29	Mi-pente	Futaie régulière	hum-ciq	Eboulis fin
204	51,364	3,868	1200	60	60	7	0,91	Plateau	Futaie jardinée	br eutrophe	Banc diacaté
205	51,338	3,813	1010	65	65	0	1	Dépression	Futaie jardinée	br argileux	Banc compact
206	51,344	3,76	810	60	60	0	1	Dépression	Futaie jardinée	br argileux	Banc compact
207	51,312	3,647	850	10	30	4	1	Plateau	Futaie régulière	hum-ciq	Banc concassé
208	51,38	3,687	820	35	35	8	0,88	Mi-pente	Futaie régulière	hum-ciq	Banc diacaté
209	51,266	3,613	830	5	40	17	0,77	Mi-pente	Futaie jardinée	hum-cal	Eboulis fin
210	51,276	3,753	900	45	45	30	0,43	Mi-pente	Futaie régulière	hum-ciq	Eboulis fin
211	51,161	3,587	950	35	60	20	1	Mi-pente	Futaie régulière	br calcique	Banc diacaté
212	51,126	3,586	850	50	65	0	1	Bas-de-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diacaté
213	51,115	3,579	870	70	70	11	1,11	Mi-pente	Futaie régulière	br pel cal	Banc diacaté
214	51,133	3,659	1170	10	45	7	1,05	Plateau	Futaie jardinée	hum-cal	Banc concassé
215	51,044	3,672	820	60	60	17	1	Mi-pente	Futaie régulière	br acide	Banc diacaté
216	50,995	3,6	870	30	50	8	0,98	Mi-pente	Futaie régulière	hum-ciq	Banc concassé
217	50,962	3,545	620	10	40	20	0,81	Mi-pente	Futaie régulière	hum-cal col	Eboulis fin
218	51,005	3,817	1280	15	30	0	1	Bas-de-pente	Futaie régulière	br calcique	Banc concassé
219	51,24	3,789	1170	20	35	7	0,94	Haut-de-pente	Futaie régulière	hum-ciq	Banc diacaté
220	51,09	3,685	990	60	60	5	0,95	Mi-pente	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diacaté
221	51,209	3,684	1020	60	60	3	1,03	Dépression	Futaie régulière	br eutrophe	Banc diacaté

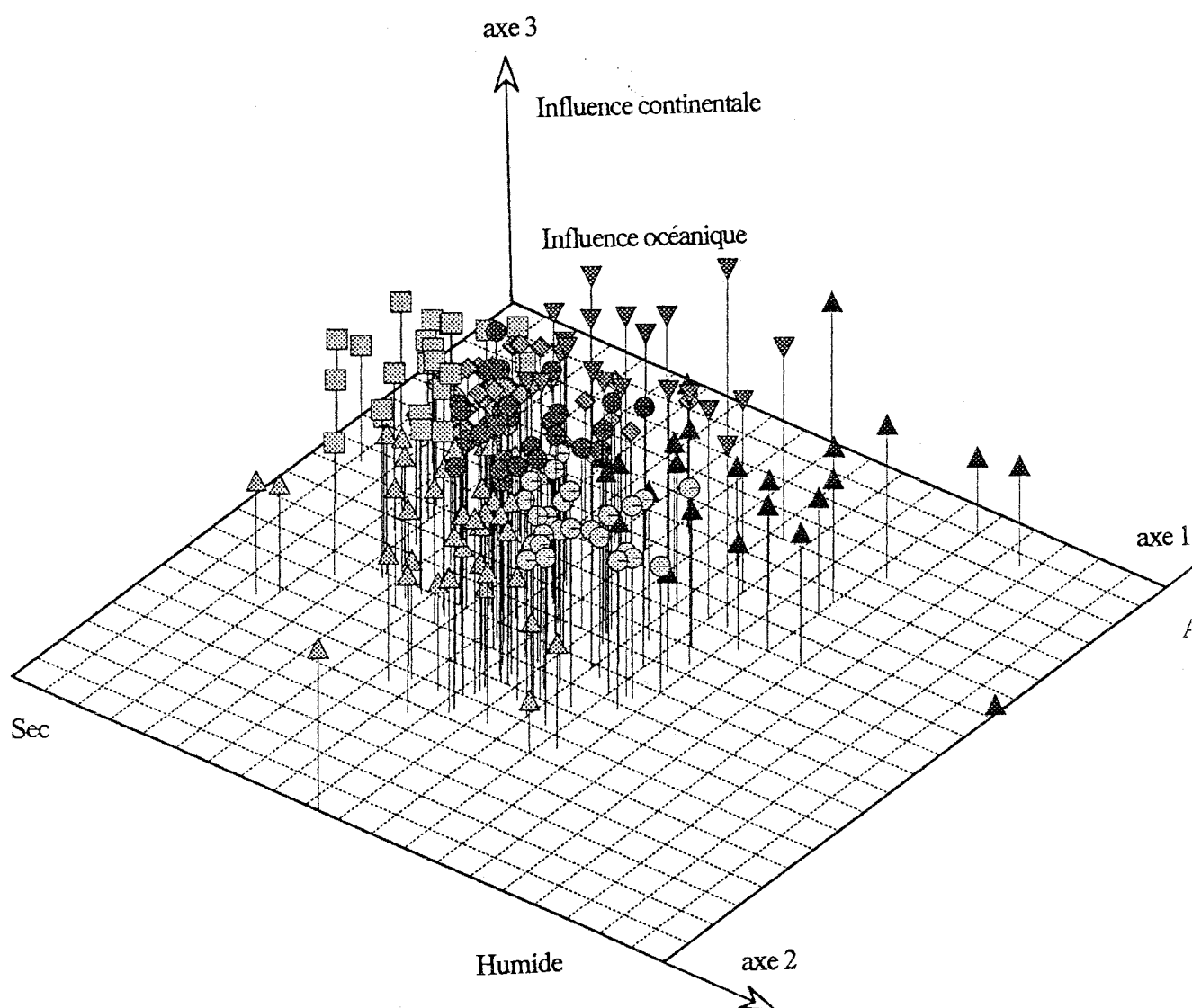
abi1 : <i>Abies alba</i> Miller A	ciin : <i>Circaea intermedia</i> Ehr	knau : <i>Knautia sylvatica</i> (L.	rial : <i>Ribes alpinum</i> L.
abi2 : <i>Abies alba</i> Miller G	cilu : <i>Circaea lutetiana</i> L.	laba : <i>Laburnum anagyroides</i> M	riru : <i>Ribes rubrum</i> L.
acap : <i>Agrostis capillaris</i> L.	clvi : <i>Clematis vitalba</i> L.	lami : <i>Lamium galeobdolon</i> (L.	riuv : <i>Ribes uva-crispa</i> L.
acc1 : <i>Acer campestre</i> L. A	coav : <i>Corylus avellana</i> L.	lant : <i>Viburnum lantana</i> L.	rob2 : <i>Quercus robur</i> L. G
acc2 : <i>Acer campestre</i> L. G	coma : <i>Convallaria majalis</i> L.	latv : <i>Lathyrus vernus</i> (L.)Be	roca : <i>Rosa canina</i> L.
acp1 : <i>Acer platanoides</i> L. A	coro : <i>Coronilla emerus</i> L.	ligu : <i>Ligustrum vulgare</i> L.	rosa : <i>Rosa arvensis</i> Hudson
acp2 : <i>Acer platanoides</i> L. G	cosa : <i>Cornus sanguinea</i> L.	lima : <i>Lilium martagon</i> L.	rosp : <i>Rosa pendulina</i> L.
acsp : <i>Actaea spicata</i> L.	coto : <i>Cotoneaster tomentosus</i>	loal : <i>Lonicera alpigena</i> L.	ruac : <i>Rumex acetosa</i> L.
acul : <i>Polystichum aculeatum</i>	crla : <i>Crataegus laevigata</i> (P	lonc : <i>Polystichum lonchitis</i>	ruar : <i>Rumex arifolius</i> All.
adal : <i>Adenostyles alpina</i>	crmo : <i>Crataegus monogyna</i> Jac	loni : <i>Lonicera nigra</i> L.	rubu : <i>Rubus</i> sp.
admo : <i>Adoxa moschatellina</i> L.	crpa : <i>Crepis paludosa</i> (L.) M	lope : <i>Lonicera periclymenum</i>	rupe : <i>Rubia peregrina</i> L.
agst : <i>Agrostis stolonifera</i> L.	cyfr : <i>Cystopteris fragilis</i>	loxy : <i>Lonicera xylosteum</i> L.	sal2 : <i>Salix caprea</i> L. G
ajur : <i>Ajuga reptans</i> L.	dagl : <i>Dactylis glomerata</i> L.	lulo : <i>Luzula luzuloides</i> Dand	salv : <i>Salvia glutinosa</i> L.
alnu : <i>Frangula alnus</i> Miller	dala : <i>Daphne laureola</i> L.	lupi : <i>Luzula pilosa</i> (L.)Will	sane : <i>Sanicula europaea</i> L.
alvu : <i>Alchemilla vulgaris</i> L.	dama : <i>Dactylorhiza maculata</i>	lusy : <i>Luzula sylvatica</i> (Huds	sani : <i>Sambucus nigra</i> L.
anne : <i>Anemone nemorosa</i> L.	dame : <i>Daphne mezereum</i> L.	lyne : <i>Lysimachia nemorum</i> L.	sara : <i>Sambucus racemosa</i> L.
anod : <i>Anthoxanthum odoratum</i>	dece : <i>Deschampsia cespitosa</i>	mabi : <i>Maianthemum bifolium</i>	saxa : <i>Rubus saxatilis</i> L.
ansy : <i>Angelica sylvestris</i> L.	deci : <i>Larix decidua</i> Mill. A	marc : <i>Marchantia polymorpha</i>	saxi : <i>Saxifraga rotundifolia</i>
aps1 : <i>Acer pseudoplatanus</i> A	disc : <i>Dicranum scoparium</i> Hed	melu : <i>Melica uniflora</i> Retz.	scau : <i>Scrophularia auriculat</i>
aps2 : <i>Acer pseudoplatanus</i> G	dryc : <i>Dryopteris carthusiana</i>	meme : <i>Melittis melissophyllu</i>	scle : <i>Scleropodium purum</i> (L.
aqui : <i>Pteridium aquilinum</i> (L	dryd : <i>Dryopteris dilatata</i> (H	menu : <i>Melica nutans</i> L.	sesl : <i>Sesleria albicans</i>
aqvu : <i>Aquilegia vulgaris</i> L.	dryf : <i>Dryopteris filix-mas</i> (	merc : <i>Mercurialis perennis</i> L	sidi : <i>Silene dioica</i> (L.)Clai
ardi : <i>Aruncus dioicus</i> (Walte	dulc : <i>Solanum dulcamara</i> L.	mesy : <i>Melampyrum sylvaticum</i>	sol1 : <i>Solidago virgaurea</i> L.
ari1 : <i>Sorbus aria</i> A	epan : <i>Epilobium angustifoli</i>	mief : <i>Milium effusum</i> L.	sten : <i>Stellaria nemorum</i> L.
ari2 : <i>Sorbus aria</i> G	epia : <i>Epipactis atrorubens</i> B	mnaf : <i>Plagiomnium affine</i> (Bland.)	stof : <i>Stachys officinalis</i> (L
arma : <i>Arum maculatum</i> L.	epih : <i>Epipactis helleborine</i>	mapu : <i>Plagiomnium punctatum</i> He	stre : <i>Streptopus amplexifoli</i>
aseu : <i>Asarum europaeum</i> L.	epim : <i>Epilobium montanum</i> L.	mnun : <i>Plagiomnium undulatum</i> (H	stsi : <i>Stachys silvatica</i> L.
asma : <i>Astrantia major</i> L.	euoe : <i>Euonymus europaeus</i> L.	menu : <i>Molinia caerulea</i> (L.)M	tara : <i>Taraxacum officinale</i> W
asru : <i>Asplenium ruta-muraria</i>	eupa : <i>Euphorbia amygdaloides</i>	moll : <i>Galium mollugo</i> L.	taxu : <i>Taxus baccata</i> L.
astr : <i>Asplenium trichomanes</i>	eupd : <i>Euphorbia dulcis</i> L.	momu : <i>Moehringia muscosa</i> L.	tco2 : <i>Tilia cordata</i> Mill. G
asvi : <i>Asplenium viride</i> Hudso	eust : <i>Eurhynchium striatum</i> S	motr : <i>Moehringia trinervia</i>	teuc : <i>Teucrium scordonia</i> L.
atbd : <i>Atropa bella-donna</i> L.	fag1 : <i>Fagus sylvatica</i> L. A	moug : <i>Sorbus mougeotii</i> Soyer	thep : <i>Thelypteris phegopteri</i>
atun : <i>Atrichum undulatum</i> P.B	fag2 : <i>Fagus sylvatica</i> L. G	mult : <i>Polygonatum multifloru</i>	thui : <i>Thuidium tamariscinum</i>
atyd : <i>Athyrium distentifolium</i>	fesa : <i>Festuca altissima</i> All.	mymu : <i>Mycelis muralis</i> (L.)Du	tpl1 : <i>Tilia platyphyllos</i> A
atyl : <i>Athyrium filix-femina</i>	fesg : <i>Festuca gigantea</i> (L.)V	myrt : <i>Vaccinium myrtillus</i> L.	tpl2 : <i>Tilia platyphyllos</i> G
auc1 : <i>Sorbus aucuparia</i> L. A	fesh : <i>Festuca heterophylla</i> L	neot : <i>Neottia nidus-avis</i> (L.	ulm1 : <i>Ulmus glabra</i> Hudson A
auc2 : <i>Sorbus aucuparia</i> L. G	fibr : <i>Fissidens bryoides</i> Hed	opul : <i>Viburnum opulus</i> L.	ulm2 : <i>Ulmus glabra</i> Hudson G
berb : <i>Berberis vulgaris</i> L.	filu : <i>Filipendula ulmaria</i> (L	orch : <i>Orchis mascula</i> L.	urti : <i>Urtica dioica</i> L.
blsp : <i>Blechnum spicant</i> (L.)R	fita : <i>Fissidens taxifolius</i> H	oxal : <i>Oxalis acetosella</i> L.	vadi : <i>Valeriana dioica</i> L.
bras : <i>Brachypodium sylvaticu</i>	form : <i>Polytrichum formosum</i> H	pari : <i>Paris quadrifolia</i> L.	vamo : <i>Valeriana montana</i> L.
bror : <i>Bromus ramosus</i> Hudson	fra1 : <i>Fraxinus excelsior</i> A	pers : <i>Carduus personnata</i> (L.	vaof : <i>Valeriana officinalis</i>
buxu : <i>Buxus sempervirens</i> L.	fra2 : <i>Fraxinus excelsior</i> G	pet1 : <i>Quercus petraea</i> A	vech : <i>Veronica chamaedrys</i> L.
caal : <i>Carex alba</i> Scop.	frav : <i>Fragaria vesca</i> L.	pet2 : <i>Quercus petraea</i> G	vela : <i>Veronica urticifolia</i>
cab1 : <i>Carpinus betulus</i> L. A	fuch : <i>Senecio fuchsii</i> (Gmeli	phys : <i>Phyteuma spicatum</i> L.	vemo : <i>Veronica montana</i> L.
cab2 : <i>Carpinus betulus</i> L. G	gala : <i>Galium asperum</i> Schrebe	pic1 : <i>Picea abies</i> A	veof : <i>Veronica officinalis</i> L
cabz : <i>Carex brizoides</i> L.	galo : <i>Galium odoratum</i> (L.)Sc	pic2 : <i>Picea abies</i> G	vera : <i>Veratrum album</i> L.
cadi : <i>Carex digitata</i> L.	galr : <i>Galium rotundifolium</i> L	pima : <i>Pimpinella major</i> (L.)H	vert : <i>Polygonatum verticilla</i>
cafl : <i>Carex flacca</i> Schreber	gals : <i>Galium sylvaticum</i> L.	pinu : <i>Pinus sylvestris</i> L. A	vinc : <i>Vinca minor</i> L.
calp : <i>Caltha palustris</i> L.	galt : <i>Galeopsis tetrahit</i> L.	plag : <i>Plagiochila asplenoid</i>	visc : <i>Viscum album</i> L.
calu : <i>Carex pilulifera</i> L.	geri : <i>Geum rivale</i> L.	pleu : <i>Pleurozium schreberi</i>	vise : <i>Vicia sepium</i> L.
camc : <i>Campanula cochlearifol</i>	gero : <i>Geranium robertianum</i> L	pobi : <i>Polygonum bistorta</i> L.	
camo : <i>Carex montana</i> L.	gesy : <i>Geranium sylvaticum</i> L.	pop2 : <i>Populus tremula</i> L. G	
camr : <i>Campanula rhomboidalis</i>	geur : <i>Geum urbanum</i> L.	pote : <i>Potentilla erecta</i> (L.)	
camt : <i>Campanula trachelium</i> L	gleh : <i>Glechoma hederacea</i> L.	pots : <i>Potentilla sterilis</i> (L	
cape : <i>Carex pendula</i> Hudson	gynd : <i>Gymnocarpium dryopteris</i>	povu : <i>Polypodium vulgare</i> L.	
capi : <i>Carex pilosa</i> Scop.	hede : <i>Hedera helix</i> L.	preu : <i>Prenanthes purpurea</i> L.	
cara : <i>Cardamine flexuosa</i> With.	hell : <i>Helleborus foetidus</i> L.	prim : <i>Primula elatior</i> (L.)Hi	
care : <i>Carex remota</i> L.	hepa : <i>Hepatica nobilis</i> Mill.	pru2 : <i>Prunus avium</i> L. G	
carh : <i>Cardamine heptaphylla</i>	hera : <i>Heracleum sphondylium</i>	pruv : <i>Prunella vulgaris</i> L.	
carp : <i>Cardamine pratensis</i> L.	hiem : <i>Hieracium murorum</i> L.	psco : <i>Phyllitis scolopendriu</i>	
cas1 : <i>Castanea sativa</i> Mi. A	hord : <i>Hordelymus europaeus</i>	ptil : <i>Ptilium crista-castren</i>	
cas2 : <i>Castanea sativa</i> Mi. G	hyeu : <i>Hypnum cupressiforme</i> H	pub2 : <i>Quercus pubescens</i> G	
casy : <i>Carex sylvatica</i> Hudson	hyhi : <i>Hypericum hirsutum</i> L.	pyrm : <i>Pyrola minor</i> L.	
cemo : <i>Centaurea montana</i> L.	hylo : <i>Hylocomium splendens</i>	pyrs : <i>Orthilia secunda</i> (L.) House	
cesp : <i>Cephalanthera</i> sp.	hyma : <i>Hypericum maculatum</i> Cr	rana : <i>Ranunculus aconitifoli</i>	
chhi : <i>Chaerophyllum hirsutum</i>	hymo : <i>Hypericum montanum</i> L.	rani : <i>Ranunculus lanuginosus</i>	
chop : <i>Chrysosplenium opposit</i>	hypu : <i>Hypericum puichrum</i> L.	rann : <i>Ranunculus nemorosus</i> D	
cial : <i>Cicerbita alpina</i> (L.)W	idae : <i>Rubus idaeus</i> L.	reic : <i>Viola reichenbachiana</i>	
	ilex : <i>Ilex aquifolium</i> L.	rhaa : <i>Rhamnus alpinus</i> L.	
	impa : <i>Impatiens noli-tangere</i>	rhac : <i>Rhamnus catharticus</i> L.	
	jonc : <i>Juncus</i> sp.	rhyl : <i>Rhytidadelphus loricus</i>	
	jugl : <i>Juglans regia</i> L.	rhyt : <i>Rhytidadelphus trique</i>	

Annexe 6. Liste des espèces présentes dans plus de 2 relevés et codes correspondants utilisés lors des analyses. *Abies alba* Mill. A : hauteur > 7 m ; *Abies alba* Mill. G : hauteur < 7 m.

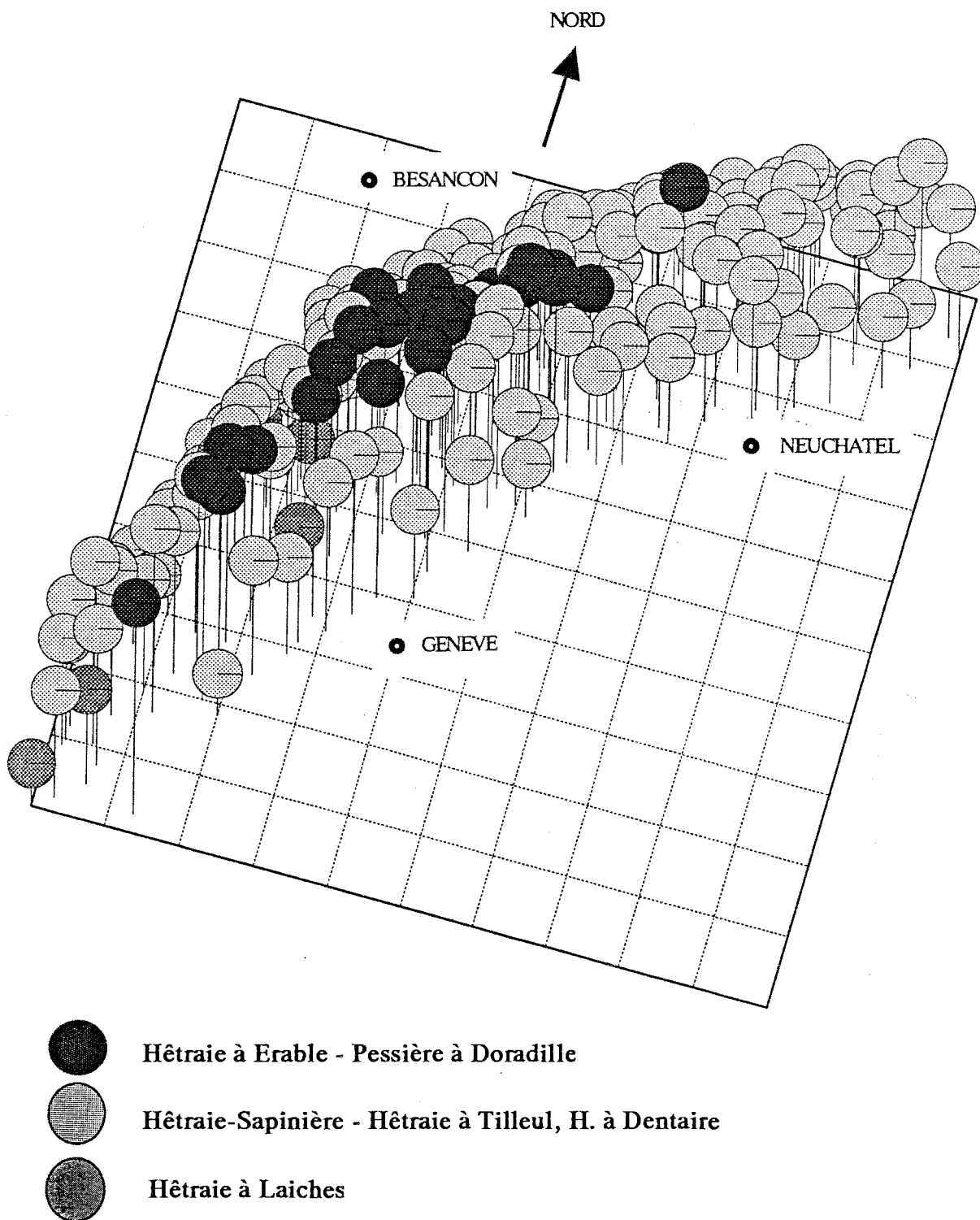


Annexe 7. Répartition de l'effectif selon le type de sol et : (1) la pente de la placette ; (2) la réserve en eau moyenne du sol estimé par la composition floristique (coordonnée de la placette sur l'axe 2 de l'analyse factorielle des correspondances).

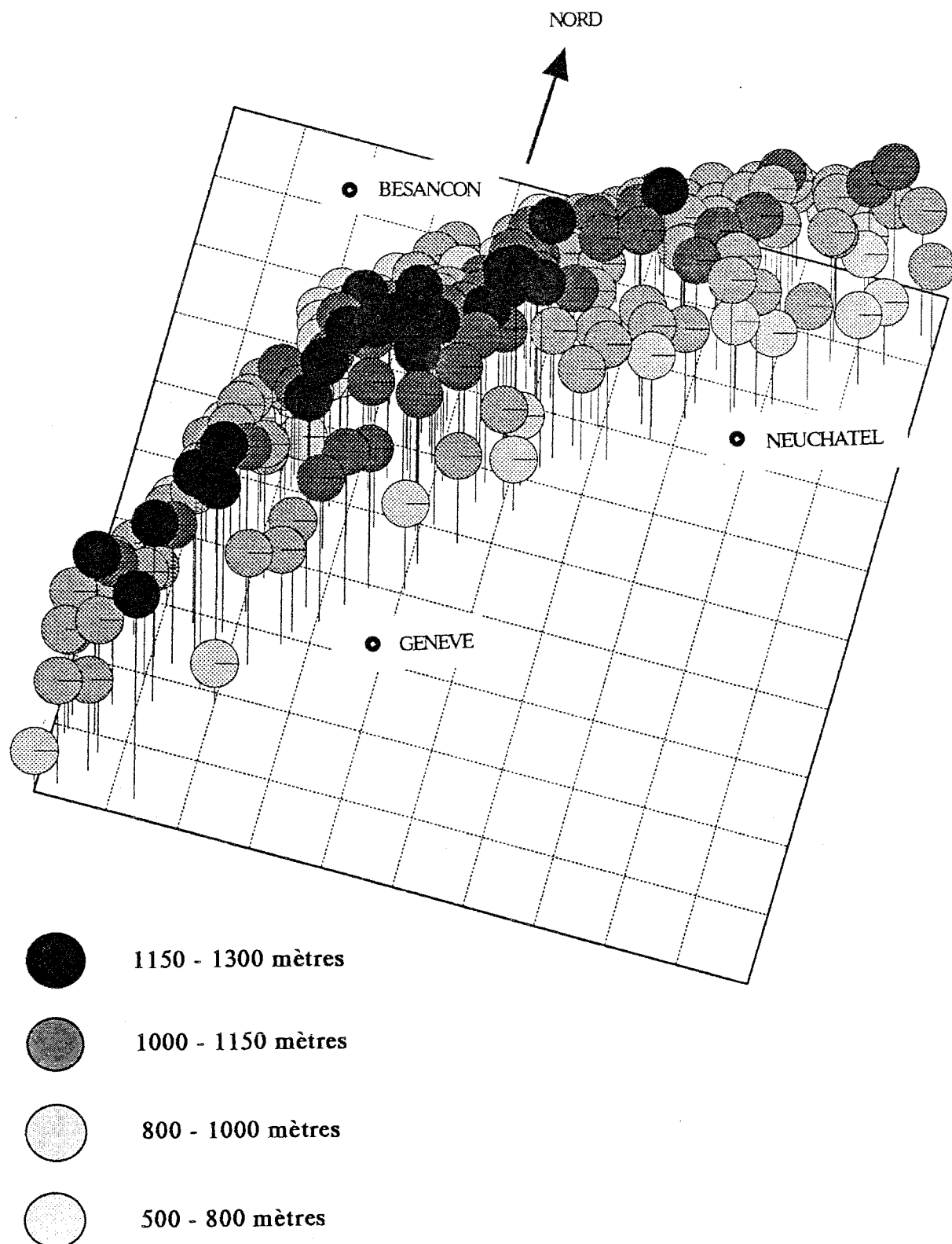
- Hêtraie à Dentaïre
- Hêtraie-Sapinière mésophile
- Hêtraie à Tilleul, H. à Adénostyle
- ◆ Hêtraie-Sapinière alticole
- ▲ Hêtraie-Sapinière hygrophile
- △ Hêtraie à Laïches
- ▼ Hêtraie à Erable - Pessière à Doradille



Annexe 8. Représentation du nuage de points composé par les 208 relevés floristiques dans l'espace des 3 premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances (Programme H. Cochard).



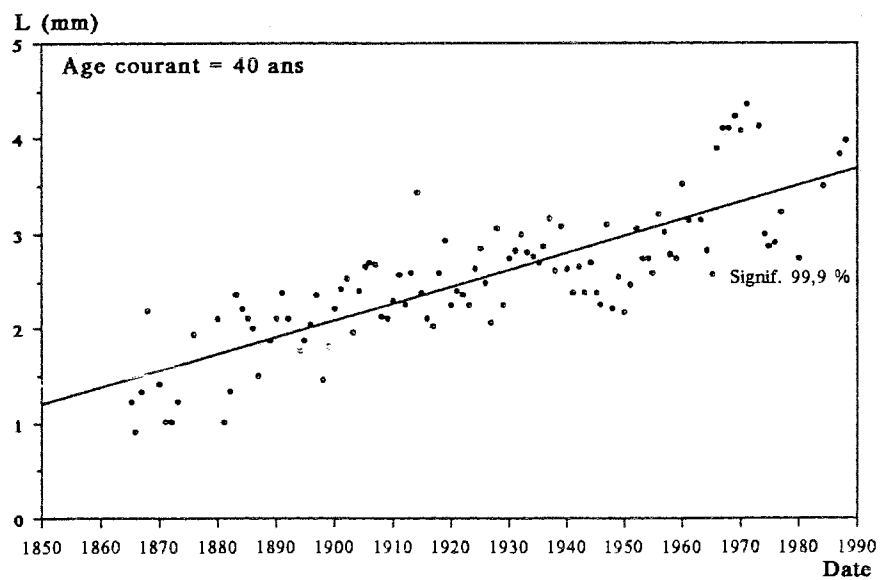
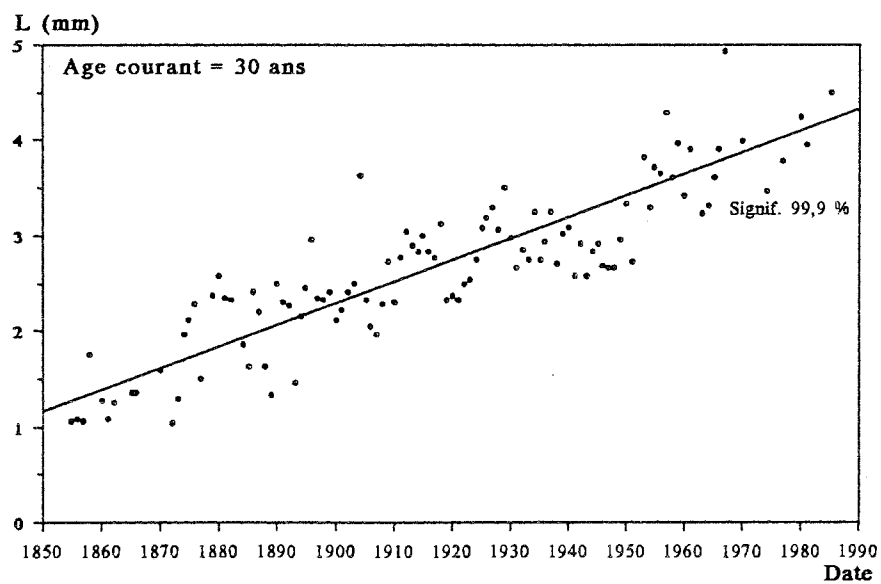
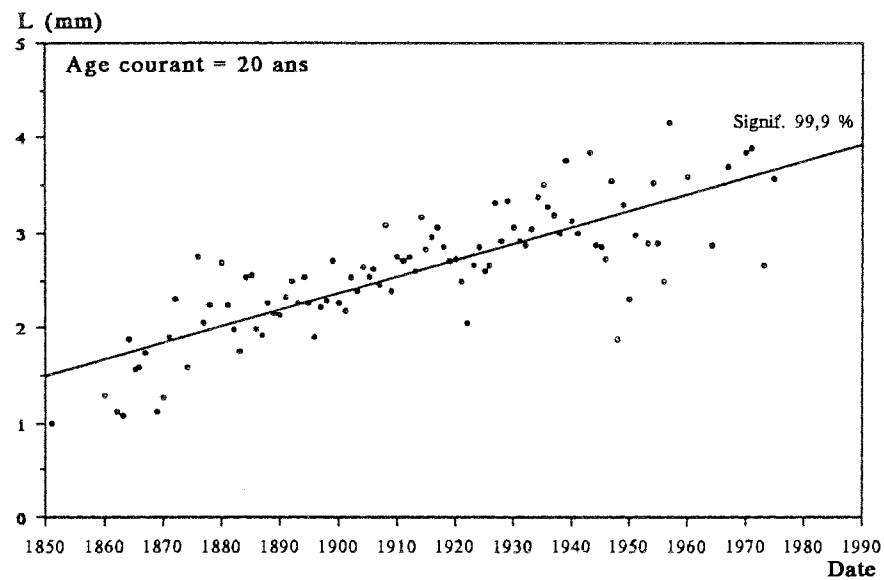
Annexe 9. Représentation en perspective du Jura prenant en compte l'altitude des 208 placettes. Les placettes classées au sein des types de stations de haute altitude ont été fortement grisées (Hêtraie à Erable et Pessière à Doradille), les stations de basse altitude (Hêtraie à Laïches) ont été moyennement grisées et les placettes appartenant aux autres types de stations ont été faiblement grisées (Programme H. Cochard).



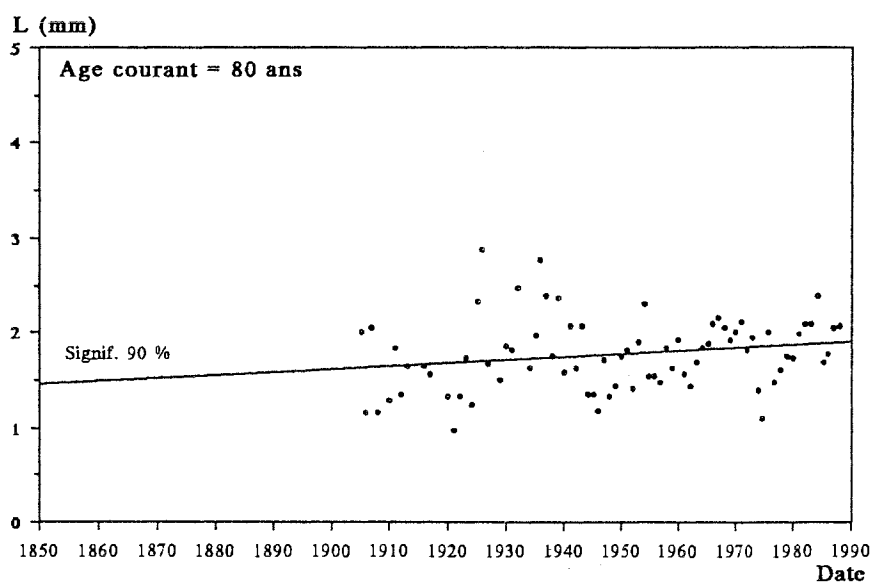
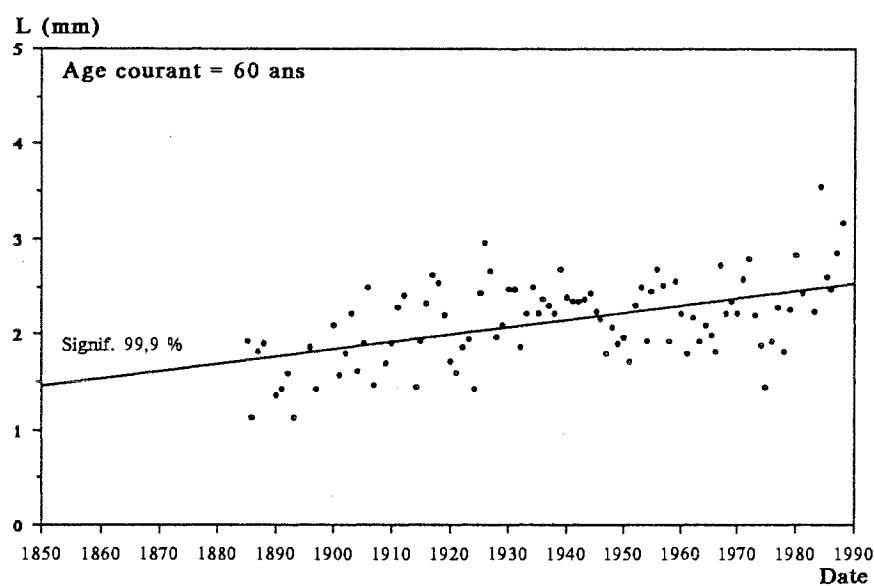
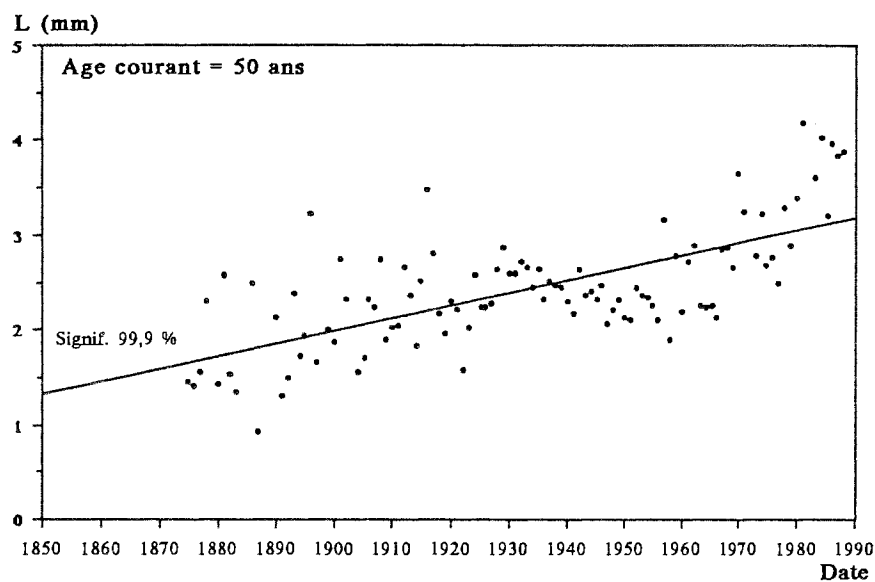
Annexe 10. Représentation en perspective du Jura prenant en compte l'altitude des 208 placettes. Le grisé est d'autant plus noir que l'altitude est plus élevée. La structure tabulaire du nord du massif et les grands plis du sud sont mis en évidence (Programme H. Cochard).

	Lat.	Long.	Alti.	Azim.	Topogr.	Décor.	Prof sol	Pente	Ir	Traitem.	Sol	Substrat	If1	If2	If3	Station	Age	Torsion	It	Jeun.	Cui	Gourm.	Cime t.	la	llh	lsh	lsp	lcmpl	lcmplS
Latitude	1	0.87	-0.21	-0.23	-0.127	0.136	0.044	0.067	0.055	0.169	0.101	-0.14	-0.077	0.537	0.306	0.041	-0.248	0.334	-0.069	-0.259	-0.31	-0.029	-0.153	-0.008	-0.403	0.24	-0.135	-0.088	0.124
Longitude	0.87	1	-0.34	0.102	-0.227	0.046	0.038	0.224	-0.003	0.128	0.016	0.081	0.032	0.367	0.556	-0.012	-0.17	0.232	0.067	-0.179	-0.269	0.079	0.012	-0.17	-0.413	0.11	-0.206	-0.231	-0.012
Altitude	-0.21	-0.34	1	0.06	-0.244	-0.315	-0.242	0.089	0.008	-0.239	-0.295	-0.026	0.795	-0.185	0.135	0.554	0.374	-0.279	0.151	0.192	-0.235	0.201	0.181	-0.18	0.278	-0.371	-0.154	-0.226	-0.278
Azmut	-0.23	0.102	0.06	1	-0.134	-0.029	0.034	0.115	0.296	0.004	-0.047	0.209	-0.044	-0.098	0.206	-0.174	0.039	-0.067	0.064	0.107	0.071	0.101	-0.071	-0.043	0.083	-0.111	-0.066	-0.085	-0.111
Position topo.	-0.127	-0.227	-0.244	-0.134	1	0.321	0.262	-0.311	0.057	0.003	0.364	-0.266	-0.056	0.224	-0.349	0.1	-0.036	0.071	-0.062	-0.086	-0.02	-0.175	-0.155	0.185	0.034	0.242	0.198	0.15	0.18
Prof. décor.	0.136	0.046	-0.315	-0.029	0.321	1	0.731	-0.214	-0.056	0.03	0.667	-0.293	-0.134	0.435	-0.181	-0.006	-0.251	0.134	-0.226	-0.191	-0.037	-0.158	-0.177	0.203	-0.125	0.353	0.233	0.267	0.31
Prof. de sol	0.044	0.038	-0.242	0.034	0.262	0.731	1	-0.042	-0.028	0.058	0.332	-0.128	-0.13	0.298	-0.008	-0.081	-0.238	0.009	-0.132	-0.105	-0.044	-0.109	0.005	0.141	-0.167	0.243	0.162	0.155	0.191
Pente	0.067	0.224	0.089	0.115	-0.311	-0.214	-0.042	1	-0.244	0.109	-0.42	0.516	-0.001	-0.203	0.41	-0.127	-0.022	-0.085	0.176	0.038	0.014	0.112	0.04	-0.216	-0.023	-0.108	-0.213	-0.165	-0.132
Ir	0.055	-0.003	0.008	0.296	0.057	-0.096	-0.028	-0.244	1	-0.03	0.071	-0.102	-0.144	-0.084	0.014	-0.209	0.127	0.102	0.14	0.053	0.071	0.076	0.029	0.041	-0.008	-0.069	0.055	-0.015	-0.079
Traitement	0.169	0.128	-0.239	0.004	0.003	0.03	0.058	0.109	-0.03	1	0.04	0.036	-0.308	0.265	0.12	-0.095	-0.228	0.148	0.035	-0.277	-0.094	-0.212	-0.039	-0.076	-0.418	0.272	-0.003	0.018	0.199
Type de sol	0.101	0.016	-0.295	-0.047	0.364	0.667	0.332	-0.42	0.071	0.04	1	-0.35	-0.118	0.439	-0.256	0.027	-0.098	0.214	-0.229	-0.175	-0.013	-0.176	-0.098	0.265	-0.106	0.394	0.321	0.266	0.326
Type substrat	-0.14	0.081	-0.026	0.209	-0.266	-0.293	-0.128	0.516	-0.102	0.036	-0.35	1	-0.075	-0.383	0.474	-0.29	-0.007	-0.137	0.122	0.02	0.113	0.146	0.125	-0.091	-0.004	-0.161	-0.105	-0.202	-0.222
If1 (altitude)	-0.077	0.032	0.795	-0.044	-0.056	-0.134	-0.13	-0.001	-0.144	-0.308	-0.118	-0.075	1	-0.02	0.056	0.721	0.359	-0.306	0.102	0.161	-0.368	0.15	0.073	-0.093	0.213	-0.232	-0.102	-0.226	-0.218
If2 (eau sol)	0.537	0.367	-0.185	-0.098	0.224	0.435	0.298	-0.203	-0.094	0.265	0.439	-0.393	-0.02	1	-0.017	0.291	-0.325	0.277	-0.289	-0.459	-0.413	-0.237	-0.329	0.181	-0.392	0.624	0.231	0.285	0.514
If3 (alt-cont)	0.306	0.556	0.135	0.206	-0.349	-0.181	-0.038	0.41	0.014	0.12	-0.256	0.474	0.056	-0.017	1	-0.182	-0.115	-0.014	0.085	-0.118	-0.142	0.107	0.081	-0.163	-0.26	-0.024	-0.156	-0.253	-0.136
Station	0.041	-0.012	0.554	-0.174	0.1	-0.006	-0.081	-0.127	-0.209	-0.095	0.027	-0.29	0.721	0.291	-0.182	1	0.207	-0.094	-0.076	-0.09	-0.439	-0.004	-0.09	0.063	0.158	-0.004	0.054	0.017	0.045
Age	-0.248	-0.17	0.374	0.039	-0.036	-0.251	-0.238	-0.022	0.127	-0.228	-0.098	-0.007	0.369	-0.325	-0.115	0.207	1	0.063	0.535	0.467	0.219	0.575	0.428	0.428	0.077	-0.219	0.031	-0.425	-0.276
Couple torsion	0.334	0.232	-0.279	-0.067	0.071	0.134	0.009	-0.065	0.102	0.148	0.214	-0.137	-0.306	0.277	-0.014	-0.094	0.063	1	0.114	-0.1	0.09	0.235	-0.064	0.056	-0.235	0.262	0.085	-0.091	0.138
It Défoliation	-0.069	0.067	0.151	0.064	-0.062	-0.226	-0.132	0.176	0.14	0.035	-0.229	0.122	0.102	-0.289	0.085	-0.076	0.535	0.114	1	0.492	0.256	0.457	0.319	-0.341	-0.151	-0.219	-0.25	-0.517	-0.3
Jaunissement	-0.259	-0.179	0.192	0.107	-0.086	-0.191	-0.105	0.038	0.053	-0.277	-0.175	0.02	0.161	-0.459	-0.118	-0.09	0.467	-0.1	0.492	1	0.42	0.383	0.294	-0.217	0.238	-0.445	-0.221	-0.333	-0.38
Cui	-0.31	-0.269	-0.235	0.071	-0.02	-0.037	-0.044	0.014	0.071	-0.094	-0.013	0.113	-0.368	-0.413	-0.142	-0.439	0.219	0.09	0.256	0.42	1	0.213	0.232	-0.039	0.149	-0.201	-0.035	-0.116	-0.165
Gourmands	-0.029	0.079	0.201	0.101	-0.175	-0.158	-0.109	0.112	0.076	-0.212	-0.176	0.148	0.15	-0.237	0.107	-0.004	0.575	0.235	0.457	0.383	0.213	1	0.363	-0.167	-0.032	-0.142	-0.086	-0.459	-0.259
Cime tubulaire	-0.153	0.012	0.181	-0.071	-0.155	-0.177	0.005	0.04	0.029	-0.009	-0.098	0.125	0.073	-0.329	0.081	-0.09	0.428	-0.064	0.319	0.294	0.232	0.363	1	-0.1	-0.038	-0.174	-0.006	-0.287	-0.187
la	-0.088	-0.17	-0.18	-0.043	0.185	0.203	0.141	-0.216	0.041	-0.076	0.285	-0.091	-0.093	0.181	-0.163	0.063	-0.081	0.058	-0.341	-0.217	-0.039	-0.167	-0.1	1	0.256	0.4	0.883	0.663	0.65
llh	-0.433	-0.413	0.278	0.083	0.634	-0.125	-0.167	-0.023	-0.008	-0.418	-0.106	-0.004	0.213	-0.382	-0.26	0.158	0.077	-0.235	-0.151	0.238	0.149	-0.032	-0.038	0.256	1	-0.362	0.151	0.292	-0.105
lsh	0.24	0.11	-0.371	-0.111	0.242	0.353	0.243	-0.108	-0.069	0.272	0.394	-0.161	-0.232	0.624	-0.024	-0.004	-0.219	0.282	-0.219	-0.445	-0.201	-0.142	-0.174	0.4	-0.362	1	0.19	0.365	0.475
lsp	-0.135	-0.206	-0.154	-0.066	0.198	0.233	0.162	-0.213	0.055	-0.003	0.321	-0.105	-0.102	0.231	-0.156	0.054	0.031	0.085	-0.25	-0.221	-0.035	-0.086	-0.006	0.883	0.151	0.19	1	0.686	0.729
lcmpl	-0.088	-0.231	-0.226	-0.085	0.15	0.267	0.155	-0.165	-0.015	0.018	0.266	-0.202	-0.226	0.285	-0.253	0.017	-0.425	-0.091	-0.517	-0.333	-0.116	-0.459	-0.287	0.683	0.292	0.365	0.686	1	0.773
lcmplS	0.124	-0.012	-0.278	-0.111	0.18	0.31	0.191	-0.132	-0.079	0.199	0.326	-0.222	-0.218	0.514	-0.156	0.045	-0.276	0.138	-0.3	-0.38	-0.165	-0.259	-0.187	0.55	-0.105	0.475	0.729	0.773	1

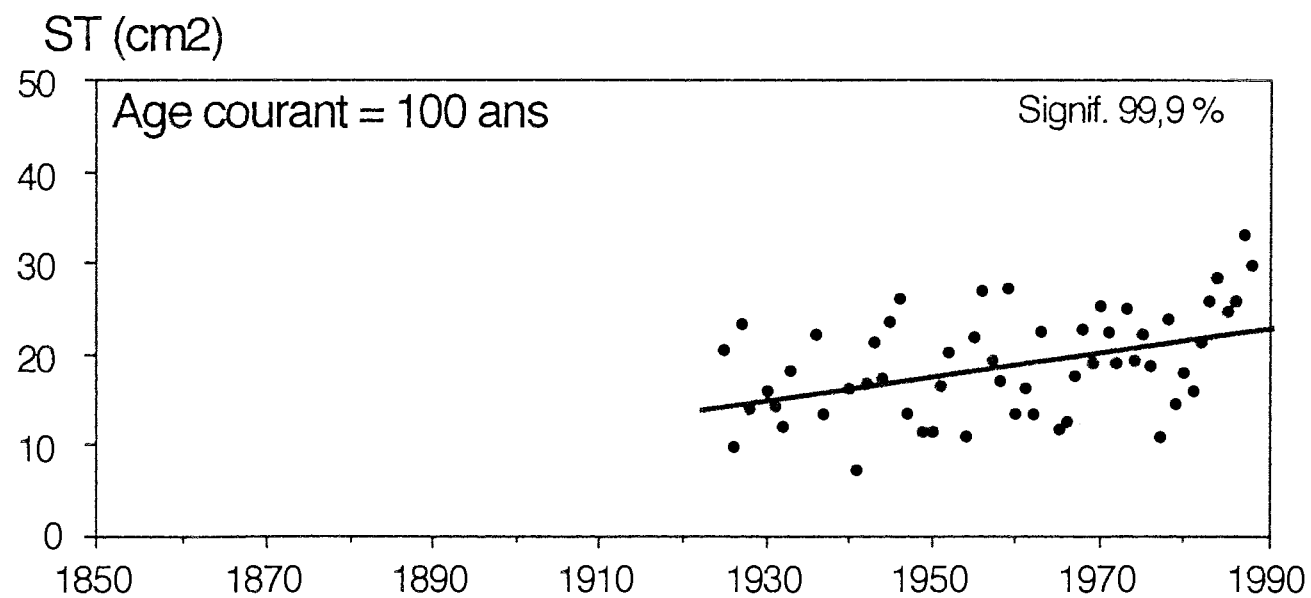
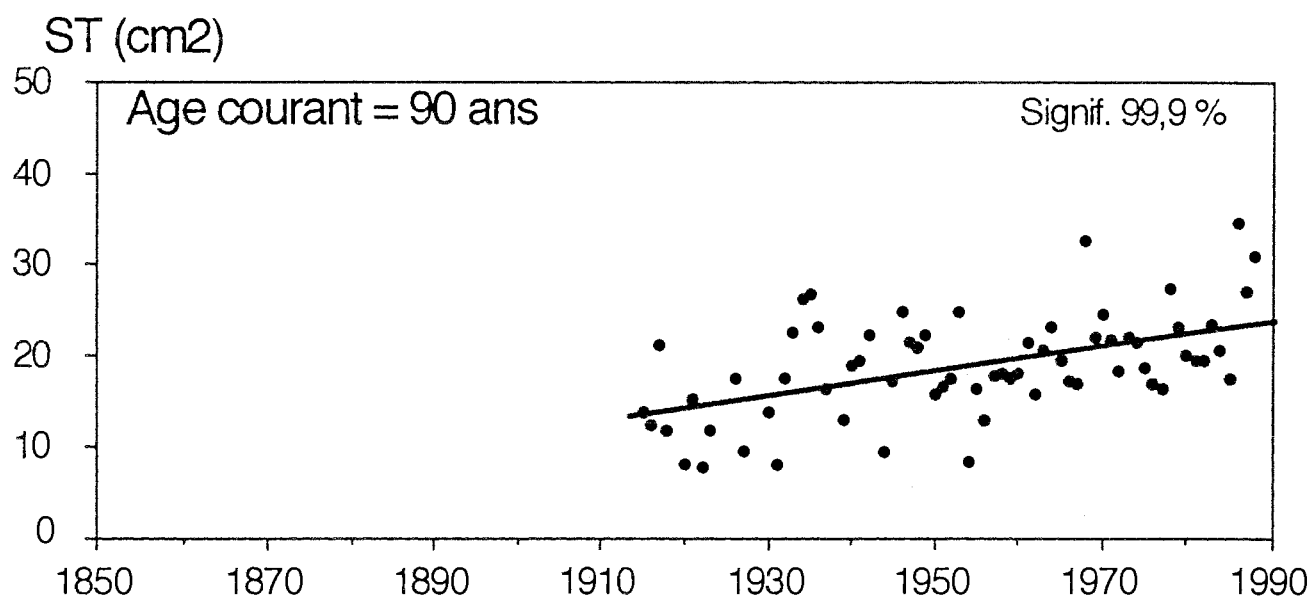
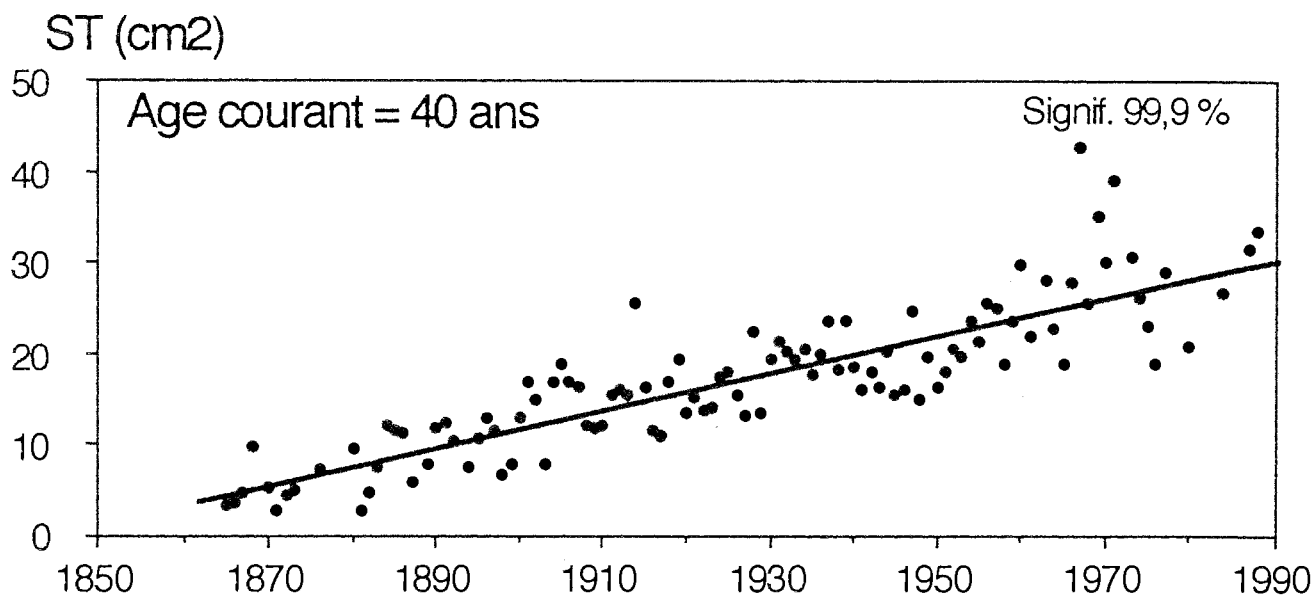
Annexe 11. Matrice de corrélation entre les variables stationnelles et les variables décrivant les arbres. Le seuil de signification à 5 % est $r = 0,194$.



Annexe 12. Largeur moyenne des cernes élaborés à l'âge courant de 20 ans, 30 ans ou 40 ans selon la date. Chaque point est calculé sur au moins 4 cernes.



Annexe 13. Largeur moyenne des cernes élaborés à l'âge courant de 50 ans, 60 ans ou 80 ans selon la date. Chaque point est calculé sur au moins 4 cernes.



Annexe 14. Surface terrière moyenne des cernes élaborés à l'âge courant de 40 ans, 90 ans et 100 ans selon la date. Chaque point est calculé sur au moins 4 cernes.

	Coefficient D	
	Vosges 48°N	Jura 47°N
Janvier	0,76	0,75
Février	0,80	0,79
Mars	1,02	1,02
Avril	1,14	1,14
Mai	1,31	1,32
Juin	1,33	1,34
Juillet	1,34	1,35
Août	1,23	1,24
Septembre	1,05	1,05
Octobre	0,93	0,93
Novembre	0,77	0,76
Décembre	0,72	0,71

Annexe 15. Valeurs du coefficient correcteur "D", qui dépend de la latitude et du mois, utilisé pour le calcul de l'ETP (évapotranspiration potentielle) à l'aide de la formule de Thornthwaite (1948).

Annexe 16 : l'effet de serre

(in Gates, 1990 ; Jones et Wigley, 1990)

Pendant les derniers 850 000 ans, le climat de la planète fut généralement plus froid de 4 à 5 °C que celui d'aujourd'hui. Après les âges glaciaires, il y 7 000 à 4 000 ans, les températures augmentèrent jusqu'à être 1 ou 2 °C au-dessus de la température moyenne actuelle. Ce réchauffement a été attribué à une modification de l'axe de la Terre par rapport au soleil. Les conditions climatiques ont également été plus chaudes entre approximativement l'an 0 et le 14^{ème} siècle, date à laquelle le "Petit Age Glaciaire" commença, et les récoltes agricoles déclinèrent en Europe.

A présent, la Terre connaît une température moyenne annuelle de 15 °C, qui correspond à **l'équilibre entre les radiations solaires absorbées par l'atmosphère et les radiations infrarouge réémises vers l'espace**. Si la quantité de radiations reçues ou réémises est modifiée, la température d'équilibre change. Différents phénomènes peuvent concourir à une telle modification : changement dans l'intensité des radiations solaires, augmentation ou diminution de la réflectivité de la surface de la Terre (albédo), augmentation de la réflexion des radiations solaires par les poussières de la stratosphère, ou piégeage de ces radiations par les poussières de la basse atmosphère, et **absorption des radiations infrarouges par les gaz à effet de serre**. L'intensité du flux solaire change selon des cycles de 11 et 22 ans. Les volcans éjectent des quantités considérables de dioxyde de soufre et de poussières dans la stratosphère, qui reflètent les radiations solaires vers l'espace et refroidissent la Terre.

Les mesures réalisées à Mauna Loa (Hawaï) et au Pôle Sud depuis 1958 ont montré que la concentration en gaz carbonique a augmenté de **315 ppm à plus de 350 ppm actuellement**. Le CO₂ est un gaz "transparent" aux radiations solaires, mais partiellement "opaque" aux radiations infrarouges. En particulier, on sait que l'atmosphère de Vénus est très chaude (500°C) en raison d'une très forte concentration de CO₂, tandis son absence rend l'atmosphère de Mars glaciale (5 à 6°C). D'autres gaz à effet de serre sont également émis en quantité dans l'atmosphère : le méthane, les oxydes d'azote et les chlorofluorocarbones.

Les modèles actuels prévoient une **augmentation de la température moyenne annuelle de l'ordre de 1,5 à 4,5 °C si le taux de CO₂ double d'ici l'an 2050**. Ce réchauffement sera plus important en hiver et sous les latitudes élevées (nord de l'hémisphère). Les modèles ont calculé un réchauffement de 0,5 à 1,3 °C entre le début des émissions de polluants et aujourd'hui, mais les mesures indiquent une augmentation des températures de "seulement" 0,5 °C. Ceci peut indiquer que d'autres phénomènes, encore mal appréciés, compensent partiellement le réchauffement atmosphérique ; c'est le cas des échanges de chaleur entre les couches superficielles et profondes des océans.

Annexe 17 : les bilans du cycle du carbone

Les forêts constituent le lien essentiel entre l'atmosphère et la biosphère pour les échanges de dioxyde de carbone et d'autres gaz à effet de serre. Les changements dans le milieu forestier auront donc un impact sur ces échanges et la concentration de ces gaz dans l'atmosphère. La déforestation diminue la quantité de carbone fixée dans la biomasse forestière et dans la matière organique des sols, et contribue ainsi à l'augmentation du taux de CO₂ atmosphérique. La contribution relative des forêts à l'effet de serre, et l'estimation de leur rôle comme puits de CO₂, sont basées sur l'appréciation de la quantité de carbone fixé dans la biomasse forestière. Pour de nombreux écosystèmes, ces estimations ne peuvent être considérées actuellement que **comme de premières approximations**. Les quantités de bois exploités ne sont correctement connues que dans quelques pays développés, mais même dans ces pays, la biomasse totale et la quantité de carbone dans les sols ne sont pas connues précisément. Des recherches internationales sont donc nécessaires afin d'acquérir les connaissances de base pour évaluer les termes du bilan de carbone des écosystèmes forestiers de la planète.

Durant la période 1860-1984, **183 ± 15 milliards de tonnes de carbone ont été émises dans l'atmosphère** par l'utilisation de combustibles fossiles. Le taux d'émission actuel est estimé à **5,2 milliards de tonnes par an**. Durant la même période, **150 ± 50 milliards de tonnes de C** ont également été injectées dans l'atmosphère du fait des déforestations et des modifications d'aménagements agricoles. On estime que ce flux représente actuellement $1,6 \pm 0,8$ milliards de tonnes par an. La concentration atmosphérique moyenne en CO₂ est passée d'une valeur "préindustrielle" (vers 1850) de 275 ± 10 ppm à 350 ppm en 1988. Le taux d'accroissement actuel de 1,5 ppm par an correspond à une augmentation de la masse totale de C atmosphérique de 3 milliards de tonnes, soit environ **la moitié des intrants atmosphériques annuels**. Il est maintenant admis que les océans se comportent comme un puits de CO₂ qui absorbe 1,5 à 2 milliards de tonnes par an. Un calcul de bilan fait donc apparaître que l'ensemble de **la biosphère terrestre se comporte comme un puits dont l'intensité est du même ordre que celle des océans**. Toutefois, ce résultat est à considérer avec prudence car il ne repose pas sur une estimation directe des flux entre l'atmosphère et la biosphère.

Les échanges entre l'atmosphère et la biosphère sont intenses ; en particulier, l'ensemble de la couverture forestière fixe annuellement 26 milliards de tonnes de C par la photosynthèse et en immobilise 450 milliards de tonnes. La dégradation de la matière organique dans le sol réémet vers l'atmosphère une **quantité approximativement équivalente**. Cependant, de faibles variations dans un sens ou un autre affecteraient sensiblement la concentration en CO₂. Dans les forêts tropicales, une augmentation du flux de photosynthèse serait compensé par la dégradation rapide de la matière organique et le bilan resterait sensiblement nul. Par contre, dans les forêts exploitées pour la production ligneuse, **l'augmentation de la production primaire correspondrait à un stockage accru de carbone** dans les produits en bois. Le cas des sols est nettement plus incertain ; ceux-ci pourraient aussi bien se comporter comme des sources de CO₂ que comme des puits (Guehl, non publié ; Guehl, 1992).

Les expérimentations sur le comportement des essences forestières soumises à des taux de CO₂ élevés présentent de nombreuses difficultés (taille, lenteur de la croissance...). Aussi, **la dendrochronologie** a été utilisée pour étudier la croissance des arbres des forêts, qui ont été "naturellement" soumis à un taux de CO₂ qui est passé de 275 à 350 ppm. De **nombreuses tendances à long terme croissantes** ont été ainsi mises en évidence ; mais l'augmentation concomitante du taux de CO₂ et de la température de l'atmosphère ne permet pas de distinguer les effets de chacun de ces facteurs. Il conviendrait donc d'adjoindre à l'étude de l'épaisseur des cernes la détermination des **rapports isotopiques carbone C¹³ / carbone C¹²**. Ce type de résultats est susceptible de fournir des informations relatives à l'évolution de l'activité photosynthétique et transpiratoire des arbres au cours du temps.

Impact of climate, ecological factors and pollution on growth and health of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Jura mountains ; an ecological and dendrochronological study.

SUMMARY : During the past two centuries, several episodes of forest dieback have been recorded in Europe. In the early 1980s forest decline increased worryingly, which suggested that new factors were involved. In 1983, many studies were initiated within the French programme DEFORPA (Forest Decline and Air Pollution). Dendroecology, combining ecological and dendrochronological methods can be used to assess the impact of pollution and climate on tree radial growth. Initial works with silver fir in the Vosges mountains, where the soils are usually very acidic, showed a large climatic influence on health and radial growth, especially during periods of drought. This study examined the same species but in the Jura mountains (French/Swiss border) where calcareous soils are dominant. In this massif silver fir is a dominant species of major economic weight and shows damage.

208 sites were sampled within the natural range of the species, covering the ecological variation (altitudes between 550 and 1300 m) and stand age. Six canopy dominant silver firs were chosen at each site disregarding canopy health. On each tree, needle loss was assessed (at 5 % intervals), as well as degree of foliage yellowing, height, crown height, circumference and degree of competition. A core was taken from each tree at chest height. In order to study the relationships between ecological site characteristics and dieback symptoms, forest types were defined. The ground vegetation depends mainly upon altitude, soil water regime, but also on geographical location because of the restricted distribution of some species and other site characteristics. Eleven major site types were described, belonging to 6 phytosociological associations. The mean productivity ranged from 7.7 to 12 m³/ha/yr, mainly depending on water regime and altitude.

In 1989, the silver fir forest, considered as a whole, was showing a few signs of damage ; the mean needle loss was 17.9 %. 40.6 % of the trees showed yellowing foliage, 5.4 % were entirely yellow. Some stands were susceptible to mineral deficiencies by other factors (drought, pollution...) (Bonneau, 1989a). In some other cases, on superficial soils, the dieback symptoms result from a low water supply during drought episodes. Strong competition between trees often increases the intensity of damage. Needle loss is not confined to a specific area, whereas the stands in the south-western and north-eastern parts of the massif are more prone to yellowing. These areas are exposed to prevailing winds likely to carry pollutants, in particular, ozone.

Each class of needle loss corresponds to a defined level of radial growth. The differentiation between healthy and nonhealthy trees occurred after 1956 among the young trees (<100 yr), and before this date among the oldest. It can be interpreted as the individualization of different social status ; this natural phenomenon is emphasized by climatic stress. The dry years 1971-72-73 affected the less healthy trees to a greater extent, which may confirm the hypothesis of pollution injuries during the past 20 years.

Basal area increment (BAI) plotted against age shows that the mean radial growth in the Jura, for 100 year old trees, is nearly 1.5 times that measured in the Vosges mountains. Standardization allowed the calculation of a mean curve for the whole sample, derived from the 1,248 individual growth index curves. This mean curve shows strong annual variations which correlated with annual climatic conditions, and several crises, of varying severity and length at the decade time scale (1911, 1917-1925, 1929, 1933-1935, 1944-1950, 1956, 1962-1965 and 1973-1981). The last crisis is severe but not exceptional. For radial growth, this crisis seems to be over.

At the 100 yr time scale, the mean growth curve has been increasing steadily since 1860. The BAI was 350 % higher in 1988 than before 1860. This is especially true for irregular stands. On the contrary, BAI of uniform forests have remained constant since 1930. A study of competition allowed the conclusion that the stands have been affected by increasing competition due to inadequate harvesting. Therefore, silviculture is probably not at the origin of the long term trend, even if it may explain part of it.

BAI chronology has been modelled from climatic data. The response function shows that a poor soil moisture deficit favours growth in May, June and July of the current year ; while low temperatures in January or February decrease radial growth. Mild temperatures in October and favourable water regime in August and September show an effect on growth for the following six years (climatic aftereffects). The reconstruction of the radial growth crisis showed that their cause is mainly climatic. On the other hand, the long term trend could not be modelled solely from climatic data. Therefore, this could mean that a part of the trend is not due to climate. Changes in carbon dioxide may have a noticeable direct effect, not to mention its likely indirect "greenhouse effect".

KEY WORDS : *Abies alba*, climate, CO₂, dendrochronology, dendroclimatology, dendroecology, drought, forest decline, forest type, Jura, long term trend, pollution, radial growth, response function, silviculture, silver fir, tree-ring, Vosges mountains, wood quality.

Influence du climat, des facteurs stationnels et de la pollution sur la croissance et l'état sanitaire du Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) dans le Jura. Etude phytoécologique et dendrochronologique.

La dégradation de l'état de santé de nombreuses essences forestières, au début des années 80, a suggéré l'intervention possible de facteurs autres que le climat (pollution...) dans les phénomènes de dépérissement. Parmi les recherches engagées au sein du programme national "DEFORPA" (Dépérissement des Forêts et Pollution Atmosphérique), les **études dendroécologiques** étaient destinées à évaluer la responsabilité des conditions naturelles sur le dépérissement. Après les travaux sur le Sapin dans le massif acide des Vosges, l'approche dendroécologique a été appliquée au Jura, dans le contexte de sols sur substrat calcaire. Nous avons cherché à tester l'hypothèse d'une plus grande sensibilité de certains arbres ou de certaines stations vis-à-vis de stress climatiques, éventuellement aggravée par de mauvaises conditions sylvicoles ou l'intervention de polluants.

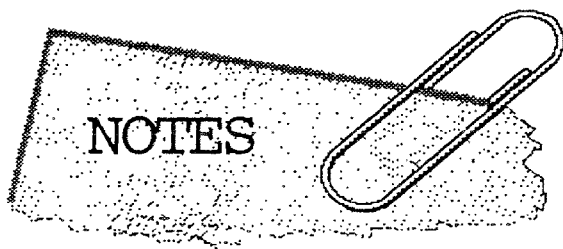
Dans un premier temps, l'échantillonnage de **208 placettes de 6 sapins** a permis de réaliser une **typologie des sapinières** sur toute leur aire de répartition dans le Jura. L'analyse de la végétation a mis en évidence les principales unités stationnelles, qui s'individualisent par la combinaison de l'*altitude* et du *bilan hydrique* du site. Les 11 principales unités se rattachent à 6 associations phytosociologiques. Pour des raisons géomorphologiques et phytogéographiques, ces types de station ont une localisation géographique particulière. Leur fertilité moyenne s'échelonne entre 7,7 et 12 m³/ha/an ; elle est principalement conditionnée par les possibilités d'alimentation en eau des arbres et l'altitude. Les sapins à bois dense, de bonne qualité, appartiennent aux stations fertiles, situées entre 750 et 950 m d'altitude, et la **qualité du bois diminue quand l'altitude augmente**. Le dépérissement n'a pas de répercussions fâcheuses sur la qualité du bois.

La sapinière est peu dépérissante dans son ensemble ; le manque d'aiguilles moyen était de 17,9 % en 1989. La perte d'aiguilles et le jaunissement ne sont pas forcément associés. Le jaunissement a été observé sur 40,6 % des sapins et 5,4 % sont presque totalement jaunes. Dans un certain nombre de forêts, le sol a prédisposé les arbres à des **carences minérales**, déclenchées par un autre facteur (sécheresses, pollution) (Bonneau, 1989a). Dans d'autres peuplements, sur des sols superficiels, la défoliation et le jaunissement correspondent à des **difficultés d'alimentation en eau** pendant les périodes de sécheresse, parfois aggravées par une **concurrence trop forte**. L'analyse de la végétation a bien montré que les possibilités d'alimentation en eau constituent le principal facteur limitant de la croissance radiale. Dans le Jura, le jaunissement semble davantage lié aux déficits hydriques que dans les Vosges. La défoliation n'est pas concentrée sur une région particulière du Jura ; par contre, **la moitié sud du massif, surtout le versant ouest, montre des jaunissements plus intenses, ainsi que le Jura suisse au nord de Neuchâtel**. Ces régions sont exposées aux vents dominants susceptibles de transporter des polluants, notamment de l'ozone. Les arbres défoliés présentent une perte d'accroissement proportionnelle au manque d'aiguilles, et ceci dès les faibles défoliations. La différenciation a commencé dans les années 1940, et elle est d'autant plus ancienne que le peuplement est plus âgé. **La perte foliaire semble donc correspondre à la différenciation de statuts sociaux au sein des peuplements ; elle est amplifiée par les stress climatiques**. Les années sèches 1971-72-73 ont davantage marqué les arbres peu vigoureux que les précédentes sécheresses ; ce qui pourrait confirmer l'hypothèse d'agressions par la pollution atmosphérique depuis une vingtaine d'années.

L'étude des variations des surfaces de cerne de 1248 sapins a montré que l'accroissement annuel moyen à 100 ans équivaut à 1,5 fois celui constaté dans les Vosges. La sapinière, considérée dans son ensemble, a subi **des crises variables en durée et en intensité au cours du 20ème siècle** : 1911, 1917-1925, 1929, 1933-1935, 1944-1950, 1956, 1962-1965 et 1973-1981. La crise de ces dernières années est, du point de vue de la croissance radiale, globalement terminée. Par ailleurs, **la croissance radiale montre une tendance à long terme considérable depuis 1860** ; les surfaces terrières élaborées annuellement sont environ 350 % plus élevées que pendant la première moitié du 19ème siècle. Depuis 1860, les futaies jardinées ont montré une tendance croissante parfaitement régulière. Par contre, les futaies régulières ont subi **un net ralentissement de la tendance depuis 1930**, probablement dû à une fermeture des peuplements. Une amélioration progressive de la sylviculture ne semble pouvoir être que très partiellement responsable d'une partie de la tendance à long terme.

La croissance radiale a été reconstruite à partir de données climatiques. Il ne semble pas y avoir d'agressions directes déprimant la croissance de l'ensemble des peuplements (pollution). En effet, l'équation qui ajuste la croissance sur la période 1885-1960 permet aussi de reconstruire de façon satisfaisante le niveau moyen de croissance observé depuis 1960. Le modèle élaboré a montré qu'un *bilan hydrique* excédentaire est favorable en mai, juin et juillet de l'année en cours, et que les *basses températures* de janvier et février jouent un rôle négatif. **Les arrière-effets du climat des années n-1 à n-6** ont également été pris en compte : la croissance est améliorée par des bilans hydriques favorables en août-septembre, et par un mois d'octobre assez doux. A l'échelle de l'ensemble du massif, **le déterminisme des crises est essentiellement climatique**. La tendance à long terme n'a pas été entièrement reconstruite à l'aide des seules données climatiques, ce qui indique que d'autres facteurs interviennent. Il semblerait que **le gaz carbonique** puisse avoir un rôle direct complémentaire important, en plus de son rôle indirect probable via les facteurs climatiques ("effet de serre"). Le champ d'investigation des recherches sur les sapinières du Jura a ainsi rejoint les thèmes liés à la **modification du climat à l'échelle de l'hémisphère nord** et à ses impacts sur les écosystèmes forestiers.

MOTS CLEFS : *Abies alba*, cerne, climat, CO₂, dépérissement, dendroclimatologie, dendrochronologie, dendroécologie, Jura, modélisation de la croissance radiale, phytoécologie, pollution, production, qualité du bois, Sapin pectiné, sapinière, sécheresse, sylviculture, tendance à long terme, typologie des stations.



UNIVERSITE DE NANCY I

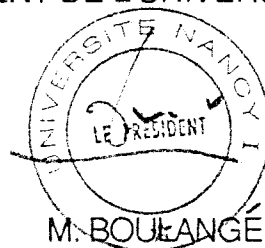
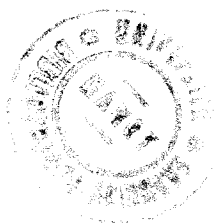
NOM DE L'ETUDIANT : Monsieur BERT Guy-Didier

NATURE DE LA THESE : DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE NANCY I
en SCIENCES DU BOIS BIOLOGIE VEGETALE ET FORESTIERE

VU, APPROUVE ET PERMIS D'IMPRIMER

NANCY, le 21 AVR. 1992 n° 176

LE PRESIDENT DE L'UNIVERSITE DE NANCY I



La dégradation de l'état de santé de nombreuses essences forestières, au début des années 80, a suggéré l'intervention possible de facteurs autres que le climat (pollution...) dans les phénomènes de dépérissement. Parmi les recherches engagées au sein du programme national "DEFORPA" (Dépérissement des Forêts et Pollution Atmosphérique), les **études dendroécologiques** étaient destinées à évaluer la responsabilité des conditions naturelles sur le dépérissement. Après les travaux sur le Sapin dans le massif **acide** des Vosges, l'approche dendroécologique a été appliquée au Jura, dans le contexte de sols sur substrat **calcaire**. Nous avons cherché à tester l'hypothèse d'une plus grande sensibilité de certains arbres ou de certaines stations vis-à-vis de stress climatiques, éventuellement aggravée par de mauvaises conditions sylvicoles ou l'intervention de polluants.

Dans un premier temps, l'échantillonnage de **208 placettes de 6 sapins** a permis de réaliser une **typologie des sapinières** sur toute leur aire de répartition dans le Jura. L'analyse de la végétation a mis en évidence les principales unités stationnelles, qui s'individualisent par la combinaison de l'**altitude** et du **bilan hydrique** du site. Les 11 principales unités se rattachent à 6 associations phytosociologiques. Pour des raisons géomorphologiques et phytogéographiques, ces types de station ont une localisation géographique particulière. Leur fertilité moyenne s'échelonne entre 7,7 et 12 m³/ha/an ; elle est principalement conditionnée par les possibilités d'alimentation en eau des arbres et l'altitude. Les sapins à bois dense, de bonne qualité, appartiennent aux stations fertiles, situées entre 750 et 950 m d'altitude, et **la qualité du bois diminue quand l'altitude augmente**. Le dépérissement n'a pas de répercussions fâcheuses sur la qualité du bois.

La sapinière est peu dépérissante dans son ensemble ; le manque d'aiguilles moyen était de 17,9 % en 1989. La perte d'aiguilles et le jaunissement ne sont pas forcément associés. Le jaunissement a été observé sur 40,6 % des sapins et 5,4 % sont presque totalement jaunes. Dans un certain nombre de forêts, le sol a prédisposé les arbres à des **carences minérales**, déclenchées par un autre facteur (sécheresses, pollution) (Bonneau, 1989a). Dans d'autres peuplements, sur des sols superficiels, la défoliation et le jaunissement correspondent à des **difficultés d'alimentation en eau** pendant les périodes de sécheresse, parfois aggravées par une **concurrence trop forte**. L'analyse de la végétation a bien montré que les possibilités d'alimentation en eau constituent le principal facteur limitant de la croissance radiale. Dans le Jura, le jaunissement semble davantage lié aux déficits hydriques que dans les Vosges. La défoliation n'est pas concentrée sur une région particulière du Jura ; par contre, **la moitié sud du massif, surtout le versant ouest, montre des jaunissements plus intenses, ainsi que le Jura suisse au nord de Neuchâtel**. Ces régions sont exposées aux vents dominants susceptibles de transporter des polluants, notamment de l'ozone. Les arbres défoliés présentent une perte d'accroissement proportionnelle au manque d'aiguilles, et ceci dès les faibles défoliations. La différenciation a commencé dans les années 1940, et elle est d'autant plus ancienne que le peuplement est plus âgé. **La perte foliaire semble donc correspondre à la différenciation de statuts sociaux au sein des peuplements ; elle est amplifiée par les stress climatiques**. Les années sèches 1971-72-73 ont davantage marqué les arbres peu vigoureux que les précédentes sécheresses ; ce qui pourrait confirmer l'hypothèse d'agressions par la pollution atmosphérique depuis une vingtaine d'années.

L'étude des variations des surfaces de cerne de 1248 sapins a montré que l'accroissement annuel moyen à 100 ans équivaut à 1,5 fois celui constaté dans les Vosges. La sapinière, considérée dans son ensemble, a subi **des crises variables en durée et en intensité au cours du 20^{ème} siècle** : 1911, 1917-1925, 1929, 1933-1935, 1944-1950, 1956, 1962-1965 et 1973-1981. La crise de ces dernières années est, du point de vue de la croissance radiale, globalement terminée. Par ailleurs, **la croissance radiale montre une tendance à long terme considérable depuis 1860** ; les surfaces terrières élaborées annuellement sont environ 350 % plus élevées que pendant la première moitié du 19^{ème} siècle. Depuis 1860, les futaies jardinées ont montré une tendance croissante parfaitement régulière. Par contre, les futaies régulières ont subi **un net ralentissement de la tendance depuis 1930**, probablement dû à une fermeture des peuplements. Une amélioration progressive de la sylviculture ne semble pouvoir être que très partiellement responsable d'une partie de la tendance à long terme.

La croissance radiale a été reconstruite à partir de données climatiques. Il ne semble pas y avoir d'agressions directes déprimant la croissance de l'ensemble des peuplements (pollution). En effet, l'équation qui ajuste la croissance sur la période 1885-1960 permet aussi de reconstruire de façon satisfaisante le niveau moyen de croissance observé depuis 1960. Le modèle élaboré a montré qu'un **bilan hydrique** excédentaire est favorable en mai, juin et juillet de l'année en cours, et que les **basses températures** de janvier et février jouent un rôle négatif. **Les arrière-effets du climat des années n-1 à n-6** ont également été pris en compte : la croissance est améliorée par des bilans hydriques favorables en août-septembre, et par un mois d'octobre assez doux. A l'échelle de l'ensemble du massif, **le déterminisme des crises est essentiellement climatique**. La tendance à long terme n'a pas été entièrement reconstruite à l'aide des seules données climatiques, ce qui indique que d'autres facteurs interviennent. Il semblerait que **le gaz carbonique** puisse avoir un rôle direct complémentaire important, en plus de son rôle indirect probable via les facteurs climatiques ("effet de serre"). Le champ d'investigation des recherches sur les sapinières du Jura a ainsi rejoint les thèmes liés à la **modification du climat à l'échelle de l'hémisphère nord** et à ses impacts sur les écosystèmes forestiers.

MOTS CLEFS : *Abies alba*, cerne, climat, CO₂, dépérissement, dendroclimatologie, dendrochronologie, dendroécologie, Jura, modélisation de la croissance radiale, phytoécologie, pollution, production, qualité du bois, Sapin pectiné, sapinière, sécheresse, sylviculture, tendance à long terme, typologie des stations.

Impact of climate, ecological factors and pollution on growth and health of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Jura mountains ; an ecological and dendrochronological study.

SUMMARY : During the past two centuries, several episodes of forest dieback have been recorded in Europe. In the early 1980s forest decline increased worryingly, which suggested that new factors were involved. In 1983, many studies were initiated within the French programme DEFORPA (Forest Decline and Air Pollution). Dendroecology, combining ecological and dendrochronological methods can be used to assess the impact of pollution and climate on tree radial growth. Initial works with silver fir in the Vosges mountains, where the soils are usually very acidic, showed a large climatic influence on health and radial growth, especially during periods of drought. This study examined the same species but in the Jura mountains (French/Swiss border) where calcareous soils are dominant. In this massif silver fir is a dominant species of major economic weight and shows damage.

208 sites were sampled within the natural range of the species, covering the ecological variation (altitudes between 550 and 1300 m) and stand age. Six canopy dominant silver firs were chosen at each site disregarding canopy health. On each tree, needle loss was assessed (at 5 % intervals), as well as degree of foliage yellowing, height, crown height, circumference and degree of competition. A core was taken from each tree at chest height. In order to study the relationships between ecological site characteristics and dieback symptoms, forest types were defined. The ground vegetation depends mainly upon altitude, soil water regime, but also on geographical location because of the restricted distribution of some species and other site characteristics. Eleven major site types were described, belonging to 6 phytosociological associations. The mean productivity ranged from 7.7 to 12 m³/ha/yr, mainly depending on water regime and altitude.

In 1989, the silver fir forest, considered as a whole, was showing a few sign of damage ; the mean needle loss was 17.9 %. 40.6 % of the trees showed yellowing foliage, 5.4 % were entirely yellow. Some stands were susceptible to mineral deficiencies by other factors (drought, pollution...) (Bonneau, 1989a). In some other cases, on superficial soils, the dieback symptoms result from a low water supply during drought episodes. Strong competition between trees often increases the intensity of damage. Needle loss is not confined to a specific area, whereas the stands in the south-western and north-eastern parts of the massif are more prone to yellowing. These areas are exposed to prevailing winds likely to carry pollutants, in particular, ozone.

Each class of needle loss corresponds to a defined level of radial growth. The differentiation between healthy and nonhealthy trees occurred after 1956 among the young trees (<100 yr), and before this date among the oldest. It can be interpreted as the individualization of different social status ; this natural phenomenon is emphasized by climatic stress. The dry years 1971-72-73 affected the less healthy trees to a greater extent, which may confirm the hypothesis of pollution injuries during the past 20 years.

Basal area increment (BAI) plotted against age shows that the mean radial growth in the Jura, for 100 year old trees, is nearly 1.5 times that measured in the Vosges mountains. Standardization allowed the calculation of a mean curve for the whole sample, derived from the 1,248 individual growth index curves. This mean curve shows strong annual variations which correlated with annual climatic conditions, and several crises, of varying severity and length at the decade time scale (1911, 1917-1925, 1929, 1933-1935, 1944-1950, 1956, 1962-1965 and 1973-1981). The last crisis is severe but not exceptional. For radial growth, this crisis seems to be over.

At the 100 yr time scale, the mean growth curve has been increasing steadily since 1860. The BAI was 350 % higher in 1988 than before 1860. This is especially true for irregular stands. On the contrary, BAI of uniform forests have remained constant since 1930. A study of competition allowed the conclusion that the stands have been affected by increasing competition due to inadequate harvesting. Therefore, silviculture is probably not at the origin of the long term trend, even if it may explain part of it.

BAI chronology has been modelled from climatic data. The response function shows that a poor soil moisture deficit favours growth in May, June and July of the current year ; while low temperatures in January or February decrease radial growth. Mild temperatures in October and favourable water regime in August and September show an effect on growth for the following six years (climatic aftereffects). The reconstruction of the radial growth crisis showed that their cause is mainly climatic. On the other hand, the long term trend could not be modelled solely from climatic data. Therefore, this could mean that a part of the trend is not due to climate. Changes in carbon dioxide may have a noticeable direct effect, not to mention its likely indirect "greenhouse effect".

KEY WORDS : *Abies alba*, climate, CO₂, dendrochronology, dendroclimatology, dendroecology, drought, forest decline, forest type, Jura, long term trend, pollution, radial growth, response function, silviculture, silver fir, tree-ring, Vosges mountains, wood quality.