



HAL
open science

Evolution de la productivité des peuplements réguliers et monospécifiques de hêtre (*Fagus silvatica* L.) et de chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) dans la moitié Nord de la France au cours du XXe siècle

Jean-Daniel Bontemps

► **To cite this version:**

Jean-Daniel Bontemps. Evolution de la productivité des peuplements réguliers et monospécifiques de hêtre (*Fagus silvatica* L.) et de chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) dans la moitié Nord de la France au cours du XXe siècle. Sylviculture, foresterie. ENGREF (AgroParisTech), 2006. Français. NNT : 06ENGR0007 . pastel-00761239

HAL Id: pastel-00761239

<https://pastel.hal.science/pastel-00761239>

Submitted on 5 Dec 2012

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

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

THÈSE

**présentée devant l'École Nationale du Génie Rural,
des Eaux et des Forêts**

pour l'obtention du Diplôme de Doctorat

spécialité Sciences Forestières

par

Jean-Daniel BONTEMPS

Evolution de la productivité des peuplements réguliers et monospécifiques de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et de chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) dans la moitié Nord de la France au cours du XX^e siècle

soutenue le 16 Novembre 2006, au Centre de Nancy

devant la commission d'examen constituée par :

MM.	François HOULLIER	Rapporteur
	Reinhart CEULEMANS	Rapporteur
	Jean-Jacques DAUDIN	Examineur
	Michel BADRÉ	Examineur
	Claude MILLIER	Examineur
	Jean-François DHÔTE	Examineur
	Jean-Christophe HERVÉ	Directeur de thèse

**Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB)
UMR 1092 INRA-ENGREF
54280 CHAMPENOUX France**

Aux Tisserand

« Et notre vie, là-dedans, aurait à affronter ces transformations continuelles, au travers desquelles des populations entières disparaîtraient, et ne pourrait survivre que celui-là seulement qui serait disposé à changer tellement les bases de sa propre existence, que les raisons pour lesquelles il avait été un temps beau de vivre en auraient été complètement bouleversées et oubliées. »

Italo Calvino, *Cosmicomics*.

Remerciements

- au Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, à l'Engref, et en particulier à Claude Millier, son directeur scientifique et promoteur du dispositif de Formation Complémentaire Par la Recherche (FCPR) dans le cadre duquel cette thèse a pu être effectuée. Que les artisans de cette politique en soient tous chaleureusement remerciés,
- à Jean-François Dhôte, directeur du LERFoB, et Jean-Christophe Hervé, pour avoir accepté de m'accueillir au sein de l'unité et me confier ce sujet vaste et fertile. Nos échanges s'étaient amorcés Avenue du Maine – non pas au 19, mais au café d'en face – preuve s'il en est que des discussions de comptoir peuvent aussi avoir un lendemain. A Jean-Christophe à nouveau, directeur de cette thèse, pour m'avoir initié à la modélisation de la croissance, pour l'encadrement de très grande qualité auquel il s'est consacré, et les nombreuses, captivantes et parfois tardives – mais nécessaires ! – discussions que nous avons eues au cours de ces années. Que ceux qui en ont parfois fait les frais veuillent trouver ici l'expression de ma reconnaissance pour leur patience,
- à l'Office National des Forêts, à de nombreux titres et au travers de nombreuses personnes. Je citerai : i- la DT Fontainebleau et principalement Pierre Duplat, avec qui les relations ont toujours été privilégiées. Je le remercie donc pour avoir suivi de près le projet, pour ces conseils précieux, pour avoir grandement facilité la réalisation des échantillons, et avoir mis à notre disposition l'imposante quantité de données des campagnes d'analyses de tiges hêtre et chêne sessile. Les membres des ex-STIR Nord-Est et Nord-Ouest qui ont réalisé ces campagnes en sont également destinataires, ii- Ces échantillons n'auraient pas davantage été constitués sans l'accord des Directions Territoriales, ni sans l'aide très fréquente apportée en amont des prospections par les Unités Territoriales concernées, qui trouveront aussi dans ces mots les vifs remerciements qui leur sont dus, iii- Brigitte Pilard-Landau et Jérôme Piat, de l'ex-STIR de Compiègne, qui ont bien voulu nous consacrer de leur temps, et tout particulièrement Jérôme pour nous avoir accompagnés quelques jours pour l'identification sur le terrain des placettes des hêtraies normandes et picardes anciennement échantillonnées. A l'efficacité s'est ajoutée une ambiance très conviviale et appréciable durant ces quelques jours, iv- Pierre Duplat à nouveau ainsi que Myriam Legay, pour avoir pris part à mon comité de thèse, v- Une partie des données acquises dans cette thèse doit enfin à la convention de recherche « Production et qualité des feuillus sociaux » signée entre l'ONF et le LERFoB pour l'année 2004-2005, qu'il faut ici citer,
- aux personnes qui ont contribué à la phase de terrain : à la prospection des échantillons avec Antoine Cazin pour le hêtre et Jean-Christophe et Jean-François pour le chêne sessile, à l'exploitation des placettes et l'acquisition des données avec

Daniel Rittié, Sébastien Daviller, Vincent Jedele, ces derniers ayant accompli un travail considérable, et qu'il convient de saluer. Je remercie plus spécifiquement Antoine pour son apport à la prospection des hêtraies alors que je débutais sur un terrain peu familier, et l'ambiance qu'il a contribué à créer lors des premières semaines de cette année 2003, qui avaient apporté leur lot de moments difficiles...

- à l'équipe Qualité des Bois du LERFoB pour avoir permis une ouverture de ce travail sur l'analyse de la composante densité du bois, tout spécialement à Pierre Gelhaye pour son investissement dans l'acquisition numérique des données, mais aussi à Frédéric Mothe et Gérard Nepveu pour les nombreux échanges sur le sujet,
- à l'équipe Ecologie Forestière du LERFoB que j'ai depuis rejointe, en particulier Christian Piedallu pour les nombreux croisements SIG, les documents cartographiques et les discussions autour des indices écologiques, et également Bernard Jabiol et François Lebourgeois,
- à Gérard Nepveu et Jean-Luc Dupouey pour avoir pris part à mon comité de thèse, et pour les discussions qu'il a permises,
- enfin, aux ex-thésards et compagnons de route successifs que furent Patrick Vallet et François Morneau, au frère Bontemps pour sa relecture attentive du manuscrit, et à tous mes proches, qui ont un tant soit un tant peu subi les conséquences de ce travail, pour leur endurance, et tout spécialement à Marie pour son soutien dans la dernière ligne droite.

Repères institutionnels

En date du 1^{er} Janvier 2007, un nouvel établissement d'enseignement supérieur et de recherche du Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, – AgroParisTech – est né du rapprochement de 3 établissements du même ministère : l'INA P-G (Institut National Agronomique Paris-Grignon), l'ENSIA (Ecole Nationale Supérieure des Industries Agricoles et Alimentaires) et l'ENGREF (Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts). L'ENGREF a rejoint AgroParisTech sous le statut d'Ecole Interne.

Réalisée antérieurement à ces évolutions institutionnelles, cette thèse a été soutenue pour l'obtention du Diplôme de Doctorat de l'Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts.



Cette thèse a en outre fait l'objet d'une inscription à l'Ecole Doctorale RP2E (Ressources Produits Procédés Environnement, Nancy) dans laquelle l'ENGREF est cohabilitée.

Ressources Produits Procédés Environnement

RP2E

Commission d'examen

Rapporteurs :

François HOULLIER, Directeur Scientifique à l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA),

Reinhart CEULEMANS, Professeur à l'Université d'Anvers (Belgique),
Département de Biologie,

Examineurs :

Jean-Jacques DAUDIN, Professeur à l'Institut National Agronomique Paris-Grignon (INA P-G, Paris, devenu AgroParisTech au 01/01/2007), Département OMIP (Organisation et Modélisation de l'Information et des Processus),

Michel BADRÉ, Ingénieur Général du GREF à l'Inspection Générale de l'Environnement, Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable,

Claude MILLIER, Directeur Scientifique à l'Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts (ENGREF, devenue Ecole Interne de AgroParisTech au 01/01/2007).

Jean-François DHÔTE, Directeur de Recherche à l'INRA, Directeur d'Unité du LERFoB,

Directeur de thèse :

Jean-Christophe HERVÉ, Enseignant-Chercheur à l'ENGREF, puis Directeur Technique à l'Inventaire Forestier National (IFN).

Evolution de la productivité des peuplements réguliers et monospécifiques de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et de chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) dans la moitié Nord de la France au cours du XX^e siècle

Résumé

Le thème de l'évolution historique de la productivité forestière est abordé pour les deux grands feuillus sociaux du territoire, hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) et chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.), conduits en futaie régulière et pure, en forêt domaniale, avec un objectif de description et quantification du phénomène à l'échelle du peuplement. L'analyse privilégie la croissance en hauteur dominante, indicateur classique de la productivité forestière. Elle repose sur la comparaison d'accroissements reconstitués de façon rétrospective (analyses de tiges) de deux générations de peuplements, associés en couples pour assurer un contrôle efficace des conditions de fertilité. L'évolution de la vitesse de croissance est estimée par une modélisation statistique des accroissements, qui prend en compte l'effet du stade de développement des peuplements et les différences de fertilité entre couples. Le diagnostic a été régionalisé, conduisant à échantillonner les hêtraies dans 2 secteurs (Normandie/Picardie et Lorraine/Alsace) et les chênaies dans 4 secteurs (Normandie, val de Loire, plaine d'Allier, Lorraine/Alsace). Une analyse complémentaire de la croissance radiale dominante (lectures de cernes) et de la densité du bois (microdensitométrie aux rayons X) à 1,30 m a été réalisée dans les hêtraies du Nord-Est. Les conditions trophiques et climatiques des peuplements ont été caractérisées.

L'augmentation de la vitesse de croissance en hauteur dominante a un caractère général sur le territoire, structuré selon un gradient longitudinal. Pour chaque essence, elle est plus marquée dans le Nord-Est, tandis qu'elle reste faible ou récente dans le Nord-Ouest. L'essentiel de l'évolution a été acquis dans la seconde moitié du siècle. La progression est ponctuée de crises d'origine climatique, communes ou spécifiques, dont la plus marquée est celle de la décennie 1940. Défavorable au hêtre, la décennie 1990 a été bénéfique au chêne, et explique que l'évolution constatée pour cette essence culmine en fin de siècle à un niveau bien supérieur à celui du hêtre. L'augmentation séculaire est comprise pour les extrêmes entre +20% et +100%, et atteint dans le Nord-Est un niveau commun aux deux essences de +50-60% en excluant la période récente. Dans ce secteur, les évolutions de croissance radiale et en hauteur du hêtre sont similaires. La densité du bois est restée stable. En conséquence, la productivité en biomasse a pu suivre l'évolution estimée sur la hauteur dominante. L'analyse des relations croissance - facteur du milieu permet d'aborder la causalité des changements de productivité, et suggère un déterminisme multifactoriel. Le climat aurait eu jusqu'alors des conséquences essentiellement conjoncturelles. Des effets saisonniers opposés sur la croissance sont de plus possibles. Le caractère récent des évolutions constatées, leur organisation spatiale, conjugués à une sensibilité des essences aux conditions trophiques, font ressortir le rôle clé possible des dépôts atmosphériques azotés dans la réponse aux changements de l'environnement.

Mots-clés : *hêtre commun, chêne sessile, productivité, tendances de croissance, hauteur dominante, croissance radiale, densité du bois, analyse rétrospective, modélisation statistique, modèle de croissance, changements de l'environnement, changement climatique, dépôts azotés.*

Productivity changes in pure and regular stands of beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in the Northern half of France during the XXth century

Abstract

Historical evolution of forest productivity is investigated for the French main two social broadleaved species – common beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) – in pure even-aged stands from State forests, with an aim of description and quantification at stand scale. The analysis therefore focuses on dominant height growth, a classical proxy for forest productivity. Using a retrospective approach (stem analysis), increments were sampled from two generations of stands associated in couples to ensure control of site conditions. The evolution of growth rate is estimated by statistical modelling of increments, accounting for the effect of stand developmental stage and site differences between couples. Growth trends were assessed at a regional scale, leading to the constitution of 2 samples for beech (Normandie/Picardie, Lorraine/Alsace) and 4 samples for oak (Normandie, val de Loire, plaine d'Allier, Lorraine/Alsace). Complementary analysis of dominant radial growth (ring measurements) and wood density (X-ray microdensitometry) at breast height was performed for beech on the Lorraine/Alsace sample. Climatic and trophic conditions in sampled stands were also assessed. The increase in dominant height growth rate is widespread on the territory, although its intensity varies along a longitudinal gradient. Whereas it appears to be more pronounced in the Northeastern area for both species, it remains weak or recent in the Northwestern area. Most of the evolution formed in the second half of the century and is affected by crises of climatic origin, specific or common to both species, of which the most marked took place in the 1940's. Contrary to beech, the 1990's were beneficial to oak and it is a reason why trends detected on oak stands culminate at a higher level compared to those on beech. The secular increase in dominant height growth rate varies between +20% and +100% in extreme situations and reaches an approximate +50-60% common to both species in Northeastern France when eluding the effect of recent years. In this area, radial growth increase is similar to that of height growth. Wood density remained stable, so that biomass productivity could follow the trend estimated on dominant height growth. Analysis of site - growth relationships allows to tackle the issue of the origin of productivity changes and suggests multi-causal determinism. So far, climate would have had essentially short-term consequences. Moreover, opposite seasonal effects on tree growth could be awaited. Faster growth rate evolution in recent decades, together with its organisation in space and the sensitivity of species to trophic conditions, emphasize the possible key role of atmospheric nitrogen deposition in the response to environmental changes.

Keywords : *common beech, sessile oak, productivity, growth trends, dominant height, radial growth, wood density, retrospective analysis, statistical modelling, growth equations, environmental changes, climate change, nitrogen deposition.*

Avant-propos

Les travaux présentés dans cette thèse répondent à deux objectifs complémentaires du thème d'étude des changements de productivité. Le premier et le principal – explicité dès le commencement – a été de conforter et systématiser un diagnostic qui est resté lacunaire et parfois incertain, d'une part sur le plan de la nature même du signal mis en évidence puis de son intensité, et d'autre part concernant la caractérisation de la variabilité du phénomène, dans l'espace et selon les essences (Spiecker *et al.*, 1999 ; Dhôte *et al.*, 2000). Il s'agit donc d'un objectif par essence descriptif, servi par une méthodologie de nature biométrique, et consistant à extraire, dans des accroissements, la seule part historique du signal. Mais l'idée même de variabilité du phénomène renvoie inévitablement au déterminisme environnemental de l'évolution constatée. La question émerge dès lors qu'une essence se comporte différemment dans deux régions distinctes, ou que deux essences considérées dans une même région révèlent des comportements divergents. Il paraît donc intenable d'aborder l'analyse de cette variabilité (considérer plusieurs essences dans plusieurs régions), tout en ignorant l'aspect causal de la question, d'autant plus que ce dernier est à même d'accroître la pertinence du constat opéré. Aborder cette seconde question, dans une thèse initiée en 2002 au sein de l'équipe « Dynamique des Systèmes Forestiers » du jeune laboratoire LERFoB, peu familière de l'écologie des essences, pouvait sembler chose plus délicate. Cette posture est bien résumée par Dhôte et Hervé (2000), qui écrivent : « Explorer la causalité des changements de productivité sort *a priori* de notre champ de compétence. Toutefois, face à un résultat intrigant [le constat de comportements régionaux], on ne peut totalement éluder la question de la causalité, ne serait-ce que parce qu'elle permet d'en évaluer le degré de plausibilité ». Elle explique qu'ait progressivement émergé un second objectif autour du précédent, consistant à essayer de cerner ou éliminer des causes potentielles aux évolutions de productivité constatées. La démarche a pu être conduite grâce au rapprochement grandissant opéré avec l'actuelle équipe « Ecologie Forestière » du laboratoire. Elle repose sur une caractérisation écologique des peuplements échantillonnés, une documentation spatio-temporelle des facteurs du milieu usuellement invoqués pour rendre compte de l'évolution de productivité, et l'établissement de relations « croissance - facteurs du milieu » dans le temps et l'espace. La confrontation de ces éléments permet de développer un schéma explicatif qui accorde une place privilégiée aux dépôts atmosphériques azotés.

Une des critiques formulées à l'égard de ce travail tient à ce qu'il reposerait sur des approches de modélisation très, voire trop empiriques, au détriment de considérations d'avantage fondées sur des processus ou des relations écophysiologicals. Ce jugement nous semble fondé sur une opposition empirisme/mécanisme trop schématique, et qui gagne en tout cas à être remise en perspective des deux objectifs développés plus avant, ne serait-ce que pour objectiver les choix effectués, et pour discuter les directions possibles de prolongation des recherches autour de ce thème. Tout d'abord, puisqu'il s'agit de décrire et non d'expliquer, la caractérisation du phénomène d'évolution de la productivité (1^{er} objectif) n'appelle pas spécialement de recours à des considérations écophysiologicals. Elle n'en est pas pour autant empirique. On doit à ce sujet

rappeler que le signal historique recherché ne se déduit pas de la simple observation d'accroissements. Ces derniers dépendent usuellement de facteurs endogènes (essence, facteur génétique, stade de développement des arbres/peuplements) et exogènes (densité des peuplements, conditions du milieu). Les modifications de l'environnement n'affectent donc qu'une partie de ce déterminisme, et mettre en évidence la part du signal qui leur est attribuable suppose de contrôler les autres facteurs. Or, c'est dans le cadre d'une théorie phénoménologique, la théorie dendrométrique de la production des peuplements homogènes, qui s'est progressivement mise en place par accumulation de résultats d'expériences et d'observations forestières en Europe (Assman, 1970 ; Houllier, 1992), que la méthodologie mise en œuvre se place. Elle lui emprunte d'abord les faits très généraux, i- d'existence d'un invariant avec la sous-population des arbres dominants du peuplement, ii- d'indépendance de la hauteur moyenne de cette sous-population (hauteur dominante) aux conditions de densité de ce peuplement, qui permettent de s'intéresser à un accroissement (l'accroissement en hauteur dominante) accessible par une approche rétrospective et non perturbé par les interventions sylvicoles, iii- de la relation existant entre production totale en volume du peuplement et hauteur dominante (lois de Eichhorn) qui autorisent à parler d'évolution de la productivité. L'effet des conditions du milieu est par ailleurs supposé constant, et résumé dans le concept d'indice de fertilité stationnelle. En termes de modélisation, l'hypothèse se traduit par la possibilité de représenter avec efficacité les trajectoires de croissance en hauteur dominante par un faisceau de courbes étagées non sécantes à un seul paramètre libre : le paramètre de fertilité (Franc et Houllier, 1989). C'est précisément ce paramètre qui devient la cible d'une investigation quant à sa variation au cours du temps. Les trajectoires de croissance enfin – qui traduisent l'effet du stade de développement sur l'accroissement – sont modélisées au moyen d'une équation de croissance. Ce choix est important, car c'est conditionnellement à cette dernière qu'est estimé le changement de productivité. Là encore, l'utilisation ou le développement de telles équations sont guidés par des propriétés très générales du processus de croissance en hauteur : monotonie, existence d'un point d'inflexion dans le jeune âge, ralentissement de la croissance dans le temps, maintien de l'accroissement jusqu'à des âges avancés, rendant à ce titre inopérantes les équations développées pour la description de la croissance animale. La structure de ces équations, la démarche de généralisation successive qui les imprègne et la pérennité de l'approche dans le temps (Zeide, 1993), en soulignent le caractère extrêmement fertile et témoignent d'un mouvement de connaissance qui est plus que de l'empirisme. Comme l'explique Zeide (2003), l'approche par équations de croissance est dialectique : « Le succès des équations empiriques n'est pas un accident [...]. Tandis que les processus introduisent du sens dans les équations empiriques, ces équations donnent forme aux processus, et si elles ne les révèlent pas, elles les rendent au moins opérationnels ». La caractérisation du changement de productivité, on le voit, repose donc sur un corpus phénoménologique conséquent de la croissance des peuplements, qui n'est d'ailleurs pas figé. Citons comme exemple la mise en évidence d'une variation de la forme des courbes de croissance chez le hêtre sur un gradient de continentalité (partie III), qui oblige à mobiliser le paramètre d'asymptote de l'équation de croissance. Manifestement, l'effet du milieu ne peut ici être tenu pour constant au cours du temps, et confère sur un plan pratique à la notion d'indice de fertilité une valeur toute locale. Par contraste, on peut chercher à illustrer ce que serait une attitude empirique consacrée au premier objectif : elle consisterait peut-être à considérer que tout accroissement est un tant soit peu lié à la productivité, ce qui reviendrait à choisir un accroissement facilement mesurable, dans la composante radiale de la croissance. La prise en compte de l'effet du stade de développement passerait par l'ajustement d'un polynôme de degré 2 ou 3, par soucis de souplesse d'ajustement. La signification des paramètres d'une telle forme

fonctionnelle n'étant pas aisée, on serait ensuite amené à rechercher un effet historique sur chacun d'eux, avec un critère statistique pour seul juge de paix... Nous en sommes loin !

La critique trouve un écho plus profond quant à la compréhension de la causalité du changement de productivité (2^e objectif), et pose la question du recours à des modèles mécanistes – encore appelés modèles à base de processus écophysologiques – pour l'explorer. Pour reprendre la définition de Mäkelä *et al.* (2000), « la modélisation à base de processus se définit comme une procédure par laquelle le comportement d'un système est déduit d'un ensemble de composants fonctionnels et leurs interactions mutuelles et avec l'environnement du système, à travers les processus physiques et mécanistes qui surviennent au cours du temps ». Un premier intérêt réside donc dans la dépendance explicite de l'écosystème décrit par le modèle aux paramètres de son environnement. Le second tient au plus grand degré de généralité qui leur est usuellement attribué, relativement aux modèles phénoménologiques, du fait même du recours à des processus supposés universels (Reed, 1999). D'après Korzukhin *et al.* (1996), « ces modèles reposent sur la constance des mécanismes [...]. Ces mécanismes sont considérés comme étant suffisamment généraux pour conserver un certain degré de pertinence lorsqu'ils sont appliqués à de nouveaux objets ou dans de nouvelles conditions ». Ces deux particularités justifient donc que l'approche par processus soit considérée comme un moyen privilégié d'explorer les conséquences des changements de l'environnement sur l'évolution de la productivité (Johnsen *et al.*, 2001). Si de nombreux travaux ont exploré par simulation les conséquences futures de ces modifications à partir de scénarios prospectifs pour les facteurs du milieu (voir références cités en Introduction), très rares sont les contributions de nature rétrospective, qui ont tenté d'expliquer les évolutions déjà constatées de la productivité. A titre d'illustration, on citera l'analyse rapportée dans le projet de recherche Européen RECOGNITION (non publié). Or, Korzukhin *et al.* (1996) ont pointé le caractère tout particulier des simulations prospectives, qui ne peuvent par définition être confrontées à des données d'observation. Si les projections obtenues renseignent sur la réponse potentielle des écosystèmes aux changements de l'environnement, conditionnellement aux hypothèses et processus physiologiques qui constituent le modèle, cela leur confère un caractère heuristique bien plus que démonstratif, et *a fortiori* prévisionnel. Se consacrer à la compréhension passée des changements de productivité est donc un enjeu essentiel : cela fournirait un gage de confiance dans les simulations prospectives. Et la chose n'est cependant pas si simple. Comme le notent Mäkelä *et al.* (2000), la plupart des modèles mécanistes existants perdent leur universalité/généralité parce que certains paramètres ne peuvent être mesurés, ou que les processus qu'ils concernent, ou leur sensibilité aux conditions endogènes ou extérieures, sont mal connus. C'est typiquement le cas de l'allocation du carbone dans les différents compartiments de l'arbre. Ces modèles requièrent donc une phase de calibration sur des données d'observations, souvent déficitaires, et sortent du cadre de la stricte définition des modèles fondés sur des processus. Une première difficulté survient du fait que les changements de l'environnement ont influencé les écosystèmes depuis plusieurs dizaines d'années. Lorsqu'ils sont calibrés sur des données dendrométriques, ces modèles sont donc confrontés à une information tendancée, alors qu'est implicitement faite l'hypothèse d'invariance de l'environnement. Cet obstacle pourrait cependant être levé ; notre objectif étant d'identifier le signal historique affectant la productivité, nous serions à même de fournir des jeux de données dendrométriques abondants sur lesquels ce signal pourrait être filtré. Une seconde difficulté tient au grand nombre de paramètres impliqués dans ces modèles, ce qui restreint leur application à des écosystèmes où les mesures biologiques et physiques soient disponibles, donc très instrumentés et nécessairement peu nombreux (Johnsen *et al.*, 2001). On est donc loin de la réalisation d'un diagnostic causal s'appliquant à des échelles spatiales et des contextes écologiques aussi larges que ceux considérés dans le présent

travail, et il y a au minimum un choix raisonné de situations restreintes à envisager. Un tel diagnostic représente en conséquence un travail de recherche aussi nécessaire que considérable, et qu'il était impossible d'envisager dans le cadre de cette thèse.

Revenons-en à la voie empruntée pour explorer la causalité des changements de productivité, qui n'est donc pas mécaniste, mais corrélative. Nous ferons deux observations quant à la façon dont elle a été suivie. D'une part, elle se veut la plus systématique possible. Les facteurs du milieu sont documentés dans le temps et l'espace, et sont discutés lorsque l'information n'est pas disponible, et les relations entre croissance et facteurs du milieu sont également analysées dans ces deux dimensions. La démarche est menée pour les deux essences. Il est donc présenté un ensemble de faits corrélatifs, dont chacun a un pouvoir démonstratif tout relatif. En revanche, c'est leur accumulation, et la cohérence qui peut s'en dégager, qui conduit à un schéma explicatif plausible, qu'on vient à élever au rang d'hypothèse privilégiée. Ainsi, le rôle des dépôts atmosphériques azotés sur l'évolution de productivité est-il avancé du fait : i- d'une concordance entre variabilité spatio-temporelle de ces dépôts et du changement de productivité, ii- de la mise en évidence d'une dépendance de la croissance des essences étudiées à la nutrition azotée, d'ailleurs concordante avec les travaux de Seynave *et al.* sur le déterminisme de l'indice de fertilité du hêtre et du chêne sessile (Seynave *et al.*, 2006 et travaux en cours), iii- enfin d'une invalidation de l'impact négatif de l'effet acidifiant des dépôts atmosphériques azotés du fait de la structure spatiale du pH sur nos échantillons. Comme l'exprime Legay, le caractère complexe des objets de la recherche contemporaine, dont la dépendance du fonctionnement à leur environnement est l'un des traits (et dont font partie les écosystèmes forestiers), fait qu'il n'existe plus d'expérience cruciale consacrée par le critère d'évidence. Mais la progression des connaissances reste cependant possible par « la convergence d'expériences multiples auxquelles nous appliquons seulement des critères de cohérence » (Legay, 1997). Dans le présent contexte, ces « expériences multiples » tiennent à l'effort de systématisation de l'observation voulu au départ. Au delà de ces travaux, la convergence vers cette hypothèse est encore confortée par les approches à base de modèles mécanistes réalisées dans RECOGNITION, ou encore les expériences *in situ* d'enrichissement en CO₂ (expériences FACE) dans lesquelles le rôle de la disponibilité en azote sur la réponse à une telle fertilisation est pointé (voir par exemple Oren *et al.*, 2001, et la synthèse de Nowak *et al.*, 2004). A notre sens, c'est donc le signe qu'une approche fondée sur une observation organisée et méthodique, fût-elle corrélative, est à même de contribuer significativement à l'identification de la causalité d'un phénomène. La seconde observation vise à faire remarquer que des processus ou relations physiologiques peuvent être invoqués comme un cadre mécaniste à des observations de type corrélatif, sans pour autant devoir impliquer des simulations à partir de modèles de même nature. Traduit en termes méthodologiques, ce rapprochement de faits observés aux processus sous-jacents se réalise précisément dans leur discussion. Il y a là un effort tout aussi systématique à consentir, car il renforce le crédit de l'approche corrélative. Pour ne reprendre qu'un résultat cité plus haut, la forme des courbes de croissance en hauteur du hêtre selon un gradient de continentalité apparaît en liaison étroite avec les températures maximales hivernales, ces dernières étant défavorables à la croissance (voir partie III). L'analyse des mécanismes susceptibles d'avoir une influence en période hivernale permet de considérer le rôle négatif que peut avoir une activité métabolique excessive, donc la respiration hivernale, et la moindre disponibilité des réserves carbonées pour la saison de croissance suivante. Il est de surcroît intéressant de noter que c'est un mécanisme au fond assez général qui pourrait expliquer un fait qui l'est tout autant au plan dendrométrique (voir dans les tables de production les variations de la croissance en hauteur dominante de nombreuses espèces sur un gradient continental : Hamilton et Christie, 1971 ; Schober, 1972 ; Vannière, 1987).

Pour finir, il n'est pas inutile de s'interroger sur la façon dont la prédiction de la productivité future des écosystèmes – question qui justifie *in fine* tout travail sur le thème de l'évolution de productivité – doit être abordée, en l'examinant là encore sous l'angle du recours à des approches de type mécaniste. Comme mentionné plus haut, les modèles mécanistes sont considérés comme un outil privilégié d'étude de la réaction des écosystèmes aux changements de l'environnement. Pour autant, on trouve répandue dans la littérature l'existence d'une dichotomie entre, d'un côté des modèles phénoménologiques à faible pouvoir explicatif mais très bonne capacité prédictive, et de l'autre des modèles mécanistes aux propriétés opposées, de sorte que l'aide à la décision serait le terrain de prédilection des premiers, tandis que les seconds serviraient davantage des objectifs cognitifs (Korzukhin *et al.*, 1996 ; Reed, 1999 ; Mäkelä *et al.*, 2000). Zeide (2003) qualifie cependant de paradoxale cette réalité que les modèles mécanistes ne conduisent pas à des prédictions robustes à l'échelle des processus de croissance et production : « Avons-nous réellement besoin d'une « connaissance agrandie » si ces prédictions s'écartent de la réalité ? [...] Il nous faut réaliser que la situation de notre science [la science forestière] est une anomalie. Dans les autres domaines, une compréhension plus profonde conduit à des prédictions dont la précision est accrue, à une applicabilité plus large et une utilité pratique ». L'auteur voit dans cet échec prédictif une incapacité aigüe à comprendre l'objet étudié, attribuée à quatre causes principales : (i) une incomplétude dans la description des processus, (ii) l'impuissance du réductionnisme, inhérent aux approches mécanistes, à saisir les interactions d'ordre parfois élevé entre composants, (iii) un manque de réalisme biologique (par exemple les processus d'acclimatation), et (iv) finalement un recours insuffisant aux mesures dendrométriques. Concernant maintenant les modèles phénoménologiques, la critique qui leur est très généralement adressée dans le contexte des changements environnementaux est de taille ; l'hypothèse de la constance des paramètres, en particulier de ceux dépendant de la fertilité du milieu, réduit fortement leur opérationnalité (Korzukhin *et al.*, 1996 ; Johnsen *et al.*, 2001). En définitive, il est à ce stade donné à choisir entre un type de modèle où la dépendance aux conditions du milieu est explicite mais pourtant de faible capacité prédictive en environnement stationnaire, et un autre, performant pour obtenir des prédictions dans un tel environnement, mais non réactif à ses modifications... Il devient donc évident que tout progrès ultérieur sur le thème ne pourra venir d'aucune de ces écoles de modélisation prises séparément, mais d'un nécessaire rapprochement entre elles, et à condition de ne tirer parti que des avantages de chacune : compréhension, réactivité au milieu, et capacité prédictive. La notion générale de couplage de modèles apparaît alors intuitivement, mais cache des solutions variées. Par exemple, Mäkelä *et al.* (2000) suggèrent le développement de modèles désignés par le terme d'« hybrides », au sens où ils incorporeraient des composants à la fois mécanistes et empiriques à un même niveau hiérarchique, avec l'objectif essentiel d'en accroître la capacité prédictive. Parmi les processus mal ou non décrits auxquels peuvent se substituer des composants empiriques, sont pointés l'allocation du carbone, la compétition, la mortalité, et la régénération. Pour donner un autre exemple, Matala *et al.* (2005) considèrent quant à eux comme nécessaire de conserver l'avantage qu'offrent les simulateurs de croissance (modèles empiriques) dans la prise en compte et la formalisation des interventions sylvicoles. Cette condition les conduit à définir et calibrer des fonctions de transfert entre facteurs du milieu et productivité, à partir d'un modèle fondé sur des processus, puis de les introduire dans leur simulateur de croissance. Dans le concert de solutions qui peuvent se dessiner, signalons enfin que l'hypothèse d'invariance de l'indice de fertilité des simulateurs de croissance peut être levée, les rendant ainsi réactifs aux facteurs du milieu, sans pour autant avoir recours à des approches de type mécaniste. Nous mentionnerons une réalisation marquante dans les travaux de Seynave *et al.* (Seynave *et al.*, 2005, 2006, et en préparation), dans lesquels sont établies

des relations entre production des peuplements homogènes, caractérisée par le tout dendrométrique indice de fertilité du forestier et le milieu, c'est à dire la « fertilité », décomposé en facteurs puis en descripteurs quantitatifs mesurables (variables climatiques et trophiques), relations qui sont valables à une large échelle spatiale. A notre sens, ces travaux mettent fin aux écueils de l'approche dite des « liaisons station – production » : échelle spatiale restreinte et prolifération des types de station, et ouvrent la voie à une connexion explicite entre milieu et production des peuplements dans les simulateurs, qui se verra réaliser prochainement. Il n'est pas évident *a priori* de dire si l'une ou l'autre de ces directions de modélisation serait plus féconde, mais la question ne se pose peut-être pas en ces termes. Pour citer Legay (1997), « c'est la multiplicité des points de vue et la confrontation des résultats des modèles correspondants qui conduisent à la meilleure connaissance du système étudié ». Or, l'enjeu de société que constituent les changements de l'environnement et leur impact sur les écosystèmes méritent que soit recherchée une connaissance maximale du sujet.

Nancy, le 27 février 2007

Bibliographie

ASSMANN E. (1970). The principles of forest yield study. *Pergamon Press*, 506p.

DHÔTE J.-F., DUPOUEY J.-L., BERGÈS L. (2000). Modifications à long terme, déjà constatées, de la productivité des forêts françaises. *Revue Forestière Française*, LII(numéro spécial):37-48.

DHÔTE J.-F., HERVÉ J.-C. (2000). Changements de productivité dans quatre forêts de chênes sessiles depuis 1930 : une approche au niveau du peuplement. *Ann. For. Sci.*, 57(7) : 651-680.

FRANC A., HOULLIER F. (1989). Etude des relations entre milieu et production. Quelques critères pour le choix des méthodes, 13-49. In Buffet M., Girault D., éditeurs. Station forestière, production et qualité des bois : éléments méthodologiques: CEMAGREF (Nogent/Vernisson), 254p.

HAMILTON G. J., CHRISTIE J. M. (1971). Forest management tables (metric). Forestry Commission Booklet n°34. *Her Majesty's Stationery Office*, London, 201p.

HOULLIER F. (1992). Analyse et modélisation de la dynamique des peuplements forestiers. Application à la gestion des ressources forestières. *Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches*, Université Lyon I, Lyon (France). 67p.

JOHNSEN K., SAMUELSON L., TESKEY R., McNULTY S., FOX T. (2001). Process models as tools in forestry research and management. *Forest Science*, 47(1) : 2-8.

KORZUKHIN M. D., TER-MIKAEIAN M. T., WAGNER R. G. (1996). Process versus empirical models : which approach for forest ecosystem management ? *Can. J. For. Res.*, 26(5) : 879-887.

LEGAY J.-M. (1997). L'expérience et le modèle. Editions INRA, Collection Sciences en questions, 111p.

MÄKELÄ A., LANDSBERG J., EK A. R., BURK T. E., TER-MIKAEIAN M., ÅGREN G., OLIVER C. D., PUTTONEN P. (2000). Process-based models for forest ecosystem management : current state of the art and challenges for practical implementation. *Tree Physiology*, 20(5-6) : 289-298.

MATALA J., OJANSUU R., PELTOLA H., SIEVÄNEN R., KELLOMAKI S. (2005). Introducing effects of temperature and CO2 elevation on tree growth into a statistical growth and yield model. *Ecological Modelling*, 181(2-3):173-190.

NOWAK R. S., ELLSWORTH D. S., SMITH S. D. (2004). Functional responses of plants to elevated atmospheric CO2 - do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions ? *New Phytologist (Tansley Review)*, 162(2):253-280.

OREN R., ELLSWORTH D. S., JOHNSEN K. H., PHILLIPS N., EWERS B. E., MAIER C., SCHÄFER K. V. R., MCCARTHY H., HENDREY G., MCNULTY S. G. et al. (2001). Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO₂-enriched atmosphere. *Nature*, 411(24 Mai):469-472.

REED, D. D. (1999). Ecophysiological models of forest growth : uses and limitations, 305-311. In Amaro A., Tomé M. (eds). Empirical and process-based models for forest tree and stand growth simulation, 511p.

SCHOBER R. (1987). Ertragstabeln wichtiger Baumarten (3e édition). *J. D. Sauerländer's Verlag*, Frankfurt am Main, 166p.

SEYNAVE I., GÉGOUT J.-C., HERVÉ J.-C., DHÔTE J.-F. , DRAPIER J., BRUNO E., DUMÉ G. (2005). Picea abies site index prediction by environmental factors and understorey vegetation: a two-scale approach based on survey databases. *Can. J. For. Res.*, 35(7) : 1669-1678.

SEYNAVE I., GÉGOUT J.-C., HERVÉ J.-C., DHÔTE J.-F. (2006). Facteurs écologiques et production du hêtre en France. *Forêt Entreprise*, 167:41-45.

SPIECKER H. (1999). Growth trends in European forests - Do we have sufficient knowledge ?, 157-169. In Karjalainen T., Spiecker H., Laroussinie O. (editors). Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe. EFI Proceedings n°27, EFI, Joensuu (Finlande), 285p.

VANNIÈRE B. (édition présentée par) (1984). Tables de production pour les forêts françaises (2e édition). *ENGREF*, Nancy (France), 158p.

ZEIDE B. (1993). Analysis of growth equations. *Forest Science*, 39(3) : 594-616.

ZEIDE B. (2003). The U-approach to forest modeling. *Can. J. For. Res.*, 33(3) : 480-489.

Guide de lecture

L'introduction est une partie essentiellement bibliographique. On retrace tout d'abord le contexte historique qui fut à l'origine de la découverte d'une évolution tendancielle des rythmes de croissance des végétaux ligneux. On s'intéresse ensuite plus particulièrement aux travaux qui ont été réalisés en Europe, et davantage centrés sur la production forestière. Cela permet d'aborder les aspects méthodologiques de la détection du phénomène, et de mettre en évidence les problèmes ou questions qui ont été insuffisamment abordés. On expose alors le contexte et les objectifs du présent travail.

La seconde partie précise la méthodologie mise en œuvre pour l'étude de l'évolution de la productivité. On fournit d'abord un cadre général qui permet de réfléchir au phénomène d'évolution de la productivité du peuplement, et à la façon de l'atteindre par des méthodes rétrospectives. Une seconde section plus pratique s'intéresse à la constitution des échantillons, au choix des peuplements, à l'échantillonnage et l'acquisition des données dendrométriques et densitométriques analysées. L'acquisition de données de caractérisation du milieu et les objectifs qui en dépendent sont ensuite exposés. Dans un dernier temps, on décrit la structure générale des modèles permettant d'estimer l'évolution de la productivité, et les méthodes d'ajustement statistique utilisées.

Les trois parties suivantes exposent les résultats. La troisième partie est consacrée à la croissance en hauteur dominante du hêtre, et à l'estimation de son évolution au cours du temps. Dans un second temps, on s'intéresse aux relations entre croissance et facteurs du milieu. La quatrième partie concerne plus particulièrement la croissance du hêtre dans le Nord-Est, et se focalise sur l'évolution de la croissance radiale et de la densité du bois de la strate dominante. Le diagnostic porté sur ces indicateurs permet de compléter celui réalisé sur la croissance en hauteur dominante. La cinquième partie est consacrée à la croissance en hauteur dominante du chêne sessile, et fait le pendant de la troisième partie pour cette essence. Des éléments relatifs à la croissance radiale du chêne sont présentés de façon succincte en fin de partie.

La dernière partie repose sur un double objectif de synthèse des résultats et de discussion. Dans un premier temps, on discute les aspects méthodologiques de l'estimation de l'évolution de la productivité. On propose ensuite une synthèse sur les comportements de croissance du hêtre et du chêne sessile, et leurs relations avec les facteurs du milieu. Dans un dernier temps, on revient sur les résultats relatifs à l'évolution de la productivité des essences, en examinant les aspects spatiaux, temporels, et spécifiques des tendances mises en évidence. La causalité du phénomène est discutée en confrontant les résultats précédents aux facteurs de l'environnement ayant évolué au cours du dernier siècle, et usuellement invoqués pour expliquer les tendances de croissance. Enfin, on esquisse quelques conséquences pour la gestion forestière.

Sommaire général

I.	Introduction.....	1
II.	Méthodologie.....	17
III.	Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre.....	83
IV.	Evolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre dans le Nord-Est.....	167
V.	Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile.....	223
VI.	Discussion, synthèse et perspectives.....	333
	Annexes, Bibliographie.....	407

I. Introduction

1. Contexte historique : changements de l'environnement, dépérissements forestiers, et découverte des tendances de croissance

L'idée d'évolution historique de la productivité forestière se voit aujourd'hui prêter un caractère de consensus, pour deux raisons essentielles. La première tient à l'accumulation depuis la fin des années 1980 d'études fondées sur une analyse directe de la croissance et qui ont mis en évidence, de façon souvent fort démonstrative, une augmentation des rythmes de croissance au cours du siècle dernier, sur le continent Européen et dans l'hémisphère Nord (Spiecker *et al.* (1996) en Europe, synthèses de Jacoby et d'Arrigo (1997), Briffa (2000) et Esper *et al.* (2002), concernant plus généralement l'hémisphère Nord). La seconde provient du constat parallèle que des modifications marquées de facteurs de l'environnement, susceptibles d'influencer la production des peuplements forestiers dans un sens positif – et rangées sous la dénomination commune et parfois simplificatrice de « changement global » – ont eu lieu à des échelles de temps semblables, et à des échelles spatiales régionale à globale.

L'évolution de la teneur atmosphérique en dioxyde de carbone (CO₂) est de ce point de vue emblématique : i- ce gaz constitue la source de carbone unique du processus de photosynthèse des organismes végétaux terrestres, ii- l'augmentation de sa concentration, amorcée à l'avènement de l'ère industrielle, est allée en s'accéléralant, a été continue dans le temps et homogène à l'échelle mondiale (on parle de gaz bien mélangé), passant d'un niveau de 280 ppm avant 1850 à 370 ppm à la fin du XX^e siècle (données du Cdiac, www.cmdl.noaa.gov/ccgg/insitu.html), iii- sa concentration a été mesurée directement par l'observatoire de Mauna Loa (Hawaii, Pacifique Sud) à partir de 1958, et dès les années 1970, on disposait d'un recul suffisant pour affirmer que la teneur atmosphérique en CO₂ était bien en augmentation (Machta, 1972). L'hypothèse d'une évolution de la productivité des écosystèmes végétaux a donc pu être formulée dès cette époque (Lovelock, 1993), iv- il est apparu par la suite que les émissions de CO₂ étaient supérieures à l'évolution de sa concentration dans l'atmosphère, suggérant l'existence de ce qui a été dénommé « puits de carbone manquant », localisé dans l'hémisphère Nord, et dont il a pu être montré qu'une fraction se situait sur les terres (Ciais *et al.*, 1995 ; Fan *et al.*, 1998), et était attribuable pour moitié environ à la biomasse de ses forêts (Myneni *et al.*, 2001).

A notre connaissance, les travaux de Lamarche *et al.* (1984) constituent une des toutes premières études *in situ* de la croissance visant à tester l'hypothèse d'une fertilisation par le CO₂. Dans cette étude de nature dendrochronologique, réalisée sur la croissance radiale de pins en limite de végétation forestière dans l'Ouest montagneux des Etats-Unis, les auteurs ont rapporté l'existence d'une tendance positive ancienne, particulièrement nette sur la période 1950-1980, alors même que les séries climatiques locales demeuraient stables. Le signal a été en conséquence attribué à l'augmentation du taux de CO₂ atmosphérique, dans un contexte d'altitude où sa pression partielle, plus faible qu'en plaine, pouvait spécialement limiter la croissance.

D'autres contributions concernant le continent nord-américain, en milieu boréal et tempéré, se sont succédées à la même période, faisant également état de tendances de croissance radiale positives. On mentionnera par exemple Payette *et al.* (1985) sur la croissance radiale d'épicéas au Québec, d'Arrigo *et al.* (1987) sur des peuplements en limite nord de végétation, et Jozsa et Powell (1987) sur des épicéas au Canada (dans cette dernière, croissance radiale et densité du bois sont combinées en un indice de production en biomasse), Hornbeck *et al.* (1988) sur une dizaine d'essences feuillues et résineuses en Nouvelle-Angleterre, Kienast et Luxmoore (1988) sur des résineux dans les Montagnes Rocheuses du Colorado, Graumlich *et al.* (1989) dans la chaîne des Cascades, etc.

Ces études ne se sont cependant pas toutes ou pas uniquement accordées avec l'hypothèse d'une fertilisation par le CO₂. Certaines ont avancé un effet du réchauffement climatique, sur la base de fortes liaisons mises en évidence avec des séries de températures, ou de liaisons insuffisamment explicatrices obtenues avec le CO₂ (Payette *et al.*, 1985 ; Graumlich *et al.*, 1989, Kienast et Luxmoore, 1988). Dans un article de synthèse plus récent visant à situer la contribution propre de ces deux facteurs, Jacoby et d'Arrigo (1997) concluaient au vu des études antérieures que la preuve d'un effet fertilisant direct du CO₂ atmosphérique restait à apporter, et qu'en revanche, les chronologies climatiques parfois millénaires reconstituées par l'approche dendrochronologique semblaient indiquer un réchauffement climatique récent et inhabituel.

Les exemples précédents sont assez illustratifs d'un état des choses caractéristique et inévitable de ce type d'étude, à savoir qu'on a procédé à des rapprochements entre changements de l'environnement et tendances de croissance, sans qu'il ait été possible d'identifier précisément la causalité de ces dernières. On peut même dire que les deux constats se sont parfois mutuellement nourris, quand l'évolution de certains facteurs de l'environnement manquait d'assise, à l'image du réchauffement climatique : l'évidence d'un changement global (au moins pour le CO₂) renforçait la plausibilité des anomalies de croissance rapportées, et réciproquement, ces tendances plaidaient en faveur d'un réchauffement, les séries de CO₂ ne suffisant pas à expliquer l'intensité des tendances de croissance.

L'existence d'un réchauffement climatique planétaire a pu être postulée quand il est devenu évident que la teneur en CO₂ atmosphérique, le principal gaz à effet de serre de l'atmosphère, était en augmentation. En réalité, les premiers travaux sur le sujet avaient été publiés dès les années 1960 (cités dans Jones *et al.*, 1982). Mais au contraire de l'augmentation du taux de CO₂, l'effectivité de ce réchauffement n'a pu être démontrée aussi aisément, demeurant donc pour un certain temps au stade de la présomption. Les travaux de Jones et de ses collègues font partie de ceux qui ont marqué le paysage des recherches dans ce domaine pendant une vingtaine d'années. En 1982 était ainsi publiée une chronologie des températures mondiales, fondée sur les séries longues d'environ 1300 postes météorologiques terrestres de l'hémisphère Nord. Elle confirmait des tendances déjà annoncées par d'autres auteurs : une première période de réchauffement dans les années 1880-1940, suivie d'un refroidissement s'étendant jusqu'aux années 1970, et que les auteurs considéraient à l'époque comme une tendance en cours d'inversion. Deux commentaires

importants étaient en outre apportés : rien ne permettait de considérer ces tendances comme le reflet d'un réchauffement climatique général, ni même d'établir un lien avec l'évolution de la teneur atmosphérique en CO₂. Les séries climatiques utilisées souffraient cependant d'un défaut d'« inhomogénéité », en ce sens qu'elles pouvaient contenir un signal non climatique, lié aux changements d'instrument ou de méthode de mesure, de calcul des températures, d'emplacement et d'environnement des postes météorologiques (phénomène de croissance urbaine). En 1986 (Jones *et al.*, 1986a et 1986b), étaient publiées deux nouvelles chronologies, chacune relative à un des hémisphères planétaires, et pour lesquelles une méthodologie d'homogénéisation avait été mise en œuvre. Ces techniques n'ont pas remis en cause le constat porté dans l'hémisphère Nord, et ont révélé une tendance longue à un réchauffement dans l'hémisphère Sud, sans phase de refroidissement pour ce dernier. Ces deux études ont en conséquence fait date. Une controverse sur les artéfacts liés à l'effet de l'urbanisation s'est ensuite engagée (Wood, 1988 ; Wigley et Jones, 1988) donnant naissance à une abondante littérature sur le sujet, et qui s'est perpétuée jusqu'à une époque toute récente (Parker, 2004). Elle n'a cependant pas affaibli la plausibilité d'un réchauffement climatique, considéré comme probable depuis le dernier rapport du GIEC (Groupe Intergouvernemental d'Experts sur le Climat) de 2001. Ce dernier fait état d'une tendance de l'ordre de $+0.6 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ sur les 100 à 140 dernières années, avec une décennie 1990 considérée comme la plus chaude des 1000 dernières années. Les résultats sur des changements de distribution et de phénologie d'un grand nombre d'espèces animales et végétales se sont par ailleurs accumulés. Rassemblés et confrontés, ils ont conduit certains auteurs à accorder une certitude à l'effet d'un réchauffement général sur les écosystèmes (Parmesan et Yohe, 2003).

Revenons à la question de l'évolution de la productivité forestière, cette fois dans un contexte européen, bien éloigné de celui qui a initialement prévalu sur le continent américain. Il faut en effet rappeler que les années 1970 et 1980 virent le concept de « dépérissement forestier » devenir l'objet de préoccupations grandissantes dans la communauté scientifique et forestière européenne. En Allemagne, où la question était particulièrement sensible, elle avait même investi la scène médiatique, et « la communauté allemande était confrontée au pronostic d'une mort probable de sa forêt » (ou « Waldsterben », Landmann, 2002). On en fondait le constat sur l'observation d'une dégradation générale de l'état des houppiers (jaunissement et pertes de feuilles ou d'aiguilles) et d'un niveau de mortalité anormal. Bien qu'ayant auparavant été identifié à une échelle locale, à proximité de centres industriels de Tchécoslovaquie et de Pologne, un phénomène de dépérissement à plus large échelle fut d'abord décrit sur le sapin en Bavière au début des années 1970, puis gagna progressivement d'autres régions d'Allemagne et d'autres essences (épicéa, pin sylvestre, hêtre), et toucha ensuite la Suisse et la France au début des années 1980, notamment sur le sapin dans les Vosges (Bonneau et Fricker, 1985). En France, il donna lieu en 1984 au lancement du programme DEFORPA (Dépérissement des Forêts et Pollution Atmosphérique). L'origine en fut parfois attribuée à des facteurs naturels, tels les épisodes de sécheresse de la décennie 1970, mais plus généralement aux pollutions atmosphériques de nature industrielle, en particulier à l'origine de la présence d'ozone atmosphérique et des « pluies acides »

(émissions de dioxyde de soufre (SO₂) et oxydes d'azote (NO_x) notamment, conduisant à des dépôts atmosphériques d'acides sulfurique et nitrique (H₂SO₄ et HNO₃)).

Si l'on excepte la première étude de Hari *et al.* (1984, c'est à dire la même année que celle de Lamarche *et al.*), dont l'objectif était d'identifier les effets possibles de l'évolution du taux de CO₂ et des pluies acides sur la croissance de pins sylvestres en Finlande, il n'est donc pas étonnant que ce soit fortuitement qu'ait été découverte une évolution positive des rythmes de croissance en Europe. C'est ainsi de façon presque simultanée que les équipes de Michel Becker en France et de Georg Kenk en Allemagne (Becker, 1987, 1989 ; Kenk et Spiecker, 1988 ; Kenk *et al.*, 1989) ont les premiers fait ce constat, sur le sapin dans les Vosges et le sapin et l'épicéa en Forêt-Noire, des contextes forestiers similaires, et tous deux sujets à des dépérissements. L'idée était alors de situer l'origine de ces dépérissements dans le temps, dont un certain nombre d'auteurs avaient avancé qu'elle pouvait remonter à quelques dizaines d'années, sur la base d'analyses rétrospectives de la croissance radiale (travaux cités dans Becker, 1987). La découverte – qui surprit ses auteurs mêmes, bien que le lien avec celles effectuées au même moment en Amérique du Nord fût parfois pourtant fait (Becker, 1989 ; Becker *et al.*, 1990) – fut accueillie dans un grand scepticisme, tant il paraissait impossible de concilier l'idée d'une forêt à la fois dépérisante et croissant plus vite.

Un résultat d'une telle ampleur appelait une confirmation, et les études sur une évolution possible de la productivité forestière se sont alors généralisées, donnant lieu à une diversification des approches méthodologiques mises en œuvre, plus seulement dendrochronologiques comme cela a été essentiellement le cas sur le continent nord-américain, mais aussi davantage centrées sur des indicateurs de production forestière. Peut-être faut-il y voir une explication dans le fait que les travaux conduits outre-Atlantique ont été initialement motivés par la recherche d'une signature de changements de l'environnement, et qu'ils ont pour cette raison émergé dans la communauté des dendrochronologues (climatologues et écologues), pour qui les accroissements enregistrés dans le bois sont d'abord un bio-indicateur de modifications du milieu, tandis qu'en Europe, c'est plus directement la question de la vitalité et de la croissance des peuplements forestiers qui s'est posée, conduisant à des diagnostics plus appropriés à l'analyse de la production, parce qu'émanant de la communauté de recherche forestière. Les premiers travaux de l'équipe de Kenk (conjointement publiés avec ceux de Becker dans Becker *et al.*, 1990) sont illustratifs de cette attitude : la croissance en hauteur de générations successives de peuplements d'épicéas en des mêmes sites en Forêt-Noire, documentée par les archives des réseaux de placettes permanentes, était superposée au faisceau de référence disponible pour cette essence. Cette approche permettait non seulement de constater une évolution de la croissance sur une variable de peuplement, mais aussi de l'assortir d'un premier diagnostic quantitatif, au sens de la production.

Avant d'évoquer ces travaux plus en détail, il faut mentionner les contributions qui, ça et là à travers le monde, ont encore ajouté au constat d'une tendance à l'augmentation des rythmes de croissance, lui conférant un certain degré de généralité. Dans l'hémisphère Nord, on mentionnera les études réalisées en Mongolie (Jacoby *et al.*, 1996a) et dans plusieurs régions de la Sibérie

(travaux cités dans Briffa, 2000). En comparaison, l'hémisphère Sud n'a été que bien peu exploré, exception faite de la zone australe (Cook *et al.*, 1991a en Tasmanie), et de la Cordillère des Andes (par exemple Szeicz, 1997, au Chili). Passant ces travaux en revue, Briffa (2000) a conclu que « les chronologies établies dans différentes régions du monde mettent souvent en évidence une anomalie de croissance au XX^e siècle, par comparaison aux siècles antérieurs, [...] suffisamment forte pour corroborer l'idée que des phénomènes inhabituels sont à l'œuvre à de larges échelles ». L'auteur y déplore également le déficit de diagnostic dans des régions aussi vastes que celles couvertes par la Chine, l'Inde et l'Afrique du Sud.

L'absence de saisonnalité climatique forte dans les régions tropicales rendant impossibles les investigations classiques sur la croissance, l'incertitude y a longtemps prévalu. Des travaux menés assez récemment sur des réseaux de placettes permanentes en Amérique du Sud ont cependant mis en évidence (Phillips *et al.*, 1998), puis confirmé (Baker *et al.*, 2004) une tendance à l'accumulation de biomasse ligneuse depuis quelques décennies, laissant penser que la zone tropicale n'échappe finalement pas au phénomène.

2. Analyse des tendances de croissance en France et en Europe – aspects historiques et méthodologiques

2.1 Premières études conduites en France

Malgré leur caractère à première vue surprenant, les résultats de Becker sur le sapin dans les Vosges ne sont pas véritablement entrés en contradiction avec le contexte des dépérissements que l'on sait. S'ils faisaient état d'une augmentation de 70% de l'indice de croissance radiale entre 1830 et 1930-1940, ils indiquaient ensuite une légère baisse de cet indice, d'environ 10%, à la période suivante. Cette dépression, caractérisée par une succession de crises, et considérée comme la marque effective d'une baisse de vitalité dans la période récente, était par ailleurs bien expliquée par le modèle climatique proposé (fondé sur des températures et bilans hydriques). Une origine climatique au déclin constaté était donc avancée, mettant en avant des suites d'événements secs, et reléguant en conséquence la pollution atmosphérique au rang de facteur peut-être aggravant, mais non primordial (Becker, 1989). Enfin, un lien inverse était effectivement établi entre les niveaux de croissance et de défoliation du houpier, mais uniquement quand ce dernier était important (Becker, 1987).

La notion d'indice de croissance radiale que nous avons mentionnée nécessite d'être explicitée. La croissance d'un organisme est classiquement marquée d'un effet de l'âge, auquel peut venir se surimposer dans le présent contexte une tendance historique, qui s'inscrit quant à elle dans le temps, c'est à dire avec l'année calendaire. La détection de cette tendance suppose de tenir compte de ce premier effet de l'âge, donc de pouvoir séparer ces deux effets. En pratique, il faut disposer d'accroissements formés à des dates différentes dans des gammes d'âge identiques (dans l'étude relative au sapin par exemple, les âges des 196 peuplements échantillonnés s'étendaient de 40 à 180 ans au moment de l'étude). Dans la méthode dendrochronologique, les indices de

Méthode dendrochronologique – indices de croissance

Un grand nombre d'arbres sont échantillonnés de façon à disposer d'accroissements formés à des dates différentes dans des gammes d'âge variées.

Les largeurs de cernes annuels de croissance (LC) sont mesurées à partir de carottes radiales prélevées à une hauteur donnée. A chaque cerne sont attribués une date de formation et un âge cambial (âge compté depuis la moelle). Lorsqu'on échantillonne la croissance de façon rétrospective, la forme du plan d'échantillonnage dans un plan âge-date est triangulaire (figure 1.1).

La première étape, connue sous le nom de « standardisation », consiste à supprimer l'effet de l'âge sur les accroissements. Une façon d'y parvenir est d'ajuster une fonction souple, généralement polynomiale, à chacune des séries individuelles d'accroissements en fonction de l'âge (Fritts, 1976). Chaque accroissement brut est ensuite divisé par la valeur de la fonction ajustée à cet âge, et forme ce qu'on appelle un « indice de croissance ». Cette pratique, classique en dendroclimatologie, agit dans les faits comme un filtre sur le signal de moyenne ou basse fréquence (dont au moins l'effet de l'âge), et permet de conserver le signal à haute fréquence, c'est à dire les variations annuelles, essentiellement de nature climatique.

Pour éviter de supprimer la signature d'une tendance historique, qui est par définition un signal de basse fréquence, Becker (1987, 1989) a proposé une méthode de standardisation en estimant un effet de l'âge commun à l'échantillon. L'ensemble des accroissements est moyenné par âge cambial. On obtient une courbe relativement lisse correspondant à la loi « biologique » de l'accroissement en fonction de l'âge (figure 1.2). Chaque accroissement est alors standardisé par le niveau de croissance biologique atteint au même âge sur cette courbe.

Dans une seconde étape, les indices de croissance sont moyennés par date. Cette nouvelle courbe, qui définit une chronologie, « isole » l'influence des facteurs non directement liés à l'âge, tels le signal climatique annuel ou une éventuelle tendance de croissance, appréciée à toute date par un niveau de croissance relatif (figure 1.3).

Encadré 1.

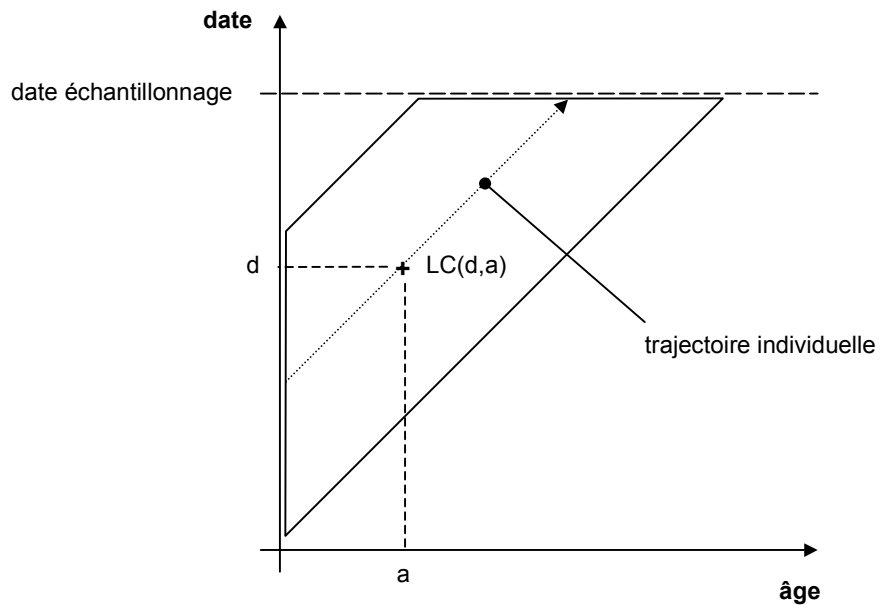


Figure 1.1 Plan d'échantillonnage



moyenne par âge (LC)

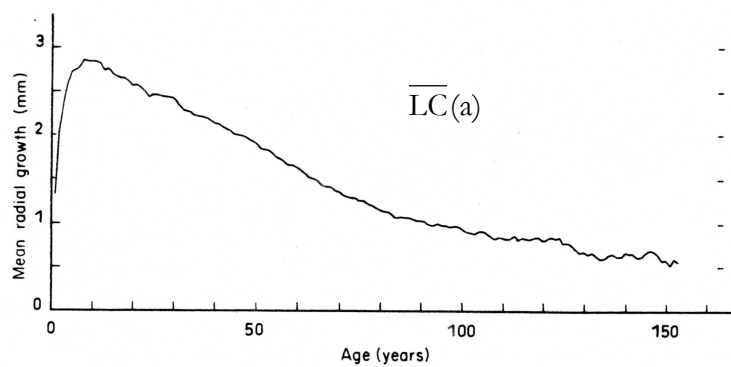


Figure 1.2 Courbe régionale de standardisation (repris de Becker, 1989)

Indice de croissance

$$IC(d,a) = \frac{LC(d,a)}{\overline{LC(a)}}$$



moyenne par date (IC)

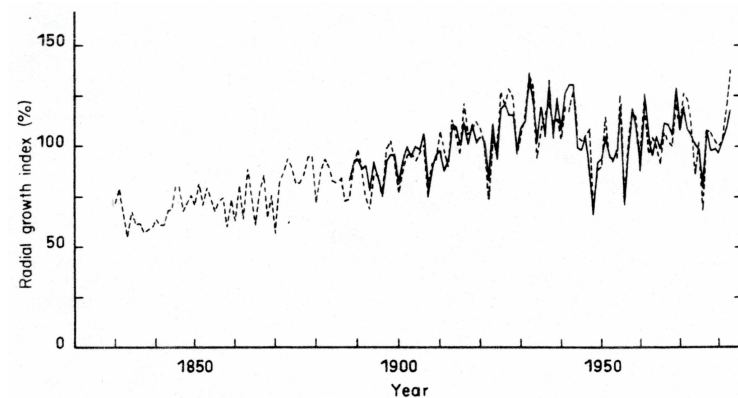
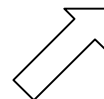


Figure 1.3 Chronologie des indices de croissance (même réf.)

croissance correspondent à des accroissements dégagés de cet effet de l'âge (le détail est donné dans l'encadré 1 et les figures qui l'accompagnent).

La méthode a ensuite été appliquée à d'autres contextes forestiers. Une première confirmation a été obtenue par Bert et Becker (1990) sur le sapin dans le Jura, dans des milieux généralement moins acides. La tendance rapportée, semblable dans son allure générale, est apparue plus importante encore sur le plan quantitatif, avec une augmentation de l'indice de croissance radiale de l'ordre de 140% entre 1870 et 1940, c'est à dire près du double de celle relatée dans les Vosges. Le diagnostic a été étendu, aux chênes sessile et pédonculé en Lorraine (respectivement +64% et +40% sur un siècle, Becker *et al.*, 1994a), puis au hêtre sur le versant Lorrain des Vosges (+70% entre 1850 et 1989 ; Picard, 1995), avec dans les deux cas, un signal qui ne s'est pas interrompu dans les dernières décennies. Enfin, des résultats relatifs à l'épicéa dans les Vosges ont été communiqués dans une première synthèse de ces travaux (tendance soutenue de +130% entre 1865 et 1988 ; Becker *et al.*, 1994b), étayant un tableau d'évolutions fortes et assez systématiques de la croissance.

A mesure qu'ont été réalisées ces études est apparue l'idée de considérer des accroissements en surface plutôt qu'en largeur de cerne. L'argument justificatif était que de la sorte, on s'approchait davantage de la production (Bert, 1993 ; Becker *et al.*, 1994a). L'ensemble des données a donc été repris, conduisant à la publication de chiffres souvent plus élevés, et parfois inconcevables (voir tableau 1.1 ; Becker *et al.*, 1994b ; Becker *et al.*, 1995). Plusieurs raisons ont été avancées pour rendre compte du fort niveau des chiffres annoncés : des artefacts liés à la méthodologie mise en œuvre, des biais d'échantillonnage, par exemple dus à une liaison entre âge et fertilité des peuplements (comme cela semblait être le cas pour le sapin dans le Jura, voir Becker *et al.*, 1995), ou à la représentativité des arbres échantillonnés (dans ces études rétrospectives, on fait par exemple l'hypothèse que les arbres dominants échantillonnés l'ont toujours été), et parmi les causes exogènes, une possible intensification des pratiques sylvicoles au cours des dernières décennies (Becker, 1989), qu'il n'est pas possible d'éviter lorsque le diagnostic est porté sur la composante radiale de la croissance. Il a également été suggéré que la pollution atmosphérique d'origine anthropique, vue au départ comme une cause du dépérissement, pouvait ne pas avoir que des effets négatifs, à l'image des dépôts de nature azotée dont le rôle de fertilisant a été avancé relativement tôt (Kenk et Fischer, 1988 ; Kauppi *et al.*, 1992). Ce dernier facteur s'est donc ajouté à l'évolution du taux de CO₂ atmosphérique et des températures, et a contribué à accroître la confiance dans les tendances de croissance positives constatées, même fortes. S'agissant de la méthodologie mise en œuvre, une première amélioration a été proposée par Dupouey (1992) : elle consistait à procéder à une séparation simultanée des effets de l'âge et de la date sur les accroissements radiaux, par analyse de la variance. Pour apprécier la part d'une éventuelle évolution des pratiques sylvicoles, des études plus spécifiques ont été menées, par exemple sur des pins à crochets croissant librement en limite de végétation dans les Pyrénées (travaux de Dupouey, publiés dans Badeau *et al.*, 1996), ou par comparaison des régimes sylvicoles sur le hêtre (futaie régulière et TSF, Badeau, 1995). Elle ont abouti à la conclusion qu'une modification des pratiques, si elle était possible, était loin d'expliquer les tendances constatées. Par ailleurs, il a

Essence / Région	Largeur de cerne		Surface de cerne	
Sapin / Vosges	+ 70 %	1830 – 1940 [1]	+ 160 % + 90 %	1850 – 1990 [5, 6] 1850 – 1940
Sapin / Jura	+ 140 %	1870 – 1940 [2]	+ 130 % + 90 %	1865 – 1990 [5] 1865 – 1940
			+ 400 % + 266 %	1850 – 1990 [6] 1865 – 1940
Hêtre / Vosges	+ 70 %	1850 – 1990 [4]	+ 90 %	1850 – 1990 [5, 6]
Chêne sessile / Lorraine			+ 65 %	1890 – 1990 [3]
			+ 90 % + 75 %	1850 – 1990 [5, 6] 1890 - 1990
Chêne pédonculé / Lorraine			+ 40 %	1890 – 1990 [3]
			+ 55 % + 47 %	1850 – 1990 [5, 6] 1890 – 1990
Hêtre (TSF) / Lorraine [7] <i>plateaux calcaires</i>	+ 34 %	1910 – 1990 [11]	+ 56 %	1910 – 1990 [11]
Hêtre (futaie) / Lorraine [7] <i>plateaux calcaires</i>	+ 58 %	1910 – 1990 [11]	+ 115 %	1910 – 1990 [11]
Pin à crochets / Pyrénées [8]	+ 35 %	1850 – 1990 [11]	+ 75 %	1850 – 1990 [11]
Chêne sessile / Lorraine – Alsace [9]	+ 34 %	1825 – 1995 [11]	+ 87 %	1925 – 1995 [11]
Chêne sessile / Centre – Pays de Loire [9]	+ 34 %	1825 – 1995 [11]	+ 75 %	1925 – 1995 [11]
Pin laricio / Pays de Loire [10]			+ 50 %	1920 – 1990 [9, 11]
Chêne pubescent / secteur méditerranéen [11]			+ 180 %	1880 – 1980 [12]

Tableau 1.1 Tendances identifiées en France par la méthode dendrochronologique.

Les chiffres en italique ont été recalculés par nos soins de façon à assurer l'identité de la période de comparaison. Le tableau a été complété par des travaux postérieurs, dont les chiffres sont repris de [11].

[1] Becker, 1989, [2] Bert et Becker, 1990, [3] Becker et al., 1994a, [4] Picard, 1994, [5] Becker et al., 1994b, [6] Becker et al., 1995, [7] Badeau, 1995, [8] Badeau et al., 1996, [9] Bergès, 1998, [10] Lebourgeois et al., 2000, [11] Dhôte et al., 2000, [12] Rathgeber et al., 1999.

pu paraître surprenant que l'ampleur des tendances rapportées dépende de la variable étudiée (largeur ou surface de cerne). Cela leur confère en tout cas un caractère tout relatif, plutôt inconfortable pour la représentation et la compréhension, et amène à s'interroger sur la façon d'appréhender une évolution des rythmes de croissance.

2.2 Le besoin d'une confirmation à l'échelle européenne

La convergence des premiers résultats acquis dans une partie de l'Europe (Scandinavie, Allemagne et France essentiellement) a été à l'origine d'un effort de recherche coordonné à l'échelle du continent, placé sous l'égide de l'EFI (European Forest Institute, Joensuu, Finlande), et qui a constitué le point culminant des travaux sur le phénomène. Dès le début du projet, l'accent a été mis sur la nécessité d'utiliser et combiner les différentes sources de données de croissance historiques dont la communauté forestière et scientifique pouvait disposer, et sur la méthodologie à mettre en œuvre pour un diagnostic approprié (Spiecker *et al.*, 1994, EFI Working Paper n°4). Un objectif non plus seulement de détection, mais aussi de quantification des changements avait en effet été exprimé. Nous abordons maintenant plus en détail ces aspects méthodologiques.

Variables étudiées, sources de données, et méthodes d'analyse

L'objectif de quantification a conduit à préciser la nature et l'échelle de signification des variables dendrométriques sur lesquelles il était désirable d'asseoir le constat. En l'occurrence, la question posée dans le rapport précédemment mentionné – *Has site productivity changed?* – faisait clairement référence à la notion forestière de productivité, à savoir la capacité de production en biomasse ou plus couramment en volume d'un peuplement, pour une essence et des conditions de milieu données (et on pourrait ajouter dans des conditions de sylviculture constantes, Dhôte *et al.*, 2000). Par tendance de croissance, on entend un phénomène lent et plus ou moins continu dans le temps, dont le développement est de l'ordre de plusieurs décennies à un siècle ou plus. Il a pu également être préconisé de se concentrer sur des peuplements purs et réguliers en âge, pour lesquels on dispose d'un certain savoir et savoir-faire historique en Europe, au contraire de ces objets encore mal connus que constituent les peuplements hétérogènes. Ce recentrage sur la productivité des peuplements forestiers a donc amené à privilégier des indicateurs tels que la surface terrière, la hauteur ou le volume des peuplements, et on peut dire qu'il a marqué une certaine rupture dans la description des évolutions de croissance, si l'on se réfère aux études publiées jusqu'alors, dont on a vu qu'elles étaient principalement de nature dendrochronologique. Les sources potentielles de données mobilisables sont au nombre de trois : d'une part les inventaires forestiers nationaux et les réseaux de placettes permanentes de suivi de la production, qui donnent lieu à la constitution de bases de données ou d'archives historiques de mesures effectuées au cours du temps, et d'autre part les méthodes de reconstitution rétrospective de la croissance, qui tirent parti de la structure de la tige des arbres, dans laquelle les cernes forment la signature annuelle des accroissements. Une discussion détaillée de ces sources de données est

apportée dans Spiecker *et al.* (1994), Spiecker (1999) et Dhôte *et al.*, (2000). Nous en livrons les éléments principaux :

- Les inventaires forestiers ont été menés dans la plupart des pays européens depuis environ 40 à 80 ans, par cycles de l'ordre de 5 à 10 ans, ou de façon continue. Leur caractère récent et la faible résolution des mesures dans le temps en constituent la limite principale, car ils rendent difficile la distinction entre tendances à long-terme, et des effets de court-terme plus conjoncturels (par exemple les sécheresses, tempêtes, ou l'évolution de la structure des classes d'âge des peuplements). A leur crédit, il faut indiquer leur représentativité à large échelle, et la diversité des variables mesurées, en particulier à l'échelle du peuplement, qui permet une certaine richesse d'investigation ;
- Les réseaux nationaux de placettes permanentes ont été installés pour les plus anciens depuis le XIX^e siècle, et comptent souvent plusieurs dizaines de placettes par essence. Leur intérêt principal repose sur la qualité et la constance de l'information disponible, la pertinence des mesures, réalisées à l'échelle du peuplement (surface terrière, hauteur dominante), la connaissance de l'histoire du peuplement (régimes sylvicoles appliqués, mortalité). Dans certains cas, il existe des placettes sur lesquelles la seconde génération de peuplement est en place, en Scandinavie et Allemagne par exemple, offrant l'avantage de comparaisons directes. On reste évidemment tributaire de la structure du réseau, en particulier de la distribution des peuplements selon l'âge et les conditions stationnelles et climatiques, qui peut rendre difficile la séparation de ces effets, et l'identification de la tendance recherchée ;
- L'intérêt des méthodes rétrospectives tient à ce qu'il est possible de constituer des échantillons d'importance en un temps relativement court, et assurant une séparation raisonnée des différents facteurs. La reconstitution de la croissance porte sur la composante radiale (méthodes dendrochronologiques) ou verticale (analyses de tiges) à l'échelle de l'arbre, et nécessite donc un choix réfléchi des individus échantillonnés si l'on veut garantir une certaine représentativité à l'échelle du peuplement, et éviter l'influence de facteurs sylvicoles. Pour cette raison, on privilégie toujours des arbres dominants ou codominants. On s'expose cependant à la possibilité d'évolution des statuts sociaux au cours de la vie du peuplement. S'agissant des analyses de tiges, la lourdeur des mesures peut constituer un frein important à la mise en œuvre de la technique.

Sur le plan des méthodes, on peut schématiquement distinguer deux façons de procéder, selon l'objectif retenu. L'identification d'une tendance à long terme relève fondamentalement de la comparaison de la croissance de peuplements ayant poussé à des périodes différentes, donc d'installations éloignées dans le temps. Cette comparaison peut se traduire en pratique par une superposition de courbes de croissance, dont une version particulière est la comparaison de séries d'accroissements récents avec les courbes d'une référence de croissance établie à une date donnée et déjà ancienne (faisceaux de courbes de croissance en hauteur, table de production, ou ce qui revient au même, un modèle de croissance), ou encore par la comparaison d'indicateurs de production à un âge de référence fixé du peuplement. On peut aussi chercher à quantifier la

tendance, ou préciser son développement au cours du temps, ce qui peut se traduire par la représentation d'une dérive en fonction de l'année calendaire, exprimée relativement à un niveau de croissance de référence donné. C'est par exemple ce à quoi la méthode dendrochronologique permet d'aboutir. Comme il n'est pas possible d'évaluer la tendance à long terme directement, mais relativement à la prise en compte des autres effets qui influencent la croissance, par exemple celui du stade de développement, ce type de représentation nécessite de recourir à une méthode de séparation de ces différents facteurs (dans la méthode dendrochronologique, c'est ce qui correspond à la phase de standardisation).

Des 22 contributions rassemblées à l'issue du projet (Spiecker *et al.*, 1996), il s'est dégagé un constat général d'évolution de la productivité en Europe, plus nuancé cependant dans le Nord du continent (péninsule Scandinave et Nord-Ouest de la Russie, avec des résultats souvent négatifs). Le tableau 1.2 indique la ventilation de ces contributions selon la nature et l'origine des données analysées et le type de méthode mis en œuvre. Il appelle plusieurs commentaires : i- Les trois sources de données ont été mises à contribution, et les différents indicateurs de la production à l'échelle du peuplement ont été abordés, de façon relativement équilibrée, ce qui a renforcé la significativité du constat, ii- Les travaux ont davantage relevé du premier objectif envisagé (identification d'une évolution), que du second (quantification), ce qui s'est traduit par la mise en œuvre d'approches essentiellement comparatives, iii- De façon peu surprenante, les approches rétrospectives, bien représentées par les contributions de nature dendrochronologique, ont été rarement mises en œuvre sur la croissance en hauteur, en particulier pour atteindre l'indicateur de production qu'est la hauteur dominante. On peut le déplorer si l'on se souvient du caractère limitant des données d'inventaire sur un plan temporel, et de celui des réseaux de placettes permanentes sur le plan de la séparation correcte des facteurs, et qui peuvent être dépassés par la constitution d'échantillons précisément destinés à ce type d'analyses, iv- Les approches dendrochronologiques mises à part, peu d'études ont essayé de quantifier et/ou dresser l'historique des tendances sur des indicateurs de la production, par une approche de modélisation isolant un effet de la date, et aucune sur des données de nature rétrospective.

Malgré l'ambition initialement affichée d'aboutir à une unité du diagnostic, il en est finalement ressorti une hétérogénéité marquée, n'autorisant pas de comparaisons entre essences ou régions. Le caractère lacunaire de la perception du phénomène dans l'espace et le temps, pour des essences et dans des conditions de milieu variées, a été discuté par Spiecker *et al.* (1996) et Spiecker (1999). La nécessité de plus amples recherches a été soulignée, à la fois pour continuer à décrire le phénomène mais aussi le quantifier correctement, et essayer d'en saisir les causes, en combinant les approches méthodologiques (en utilisant par exemple les modèles fondés sur des processus ; Spiecker, 1996).

Indicateur de production ¹	Source de données ²	Comparaison à une référence de croissance établie antérieurement (table de production, courbes de croissance en hauteur, modèle)	Comparaison d'indicateurs de production à un âge fixé et des dates différentes	Comparaison de courbes de croissance à des dates différentes	Modèle de croissance / production avec isolement d'un effet de la date (dont analyse de résidus), ou méthode de standardisation
V	IFN	Mielikäinen et Sennov (S)	Houllier et al. (1995) : accr.		Tomé : accr.
	PP	Pretzsch (S)	Eriksson et Johansson (1993) : <i>rotations successives</i>	Pretzsch (S) : <i>rotations successives</i>	Mielikäinen et Timonen : accr.
	AR	Kotar			
G	IFN		Schadauer : accr.		Elfving et Tegnammar (1996) : accr. Tomé : accr.
	PP	Pretzsch (S) Zingg	Eriksson et Johansson (1993) : <i>rotations successives</i>		
Ho	IFN		Pretzsch (S) : IF	Schadauer	Elfving et Tegnammar (1996) : H _m Elfving et Nyström : IF Tomé : accr.
	PP	Pretzsch (S)	Eriksson et Johansson (1993) <i>rotations successives</i> Eriksson et Karlsson : IF Skovsgaard et Henriksen : IF <i>rotations successives</i>		Elfving et Nyström : IF
	AR	Mielikäinen et Timonen : IF <i>dans PP</i>	Unthelm Kotar	Wenk et Vogel Montero Tomé	
IR ind.	IFN		Köhl : accr.		
	PP				Zingg
	AR			Schneider et Hartmann Bräker	Zetterberg et al., Mielikainen et Sennov (S) Sinkevich et Lindholm, Mielikäinen et Timonen Badeau et al. (S) Schneider et Hartmann, Bräker, Schadauer

Tableau 1.2. Contributions rassemblées dans Spiecker et al. (1996), réparties selon la nature des données et la méthode d'analyse.

Les contributions suivies d'une date font référence à des travaux publiés par ailleurs, et qui ont été cités dans l'étude. (S) : contributions de synthèse

¹ V = Volume, G = Surface terrière, Ho = Hauteur dominante, IR ind. = Accroissement radial individuel, généralement d'arbres dominants ou codominants

² IFN = Inventaires Forestiers Nationaux, PP = Placettes Permanentes, AR = Analyses Rétrospectives

IF = Indice de Fertilité, accr. = accroissement, H_m = Hauteur moyenne

2.3 Causes du phénomène et travaux plus récents, en France et en Europe

En dépit des insuffisances relevées à l'issue du projet de 1996, un nombre relativement réduit de contributions sont venues compléter ou préciser le tableau des tendances à long-terme, ou approfondir la méthodologie nécessaire à son étude. Face à l'évidence d'un changement de productivité, l'effort de recherche s'est plutôt porté sur l'identification des causes sous-jacentes, naturelles ou anthropiques, marquant une nouvelle étape dans la manière d'aborder ce thème.

A l'échelle européenne, c'est en 1999 qu'a été lancé le projet RECOGNITION (Relationships between Recent Changes of Growth and Nutrition of Norway Spruce, Scots Pine, and European Beech Forests in Europe, EFI, Working Paper n°19, 1999). Deux axes de recherche complémentaires ont été privilégiés : d'une part des approches corrélatives entre la croissance/production des peuplements et les facteurs du milieu dont l'évolution était avérée, et de l'autre le recours à des modèles de croissance fondés sur des processus écophysologiques, et dépendant de paramètres environnementaux susceptibles de varier. La première approche comprenait deux aspects : historique avec les expériences de long terme ou les réseaux de surveillance pour lesquels on disposait des deux types d'information, et synchronique, c'est à dire fondée l'observation actuelle de situations forestières dont les conditions de milieu sont variables. Dans un communiqué de presse paru en août 2002, l'EFI a annoncé la découverte du rôle primordial qu'ont pu jouer les dépôts atmosphériques azotés dans les tendances de croissance déjà constatées en Europe. Les résultats du projet RECOGNITION n'ont cependant pas encore été publiés à ce jour.

Au rang des études qui ont plus récemment investi la question par simulations issues de modèles fondés sur des processus, on peut aussi citer celles de Cannell *et al.* (1998, influence du CO₂, des températures et des dépôts azotés sur des conifères au Royaume-Uni), Grote et Erhardt (1999, influence du dioxyde de soufre et dépôts azotés sur le pin sylvestre en Allemagne), Hasenauer *et al.* (1999, effets des températures sur l'épicéa commun en Autriche), Nabuurs *et al.* (2002, simulations sur divers contextes forestiers européens avec des scénarios prospectifs d'évolution des températures et des précipitations) et Loustau *et al.* (2005, dans le contexte français, avec des scénarios prospectifs pour le climat et le CO₂).

Depuis 1996, l'analyse de l'évolution de productivité à partir de données de croissance n'a pas été totalement délaissée, en particulier en Europe de l'Est où le thème semble avoir diffusé depuis (Kiviste (1999) en Estonie sur des données d'inventaires, Podlaski (2002) en Pologne et Vejpuskova *et al.* (2004) en République Tchèque, sur des données rétrospectives de croissance radiale). En France, il a donné lieu à quelques contributions occasionnelles, signe d'une communauté scientifique toujours en veille sur le sujet, et qui ont permis d'amorcer l'extension géographique d'une exploration généralement cantonnée au Nord-Est français. Nous mentionnerons celles de Rolland *et al.* (1998) sur plusieurs essences en limite de végétation dans les Alpes, Rathgeber *et al.* (1999) sur le chêne pubescent en région méditerranéenne, Bergès *et al.* (2000) sur le chêne sessile en Alsace, Lorraine, Centre et Pays de Loire, et Lebourgeois *et al.* (2000) sur le pin laricio en Pays de Loire. A part cette dernière où des analyses de tiges ont aussi été réalisées (comparaison de couples de peuplements jeunes-vieux dans les mêmes conditions de

milieu), toutes reposent sur des investigations dendrochronologiques, et ont confirmé des évolutions positives de la croissance. Les résultats en sont reportés dans le tableau 1.1.

Un dernier fait notable, et qui fait la spécificité de l'étude de Bergès *et al.* (2000), réside dans ce que bien peu d'auteurs se sont interrogés sur une éventuelle évolution de la densité du bois, pourtant nécessaire pour traduire les résultats dans des termes de production en biomasse. Ces auteurs ont montré que la relation qui relie classiquement la densité d'un cerne de croissance à son âge cambial et à sa largeur, avait connu une certaine constance par le passé : une baisse de 5% sur la densité moyenne du cerne pour la période 1891-1981 a ainsi été identifiée. Aux fins de reconstitutions du climat, les investigations de nature dendrochronologique s'appuient également sur la densité des cernes. Il est donc arrivé qu'elles contribuent à l'examen de la question, à l'image des études de Conkey (1988) et Briffa *et al.* (1998), qui ont signalé une tendance pluri-décennale à la baisse de la densité, respectivement sur des épicéas aux Etats-Unis (Etat du Maine), et à une échelle plus vaste sur des résineux des hautes latitudes de l'hémisphère Nord, sans qu'aucun élément d'explication ne puisse cependant être fourni.

3. Contexte et objectifs de la thèse

Il est donc fondé d'affirmer qu'en France, la très grande majorité des observations n'a pas abordé la question de l'évolution à long terme des rythmes de croissance à l'échelle du peuplement, pourtant pertinente si on se place dans une optique d'orientation de la gestion forestière. Une quantification appropriée du phénomène, qui puisse par exemple se traduire en termes de durée des révolutions, va de pair avec cet impératif.

Les circonstances historiques expliquent par ailleurs en partie que la caractérisation spatiale des tendances demeure aujourd'hui encore restreinte : les recherches ont majoritairement porté sur le quart Nord-Est de la France (Vosges, Jura, Lorraine), et dans un contexte montagnard (Pyrénées et Alpes). Les forêts de production de plaine ont donc été l'objet d'une attention plus secondaire. Rien n'autorise à penser *a priori* qu'on ait affaire à un phénomène uniforme dans l'espace. Les études dendrochronologiques réalisées sur une même essence dans des régions dissemblables du point de vue climatique et/ou géologique ont au contraire montré qu'il fallait s'attendre à des différences marquées (cas du sapin dans les Vosges et le Jura, ou du chêne sessile dans l'Est et le Centre du pays, voir tableau 1.1). De même, les facteurs supposés à l'origine des évolutions de croissance ne se sont peut-être pas manifestés de façon homogène sur le territoire, comme semblent l'indiquer les travaux de Moisselin *et al.* (2002) à propos du réchauffement climatique, ou ceux de Croisé *et al.* (2002) concernant les dépôts atmosphériques de la période actuelle, tels qu'ils ont pu être appréciés sur le réseau de surveillance RENECOFOR (Réseau National de suivi à long-terme des Ecosystèmes Forestiers). Un diagnostic plus approfondi dans l'espace pourrait contribuer à mieux comprendre le rôle respectif de ces facteurs.

Ces raisons ont motivé l'implication du laboratoire LERFoB sur le thème. Une première analyse de la croissance en hauteur dominante et en surface terrière dans le réseau de placettes

permanentes de chêne sessile, qui recouvre un gradient de continentalité dans le nord du pays, a ainsi confirmé une tendance allant de +25 à +50% sur l'accroissement en surface terrière entre 1930 et 1990, avec des disparités régionales (Dhôte et Hervé, 2000). L'étude de Hervé *et al.* (2000) relative à la croissance en hauteur dominante des hêtraies du Nord-Est du pays a d'autre part permis de développer une méthodologie d'analyse de l'évolution de la productivité à partir de données rétrospectives (analyses de tiges) et a révélé une tendance de l'ordre de +50% sur la vitesse de croissance au cours du siècle dernier. Enfin, une analyse de la croissance radiale du même échantillon a conduit à des résultats similaires (Bontemps, 2002).

Dans le prolongement de ces travaux, l'objectif principal de la présente thèse est de systématiser, dans l'espace et par essence, un diagnostic quantifié et valable à l'échelle du peuplement, en essayant de retracer l'évolution historique de la productivité du peuplement.

On s'est intéressé à la productivité des deux principales essences feuillues du pays, hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) et chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., qu'on nommera couramment chêne dans la suite si sa désignation ne fait pas d'ambiguïté). Le modèle objectif est la futaie régulière et monospécifique, issue de régénération naturelle, et conduite dans des conditions sylvicoles les plus stationnaires possibles.

L'évolution historique de la productivité de ces essences est analysée au travers de la croissance en hauteur dominante du peuplement, reconstituée de façon rétrospective. Pour cela, on s'est en partie appuyé sur les campagnes d'analyses de tiges conduites par l'ONF en 1993-94 et 1997-98, dont le but était d'établir un système de référence pour ces deux essences.

Pour chaque essence, l'analyse est déclinée en différents secteurs de sa zone de production en plaine. Elle a conduit à la constitution de deux échantillons pour le hêtre (Lorraine/Alsace et Normandie/Picardie), et quatre échantillons pour le chêne sessile (Lorraine/Alsace, plaine d'Allier, val de Loire et collines du Perche).

L'analyse de la croissance radiale est une composante complémentaire de notre programme d'étude de la productivité. Bien qu'elle n'ait fait l'objet que de développements restreints dans le strict cadre du présent travail, elle apporte un éclairage utile sur l'évolution de productivité à l'échelle du peuplement.

Pour compléter les résultats acquis sur le hêtre dans le Nord-Est du pays, l'évolution de la densité du bois à l'état sec à l'air a été analysée sur la base de données microdensitométriques. L'objectif est de vérifier si ce paramètre est stable, et s'il autorise le cas échéant un transfert des résultats à la productivité en biomasse. Ce faisant, la démarche permettait également d'établir un modèle de densité du bois pour le hêtre, dans un contexte lacunaire qu'à notre connaissance, seule la récente étude de Bouriaud *et al.* (2004) a commencé de combler.

Les différents échantillons constitués doivent permettre d'apprécier d'éventuels comportements régionaux, et fournir des éléments sur la causalité du phénomène étudié. La compréhension des facteurs à l'origine des évolutions de productivité est donc un second objectif du travail, et un effort de caractérisation des conditions du milieu a été fait dans ce sens.

II. Méthodologie

Méthodologie

1. Principe général d'étude de l'évolution de la productivité	21
1.1 Production, productivité : définitions	21
1.1.1 Production du peuplement	21
1.1.2 Productivité du peuplement	21
1.2 Déterminisme et évolution de la production	22
1.2.1 Déterminisme de la production en environnement stationnaire	22
1.2.2 Modification dans le temps des conditions exogènes au peuplement	23
1.3 Approche rétrospective de la productivité du peuplement : intérêt de la hauteur dominante	23
1.4 Indicateurs complémentaires de la productivité	24
1.4.1 Croissance radiale	24
1.4.1.1 Accroissement en surface terrière du peuplement	25
1.4.1.2 Accroissement individuel en surface terrière	25
1.4.1.3 Evolution de la croissance radiale des arbres dominants	27
1.4.1.4 Bilan	27
1.4.1.5 Remarque complémentaire : agrégation des accroissements individuels et conséquence pour l'intervention de l'effet date	28
1.4.2 Densité du bois	28
1.5 Plan d'échantillonnage et dispositif d'observation	30
1.5.1 Principe	30
1.5.2 Séparation date – stade de développement	30
1.5.3 Condition d'identité stationnelle	31
1.5.4 Variation inter-couple du niveau de fertilité	31
2. Réalisation des plans d'échantillonnage	34
2.1 Choix des régions et des massifs	34
2.1.1 Contexte	34
2.1.2 Positionnement des régions échantillonnées par rapport à la ressource nationale en hêtre et chêne conduits en futaie	35
2.1.3 Choix de nouveaux massifs pour le chêne	35
2.2 Méthode de prospection et de choix des couples de peuplements	37
2.2.1 Relocalisation des peuplements échantillonnés par l'ONF	37
2.2.2 Repérage de couples « candidats »	37
2.2.3 Choix des couples	38

2.3	Echantillonnage de la population des arbres dominants	38
2.4	Prélèvement du matériel expérimental	39
2.4.1	Croissance en hauteur – analyses de tiges	39
2.4.2	Croissance radiale et densitométrie – rondelles analysées	39
2.5	Acquisition des données de croissance et densitométries	39
2.5.1	Hauteur dominante du peuplement	39
2.5.1.1	Comptages de cernes	39
2.5.1.2	Reconstitution de la croissance en hauteur individuelle	40
2.5.1.3	Reconstitution de la croissance en hauteur dominante du peuplement	40
2.5.2	Rayon dominant du peuplement	44
2.5.2.1	Lectures de cernes	44
2.5.2.2	Reconstitution de la croissance radiale individuelle	44
2.5.2.3	Reconstitution de la croissance radiale dominante	44
2.5.3	Représentativité des trajectoires de la croissance obtenues par reconstitution rétrospective	45
2.5.3.1	Nature du biais et conséquences possibles	45
2.5.3.2	Un biais probablement restreint	46
2.5.4	Données microdensitométries	47
2.5.4.1	Mesures	47
2.5.4.2	Synchronisation des cernes	47
2.5.4.3	Séries de données densitométries	48
2.6	Acquisition des données de caractérisation du milieu	48
2.6.1	Objectifs	48
2.6.2	Localisation des placettes	49
2.6.3	Relevés phytoécologiques	49
2.6.4	Analyses de sol	50
2.6.4.1	Echantillonnage des sols	50
2.6.4.2	Préparation des échantillons	50
2.6.4.3	Paramètres mesurés	50
2.6.5	Descripteurs du milieu	51
2.6.5.1	Variables calculées à partir des analyses de sol	51
2.6.5.2	Variables calculées à partir du relevé phytoécologique	51
2.6.5.3	Acquisition de données climatiques	52
2.6.5.4	Autres variables climatiques	52
2.6.5.5	Variables synthétiques calculées à partir des différentes sources d'information	54
2.6.5.6	Synthèse des descripteurs du milieu disponibles	56
3.	Structure générale des modèles et procédure d'ajustement	57
3.1	Modèle de croissance en hauteur dominante	57
3.1.1	Variable modélisée	57
3.1.2	Nature de l'effet de la date	58

3.1.2.1	Equation de croissance, rôle dans la composition des effets du stade de développement et de la date	58
3.1.2.2	Nature et intervention de l'effet de la date dans le modèle de croissance	59
3.1.2.3	Bilan	60
3.1.3	Mesure du stade de développement	60
3.1.3.1	Justification d'un effet biologique de la taille	61
3.1.3.2	Comparaison des accroissements à taille constante, signification de l'effet de la date	63
3.1.4	Modélisation de l'effet de la taille	66
3.2	Modèle de croissance radiale	67
3.3	Modèle de densité du bois	68
3.4	Effet de la date	69
3.5	Procédure d'ajustement	70
3.5.1	Modèles à effets aléatoires	70
3.5.1.1	Modèles de croissance et effet « fertilité »	70
3.5.1.2	Modèle de densité et effet « arbre »	72
3.5.2	Intégration du modèle de croissance en hauteur dominante	72
3.5.3	Méthode d'ajustement des modèles d'accroissement et de densité	74
3.5.4	Comparaison de modèles	76
3.5.5	Echantillons régionalisés et ajustement des modèles de croissance en hauteur dominante	77
3.6	Lien croissance – facteurs du milieu	78
3.6.1	Approche synchronique : relation entre niveau actuel ou récent des facteurs du milieu et paramètres du modèle de croissance	78
3.6.2	Approche historique : effet des variations dans le temps de facteurs du milieu sur la croissance	79
3.6.3	Interaction entre facteurs du milieu à leur niveau actuel ou récent et tendance à long-terme	80

1. Principe général d'étude de l'évolution de la productivité

1.1 Production, productivité : définitions

1.1.1 Production du peuplement

On entend par production du peuplement à un âge donné la quantité totale de biomasse ligneuse, ou plus couramment le volume total ligneux, formé depuis son origine, et ramené à l'hectare (par exemple en m³/ha).

La plupart du temps, on restreint l'acception de la production à sa partie commerciale, c'est à dire la fraction du volume ligneux accumulée dans les tiges. La production totale d'un peuplement à un âge donné est donc la somme du volume des tiges présentes dans le peuplement à cet âge, et de celui des tiges qui ont été extraites antérieurement, soit par l'éclaircie, soit à la suite de mortalité naturelle. On note VT ce volume (pour « volume total »).

La production du peuplement peut aussi être définie en substituant la surface terrière (G) au volume des tiges, cette dernière étant la somme des aires des sections horizontales à 1,30 m des arbres de ce peuplement, ramenée à l'hectare (m²/ha). On note alors GT la production totale en surface terrière du peuplement depuis son origine. De façon plus générique, on note maintenant P la production du peuplement ($P = VT$ ou GT).

1.1.2 Productivité du peuplement

La productivité du peuplement est le taux de production du peuplement, c'est à dire la production rapportée à l'unité de temps. On parle alors de productivité en volume (*resp.* en surface terrière) du peuplement (m³/ha/an *resp.* m²/ha/an). On peut aussi désigner la productivité par le terme d'accroissement brut, par rapport à l'accroissement net qui est la différence de volume sur pied (ou de surface terrière) dans le peuplement entre deux dates d'inventaire, et qui ne tient donc pas compte des arbres prélevés en éclaircie.

On distingue l'accroissement brut moyen, qui est la production totale du peuplement rapportée à son âge (P/age), ou l'accroissement brut courant, qu'on pourrait par exemple estimer par deux inventaires rapprochés dans le temps, en tenant compte s'il y a lieu des produits exportés ($\Delta P/\Delta t$).

Pour resituer l'accroissement auquel on s'intéresse par rapport à l'approche écosystémique, la productivité primaire nette (Net Primary Productivity ou NPP) d'un peuplement forestier serait égale à l'accroissement brut, non plus en volume mais en biomasse des tiges, auquel il faudrait ajouter l'accroissement en biomasse de l'appareil racinaire et du houppier des arbres, renouvellement du feuillage et des racines fines compris (et en supposant négligeable la productivité primaire de la strate herbacée).

1.2 Déterminisme et évolution de la production

1.2.1 Déterminisme de la production en environnement stationnaire

On se place ici dans le cadre de la théorie dendrométrique de la production des peuplements réguliers monospécifiques (Assmann, 1970 ; Houllier, 1994 ; Dhôte, 1999b).

On considère maintenant la relation fonctionnelle f_p qui relie la productivité courante $\frac{\Delta P}{\Delta t}$ du peuplement à ses déterminants endogènes ou exogènes.

Parmi les facteurs endogènes, on retient le stade de développement du peuplement (dimensions, état physiologique) souvent résumé par son âge, avec lequel varie la productivité, et noté *sd* (pour « stade de développement »). Certaines propriétés du peuplement, comme l'espèce qui le constitue ou sa structure génétique, sont implicitement contenues dans la relation f_p .

Les facteurs exogènes comptent les facteurs liés au milieu, intervenant dans les bilans énergétique, trophique et hydrique du peuplement, par exemple les conditions topographiques, la nutrition minérale ou azotée, le climat moyen... La plupart du temps, on ne cherche pas à expliciter ces facteurs, de sorte qu'ils sont résumés en un effet global, correspondant à ce qu'on appelle niveau de fertilité de la station, lequel varie donc d'un peuplement à l'autre.

L'action sylvicole peut influencer la production en modifiant le niveau de fermeture de la canopée. Elle intervient donc parmi les effets exogènes. On peut l'apprécier par un indice de densité du peuplement, noté *id*. Il est également possible que la densité du peuplement varie dans un domaine où le peuplement reste fermé. Dans ce cas, elle n'intervient pas et on s'intéresse alors à la production potentielle d'un peuplement plein (P_p). On a donc :

$$\frac{\Delta P}{\Delta t} = f_p(\text{sd, fertilité, id}) \quad [1]$$

Et :

$$\frac{\Delta P_p}{\Delta t} = f_p(\text{sd, fertilité}) \quad [1']$$

On suppose enfin que l'environnement au sens large est dans un état stable, c'est à dire que l'ensemble des déterminants exogènes est invariant au cours du temps. Certains le sont de fait, à l'image des conditions topographiques ou de la nature de la roche mère. Ces déterminants sont alors indexés par un niveau de référence :

$$\frac{\Delta P}{\Delta t} = f_p(\text{sd, fertilité}_0, \text{id}_0) \quad [2]$$

Et :

$$\frac{\Delta P_p}{\Delta t} = f_p(\text{sd, fertilité}_0) \quad [2']$$

La production totale potentielle P_p du peuplement à un instant t peut être retrouvée à partir de cette dernière relation, qu'il faut intégrer entre l'instant initial (t_0), correspondant à l'installation du

peuplement, et l'instant t . Sans rentrer dans les détails de ce calcul, on exprime alors la production totale comme une fonction de la fertilité et de l'intervalle de temps $t - t_0$, ce dernier étant mesuré par le stade de développement $sd(t)$ atteint à l'instant t :

$$P_p(t) = F_p (sd(t), \text{fertilité}_0) \quad [3]$$

1.2.2 Modification dans le temps des conditions exogènes au peuplement

Supposons maintenant que la productivité soit affectée par une tendance de long terme, et considérons que le matériel biologique reste « stable », de sorte que l'évolution de productivité soit attribuable aux variations des facteurs exogènes, en particulier à des variations au cours du temps de certaines des conditions de l'environnement (par exemple celles citées en introduction : évolution du climat ou du niveau de nutrition carbonée ou azotée). Le terme de fertilité devient alors dépendant de la date ($g_{\text{fert}}(\text{date})$), et on peut l'écrire :

$$\text{fertilité} = \text{fertilité}_0 * g_{\text{fert}}(\text{date}) \quad [4]$$

où $*$ est un opérateur générique non précisé pour le moment, avec : $\text{fertilité} = \text{fertilité}_0$ si on se place à tout instant précédant l'apparition de la tendance.

Les pratiques sylvicoles pourraient également participer à la formation de la tendance, s'il se trouvait qu'elles s'étaient intensifiées. La même formulation peut donc être retenue pour l'indice de densité, de sorte qu'on a :

$$\frac{\Delta P}{\Delta t} = f_p (sd, \text{fertilité}_0 * g_{\text{fert}}(\text{date}), id_0 * g_{id}(\text{date})) \quad [5]$$

Cette formulation n'est pas la plus générale qu'on puisse envisager. La relation f_p est en effet dépendante du matériel biologique dont est constitué le peuplement et elle traduit son aptitude à utiliser les ressources du milieu pour croître. Les modifications de l'environnement n'ont pas *a priori* uniquement trait à ces ressources, mais pourraient également venir modifier le « fonctionnement » du peuplement, traduisant un comportement interactif avec le milieu, de sorte que f_p pourrait aussi dépendre de la date (on peut songer par exemple à l'effet phytotoxique de l'ozone atmosphérique, dont la concentration s'est accrue avec l'activité industrielle). Nous reviendrons plus loin sur cet aspect, et ce qu'il impliquerait pour l'identification d'une tendance à long terme.

1.3 Approche rétrospective de la productivité du peuplement : intérêt de la hauteur dominante

Puisque le présent travail se fonde sur une approche rétrospective de la croissance, il n'est pas possible d'atteindre directement la productivité du peuplement, qui suppose une connaissance des prélèvements et de la mortalité depuis son origine.

On s'intéresse donc en premier lieu à la hauteur dominante (H_0), qui peut être atteinte par une approche rétrospective, et dont on considère depuis la formulation de la loi de Eichhorn (1904) et ses généralisations successives qu'elle est un bon indicateur de la production totale du peuplement, indépendamment des conditions de fertilité ou de sylviculture, du moins si celui-ci évolue à des densités suffisamment élevées pour qu'on n'observe pas de perte de production (production potentielle P_p d'un peuplement fermé). On admet donc une relation univoque entre ces deux quantités. Enfin, cette relation reste correcte dans un domaine climatique donné (Assmann, 1970 ; Pardé et Bouchon, 1988). Si on note f_E cette relation, on a donc à l'instant t :

$$P_p(t) = f_E (H_0(t)) \quad [6]$$

La hauteur dominante présente l'intérêt de ne pas dépendre de la densité du peuplement, donc des conditions de sylviculture, pour des gammes de densité larges (Lanner, 1985). A région et essence données, elle dépend donc principalement des conditions de fertilité, constituant en cela une mesure du potentiel de production de la station (d'où la notion d'indice de fertilité). C'est d'ailleurs ce qui justifie sa relation étroite avec la production totale du peuplement, décrite par les lois de Eichhorn, dans les conditions qui ont été énoncées.

A partir des relations [6], [3] et [4], on peut donc écrire :

$$H_0(t) = f_E^{-1} (F_p (sd(t), \text{fertilité}_0 * g_{\text{fert}}(\text{date})))$$

Soit :

$$H_0(t) = f_H (sd(t), \text{fertilité}_0 * g_{\text{fert}}(\text{date})) \quad [7]$$

En résumé, il s'agit de rechercher une tendance de long terme affectant la croissance en hauteur dominante, en considérant que cette tendance se transfère par la relation [6] à la production du peuplement.

La question qui se pose cependant, et qui a par exemple été soulevée par Spiecker (1994), consiste à se demander si cette relation f_E se conserve dans un contexte de changements de l'environnement, de même que nous l'avons mentionné pour la relation f_p . Cette question n'est pas examinée en détail dans le présent travail, et **nous faisons donc l'hypothèse que la tendance que l'on peut mettre en évidence sur la hauteur dominante s'applique directement à la productivité du peuplement.**

Sous certaines conditions, une analyse parallèle de la croissance radiale d'arbres du peuplement, bien que relativement indirecte, peut tout de même constituer une première façon d'aborder le problème, et elle fait l'objet du point suivant.

1.4 Indicateurs complémentaires de la productivité

1.4.1 Croissance radiale

Concernant le chêne, cette composante n'a pas été analysée de façon détaillée. Nous l'abordons cependant, afin de fournir un cadre général à son étude, et également parce que les résultats

acquis sur la croissance radiale du hêtre dans le secteur Nord-Est seront rapidement repris dans la partie relative à cette essence.

1.4.1.1 **Accroissement en surface terrière du peuplement**

Au contraire de la croissance en hauteur dominante, la croissance radiale d'arbres du peuplement dépend de la densité. **A partir de ce paragraphe, on considère donc un peuplement évoluant dans des conditions d'indice de densité constantes**, et en présence de changements de l'environnement. On rappelle donc qu'on a, pour la production totale du peuplement (relation [5]) :

$$\frac{\Delta P}{\Delta t} = f_p (sd, fertilité_0 * g_{fert}(date), id_0) \quad [8]$$

On explicite maintenant P comme étant la production totale en surface terrière GT, et pour la suite du raisonnement, on s'intéresse à l'accroissement **brut** en surface terrière sur une courte période. On a donc :

$$\Delta GT = f_{p,G} (sd, fertilité_{G0} * g_{fert,G}(date), id_0) \Delta t \quad [9]$$

ou *sd* et *fertilité_G* sont dépendantes du temps.

Dans ses extensions successives, la loi de Eichhorn a pu être également exprimée sous une forme mettant en relation hauteur dominante et surface terrière (Pardé et Bouchon, 1988). Bien que ce constat n'ait pas nécessairement force de loi (voir la thèse de Pinto (2006) sur le sapin dans les Vosges), cela signifie que le terme de fertilité indiqué précédemment et celui de la relation [7] recouvrent les mêmes déterminants exogènes du milieu, en conséquence de quoi l'indexation des termes de fertilité par la surface terrière peut être supprimée dans la relation précédente :

$$\Delta GT = f_{p,G} (sd, fertilité_0 * g_{fert}(date), id_0) \Delta t \quad [10]$$

Cet accroissement brut se décompose en un terme d'accroissement net, qui est la somme des d'accroissements individuels ΔG_i des arbres présents dans le peuplement **à l'issue** de la période Δt , et un second correspondant aux **accroissements individuels** des arbres prélevés en éclaircie ou morts sur pied (terme indexé par m) :

$$\Delta GT = \sum \Delta G_i + \Delta G_m \text{ avec } \Delta G_m > 0 \quad [11]$$

1.4.1.2 **Accroissement individuel en surface terrière**

De façon générale, l'accroissement en surface terrière ΔG_i d'un arbre *i* dépend de la fertilité de la station, du stade de développement du peuplement, de sa densité, et de la position sociale de l'arbre dans ce peuplement (par exemple traduite par sa taille relative dans la population des arbres du peuplement). Ces dépendances sont couramment exprimées dans une formulation de type potentiel - réducteur, le premier terme correspondant aux effets du stade de développement

et de la fertilité (arbre en situation de croissance libre), parfois exprimé en fonction de ΔGT_p , le statut social (noté s) et la densité intervenant quant à eux comme des réducteurs :

$$\Delta G_i = \text{pot}(\text{sd, fertilité}) * \text{red}(\text{id, ss}_i) \Delta t \quad [12]$$

Cette relation a été explicitée par de nombreux auteurs sous une forme multiplicative, le terme réducteur variant dans l'intervalle [0,1] (voir Dhôte, 1990 ; Franc *et al.*, 2000, et les références citées dans ces travaux). Sans trop nuire à la généralité, la relation [12] peut donc s'écrire :

$$\Delta G_i = \text{pot}(\text{sd, fertilité}) . \text{red}(\text{id, ss}_i) \Delta t \quad [13]$$

S'interroger sur la stabilité de la loi de Eichhorn dans un contexte changeant revient à s'interroger sur la stabilité de la relation [13], en l'occurrence a-t-on l'équivalence suivante ? :

$$\{\text{pot}(\text{sd, fertilité}_0) . \text{red}(\text{id}_0, \text{ss}_i)\} \circ g_{\Delta G_i}(\text{date}) \Leftrightarrow \text{pot}(\text{sd, fertilité}_0 * g_{\text{fert}}(\text{date})) . \text{red}(\text{id}_0, \text{ss}_i)$$

Il se pourrait par exemple que :

i- **le terme potentiel dépende lui-même de la date**, pour les raisons exprimées à la suite de la relation [5],

ii- **la tendance à long terme ne s'applique pas de façon homogène à tous arbres du peuplement, indépendamment de leur statut social**, auquel cas le lien multiplicatif entre potentiel et réducteur bien que généralement admis, est remis en cause. L'effet du statut social traduit le positionnement des individus dans la compétition pour des ressources du milieu. Dans la formulation potentiel - réducteur, on peut donc voir la composante liée au statut social comme étant d'abord un réducteur de la composante de fertilité du potentiel. Avec une formulation multiplicative et un effet homogène de la date, les différences de croissance absolues entre arbres de statut sociaux distincts se retrouvent amplifiées. Or on peut imaginer que ce ne soit pas le cas, à travers un exemple fictif : les dépôts atmosphériques azotés pourraient par exemple profiter davantage aux arbres de statuts sociaux inférieurs, dont l'accès aux ressources du sol permis par leur système racinaire est moindre. Ce bénéfice pourrait par suite encore être accru par l'amélioration de leur efficacité photosynthétique, dans un contexte de ressource lumineuse elle aussi réduite.

iii- **enfin, le terme réducteur pourrait lui aussi évoluer dans le temps**. Dans ce dernier cas, il est important de remarquer que l'effet du statut social peut se manifester par l'existence d'un seuil (qu'on note s dans la suite) en deçà duquel la croissance individuelle est faible à nulle (pour le hêtre et le chêne sessile, voir Dhôte, 1999a). Ces arbres dont le statut social devient peu favorable disparaissent en général rapidement, par mortalité ou éclaircie, et l'accroissement d'une partie d'entre eux constitue le terme ΔG_m (relation [11]). Dans un contexte où les ressources du milieu peuvent varier, il n'est donc pas à exclure que le seuil mentionné, donc le terme réducteur, et par suite le déterminisme de la mortalité, évoluent dans le temps.

1.4.1.3 Evolution de la croissance radiale des arbres dominants

Ces réserves émises, supposons que la relation [13] soit et reste valide au cours du temps, et que l'on puisse effectivement écrire :

$$\Delta G_i = \text{pot}_0 (\text{sd, fertilité}_0 * g_{\text{fert}}(\text{date})) \cdot \text{red}_0 (\text{id}_0, \text{ss}_i) \Delta t \quad [14]$$

Au cours de la vie d'un peuplement, on observe des évolutions de rangs sociaux, allant généralement dans le sens d'une régression. Le terme ss_i est donc susceptible de varier dans le temps.

Pour cette raison, il peut être intéressant de se concentrer sur une sous-population du peuplement, qui perdure et soit relativement stable au plan des hiérarchies sociales. C'est globalement le cas pour la population des arbres dominants (Pardé, 1981), du moins pour ceux que l'on observe à un instant donné de la vie du peuplement, dans la mesure où ils ont de bonnes chances de l'avoir toujours été (la population des arbres occupant une position dominante diminue quant à elle régulièrement au cours du temps). Or c'est précisément à cette population qu'on est susceptible de s'intéresser par une approche rétrospective (indexée par r pour « rétrospectif »). De la sorte, le réducteur de la relation [14] appliquée aux arbres dominants présents jusqu'au moment de l'échantillonnage peut être considéré comme une constante (on rappelle qu'on a fait l'hypothèse de la stabilité de l'indice id) :

$$\Delta G_{0,r} = k \cdot \text{pot}_0 (\text{sd, fertilité}_0 * g_{\text{fert}}(\text{date})) \quad [15]$$

En confrontant [10] et [15], on voit donc que la tendance à long terme que l'on pourrait identifier sur la croissance radiale d'arbres dominants est identique à celle qui peut s'appliquer à la production totale en surface terrière du peuplement.

On peut ajouter que le terme $\sum \Delta G_{0,r}$ finit de toute façon par constituer une fraction importante de l'accroissement total ΔGT à mesure que le peuplement vieillit, ce qui lui confère, au moins à des stades avancés, une certaine représentativité.

1.4.1.4 Bilan

Sous les hypothèses :

- que le concept de fertilité dans les composantes horizontales et verticales de la croissance recouvre le même déterminisme,
- que le déterminisme de l'accroissement radial individuel tel qu'il a été formulé soit stable, en particulier les fonctions potentiel et/ou réducteur et/ou leur composition dans sa formalisation,
- que le contexte sylvicole n'ait pas évolué au cours du temps :

les tendances mises en évidence sur la croissance radiale d'arbres dominants et la croissance en hauteur dominante doivent être semblables. Dans un cas contraire, on serait amené à reconsidérer une ou plusieurs des hypothèses précédentes. S'il est possible d'écarter la dernière hypothèse (évolution du contexte sylvicole), il faudrait en conclure que les seules approches

rétrospectives sont insuffisantes pour diagnostiquer une évolution de productivité à l'échelle du peuplement.

Réciproquement, faire le constat de tendances semblables ne constitue pas une preuve de l'invariance du déterminisme de la production, dans la mesure où des écarts simultanés à plusieurs des hypothèses précédentes pourraient jouer en sens opposé. Ce serait néanmoins un premier résultat allant dans ce sens.

1.4.1.5 Remarque complémentaire : agrégation des accroissements individuels et conséquence pour l'intervention de l'effet date

Nous revenons ici sur une conséquence de la validité la relation [14]. Si on considère que l'accroissement radial individuel est faible à nul pour les rangs sociaux les plus défavorables à un instant donné, ce qui se traduit par l'effet de seuil évoqué au paragraphe 1.4.1.2 (Dhôte, 1999a), la relation [11] : $\Delta GT = \sum \Delta G_i + \Delta G_m$, peut être restreinte à l'agrégation des accroissements individuels d'arbres dont la mesure du statut social par ss est supérieure à un seuil s , tout en éliminant le terme de mortalité (pour simplifier, on admet donc que les arbres prélevés en éclaircie sont parmi les moins favorisés, et ne croissent que faiblement) :

$$\Delta GT \approx \sum \Delta G_i \quad (ss_i > s) \quad [16]$$

En remplaçant les termes ΔGT et ΔG_i au moyen des relations [10] et [14], et après simplification, on obtient alors :

$$\frac{f_{P,G}(sd, fertilité_0 * g_{fert}(date), id_0)}{pot_0(sd, fertilité_0 * g_{fert}(date))} = \sum red_0(id_0, ss_i) \quad (ss_i > s) \quad [17]$$

Si l'on suppose que le réducteur reste stable au cours du temps, le premier terme doit donc lui aussi être une fonction constante de la date. On en déduit que la tendance à long terme doit pouvoir intervenir d'une façon suffisamment simple dans $f_{P,G}$ et pot_0 pour pouvoir être simplifiée. Intuitivement, cela renvoie à une intervention multiplicative de la fertilité sur les accroissements radiaux individuels et celui du peuplement.

Cette conséquence n'est d'ailleurs pas incompatible avec une formulation multiplicative de type potentiel - réducteur. Elle la généralise au contraire, en faisant intervenir un nouveau terme, qu'on pourrait qualifier de « modificateur » et plus exactement d'« augmenteur » ou d'« amplificateur » de la croissance.

1.4.2 Densité du bois

Deux raisons font l'intérêt d'une analyse de cette grandeur : elle permet d'aborder l'élargissement du diagnostic d'une évolution de productivité à la production en biomasse, et de vérifier qu'une éventuelle évolution de la qualité du matériau bois, dont la densité est une des mesures, n'est pas à redouter. Dans un contexte d'accélération de la croissance, il n'est pas infondé de se demander si la densité du bois n'aurait pas pu connaître une diminution significative (la production

« matière » ne suit pas la production en volume), comme pourraient l'indiquer, dans une mesure certes moindre, les quelques travaux que nous avons mentionnés en Introduction. C'est ce qu'on pourrait baptiser « hypothèse de l'éponge », à l'image d'une éponge qui reprendrait forme après avoir été pressée, sa densité apparente diminuant à mesure que son volume extérieur augmente (arbre plus gros au même âge sous l'effet de l'accélération de croissance).

Par une approche microdensitométrique menée sur des échantillons de bois prélevés à une hauteur donnée de l'arbre dans une direction radiale, il est possible de reconstituer le profil de densité du matériau et, en utilisant les limites de cernes, d'accéder à des valeurs de densité moyenne pour chaque accroissement annuel, à partir desquelles on peut ensuite rechercher une évolution historique.

De façon classique, les modèles de densité font intervenir un effet du stade de développement de l'arbre avec lequel la densité baisse généralement, et un effet de la largeur du cerne LC (Bergès, 1998, et Guilley, 2000, chez le chêne sessile ; Bouriaud *et al.*, 2004 chez le hêtre). Ce second effet est particulièrement net chez les essences dont le bois présente une zone initiale poreuse, et dont la proportion de bois dit de printemps ou d'été (plus fibreux, et à vaisseaux au diamètre plus faible), sous l'influence de la durée de végétation ou des conditions sylvicoles, modifie la densité globale du cerne. Un phénomène de duraminisation du bois (obstruction des vaisseaux par des composés solubles et insolubles au cours du temps) est enfin susceptible de modifier la densité d'un cerne donné avec le temps. Son apparition est aisément repérable chez le chêne sessile : elle marque la séparation entre l'aubier et le bois de cœur, et induit une augmentation marquée de densité dans ce dernier (Klumpers, 1994 ; Guilley, 2000). Les choses sont en revanche bien moins claires chez le hêtre, pour lequel une distinction entre aubier et duramen reste difficile, y compris d'un point de vue chimique, et se prête à l'idée que s'il existe, il n'apparaîtrait que très tardivement (Hillis, 1987 ; Bartelink, 1997). Cet effet se développe avec le vieillissement du cerne, dont le degré pourrait s'apprécier par le temps écoulé depuis sa formation, soit par un âge depuis le cambium. Une éventuelle tendance de long terme peut enfin venir se surimposer à ces déterminants. A cet égard, il est important de préciser que l'influence de la duraminisation est totalement confondue, dans l'effet de la date, avec la tendance que l'on recherche : l'approche rétrospective implique en effet que l'ensemble des cernes échantillonnés (quels que soit la date et l'âge de l'arbre au moment de leur formation) sont observés à une même date, qui sert de référence pour exprimer leur position depuis le cambium. Cette dernière se confond donc avec la date courante de formation du cerne. La seule façon de séparer ces effets serait de pouvoir observer un même cerne à des dates différentes, donc de mettre en œuvre des échantillonnages rétrospectifs des mêmes individus et espacés dans le temps, ce qui semble difficilement réalisable. Il faut donc garder à l'esprit qu'un effet de la date inclut celui d'une duraminisation, laquelle joue *a priori* dans le sens d'une baisse de densité avec le temps (les cernes étant de plus en plus jeunes). En résumé, en reprenant les notations déjà utilisées, et en notant D la densité moyenne du cerne, on est amené à écrire :

$$D = f_D(\text{sd}, \text{LC}) \circ g_D(\text{date}) \quad [18]$$

Puisqu'on tire profit des échantillons rétrospectifs constitués pour l'analyse de la croissance, on s'intéresse donc à la densité du cerne pour les arbres dominants du peuplement (notée D_0). La compréhension que l'on peut espérer retirer de l'approche reste donc relative à cette sous-population. Sa pertinence est à l'inverse renforcée dans une perspective de gestion, puisque cette population correspond aux individus cibles de la récolte finale. Avec cette restriction, on a donc :

$$D_0 = f_D(sd_0, \Delta R_0) \circ g_D(\text{date}) \quad [19]$$

où ΔR_0 désigne l'accroissement courant en rayon de l'arbre.

Observons enfin que l'identification d'un effet de la date à stade de développement et accroissement radial constants ne donne qu'une image partielle de l'évolution de la densité dans le temps si cet accroissement radial ΔR_0 a lui aussi évolué.

1.5 Plan d'échantillonnage et dispositif d'observation

1.5.1 Principe

Si on considère les relations [7], [15] et [19], on voit que l'identification d'une tendance historique suppose de pouvoir disposer d'observations de croissance ou de densité tout au long de la période d'intérêt, à stade de développement et niveau de fertilité de référence fixés. Etant donné l'évolution du stade de développement dans le temps, ceci n'est possible qu'avec des observations acquises sur des peuplements distincts et d'âges actuels différents, qui assurent un croisement suffisant des facteurs date et stade de développement, tout en contrôlant la fertilité.

Ces contraintes justifient qu'un dispositif d'observation fondé sur des données rétrospectives soit constitué pour l'occasion, les autres sources de données ne permettant de les vérifier que partiellement. **Le principe retenu pour cette étude repose sur la comparaison de la croissance de peuplements appartenant à des générations différentes, et associés en couples au sein desquels la fertilité stationnelle est semblable** (Hervé *et al.*, 2000). Une même démarche avait été mise en œuvre par Gilbert et Chevalier (1994) pour rechercher des tendances à long terme sur la croissance en hauteur dominante du Pin laricio dans l'Ouest de la France.

1.5.2 Séparation date – stade de développement

L'écart d'âge entre peuplements des deux générations doit être suffisant pour assurer une séparation correcte des facteurs. Il est cependant contraint, d'un côté par l'âge minimal que doivent avoir les jeunes peuplements si on veut pouvoir comparer les relations croissance – stade de développement entre générations sur une portion commune qui soit suffisamment large (on peut par exemple fixer un âge minimum de 50 ans), et de l'autre par l'âge maximal que peuvent aujourd'hui atteindre les peuplements des essences considérées. Ce dernier constitue un horizon temporel indépassable pour la reconstitution de la tendance historique recherchée, et il est à première vue tentant de rechercher des vieux peuplements les plus âgés possibles. Ce n'est cependant pas souhaitable dans la mesure où, pour être encore présents, de tels peuplements

pourraient avoir connu une histoire particulière, éloignée d'un mode courant et continu de gestion en futaie régulière, ou encore s'être développés dans des conditions stationnelles particulièrement défavorables, rendant difficile la recherche de jeunes peuplements qui leur soient appariables. Il paraît donc raisonnable de s'en tenir à un maximum défini par l'âge d'exploitabilité des essences, d'environ 150 à 180 ans pour le hêtre, et jusqu'à 200 ans pour le chêne sessile. On peut alors se fixer un écart d'âge objectif de l'ordre de 50 à 80 ans entre peuplements d'un même couple.

Il faut remarquer qu'un plan d'échantillonnage de ce type, issu de données rétrospectives, est nécessairement incomplet. On ne dispose pas en effet d'information sur ce que serait la croissance de peuplements dont le stade de développement était déjà avancé à des dates anciennes, et qui ont été exploités depuis longtemps. La structure de l'échantillonnage dans un plan âge - date est donc triangulaire (voir figure 2.1). Elle doit permettre d'identifier une tendance sur une période correspondant approximativement au siècle dernier, pour des peuplements dont l'âge est compris dans la gamme commune aux deux générations, c'est à dire au moins 50 ans.

1.5.3 Condition d'identité stationnelle

Pour que cette dernière condition soit assurée, on ne peut plus utiliser l'indice de fertilité classique, la croissance en hauteur dominante étant affectée par la tendance que l'on cherche à mettre en évidence. Il faut donc en revenir à un contrôle des facteurs du milieu, en gardant à l'esprit la formulation relative à la relation [4] : fertilité = fertilité₀ * g_{fert}(date). Pour être considérée comme identique, la fertilité des deux peuplements d'un couple doit être caractérisée par : i- un même niveau de référence, ii- une évolution semblable au cours du temps.

Certains des facteurs du milieu sont permanents et peuvent être caractérisés directement *in situ*. C'est le cas des conditions topographiques (altitude, exposition, pente), et de la nature du sol, appréciable par un examen pédologique. Pour assurer un contrôle *a priori* des variations tendanciennes des facteurs non permanents, le meilleur moyen est encore d'imposer une contrainte de proximité spatiale des deux peuplements de chaque couple. Enfin, à supposer que les deux peuplements aient été dans des conditions de fertilité de référence identiques (fertilité₀ de [4], incluant l'état initial des facteurs non permanents), leurs niveaux de fertilité actuels doivent en ce cas être proches, ce qu'on peut finalement vérifier par une comparaison des cortèges floristiques et des types d'humus actuellement observés dans les peuplements. Ces éléments seront précisés dans le détail ultérieurement.

1.5.4 Variation inter-couple du niveau de fertilité

Dans le dispositif d'observation envisagé, les conditions stationnelles sont bien entendu susceptibles de varier d'un couple à l'autre. Cela est même préférable si l'on souhaite que la tendance identifiée soit représentative d'une diversité de situations. Nous avons donc essayé de varier le plus possible les conditions de fertilité dans chaque combinaison essence/zone géographique.

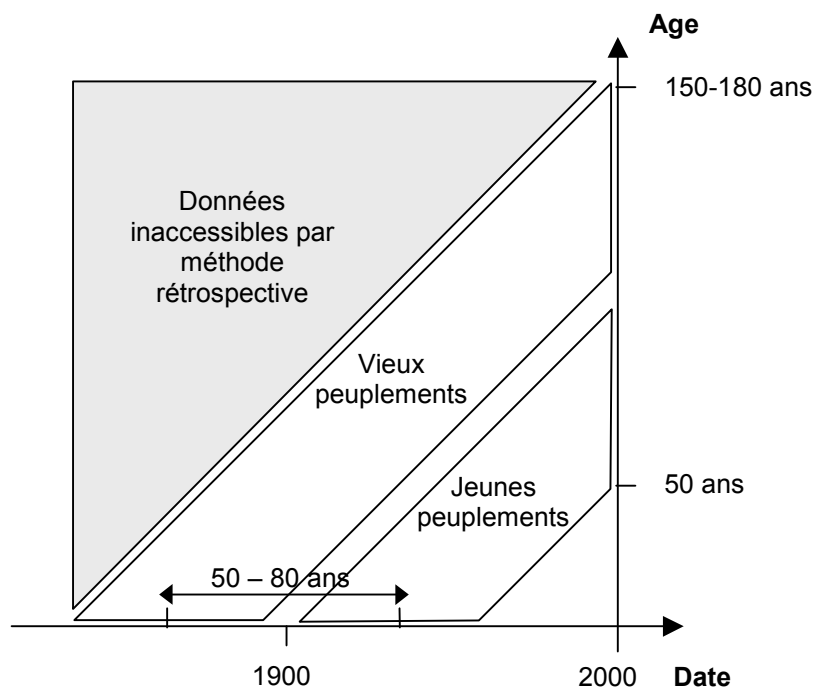


Figure 2.1 Illustration de la structure du plan d'échantillonnage dans le plan date-âge, avec les indications temporelles indiquées dans le texte.

Nous n'en avons cependant pas fait une contrainte impérative de stratification, l'objectif prioritaire du plan d'échantillonnage étant d'assurer la séparation de l'âge et de la date. Introduire une telle condition, par exemple en disposant de plusieurs couples de peuplements pour deux ou trois niveaux de fertilité bien distincts, permettrait de rechercher une éventuelle interaction entre la fertilité des stations et l'effet de la date (cette interaction est plausible si ce dernier correspond bien à des évolutions environnementales). La réalisation du plan d'expérience implique toutefois l'échantillonnage de plusieurs massifs forestiers dans chaque secteur, parfois assez éloignés, comme on le verra plus loin. Pour identifier une interaction fertilité - date sans trop d'incertitude, il faudrait donc essayer de varier les conditions de fertilité dans chaque massif, afin d'éviter toute confusion avec d'autres effets, par exemple leur histoire ou un éloignement géographique entre eux qui serait suffisant pour que les conditions de milieu n'aient pas varié à l'identique. Cela ne peut conduire qu'à une inflation démesurée du nombre de couples et du temps de prospection requis.

2. Réalisation des plans d'échantillonnage

2.1 Choix des régions et des massifs

2.1.1 Contexte

On précise à ce stade que l'analyse a été restreinte aux peuplements réguliers des forêts domaniales, ce qui permettait de garantir une antériorité et continuité de gestion que les autres régimes de propriété risquaient d'assurer dans une mesure moindre. Ces conditions sont particulièrement importantes dans le présent contexte.

Pour une large part, le choix des régions et massifs a été conditionné par les campagnes d'analyses de tiges effectuées par l'ONF en forêt domaniale, en 1993-1994 pour le chêne sessile et en 1998 pour le hêtre, et sur lesquelles nous nous sommes appuyés pour constituer nos échantillons. L'objectif de l'ONF étant d'établir des systèmes de référence pour la croissance en hauteur de ces deux essences, l'échantillonnage avait prioritairement ciblé des peuplements de stade adulte à mûr, dans des conditions de fertilité les plus variées possibles. **L'idée était alors de chercher à appairer une partie de ces vieux peuplements avec des peuplements plus jeunes pour former les couples évoqués précédemment.**

Les peuplements échantillonnés par l'ONF appartiennent pour le hêtre à trois ensembles géographiques, correspondant au Nord-Ouest, au Nord-Est et à l'Est du pays, (Normandie/Picardie et Alsace/Lorraine et Champagne-Sud/Bourgogne/Franche-Comté) dont nous n'avons retenu que les deux premiers pour l'étude de l'évolution de la productivité. Pour le chêne, cinq secteurs ont été prospectés (Alsace, Lorraine, plaine d'Allier, val de Loire et Perche), dont nous avons rassemblé les deux premiers. Un nombre objectif de couples a été assigné à chaque ensemble essence/secteur, avec pour principe d'acquérir un nombre suffisant de répétitions, et que cela reste matériellement réalisable. **On s'en est tenu aux objectifs de 15 couples par secteur pour le hêtre, et 10 couples pour le chêne, qui représentait un effort global plus conséquent.**

Pour le hêtre, les prospections ONF et LERFoB ont eu lieu de façon simultanée dans le Nord-Est du pays (1998). Les autres campagnes d'appariement ont été réalisées dans le cadre de la présente thèse. Dans le Nord-Ouest, la campagne d'appariement hêtre a été réalisée en 2003 (5 à 6 ans après la campagne ONF), avec la contrainte objectif, presque toujours vérifiée, d'appairer les vieux peuplements ONF. S'agissant du chêne, échantillonné en 2003 et 2004 (environ 10 ans après la campagne ONF), on s'est autorisé la création de nouveaux couples incluant des vieux peuplements échantillonnés pour l'occasion, pour moitié de l'effectif cible. Au sein des différentes régions échantillonnées par l'ONF, les zones géographiques retenues étaient en effet relativement étroites par comparaison au hêtre, avec un effort d'échantillonnage qui avait été porté sur un massif principal, ce qui a justifié un élargissement à d'autres massifs. Dans le tableau 2.1, nous indiquons le nombre de massifs et de peuplements initialement échantillonnés, ainsi que leur âge moyen.

Essence	Secteur	Année d'exploitation	Massifs	Peuplements	Age ¹
Hêtre	Normandie-Picardie	1998	13	32	152 (26)
	Lorraine-Alsace	1998-99	26	36	146 (23)
Chêne	Perche	1994	4	10	132 (8)
	Val de Loire	1994	2	10	174 (23)
	Allier	1993-1994	1	10	152 (29)
	Lorraine	1994	6	10	137 (21)
	Alsace	1994	7	10	166 (18)

Tableau 2.1 Caractéristiques générales des échantillons issus des campagnes ONF.

¹ En 1998 pour le hêtre et en 1994 pour le chêne. Le second chiffre correspond à l'écart-type de l'âge des peuplements.

2.1.2 Positionnement des régions échantillonnées par rapport à la ressource nationale en hêtre et chêne conduits en futaie

Le hêtre et le chêne (essence indifférenciée : sessile, pédonculé ou pubescent), pris comme essences principales des peuplements feuillus de forêt domaniale conduits en futaie, représentent respectivement 240 et 228 milliers d'hectares, soit la quasi-totalité des 472 milliers d'hectares de futaie feuillue domaniale toutes essences confondues (interrogation des données IFN, www.ifn.fr, au 10/03/2006). Cette ressource se situe pour l'essentiel dans la moitié Nord du pays. Le hêtre y représente 181 milliers d'hectares, soit 75% de la surface totale. Le chêne atteint 209 milliers d'hectares, c'est à dire un peu plus de 90% de la surface totale. Sur les figures 2.2 et 2.3, on a représenté les surfaces en futaie de hêtre ou chêne indifférencié pour l'ensemble des départements de cette zone. Y sont également localisés les peuplements échantillonnés par l'ONF. Pour le hêtre, on note une excellente correspondance entre localisation de la ressource et secteurs échantillonnés. Pour le chêne, elle est également très bonne, mais une partie de la ressource, située au nord du pays, en Ile-de-France et dans la région Centre, n'est pas prise en compte.

2.1.3 Choix de nouveaux massifs pour le chêne

Afin d'élargir les secteurs échantillonnés, on a retenu les départements déjà explorés ou limitrophes, en maximisant le critère « surface de chêne indifférencié en futaie et forêt domaniale » à partir des données IFN. On a ensuite procédé selon la démarche suivante :

- en explorant d'abord chaque département précédemment repéré au moyen de la cartographie dynamique de l'IFN disponible en ligne, ce qui permettait de repérer les massifs dans lesquels le chêne en futaie y était abondant ou majoritaire,
- en identifiant ensuite le nom et en vérifiant le caractère domanial de ces massifs candidats par confrontation aux cartes Michelin © à l'échelle 1/200000°.

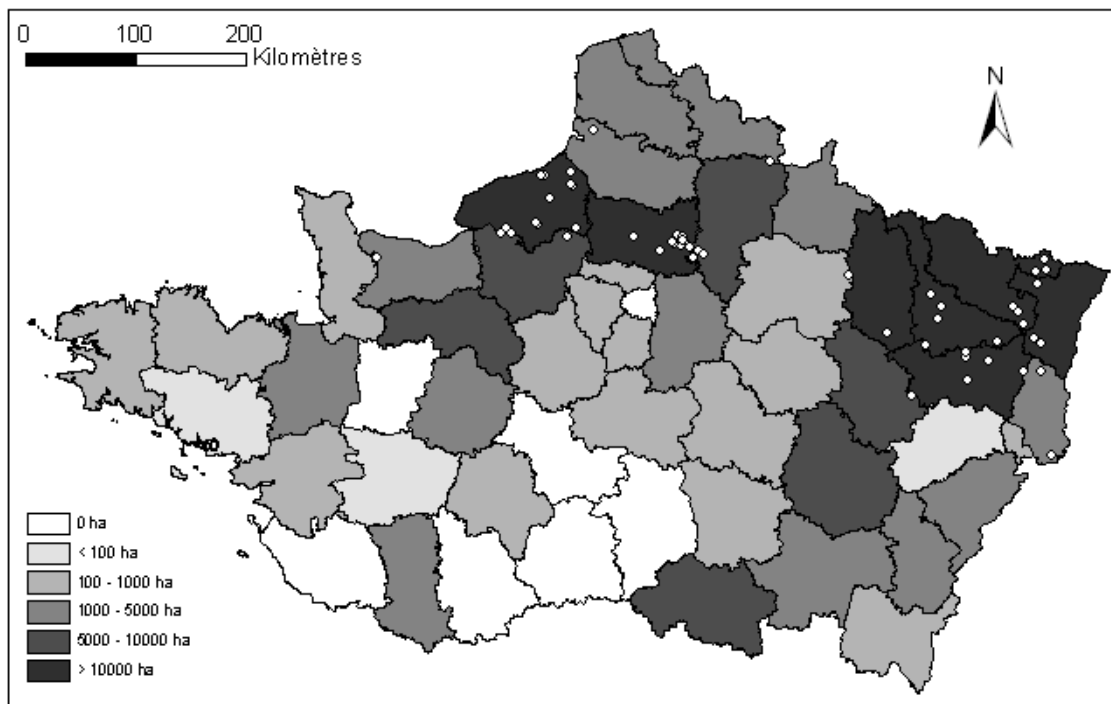


Figure 2.2 Relation entre la ressource en hêtre, conduit en régime de futaie régulière en forêt domaniale dans la moitié Nord du pays, et la localisation des peuplements échantillonnés par l'ONF. Les surfaces sont données en hectares par département (source : www.ifn.fr).

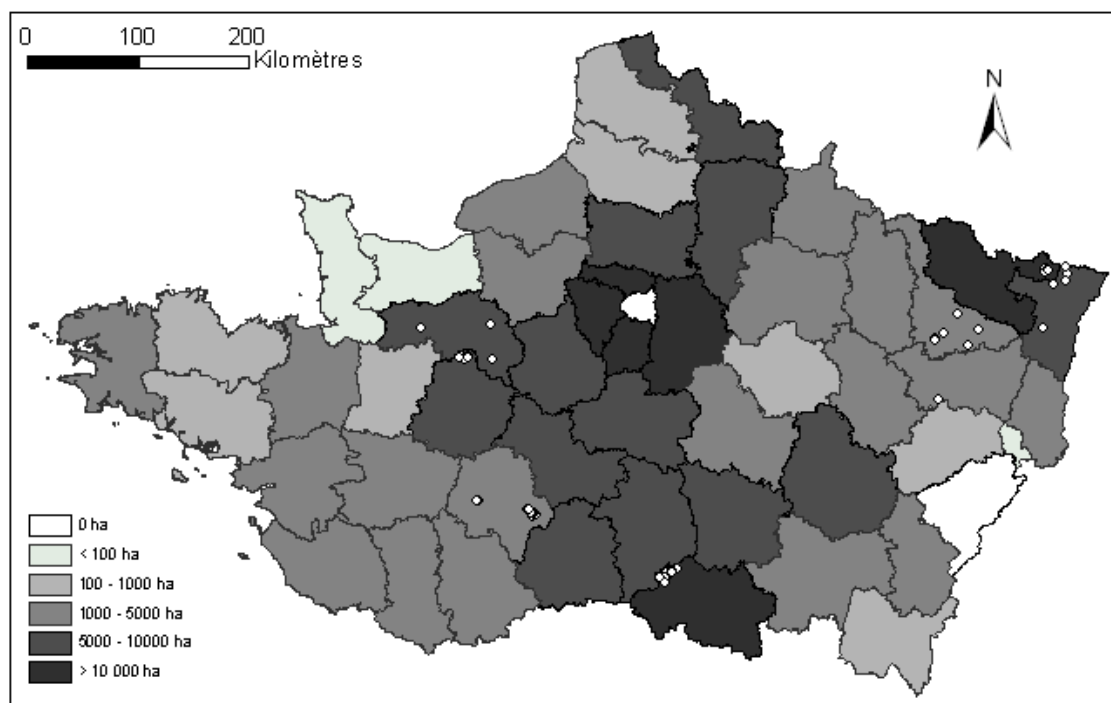


Figure 2.3 Relation entre la ressource en chêne d'essence indifférenciée, conduit en régime de futaie régulière en forêt domaniale dans la moitié Nord du pays, et la localisation des peuplements échantillonnés par l'ONF. Les surfaces sont données en hectares par département (source : www.ifn.fr).

2.2 Méthode de prospection et de choix des couples de peuplements

2.2.1 Relocalisation des peuplements échantillonnés par l'ONF

La démarche d'appariement supposait au préalable de relocaliser précisément les peuplements échantillonnés 5 ou 10 ans auparavant. Ces derniers ont été documentés de façon relativement précise, si bien qu'on disposait au minimum de l'information parcellaire, souvent accompagnée d'un croquis situant l'emplacement de la placette installée pour l'occasion.

Pour les hêtraies du Nord-Ouest, la prospection a pu être avantageusement précédée d'une visite des peuplements, en présence d'une personne ayant participé audit échantillonnage. L'ensemble des placettes a été retrouvé, parfois aisément lorsqu'on parvenait à identifier le groupe de souches des arbres qui avaient été exploités 5 ans plus tôt, et dont l'état de conservation ne prêtait pas au doute.

Cette démarche n'a pu être répétée pour le chêne. Dans ce cas, la visite des vieux peuplements, pour lesquels nous avons également une indication écrite des parcelles et parfois de l'emplacement, s'est déroulée en parallèle à la recherche de couples. A 10 ans d'intervalle, l'identification des groupes de souches était cependant moins évidente, et il n'a pas été possible de localiser précisément toutes les placettes. On retenait alors le site qui paraissait le plus probable.

2.2.2 Repérage de couples « candidats »

Pour le hêtre dans le Nord-Est, cette recherche s'est fondée sur un repérage à vue des peuplements qui paraissaient présenter une différence d'âge satisfaisant à nos critères, étant entendu que cette différence n'a pu être vérifiée qu'*a posteriori*. (par exemple, il n'a pas été réalisé de sondage à la tarière).

Pour le hêtre dans le Nord-Ouest et pour le chêne dans toutes les régions, on s'est doté pour chaque massif des cartes topographiques au 1/25000^e éditées par l'IGN, et de documents cartographiques de gestion, systématiquement délivrés à notre demande par les agences ou Unités Territoriales de l'ONF. Ces documents comportaient toujours une carte des peuplements (essences, structures et âge des peuplements, par classes de 20 ou 30 ans) et quand elle était disponible, d'une carte des types stationnels. En confrontant ces informations, on a pu établir par avance des listes de couples candidats, prioritairement visités à notre passage dans ces massifs. Il est également arrivé que des couples répondant à nos critères nous soient proposés par les Unités Territoriales. Cette méthode de pré-repérage s'est parfois avérée moins fructueuse que prévu, auquel cas on procédait alors par repérage à vue, en sillonnant le massif.

Pour le chêne, on a de plus consulté pour chaque massif les cartes géologiques au 1/50000^e éditées par le BRGM, dont les contours des grandes unités géologiques ont été reportés sur les cartes topographiques de l'IGN, ceci afin d'affiner la liste des couples candidats.

2.2.3 Choix des couples

Les couples visités ont été retenus quand ils semblaient satisfaire à la condition d'identité stationnelle.

Pour le hêtre dans le Nord-Est, cette condition a été assurée en imposant aux peuplements d'un même couple (Hervé *et al.*, 2000) :

- d'être à proximité dans la même forêt (en pratique, distants en moyenne de 100 à 200 m, jamais à plus de 500 m, et à l'idéal voisins),
- d'être dans les mêmes conditions topographiques,
- de présenter le même cortège floristique et le même type d'humus,
- d'être installés sur un même type de sol.

Pour le hêtre dans le Nord-Ouest, la même règle a été adoptée, mais la contrainte d'appariement des peuplements ONF que l'on s'était fixée a parfois conduit à faire entorse à la condition d'une forte proximité géographique dans le massif. **Pour cette région, on a cependant effectué a posteriori une série de vérifications approfondies de la condition d'identité stationnelle, avec un objectif de validation de la méthode mise en œuvre sur le terrain pour le choix des couples.** On a donc procédé à un relevé phytoécologique exhaustif pour chaque peuplement des couples retenus, incluant un relevé floristique réalisé en période estivale lors d'un retour sur les placettes, afin d'obtenir une prédiction de descripteurs du milieu par les valeurs indicatrices de la flore (Gégout *et al.*, 2003), puis une description et un prélèvement systématique des différents horizons pédologiques, à une profondeur minimale de 50 à 60cm. Ces prélèvements ont donné lieu à des analyses de sol portant sur la granulométrie et des indicateurs d'acidité et de nutrition minérale, azotée et phosphorée (nous y reviendrons plus loin).

Notre démarche a été moins systématique pour le chêne, ce qui tient à plusieurs raisons :

- comme on le verra, la vérification précédente a permis d'accorder un bon degré de confiance à la méthode de choix des couples,
- la condition de proximité spatiale des peuplements a pu être vérifiée beaucoup plus aisément, puisque on s'est donné la possibilité d'établir de nouveaux couples, dans des situations souvent très favorables (peuplements voisins),
- enfin, la réalisation d'analyses de sol n'a pas été systématique, car elle aurait représenté un coût important pour cet échantillon. Exception faite du secteur Lorraine/Alsace, et à chaque fois que nous avons un doute éventuel sur la qualité d'un appariement dans les autres secteurs, nous avons donc restreint les prélèvements d'horizons pédologiques à un seul des deux peuplements, souvent le plus ancien.

2.3 Echantillonnage de la population des arbres dominants

La population des arbres dominants d'un peuplement observé à un moment donné est définie en France comme l'ensemble des 100 plus gros arbres à l'hectare, au sens de la circonférence à 1,30m. D'après Matèrn (1975), on peut espérer un échantillonnage sans biais de cette population

si l'on retient les $n-1$ plus gros arbres d'une placette de n ares, avec n généralement faible (ce résultat se fonde sur une distribution purement aléatoire des individus dans l'espace et une répartition régulière des hauteurs dans la population, voir aussi Duplat, 1982). Le protocole devenu courant en France, et qui a en l'occurrence été mis en œuvre pour la constitution des échantillons ONF, en découle et consiste à échantillonner les 5 plus gros arbres d'une placette circulaire de 6 ares. Afin d'alléger la procédure, ne sont conservés que les arbres de rang 1, 3 et 5. Pour chaque peuplement, l'emplacement de la placette a été choisi après inspection de la parcelle, de façon à l'installer dans une zone non perturbée, où l'on ait notamment une bonne fermeture du couvert. Les arbres appartenant à la placette ont été repérés par une reconnaissance circulaire à l'aide d'un télémètre, et on a procédé à un inventaire exhaustif des circonférences à 1,30 m, à l'aide d'un mètre ruban. Il est arrivé que l'on déroge à la règle des rangs 1-3-5, quand un arbre semblait préexister au peuplement (2-3-5) ou s'il s'agissait de sujets de premier intérêt dans des peuplements très âgés (2-4, pour deux peuplements de chêne).

2.4 Prélèvement du matériel expérimental

2.4.1 Croissance en hauteur – analyses de tiges

Pour chacun des arbres échantillons abattus, les positions des découpes ont été progressivement marquées sur la grume à l'aide d'un décamètre et consignées, jusqu'à la mesure de la hauteur totale. Une première rondelle a systématiquement été découpée à 0,30 m du sol. La seconde rondelle a été prélevée à 1,30 m chez le hêtre et à 4,30 m chez le chêne. Les rondelles suivantes ont été prises à des hauteurs précisément mesurées, tous les 4 m environ dans la partie commerciale de la tige quand il s'agissait de vieux arbres, puis tous les 2 m au delà. Ce dernier critère s'est également appliqué aux arbres de la jeune génération, sur toute la longueur de la tige.

2.4.2 Croissance radiale et densitométrie – rondelles analysées

Les mesures de croissance radiale ont été effectuées sur la rondelle de niveau 1,30 m pour le hêtre dans le seul secteur Nord-Est (dans le secteur Nord-Ouest, la croissance radiale des vieux peuplements échantillonnés en 1998 n'avait pas été l'objet de mesures), et sur celle située à 4,30 m pour le chêne, dans l'ensemble des régions d'étude. Pour le hêtre dans le secteur Nord-Est, les données microdensitométriques ont été acquises sur la rondelle à 1,30 m également.

2.5 Acquisition des données de croissance et densitométriques

2.5.1 Hauteur dominante du peuplement

2.5.1.1 Comptages de cernes

Les comptages de cernes ont été effectués dans des conditions de laboratoire, ce qui a nécessité le transport des rondelles issues des analyses de tiges. Pour le hêtre dont les cernes sont moins marqués que sur le chêne, les comptages de cernes peuvent en effet s'avérer délicats (problèmes

de faux cernes ou de cernes manquants). Chaque rondelle a été passée au rabot puis au scalpel et marquée à la craie, les cernes étant décomptés à la loupe binoculaire sur au moins deux rayons, voire en examinant tout un secteur si nécessaire. Les comptages de cernes relatifs aux vieux peuplements de chêne échantillonnés par l'ONF ont été effectués dans des conditions proches (Duplat et Tran-Ha, 1997). Une partie de ces rondelles a de plus donné lieu à une vérification des comptages au laboratoire de dendrométrie de Champenoux, qui a confirmé la bonne précision des mesures (*id.*).

2.5.1.2 Reconstitution de la croissance en hauteur individuelle

Pour chaque section i d'un arbre (numérotée de façon croissante avec la hauteur, la rondelle 0,30 m étant d'indice nul, et la mesure finale d'indice k), on dispose d'un couple $[h_i, n_i]$ où h_i représente la hauteur de la découpe et n_i le nombre de cernes qu'elle comprend. L'âge de l'arbre est défini à partir d'une origine fixée à 0,30 m (l'âge final est donc égal au nombre de cernes n_0 comptés sur cette première rondelle). On peut ensuite attribuer un âge et une date auxquels la hauteur de chaque section a été atteinte, à savoir :

$$\text{age}_i = \text{age}_{i-1} + n_i - n_{i-1} \text{ avec } \text{age}_0 = 0 \quad \text{et} \quad \text{date}_i = \text{date}_{\text{exploitation}} - n_i + 1 \quad (\text{voir figure 2.4}).$$

A l'exception de la hauteur totale de l'arbre qui est atteinte à la fin de la saison de végétation précédent l'abattage, les découpes se positionnent presque toujours à l'intérieur d'un accroissement annuel, et la hauteur de chaque section est en réalité dépassée à la fin de la saison de végétation courante, ce qui induit une légère sous-estimation de la hauteur réelle.

Il existe différentes méthodes de correction de ce biais, dont la plupart se fondent sur une majoration de chaque hauteur, fonction de la vitesse de croissance estimée avec la section suivante (Dyer et Bailey, 1987). Une des plus efficaces est la méthode de Carmean (1972, soumise à analyse comparative dans Dyer et Bailey). Elle consiste à ajouter un demi-accroissement annuel en hauteur, tel qu'estimé avec la section suivante. Plus récemment, une méthode faisant appel à des proportions d'accroissements radiaux mesurés sur chaque section a également été proposée (Kariuki, 2002), et ne présente d'intérêt que si on recherche une précision assez fine.

Nous avons utilisé la méthode suggérée par Duplat et Tran-ha (1997), qui consiste à ne pas corriger les hauteurs, en remarquant (ainsi que l'a fait Carmean) qu'à l'exception de la hauteur finale, elles sont toutes atteintes en moyenne en milieu de saison, l'accroissement $h_{i+1} - h_i$ s'étant effectué en moyenne sur $n_{i+1} - n_i$ années. Pour le dernier couple ($h_k, n_k = 0$), on ajoute en revanche 0,5 cerne, ce qui revient à retrancher 0,5 ans à l'âge final du peuplement. Nous avons souhaité maintenir une date entière pour chaque hauteur courante, et nous avons donc majoré la date d'exploitation de 0,5 ans.

2.5.1.3 Reconstitution de la croissance en hauteur dominante du peuplement

La hauteur dominante du peuplement étant par définition la hauteur moyenne des arbres dominants, on calcule pour chaque placette **une courbe de croissance moyenne à partir des trois**

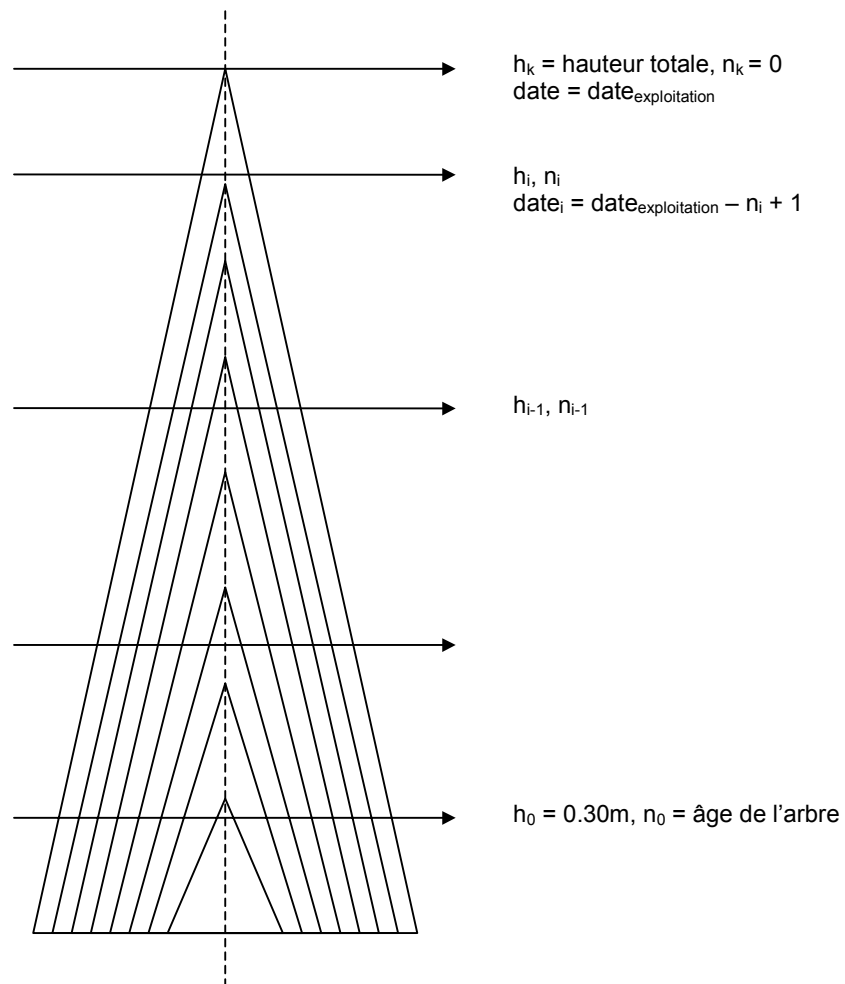


Figure 2.4 Schéma d'interprétation d'une analyse de tige (voir texte pour le sens des notations).

courbes individuelles, dont nous admettons qu'elle représente la croissance en hauteur dominante du peuplement tout au long de leur développement (discuté au paragraphe 2.5.3).

Un intérêt du protocole d'échantillonnage mis en œuvre est qu'en disposant de trois courbes individuelles, il est possible de repérer des individus dont la croissance présente une singularité ou une particularité et de les écarter pour le calcul de la courbe moyenne, beaucoup plus aisément que si on ne disposait que de deux courbes. Une situation typique est celle des arbres préexistants (décalage horizontal d'une courbe), ou plus rarement d'accidents ponctuels qui laissent songer à des bris de houppier (décalage vertical). Enfin dans certains cas, on peut y lire des éléments relatifs à la régénération ou à l'histoire sylvicole du peuplement, dont l'interprétation est parfois délicate (voir cas du chêne).

Les individus n'étant pas tous strictement de même âge, il n'y a pas équivalence pour le calcul de la courbe moyenne entre un alignement des courbes selon l'âge ou la date. Nous avons opté pour cette dernière solution, ce qui permet d'attribuer une date précise à chaque hauteur moyenne calculée, et de respecter la concordance temporelle du développement de ces arbres. Ce faisant, la notion d'âge du peuplement ne s'impose plus, et doit être redéfinie.

Pour choisir les points qui définissent la courbe de croissance moyenne, nous n'avons pas opté pour une règle systématique (par exemple un point tous les 5 ou 10 ans), mais qui tienne compte le mieux possible de la répartition des vraies mesures dans le temps. Dans un cas ou dans l'autre, il est rare de disposer de trois mesures de hauteur à une même date, exception faite de la hauteur finale, mesurée à la date d'abattage, et toujours conservée. On a donc nécessairement recours à une procédure d'interpolation de la hauteur entre les points mesurés, dont la plus simple est linéaire. Les courbes de croissance en hauteur étant généralement concaves, l'interpolation linéaire conduit en moyenne à sous-estimer légèrement la hauteur calculée aux dates intermédiaires. Pour cette raison, nous avons systématiquement retenu les points pour lesquels on disposait de deux vraies mesures de hauteur (ce qui peut survenir jusqu'à 4 ou 5 fois dans les meilleurs cas), que nous avons complétés par des points secondaires présentant une vraie mesure. De façon générale, cette procédure suffisait à atteindre notre objectif de disposer d'accroissements d'une dizaine d'années environ (de 7 à 15 ans). C'est donc très rarement que nous avons dû faire intervenir des points sans vraie mesure. Nous avons également veillé à proscrire toute redondance, c'est à dire à ne pas retenir deux points successifs situés dans un intervalle de temps où n'intervient pas de vraie mesure. Le principe de reconstitution de la courbe de croissance en hauteur dominante est illustré sur la figure 2.5.

Pour calculer ces courbes moyennes, nous avons développé une procédure semi-automatique en deux étapes. La première consiste à interpoler toutes les courbes de croissance à une résolution annuelle, puis à les aligner par date pour chaque placette. La procédure est répétée une seconde fois en ne faisant apparaître que les mesures vraies. Dans une seconde étape manuelle, on procède à une lecture parallèle de ces deux tableaux, où les points sont choisis selon les principes indiqués auparavant, ce qui induit le calcul des hauteurs moyennes arithmétiques en chaque point. Pour chaque placette, le point initial de la courbe a été fixé à la seconde des trois découpes à 0,30m, l'âge du peuplement étant défini comme l'âge médian des trois arbres, et la date

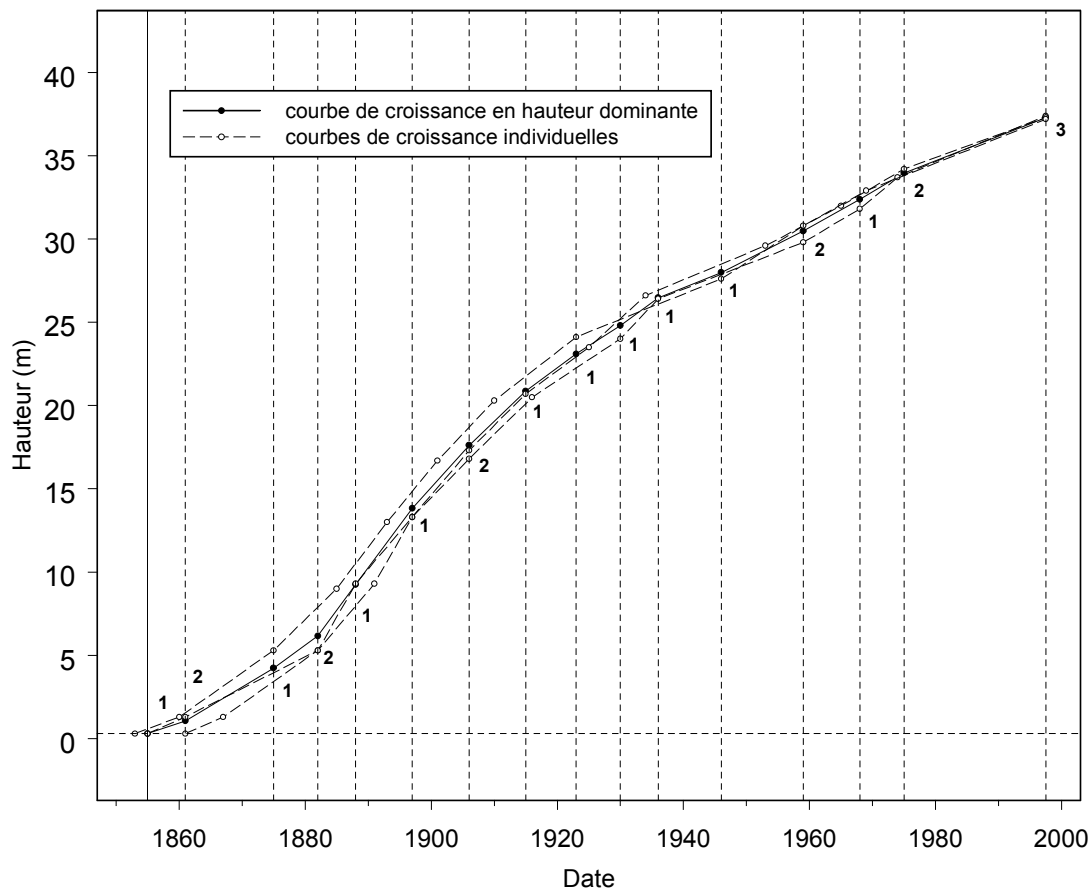


Figure 2.5 Exemple de reconstitution par analyse de tige de la courbe de croissance en hauteur dominante du peuplement (hêtraie en Forêt Verte, Seine-Maritime - 76).

Les trois courbes individuelles sont alignées suivant la date. Les traits verticaux indiquent les dates choisies pour le calcul de la hauteur dominante (moyenne des hauteurs des 3 arbres). Les chiffres indiquent le nombre de vraies mesures disponibles à ces dates. La médiane des trois dates originelles à 0,30m définit la date de naissance du peuplement (trait plein vertical).

correspondante devenant la date de naissance du peuplement. On ne peut calculer directement de moyenne en ce point, puisque pour au plus une des courbes individuelles, la hauteur de 0,30 m est atteinte à une date postérieure. Pour cette courbe, on extrapole donc une hauteur à l'âge médian, fixée à 0 quand elle est négative. Cette contrainte sur le point initial de la courbe n'est cependant pas gênante, dans la mesure où l'accroissement commençant à 0,30 m n'a pas été retenu pour l'ajustement des modèles. Pour le hêtre, les courbes commencent donc à 1,30 m. On aurait pu davantage hésiter pour le chêne, pour lequel la seconde découpe est plus lointaine (4,30 m). Dans la section relative à cette essence, nous verrons que d'autres raisons nous ont également conduits à éliminer ce premier accroissement.

2.5.2 Rayon dominant du peuplement

2.5.2.1 Lectures de cernes

Sur chaque rondelle, 4 rayons disposés selon 2 axes orthogonaux centrés sur la moelle ont été repérés, puis planés au ciseau à bois, et passés à la craie. Les cernes ont été lus sur un banc optique avec une précision au 1/100^e de millimètre. Il n'a pas été effectué d'interdatation au sens strict du terme. Les problèmes de cernes manquants ou de faux cernes (essentiellement sur le hêtre) ont pu être résolus en repérant progressivement des années caractéristiques utilisées comme contrôle, et par un examen de l'ensemble de la rondelle, jusqu'à obtenir un accord sur les 4 rayons. Disposer de sections radiales complètes est à cet égard un grand avantage, en comparaison à des prélèvements de carottes. Enfin, nous faisons observer que cette phase de vérification, essentielle quand il s'agit de corrélérer des accroissements et séries annuelles, par exemple climatiques, prend une dimension plus secondaire quand il s'agit de rechercher une évolution tendancielle de croissance.

2.5.2.2 Reconstitution de la croissance radiale individuelle

Le dernier cerne observé correspondant à la saison de végétation précédant l'abattage, chaque accroissement est successivement daté. On lui attribue également un âge cambial (âge compté depuis la moelle à la hauteur de lecture). Afin de former une série unique d'accroissements radiaux pour chaque arbre, on a calculé la moyenne quadratique année par année des 4 séries de rayons alignées par date (ce qui est ici équivalent à un alignement par âge). En procédant de la sorte, on calcule à toute date le rayon équivalent d'une section circulaire fictive de surface identique à celle de la section réelle, telle qu'elle peut être approximée à partir des 4 rayons orthogonaux.

2.5.2.3 Reconstitution de la croissance radiale dominante

De même que pour la croissance en hauteur, on calcule ensuite pour chaque placette une courbe moyenne de croissance radiale, sensée représenter la croissance radiale dominante du peuplement. La définition du diamètre dominant, outre qu'il est une moyenne des diamètres des 100 plus gros

arbres à l'hectare, est moins stricte sur la nature de la moyenne à utiliser. La définition proposée par Pardé et Bouchon (1988) fait intervenir le diamètre quadratique moyen. Les estimateurs du diamètre dominant testés par Pierrat *et al.* (1995) sont en revanche définis comme des combinaisons linéaires des diamètres échantillonnés, parmi lesquels la moyenne arithmétique, que nous avons retenue.

La procédure de calcul de la courbe moyenne est rendue plus aisée que sur la hauteur, du fait de la résolution annuelle des accroissements. Les 3 séries individuelles de rayons annuels sont calées par date et moyennées. L'âge médian à hauteur de lecture définit l'âge du peuplement, et chaque série d'accroissements a été définie à partir de la date où 3 valeurs de rayon sont disponibles. Les accroissements annuels en largeur de cerne sont enfin calculés par différence des valeurs successives de rayon. Les âges définis pour la croissance en hauteur et croissance radiale sont différents. Cela importe peu, dans la mesure où les deux types d'accroissements sont précisément datés et peuvent être synchronisés de façon cohérente.

2.5.3 Représentativité des trajectoires de la croissance obtenues par reconstitution rétrospective

2.5.3.1 Nature du biais et conséquences possibles

On peut s'interroger sur la représentativité des trajectoires de croissance en hauteur et en diamètre dominants, telles qu'on les reconstitue par une approche rétrospective, en particulier sous l'angle de la stabilité de la population des arbres dominants au cours de la vie du peuplement. Si la condition de dominance des arbres échantillonnés est bien vérifiée au moment de l'échantillonnage, nous ne pouvons pas en être aussi sûrs pour des dates antérieures. On considère généralement que la règle est à une conservation des rangs sociaux (Pardé, 1981 ; Dhôte, 1999a), de sorte que les arbres dominants échantillonnés à un instant donné ont de bonnes chances d'avoir toujours occupé ce rang. Au delà de cette règle, il faut cependant redouter un phénomène de promotion sociale, susceptible de jouer dans le sens d'une sous-estimation de la hauteur ou du diamètre dominants à des âges précoces du peuplement, et à une surestimation de la pente de la trajectoire, donc de la vitesse de croissance au cours du temps.

Observons que ce biais affecte potentiellement les deux générations de peuplements que nous comparons dans la présente étude. C'est donc la forme des courbes de croissance, plus que la différence de croissance qu'on met en évidence, qui risque *a priori* d'être affectée par le phénomène. A condition toutefois que le stade de développement du peuplement auquel on échantillonne la croissance, nécessairement différent entre ces deux générations, ne coïncide pas avec une expression elle aussi différente de ce biais. En d'autres termes, la question est également de savoir si le phénomène de promotion sociale persiste tout au long de la vie du peuplement, ou s'il se manifeste davantage à certaines phases de son développement.

2.5.3.2 Un biais probablement restreint

La définition de la population dominante à laquelle nous avons fait référence est fondée sur les arbres de plus gros diamètre. Elle désigne une population qui se conserve probablement plus que si elle portait sur les arbres les plus hauts, car on évite ainsi les comportements opportunistes d'arbres qui auraient pu profiter d'ouvertures locales et ponctuelles de la canopée pour rejoindre la strate dominante du peuplement, mais qui se trahissent par ailleurs par un diamètre plus faible. Le biais n'est pas nécessairement aussi prégnant dans les deux composantes de la croissance. Pour un peuplement équienne considéré à un moment donné, la relation diamètre - hauteur se caractérise par un pallier pour les valeurs de diamètres élevées (Pardé et Bouchon, 1988 ; Dhôte et de Hercé, 1994). Ce pallier correspond à la hauteur des individus occupant la canopée, dont les arbres codominants peuvent faire partie, et que l'on essaie justement d'atteindre à travers le concept de hauteur dominante. A condition que les promotions sociales ne se fassent pas à partir de rangs trop faibles (et quitte à ce que de telles promotions surviennent, il paraît logique qu'elles concernent prioritairement les statuts les plus favorables), par exemple que des arbres codominants acquièrent un statut de dominant, leur effet sur la croissance en hauteur dominante ne peut être qu'atténué. A l'inverse, l'existence et la largeur de ce pallier suggèrent qu'un arbre pourrait se maintenir dans la population dominante tout en connaissant une trajectoire « plus libre » sur la croissance radiale, donc plus propice à générer un biais de reconstitution de la croissance.

La caractérisation de ce biais a fait l'objet de quelques travaux, à partir d'inventaires successifs menés dans des placettes permanentes, ou en réalisant un échantillonnage rétrospectif exhaustif de la croissance des arbres d'un peuplement. Sur la croissance radiale, Cherubini *et al.* (1998) à partir de données rétrospectives, et Dhôte et Dupouey (2000) à partir de placettes permanentes, ont conclu à la réalité de son existence. Dans cette seconde étude (hêtre en futaie régulière), il était de plus possible de caractériser les dimensions des dominants finaux relativement à celles des dominants courants, à plusieurs dates dans le passé. Si on observe que la circonférence relative des dominants finaux diminue progressivement à mesure qu'on remonte dans le temps, cette baisse reste faible et traduit la proximité sociale des arbres promus. Ces auteurs ont par ailleurs montré que ce type de promotion ne s'accompagnait pas d'un gain significatif sur la vitesse de croissance. Il semble enfin que ce phénomène de progression sociale soit moins prononcé dans les peuplements denses (Pardé, 1981 ; Dhôte et Dupouey, 2000), ce qu'explique un régime d'éclaircies offrant moins d'opportunités individuelles. A cet égard, la tradition de conduite relativement serrée des peuplements réguliers dans notre pays joue dans un sens favorable. Sur la croissance en hauteur dominante, il existe aussi quelques études, dont le caractère décisif reste cependant limité (Magnussen et Penner, 1996 ; Raulier *et al.*, 2003). Dans chaque cas, on retrouve le principe similaire d'une comparaison de courbes de hauteur dominante construites d'après les inventaires de placettes permanentes et par des analyses de tiges. Ces deux études concluent également à des différences de trajectoires. Il faut reprocher à la première d'entre elles de définir la population dominante par un critère de hauteur qui la rend moins stable.

La seconde ne concerne que de très jeunes placettes permanentes, où les peuplements ne sont ni équiennes ni monospécifiques, et de surface de surcroît très faible (400m²).

En conclusion, la condition de dominance des arbres échantillonnés à un moment donné n'est pas nécessairement vérifiée quand on remonte dans le temps, mais **le biais que les promotions sociales engendrent est probablement faible, a fortiori sur la hauteur dominante. Il ne semble pas de nature à remettre en cause les tendances que l'on pourrait identifier. Au contraire, à supposer que les progressions de statut social perdurent au long de la vie du peuplement (comme cela semble être le cas du point de vue de la croissance radiale), il conduirait à surestimer davantage la vitesse de croissance dans les vieux peuplements, la tendance détectée étant alors atténuée par rapport à son niveau réel.**

2.5.4 Données microdensitométriques

2.5.4.1 Mesures

Les mesures microdensitométriques ont été réalisées sur les rondelles de l'échantillon hêtre du Nord-Est ayant servi de support aux lectures de cernes (à 1,30 m). Un certain nombre de rondelles, qui se trouvaient en mauvais état de conservation au moment de leur traitement, ont été écartées (dont un couple de peuplements). En règle générale, deux barreaux de 2 mm d'épaisseur ont été prélevés selon deux rayons diamétralement opposés et d'orientation aléatoire, indépendamment des rayons de lecture des largeurs de cernes. Certaines rondelles en moindre état de conservation n'ont fourni qu'un barreau. Ils ont été placés sur film radiographique et irradiés par un rayonnement X selon la procédure décrite par Polge et Nicholls (1972). La densité ainsi atteinte est une densité à l'état sec à l'air (12% d'humidité).

Les radiographies ont été scannées à une résolution de 1000 dpi, conférant un pas de mesure de 25 µm dans la direction radiale. La méthode d'acquisition et de correction des données densitométriques a été décrite de façon complète dans Mothe *et al.* (1998). Les accroissements annuels sont d'abord délimités. Chaque cerne, selon sa largeur, est alors décrit par un nombre variable de mesures sur lequel la densité moyenne du cerne est calculée. Les mesures sont en réalité effectuées selon plusieurs profils radiaux parallèles rapprochés sur chaque barreau, conduisant à une nouvelle valeur moyenne. Pour atténuer les erreurs de mesure dues à la variation de composition atomique du bois par rapport à une composition de référence, requise pour le calcul de la densité, on procède à une mesure gravimétrique de la densité du barreau (D_g), rapportée à la moyenne de l'ensemble des mesures de microdensité du barreau (D_m). Les valeurs de densité moyenne par cerne sont alors multipliées par le ratio D_g / D_m .

Le produit du nombre et du pas de mesure conduit aussi à une mesure de la largeur de cerne. A chaque arbre correspondent donc deux profils de densité moyenne et de largeur de cerne.

2.5.4.2 Synchronisation des cernes

Nous disposons également du profil de largeurs de cernes obtenu lors des lectures de cernes. Ce dernier profil a été considéré comme profil de référence dans la phase suivante où nous avons

testé la synchronisation des 3 profils de largeur de cerne. Plusieurs configurations se sont alors présentées : i- dans la grande majorité des cas, les 3 profils étaient en phase, ii- les deux profils opposés n'étaient pas entièrement en phase, mais l'un des deux était en phase avec le profil de référence et l'erreur, ponctuelle, était facilement détectée, ce qui était le cas le plus fréquent. Il est arrivé qu'aucun des deux profils ne soit en phase avec le profil de référence. Dans ce cas, plusieurs contradictions étaient identifiées, et les deux profils pouvaient être modifiés en conséquence, iii- dans un cas enfin, les deux profils étaient en phase, mais en désaccord avec le profil de référence. L'erreur a pu être facilement corrigée.

Les modifications ainsi réalisées ont uniquement trait à la synchronisation, étant entendu que des erreurs de délimitation de cernes lors des mesures densitométriques peuvent par ailleurs conduire localement à une mesure faussée de la densité et de la largeur de cerne.

2.5.4.3 Séries de données densitométriques

Afin de disposer d'un profil unique de densité et de largeur de cerne par arbre, les deux séries de valeurs relatives à chaque barreau ont été moyennées cerne à cerne, sauf évidemment lorsqu'un unique barreau par rondelle était disponible.

La densité du bois est un caractère connu pour sa grande variabilité entre individus (voir par exemple les travaux français de Degron et Nepveu (1996), Guilley *et al.* (1999), sur le chêne sessile, et Bouriaud (2004), sur le hêtre). Sur un jeu de données ayant une organisation hiérarchique à plusieurs niveaux (structure du peuplement, fertilité, région, peuplement, arbre, hauteur dans l'arbre, direction radiale), Le Moguedec *et al.* (2002) ont montré qu'à largeur de cerne et âge cambial fixés, la plus grande part de la variabilité de la densité du chêne sessile se situait au niveau de l'arbre. L'idée a été de tenir compte de cette réalité et d'en estimer l'importance. **Au contraire des données de croissance, nous n'avons donc pas calculé de série densitométrique moyenne par peuplement.** Une date et un âge cambial ont été attribués à chaque valeur annuelle de microdensité.

2.6 Acquisition des données de caractérisation du milieu

2.6.1 Objectifs

Plusieurs objectifs ont été assignés à l'acquisition de descripteurs du milieu. Comme nous l'avons dit, un des aspects importants était de contrôler *a posteriori* la qualité des appariements constitués sur le terrain. Un second objectif était de pouvoir caractériser nos échantillons au plan écologique (conditions permanentes, actuelles, et passées du point de vue climatique), à une échelle régionale et à l'échelle du peuplement. Cela permettait également de rechercher des liaisons entre descripteurs du milieu et caractéristiques de la croissance, par exemple pour tenter de préciser le déterminisme de la croissance, et ce faisant d'essayer de mettre en évidence des schémas de causalité plausibles des évolutions de la productivité, avec tout ce qu'une approche corrélative a de restrictif. Cette dernière approche est précisée au paragraphe 3.6.

2.6.2 Localisation des placettes

Le centre de chaque placette a été localisé de façon assez précise en le reportant sur un schéma de situation de l'angle parcellaire le plus proche, avec une estimation de la distance à ses deux côtés d'une précision de l'ordre de la dizaine de mètres, complété si nécessaire par une mesure angulaire à la boussole. Quand ils pouvaient aider, des éléments remarquables (chemin, layon, limite de parcelle voisine) ont également été utilisés. Ces indications, outre qu'elles étaient nécessaires pour la campagne d'abattage qui suivait la prospection, ont également été reportées sur la carte topographique IGN © au 1/25000^e, pour une lecture de l'altitude et des coordonnées dans le système de projection géographique correspondant (Lambert I ou II), ensuite converties dans le système Lambert II étendu. Ces coordonnées ont notamment été utilisées pour le calcul de la distance entre peuplements d'un même couple, la cartographie des échantillonnages, et l'extraction de données climatiques. Nous pensons que la précision de l'information est de l'ordre d'environ 20 m à 30 m, ce qui est en pratique suffisant pour les utilisations que nous en avons faites.

2.6.3 Relevés phytoécologiques

Nous avons indiqué que le contrôle des conditions stationnelles au sein de chaque couple avait imposé pour chaque placette une description de la situation topographique, une description d'humus, le relevé d'un profil pédologique en suivant les indications rassemblées dans Jabiol (1996), et un relevé floristique. A l'exception de l'échantillon hêtre dans le Nord-Est, les autres échantillons ont fait l'objet d'une consignation systématique de cette information.

La description topographique inclut l'altitude, l'exposition, une estimation locale de la pente et du degré de confinement, qui pouvaient également être relus sur carte topographique. L'humus a été décrit par la notation d'une « présence/présence par traces/absence » des différents horizons décrits par Jabiol *et al.* (1995). Le profil pédologique, d'abord estimé à la tarière lors du repérage des couples, a été ensuite relevé à l'aide d'une fosse d'une profondeur minimale de 50 à 80 cm pour le chêne, et jusqu'à 1 m pour le hêtre dans le Nord-Ouest – sauf lorsqu'on rencontrait une contrainte rocheuse – prolongée par une exploration à la tarière. Les paramètres consignés pour les différents horizons sont la couleur, l'épaisseur, la texture, la charge caillouteuse appréciée visuellement par un pourcentage surfacique des éléments de taille supérieure à 7,5 cm, et la présence d'hydromorphie. L'intérêt du relevé floristique était essentiellement de s'assurer qu'on n'observait pas de végétation trop différente d'une placette à l'autre dans un couple. Sa qualité reste cependant restreinte pour le chêne, étant donné que les prospections se sont déroulées en saison automnale ou hivernale (septembre 2003 – mars 2004), exception faite du secteur alsacien, prospecté en juin. Pour le hêtre dans le Nord-Ouest en revanche, nous voulions utiliser ces relevés pour calculer des valeurs indicatrices des conditions écologiques, ce qui nous a conduits à un retour sur l'ensemble des placettes en saison estivale.

2.6.4 Analyses de sol

La réalisation des analyses de sol s'est appuyée sur les préconisations de Gégout et Jabiol (2002).

2.6.4.1 *Echantillonnage des sols*

Dans les placettes retenues pour des analyses de sol, les horizons ont été échantillonnés individuellement à partir de la fosse pédologique, sur toute leur hauteur, et jusqu'à une profondeur systématique de 50 à 60 cm. Leur nombre varie donc selon la placette (entre 2 et 4), et le dernier horizon est souvent partiellement échantillonné.

2.6.4.2 *Préparation des échantillons*

Les échantillons ont été mis à sécher à l'air ambiant pendant plusieurs semaines à plusieurs mois. La granulométrie à 2 mm a été réalisée avant leur envoi pour analyse. Pour chacun, la fraction caillouteuse et la fraction terreuse ont été pesées.

2.6.4.3 *Paramètres mesurés*

Les mesures ont été réalisées par le Laboratoire d'Analyse des Sols (LAS, INRA Arras).

Pour le hêtre dans le secteur Nord-Ouest, ont été mesurés sur l'ensemble des échantillons, quelle que soit leur profondeur :

- la granulométrie 5 fractions,
- l'humidité résiduelle à 105°C,
- le pH eau,
- la teneur massique en carbone organique et azote total,
- la teneur massique en phosphore assimilable, selon les méthodes Olsen et Duchaufour,
- les concentrations (en méq./100g) par extraction à la cobaltihexammine au pH du sol des cations : Ca, K, Mg, Na, Mn, Fe, Al, H.

Pour le chêne, certains constats effectués sur les résultats des analyses précédentes, et la nécessité de contrôler le coût global, nous ont conduits à définir des protocoles d'analyse plus limités, fonctions de la profondeur de l'horizon :

- au moins jusqu'à 30 cm, on a appliqué un protocole identique à celui défini pour le hêtre. L'humidité résiduelle n'a été retenue que pour le premier horizon dont le séchage est plus lent. La teneur en phosphore a été mesurée par la seule méthode Duchaufour,
- au moins jusqu'à 40 cm, on a conservé la mesure des teneurs en cations et de la granulométrie,
- jusqu'à la profondeur maximale échantillonnée, on a conservé la mesure de la granulométrie.

2.6.5 Descripteurs du milieu**2.6.5.1 Variables calculées à partir des analyses de sol**

Pour le hêtre, les différentes variables ont été calculées par horizon. Outre les paramètres mesurés lors des analyses qu'on a considérés comme des variables, nous avons calculé :

- la capacité d'échange cationique (CEC ou T), définie comme la somme des concentrations de l'ensemble des cations du sol,
- la teneur en bases échangeables (S), définie comme la somme des concentrations des cations : Ca, K, Mg, Na,
- l'acidité d'échange (AE), somme des fractions massiques des cations : Al, H, Fe, Mn,
- le taux de saturation en bases S/T, mesure du degré de saturation du complexe argilo-humique,
- l'indice C/N, indicateur de la nutrition azotée,

La même démarche a été adoptée pour le chêne et a été complétée par un calcul des différentes concentrations et indices, non plus par horizon, mais ramenés à un même niveau de profondeur de 30 cm. La méthodologie du calcul est précisée en annexe 1.

2.6.5.2 Variables calculées à partir du relevé phytocologique

Le type d'humus a été codé numériquement par une note de 1 à 8 (eumull – 1, mésomull – 2, oligomull – 3, dysmull – 4, hémimoder – 5, eumoder – 6, dysmoder – 7, mor – 8). Une note intermédiaire a parfois été attribuée quand l'appartenance à un type d'humus n'était pas franche).

On a attribué à chaque placette une note d'alimentation hydrique horizontale, appréciée sur le terrain à partir des conditions topographiques et prenant les valeurs (-1, 0, 1).

Enfin, pour l'échantillon hêtre Nord-Ouest, un ensemble de valeurs indicatrices a été calculé automatiquement pour chaque relevé floristique (Gégout, 2004, programme dans sa version du 25/02/2004), incluant :

- les 6 coefficients d'Ellenberg (Ellenberg *et al.*, 1991) : éclaircissement relatif (L), température (T), continentalité (K), humidité (F), acidité (R), et nutrition azotée (N). Les coefficients attribués aux espèces prennent des valeurs entières allant de 1 à 9, dans un sens croissant du facteur, à l'exception du coefficient d'acidité,
- les valeurs indicatrices pour le pH, les rapports S/T et C/N, l'indice d'aridité de De Martonne, les températures moyennes de janvier et de l'année, 3 indices d'engorgement temporaire, permanent et total, à partir des valeurs indicatrices de la flore estimées avec les relevés de la base EcoPlant (Gégout *et al.*, 2003 ; Gégout *et al.*, 2005),
- les coordonnées des relevés botaniques projetés sur les trois premiers axes d'une AFC (Analyse Factorielle des Correspondances) réalisée sur un ensemble de 16000 relevés couvrant le territoire à partir des bases de données EcoPlant et Sophy (Gégout, résultats non publiés). Les valeurs élevées des trois axes de l'AFC correspondent dans l'ordre à un bilan

hydrique estival favorable, des températures printanières élevées, et une nutrition minérale et azotée favorable. Ces descripteurs sont dénommés AFC1, AFC2 et AFC3.

2.6.5.3 Acquisition de données climatiques

2.6.5.3.1 Climat moyen

Les caractéristiques mensuelles moyennes de précipitations, température minimale, maximale et moyenne, et du nombre de jours de gel (normales sur la période de référence : 1961-1990) ont été extraites pour chaque placette à partir de ses coordonnées géographiques et du modèle climatique spatialisé AURELHY, dont la résolution est de 1 km (Météo-France, Bénichou et Le Breton, 1987).

2.6.5.3.2 Séries climatiques historiques

Pour chaque région échantillonnée, on a également souhaité disposer de séries climatiques longues et proches de nos points. L'effort d'homogénéisation des séries climatiques entrepris par Météo-France depuis 1994 a abouti à la constitution d'une base de séries climatiques mensuelles longues (centenaires) et homogénéisées, c'est à dire corrigées de variations brutales du niveau des mesures liées au déplacement des postes ou au changement du matériel de mesure (Caussinus et Mestre, 2004). L'intérêt de ces séries tient autant à leur homogénéisation qu'à leur longueur : pour les précipitations par exemple, il n'a pas été observé de variation significative de leur niveau en France au cours du siècle dernier (Moisselin *et al.*, 2002). Lorsqu'il existait des séries longues mais non homogénéisées de précipitations, elles ont été retenues. Il est arrivé que ces séries ne soient pas localisées à proximité immédiate des secteurs échantillonnés. Il était en revanche possible de les encadrer par deux séries ou plus, qu'on a parfois moyennées.

Pour le présent travail, nous avons acquis des extraits à résolution annuelle pour trois paramètres : précipitations, températures maximales et minimales. Sur la figure 2.6, sont cartographiées les positions de nos points d'échantillonnage, et des séries climatiques longues dont nous disposons.

2.6.5.4 Autres variables climatiques

2.6.5.4.1 Indices climatiques

Nous avons essentiellement calculé deux indices à partir des normales du climat :

- l'amplitude thermique : différence des températures moyennes mensuelles des deux mois extrêmes,
- l'indice d'aridité de De Martonne annuel, rapport du niveau annuel des précipitations à la température moyenne annuelle augmentée de 10°C.

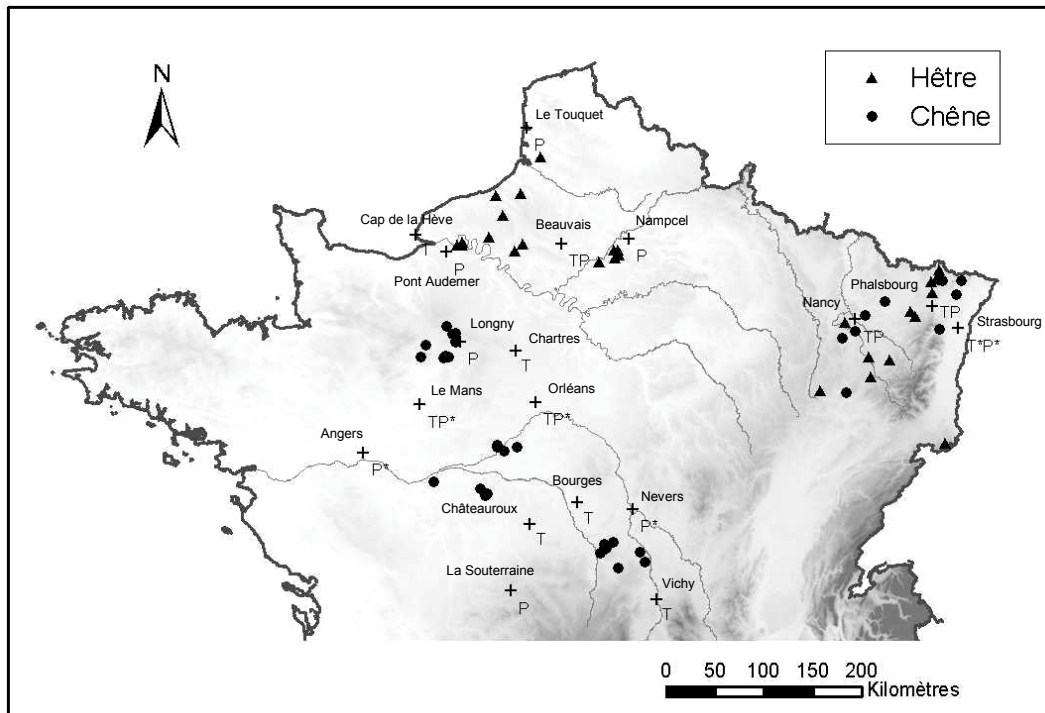


Figure 2.6 Cartographie des couples des échantillons hêtre et chêne, et des postes météorologiques relatifs aux séries climatiques longues de températures et de précipitations.

P : série climatique homogénéisée de précipitations annuelles,

T : séries climatiques homogénéisées de températures minimales et maximales moyennes annuelles

P* et T* : séries climatiques non homogénéisées de précipitations et température moyenne annuelle.

2.6.5.4.2 *Evapotranspirations potentielles (ETP)*

Il existe plusieurs méthodes de calcul de l'ETP, dont les plus simples à mettre en œuvre dans une pratique courante reposent sur des relations empiriques. La formule ici retenue est celle de l'ETP Turc. Cette formule tient compte de la température et du rayonnement solaire, et assure une meilleure intégration des variations de latitude et des conditions topographiques locales que les autres formules (Lebourgeois et Piedallu, 2005). Pour chaque peuplement, les ETP moyennes mensuelles ont été calculées en combinant les températures mensuelles extraites du modèle AURELHY, et des valeurs mensuelles de rayonnement incident maximal, calculées sous SIG à partir d'un modèle de rayonnement couplé au modèle numérique de terrain IGN © à la résolution de 50 m (Piedallu, 2007, en préparation).

2.6.5.5 **Variables synthétiques calculées à partir des différentes sources d'information**

2.6.5.5.1 *Calcul des réserves utiles maximales (RU)*

La procédure de calcul de la réserve utile maximale est exposée en annexe 1. Pour le hêtre, elle a été calculée à 4 niveaux successifs : 25, 50, 75 et 100 cm. Les profils pédologiques ont été établis jusqu'à des profondeurs telles qu'il n'a été que rarement nécessaire d'extrapoler la texture évaluée en fond de fosse au dernier niveau de profondeur considéré. Pour le chêne, la profondeur prospectée était généralement moins importante et plus hétérogène, et nous avons calculé la réserve utile au seul niveau de 50 cm. Pour les placettes dépourvues d'analyses de sol, la réserve utile fait intervenir les estimations de texture de terrain.

2.6.5.5.2 *Calcul des bilans hydriques*

Plusieurs types de bilans hydriques mensuels moyens ont été calculés. Pour l'échantillon hêtre dans le secteur Nord-Ouest on a défini :

- un bilan hydrique climatique (BC), différence entre les précipitations et l'ETP,
- un bilan hydrique pédo-climatique simple (BPC), faisant intervenir la réserve utile maximale à 100 cm, en considérant qu'elle est saturée en début de saison de végétation, et l'actualisant à chaque mois par le bilan climatique. Une seconde version de ce bilan a été calculée en majorant la réserve utile maximale de 20% si la profondeur de prospection à la tarière était bien supérieure à 1 m, de 10% si elle lui était légèrement supérieure, et laissée en l'état en cas de contrainte de prospection, l'idée étant de tenir compte de la possibilité de remontées capillaires,
- un bilan hydrique pédo-climatique faisant intervenir le couvert, que nous appelons bilan sylvo-pédo-climatique (BSPC), calculé d'après la méthode exposée par Lebourgeois (2002), où trois jeux d'hypothèses supplémentaires sont introduits : i- une interception des précipitations par le couvert ou le houppier, qu'on estime à 15 à 35% chez les feuillus, et que nous avons fixée à 20% en saison de végétation (mai à octobre) et à 5% pour le reste de l'année, ii- une modulation de l'ETP en ETM (évapotranspiration maximale du couvert), fixée à 80% de l'ETP en saison de végétation, et nulle pour le reste de l'année, les niveaux d'ETP

étant très faibles, iii- un frein à l'évaporation quand le niveau mensuel de la réserve utile potentielle (RU en début de mois + P) passe sous le seuil critique de 40% de la réserve utile maximale (Lebourgeois, 2002). Le niveau mensuel de l'évapotranspiration est dans ce cas proportionnel au rapport de la réserve utile de début de mois au seuil mentionné, et se rapproche d'une ETR (évapotranspiration réelle).

Pour les échantillons chêne, nous avons calculé :

- le bilan climatique,
- deux versions du bilan sylvo-pédo-climatique, l'une avec la réserve utile maximale calculée à 50 cm, et une seconde en doublant cette réserve utile (ce coefficient a été suggéré par la régression de la réserve utile à 100 cm sur celle à 50 cm à partir de l'échantillon hêtre),
- une variante du bilan sylvo-pédo-climatique, où le calcul du frein à l'évaporation est modifié. Dans la méthode précédente, le coefficient de réduction de l'ETM est en effet estimé en début de mois avec la réserve utile potentielle, laquelle paraît être une mesure optimiste quand on aborde les mois à forte demande évaporative, et pessimiste au contraire en fin de saison de végétation. On constate en effet que le niveau de la réserve utile en fin de mois peut se trouver sous le seuil des 40% alors que la réduction d'évaporation calculée en début de mois est nulle, et réciproquement. De la sorte, la réserve utile courante atteint fréquemment un niveau nul en cours d'année, ce qui semble excessif. Ce mode de calcul est à même de masquer une variabilité spatiale de la réserve utile entre peuplements. Or cette phase est critique du point de vue de la croissance (même si la croissance en hauteur est achevée, cette phase peut indirectement jouer sur le niveau des réserves mises en place). Moyennant l'hypothèse supplémentaire d'uniformité journalière de l'ETP et des précipitations sur le mois, on peut faire intervenir un frein dont la variation est progressive, dans le calcul de la réserve utile mensuelle. Cette méthode est détaillée dans l'annexe 1.

2.6.5.6 Synthèse des descripteurs du milieu disponibles

L'ensemble des descripteurs acquis ou calculés est résumé au tableau 2.2

Type de descripteur	Variabes	Portée temporelle	Echantillons
Localisation	x, y, altitude	permanente	tous
Climat moyen	<i>résolution mensuelle</i> : P, T _{min} , T _{max} , T _{moy} , jours gel, ETP Turc <i>résolution annuelle</i> : idem + amplitude thermique, indice de De Martonne	normales 1961-1990	tous
Séries climatiques	<i>résolution annuelle</i> : P, T _{min} , T _{max} , T _{moy}	longitudinale (100 ans)	tous
Bilan hydrique	<i>résolution mensuelle</i> : BC, BSPC note hydrique, Réserve Utile	normales 1961-1990 permanente	hêtre atlantique, chêne "
Niveau trophique	humus <i>analyses de sol</i> : pH, C/N, CEC, acidité d'échange, S/T éléments minéraux <i>valeurs indicatrices flore (hêtre uniquement)</i> : coefficients d'Ellenberg, pH, C/N, S/T T _{moy} janvier, T _{moy} annuelle, indice de De Martonne AFC1, AFC2, AFC3	actuelle actuelle actuelle	hêtre atlantique, chêne " hêtre atlantique

Tableau 2.2 Descripteurs du milieu calculés et disponibilité selon les échantillons.

3. Structure générale des modèles et procédure d'ajustement

Dans cette section, on précise la forme des modèles de croissance et de densité, et les méthodes qui ont été employées pour les ajuster. Une attention particulière est portée sur le modèle de croissance en hauteur dominante, dont la modélisation constitue le cœur du présent travail. On s'intéresse ensuite plus brièvement au modèle de croissance en rayon dominant, qui n'a pas fait l'objet de développements nouveaux dans le strict cadre de la présente thèse, et auquel l'essentiel des raisonnements et choix effectués pour le modèle précédent se transfèrent. Le modèle de densité est enfin évoqué dans ses aspects généraux, nécessaires pour aborder la procédure d'ajustement statistique. Les éléments plus précis seront fournis dans l'exposé des résultats. Le traitement de l'effet de la date, commun aux différents modèles, est exposé à leur suite. On aborde enfin les méthodes d'ajustement statistique des modèles.

3.1 Modèle de croissance en hauteur dominante

On explicite ici la relation [7].

3.1.1 Variable modélisée

La variable modélisée est l'accroissement courant en hauteur dominante, choix que deux raisons viennent justifier. La première est liée à l'objectif de l'analyse : reconstituer la chronique de l'évolution du niveau de la croissance dans le temps suppose d'identifier un effet de la date courante, et il est évidemment plus commode et plus direct de travailler sur des accroissements de même nature. La seconde consiste à remarquer que l'ajustement d'un modèle sur une grandeur intégrale (cumulée) échantillonnée de façon longitudinale n'est pas souhaitable d'un point de vue statistique, l'hypothèse d'indépendance des erreurs n'étant pas vérifiée. Par exemple, la présence d'accidents ponctuels dans une série de croissance peut modifier le niveau général de la courbe qu'on lui aurait ajustée en leur absence.

La technique de l'analyse de tige et la méthode de délimitation des accroissements que nous avons mise en œuvre leur confèrent une résolution pluri-annuelle. Le modèle est donc initialement formulé sous une forme différentielle (variable temps continue), puis intégré par rapport au temps pour être ajusté aux accroissements. On a donc :

$$\frac{dH_0}{dt} = f_H(\text{sd, fertilité} * g_{\text{fert}}(\text{date})) \quad [20]$$

3.1.2 Nature de l'effet de la date

3.1.2.1 Equation de croissance, rôle dans la composition des effets du stade de développement et de la date

La description de l'effet f_H du stade de développement sur la croissance est classiquement effectuée au moyen d'une équation de croissance. La recherche de formes fonctionnelles appropriées à des situations biologiques variées a donné lieu à la publication de nombreuses équations, dont certaines sont devenues classiques et constituent une base sur laquelle s'appuyer (pour une revue de ces équations, voir Zeide, 1993 ; Franc *et al.*, 2000). Une partie de l'analyse consiste alors à identifier la forme qui convient le mieux à un contexte donné. Le propos n'est pas ici de détailler les formes de croissance qu'on a utilisées, qui seront présentées pour chaque essence dans les parties d'aval, mais d'examiner leur structure et ses conséquences pour l'identification de l'effet de la date. Ces équations comprennent un faible nombre de paramètres, généralement 3 ou 4, dont le statut n'est pas identique (paramètres de forme ou d'échelle). S'agissant de la croissance en hauteur dominante en particulier, la théorie dendrométrique de la production veut qu'un seul d'entre eux, nommé paramètre de fertilité, varie d'un peuplement à l'autre et contrôle le niveau vertical des courbes. Cela tient autant au constat empirique fréquent que cette hypothèse s'avère suffisante, qu'à des considérations théoriques et pratiques (Franc et Houllier, 1989) : la notion de fertilité de la station s'apprécie usuellement par la hauteur dominante ou plus exactement par un indice de fertilité. Pour qu'elle reste cohérente, il est en effet essentiel que la relation d'ordre s'appliquant à la fertilité de peuplements distincts se maintienne dans le temps, situation pour laquelle la variation d'un seul paramètre d'échelle est une condition suffisante. Ce fait se traduit en pratique dans la structure étagée et monomorphe des faisceaux de courbes de croissance (courbes non sécantes). Pour autant, il n'est pas impossible d'imaginer que la fertilité de la station soit une réalité évoluant avec le développement et les besoins du peuplement, et qu'elle puisse être décrite par un ensemble de paramètres plutôt qu'un paramètre unique, sans pour autant remettre en question la notion d'indice de fertilité.

Dans leur expression différentielle, les équations de croissance font intervenir un paramètre multiplicatif, correspondant au taux de croissance observé à un stade donné, généralement précoce, du développement de l'organisme ou du système considéré. Prenons par exemple le cas du modèle de Chapman-Richards (Richards, 1959), appliqué à la variable dimensionnelle x d'un organisme :

$$\frac{dx}{dt} = r x^{1-m} \left[1 - \left(\frac{x}{K} \right)^m \right]$$

où K est l'asymptote horizontale de la courbe de croissance intégrée, m un paramètre de forme, et r le taux de croissance. Ce paramètre est intuitivement le candidat naturel au statut de paramètre de fertilité, puisque la vitesse de croissance lui est à tout instant proportionnelle. L'expression du niveau de fertilité à travers un paramètre (maintenant noté p) amène donc à reformuler [20] avec un effet date « extérieur » à la forme de croissance :

$$\frac{dH_0}{dt} = g_{\text{fert}}(\text{date}) \circ p_f f_H(\text{sd}) \quad [21]$$

Lors de la formulation de la relation [7] (paragraphe 1.3), nous avons indiqué que l'effet de la date pouvait intervenir de façon plus ou moins compliquée, allant jusqu'à une modification de la forme f_H . Comme on l'a mentionné, la variation du seul paramètre de fertilité suffit en général à rendre compte des différences de rythmes de croissance observées dans des conditions de fertilité variées, pour des peuplements d'essence et dans une région données. En supposant en première approximation qu'une évolution de la fertilité dans le temps s'apparente à la transplantation d'un peuplement sur une station de fertilité différente, il n'y a pas de raison *a priori* pour que cette formulation soit insuffisante. On pourrait objecter que les modifications qui ont cours sont cependant d'une tout autre nature, comme l'évolution du taux de CO₂ atmosphérique, autrefois commun à l'ensemble des stations, ou encore du climat moyen, dont on considère qu'il est justement la cause d'une variation géographique dans la forme des courbes de croissance (voir à ce sujet la discussion relative aux tables de production dans Pardé et Bouchon, 1988). Néanmoins, ce qu'on appelle fertilité de la station masque un déterminisme multi-factoriel, et on parvient tout de même fréquemment à le résumer dans la variation d'un seul paramètre.

3.1.2.2 Nature et intervention de l'effet de la date dans le modèle de croissance

Indépendamment des considérations précédentes, le sens que l'on veut donner à l'effet de la date entre également en jeu. La façon la plus intuitive de l'exprimer est de le considérer comme une augmentation de la vitesse de croissance, relative à un niveau de référence historique donné, et à stade de développement fixé. Cette formulation implique que les effets du stade de développement et de la date soient séparables, ce qui n'est possible qu'en supposant un effet multiplicatif sur l'accroissement courant. Son intérêt est encore renforcé si la tendance s'applique de façon uniforme aux peuplements, indépendamment de leur âge et de leur niveau de fertilité, c'est à dire si $g_{\text{fert}}(\text{date})$ ne dépend pas elle-même de ces deux facteurs. **On fait donc l'hypothèse de départ, pas forcément évidente, que les modifications de l'environnement ont une conséquence semblable sur le niveau courant de l'accroissement, indépendamment de l'âge des peuplements ou de fertilité de la station.** Tester par l'observation ce jeu d'hypothèses n'apparaît pas davantage évident. Nous avons eu l'occasion de préciser ce que la recherche d'une interaction date-fertilité imposerait au plan d'échantillonnage. Les choses apparaissent plus délicates encore s'il s'agissait de tester une interaction date-âge, d'une part parce que nous avons vu que les conditions imposées par la méthode des couples restreignent fortement les gammes d'âge dans lesquelles rechercher les peuplements de chaque génération, mais plus encore du fait de la nature du phénomène analysé : la date servant de support à l'identification de modifications de l'environnement, on modifie d'abord la période temporelle à laquelle on s'intéresse quand on fait varier les conditions d'âge des peuplements, et l'interaction date-âge risque en conséquence de se confondre avec l'effet de la date.

Il faut tout de même observer que, pour des raisons de clarté ou d'intuition du phénomène, les études antérieures se sont explicitement ou non fondées sur ce type de formalisme multiplicatif. C'est expressément le cas dans la première étude conduite en Europe par Hari *et al.* (1984), mais plus généralement dans les approches dendrochronologiques, où la phase de standardisation permet de rapporter l'accroissement courant à son niveau biologique estimé au même âge (voir encadré et figures de l'Introduction). En reprenant les mêmes notations, la chronologie de l'indice d'accroissement (IC) produite par ce type de méthode donne la relation : $IC = g(\text{date})$. Cet indice étant défini comme $IC(\text{date}) = LC(\text{age}, \text{date}) / \overline{LC}(\text{age})$, LC désignant la largeur de cerne, cette formulation est bien équivalente à $LC(\text{age}, \text{date}) = \overline{LC}(\text{age}) g(\text{date})$. La date prise pour le niveau de croissance de référence n'y est pas explicitée, mais elle se déduit du niveau 100% de l'indice de croissance sur les chronologies produites par la méthode.

On est donc ici amené à expliciter [20] de la façon suivante :

$$\frac{dH_0}{dt} = f_H(\text{sd}, \text{fertilité}) \cdot g_{\text{fert}}(\text{date}) \quad [22]$$

3.1.2.3 Bilan

Les relations [21] et [22] apparaissent compatibles avec une structure multiplicative complète du modèle de croissance sous sa forme différentielle. Nous avons observé au paragraphe 3.1.2.1 que le paramètre de fertilité, lorsqu'il était unique, intervenait de façon multiplicative sur l'équation de croissance. Un effet de la date multiplicatif sur la forme de croissance l'est en particulier sur le niveau de fertilité. Il est intéressant de remarquer que cette explicitation reste en accord avec la formulation de type potentiel-réducteur, l'effet de la date apparaissant comme multiplicatif du potentiel de production du peuplement que représente l'accroissement en hauteur dominante, c'est à dire assez naturellement comme un « modificateur » ou un « amplificateur » de la production. Finalement, on se place *a priori* dans tout le travail dans le cadre simplifié que nous avons indiqué, en l'occurrence **l'effet date intervient de façon multiplicative, et modifie uniquement le niveau du paramètre de fertilité :**

$$\frac{dH_0}{dt} = g_{\text{fert}}(\text{date}) p_f f_H(\text{sd}) \quad [23]$$

3.1.3 Mesure du stade de développement

Bien que l'âge fasse figure de mesure évidente du stade de développement, nous lui avons préféré la taille elle-même, c'est à dire ici la hauteur dominante, ce qui signifie que **les accroissements formés à des périodes différentes sont comparés à taille, plutôt qu'à âge, identique**. La structure finale du modèle est donc :

$$\frac{dH_0}{dt} = g_{\text{fert}}(\text{date}) p_f f_H(H_0) \quad [24]$$

Ce choix diffère de celui habituellement fait dans les études de l'évolution de la productivité, par exemple dans les travaux de dendrochronologie. Il mérite donc que nous en exposions les raisons.

3.1.3.1 Justification d'un effet biologique de la taille

En l'absence d'effet de la date, le modèle a donc la forme d'une équation différentielle autonome du premier degré, dont on peut essayer de préciser le sens biologique. Pour citer Leary (1979), cette écriture signifie que « ce qui résulte de la croissance est en soi capable de croître ». Le caractère général de ce type de formulation a été suggéré par von Bertalanffy dans ses travaux sur la croissance (von Bertalanffy, 1973), où elle est analysée comme la combinaison de processus de synthèse (anabolisme) et de dégradation (catabolisme) qui font intervenir les surfaces d'échanges et la taille des compartiments. Ceux-ci peuvent à leur tour être reliés aux dimensions de l'organisme via des relations d'allométrie (par exemple pour un organisme végétal, la photosynthèse dépend de la surface foliaire et la respiration, du volume des tissus vivants, qu'on peut relier aux dimensions du houppier ou de l'arbre). Cette analyse imprègne la formulation différentielle des équations de croissance, mais se retrouve également dans des approches plus systémiques de la croissance. Par exemple, Deleuze (1996) a fait observer qu'en dépit de la formulation relativement compliquée des modèles à base écophysiological, le phénomène de croissance pouvait toujours se traduire sous une forme récurrente, c'est à dire où l'accroissement est fonction de la taille. Certains auteurs se sont explicitement appuyés sur des aspects fonctionnels pour en déduire des équations de croissance, par exemple en couplant un bilan de carbone au Pipe-model (Shinozaki *et al.*, 1964), et ont abouti à un formalisme de même nature (Valentine, 1985 ; Mäkelä, 1986 ; Meng *et al.*, 1997). L'approche s'est encore renouvelée récemment, avec l'incorporation de considérations sur la structure, la géométrie et l'efficacité énergétique des systèmes vasculaires des organismes, y compris ligneux (West *et al.*, 1997, 2001 ; Enquist *et al.*, 1999).

On pourrait objecter que ce raisonnement n'est pas sans posséder une dimension tautologique, puisqu'on ne voit pas comment un effet direct de l'âge pourrait apparaître dans des constructions où des considérations sur le vieillissement intrinsèque des organismes ne sont pas explicitement introduites. Une réponse possible serait de faire remarquer qu'elles sont généralement suffisantes pour représenter correctement les comportements de croissance, et qu'à l'inverse, les preuves d'un véritable phénomène de vieillissement chez les arbres sont rares, sinon absentes. Au cours de la dernière décennie, de nombreux travaux se sont par exemple focalisés sur la baisse de productivité que l'on observe généralement avec l'âge des peuplements, les hypothèses explicatives courantes étant une augmentation de la respiration ou des besoins nutritifs avec la taille de l'organisme ou avec le temps, ou une baisse de l'activité photosynthétique. Il est remarquable qu'une réduction de la photosynthèse nette par unité de surface foliaire, quand elle a été constatée expérimentalement (Yoder *et al.*, 1994 ; McDowell *et al.*, 2002) ou par simulation (Murty *et al.*, 1996), a pu être attribuée à une réduction de la conductance stomatique du fait des contraintes hydrauliques apparaissant avec la taille de l'arbre, plutôt qu'à une réduction de la

capacité photosynthétique maximale. Magnani *et al.* (2000) ont ensuite suggéré une nouvelle version de l'hypothèse, fondée sur un principe d'homéostasie de la conductance hydraulique (elle serait en réalité activement entretenue au cours de l'augmentation de taille de l'arbre, mais au prix d'un coût énergétique croissant), et qui ne fait pas davantage intervenir de phénomène de vieillissement. La croissance en hauteur, dont le niveau dépasse rarement quelques dizaines de mètres chez les espèces ligneuses, a également été l'objet d'une attention particulière. L'hypothèse de contraintes hydrauliques est là encore privilégiée (Ryan et Yoder, 1997 ; Becker *et al.*, 2000). Elle a en particulier conduit à la démonstration assez spectaculaire que la hauteur des séquoias de Californie, connus pour être actuellement les arbres les plus hauts dans le monde, n'était pas éloignée d'une limite maximale estimée par Koch *et al.* (2004) à 120-130 mètres, par une analyse de la contrainte hydrique évaluée sur ces mêmes arbres. L'existence d'une limite à la croissance en hauteur a été également explicitée d'un point de vue théorique par West *et al.* (1999), au moyen d'un modèle de système vasculaire intégrant les contraintes mécaniques, hydrauliques et géométriques du développement de l'arbre. Enfin, la composante radiale de la croissance révèle quant à elle une tendance, non à l'interruption, mais à une stabilisation de l'accroissement, une fois passé un maximum juvénile. Pour ne citer qu'un exemple fort démonstratif, les échantillons de croissance prélevés par Lebourgeois *et al.* (2004) sur des chênes sessiles vieux de plus de 300 ans dans la Futaie des Clos, en forêt de Bercé (France), ont montré une remarquable stabilité des largeurs de cernes au delà de 100 ans, qui a même laissé place à une augmentation à la période récente.

Ces constats sont autant d'indices de la difficulté à mettre en évidence un phénomène de vieillissement intrinsèque, et relèvent peut-être de causes plus profondes. A l'échelle cellulaire par exemple, certains éléments méritent d'être mentionnés. Dans le règne animal, la mort cellulaire est liée au raccourcissement progressif des extrémités des chromosomes, appelées télomères, à chaque division cellulaire. Ce phénomène n'est pas observé dans les lignées immortelles de cellules cancéreuses, où existe une activité enzymatique de reconstitution de ces extrémités par la télomérase. Or cette activité est également observée dans les lignées de cellules végétales indifférenciées, dont les méristèmes font partie (Shippen et McKnight, 1998). Dans un article de réflexion sur ce qu'est le vieillissement des végétaux, Thomas (2002) fait de plus observer qu'avec la capacité des plantes non pas à subir mais à programmer la sénescence de certains tissus via des réallocations de ressources ou un processus d'autolyse – ce qui se traduit chez les arbres par un mode de développement spécifique où « les nouvelles structures annuelles se mettent en place sur les dépouilles accumulées des générations précédentes de tissus et d'organes » – il reste délicat de parler de vieillissement, dans une acception gérontologique stricte.

Au delà de ces considérations, les données de croissance peuvent aussi apporter des éléments de validation de l'hypothèse d'un effet de la taille. Un exemple souvent donné est celui du sapin en sous-étage, capable de stagner pendant plusieurs décennies tant que les conditions de concurrence lui sont défavorables, et d'adopter ensuite un niveau de croissance d'individu juvénile. La littérature fournit des exemples de ce type, à l'image de l'expérience réalisée par Långström et Hellqvist (1992) sur des pins sylvestres en Suède : la suppression d'un ou plusieurs

bourgeons de la partie terminale de la tige, après un arrêt de croissance temporaire, voit la reprise d'un rythme de croissance semblable à celui qu'avaient les arbres témoins au moment de l'expérience. C'est aussi plus directement le cas pour certains des vieux peuplements de nos échantillons qui, après avoir connu des périodes de stagnation de la croissance, ont regagné un rythme conforme à leur hauteur d'alors (voir par exemple les vieux peuplements des couples 5 et 8 de l'échantillon hêtre Nord-Est, figure 3.4). Intuitivement, on voit que ce type de comportement serait impossible si le taux de croissance dépendait directement ou également du temps (en sus de la taille). C'est ce que von Bertalanffy désigne par le terme d'« équifinalité », c'est à dire la capacité d'un processus à atteindre un même état final à différents moments. Si on admet, comme on l'a évoqué plus haut, que la croissance est essentiellement contrainte par des mécanismes physiques et physiologiques, il n'y a pas spécialement d'inconvénient à la considérer comme équifinale.

Au terme de cette réflexion, il reste que la seule raison justifiant au fond le choix de l'âge est probablement liée à la perception évidente et la commodité de mesure que nous en donnent les cernes de croissance en milieu tempéré. Dans le cadre de l'étude de l'évolution de la productivité, le choix de la mesure du stade de développement a de plus des conséquences importantes, que nous abordons maintenant.

3.1.3.2 Comparaison des accroissements à taille constante, signification de l'effet de la date

Dans un contexte où la croissance s'est accélérée, il faut remarquer que des arbres de même âge, mais ayant poussé à des périodes différentes, ont nécessairement des tailles différentes, les plus jeunes étant plus gros. Si, comme nous venons de le suggérer, le niveau de l'accroissement est d'abord conditionné par les dimensions de l'arbre, on occulte donc ces différences lorsqu'on opère une comparaison des générations à âge identique (Hervé, *comm. pers.*). On risque ainsi de voir une partie de l'effet du stade de développement se reporter sur celui de la date. Le sens de ce report dépend lui-même de la façon dont les accroissements évoluent naturellement avec le stade de développement. Dans le cas de la croissance en hauteur, l'accroissement atteint en général un maximum à un moment précoce de la vie de l'arbre, et décroît ensuite lentement. On compare donc essentiellement la phase de croissance où l'accroissement diminue avec l'âge et la taille, et une comparaison à âge plutôt qu'à taille fixée va se traduire par une estimation plus faible de la tendance (figure 2.7a). Si ce maximum est maintenant atteint plus tardivement, au point qu'on ne le perçoit pas sur des peuplements jeunes utilisés dans ce type de comparaison (ce qui est le cas pour la croissance en largeur de cerne du hêtre sur notre échantillon Nord-Est ; Bontemps, 2002), ou si on travaille sur une variable où il n'en apparaît pas (par exemple sur les accroissements en surface de cerne qui ne font qu'augmenter), la comparaison à âge égal conduira à estimer une tendance plus élevée (figure 2.7b).

Ces deux types de tendances n'ont pas la même amplitude, donc une signification forcément différente, qu'il est important de préciser. Quand la taille sert de référentiel, l'accroissement ΔH sur un pas de temps Δt s'écrit en environnement constant :

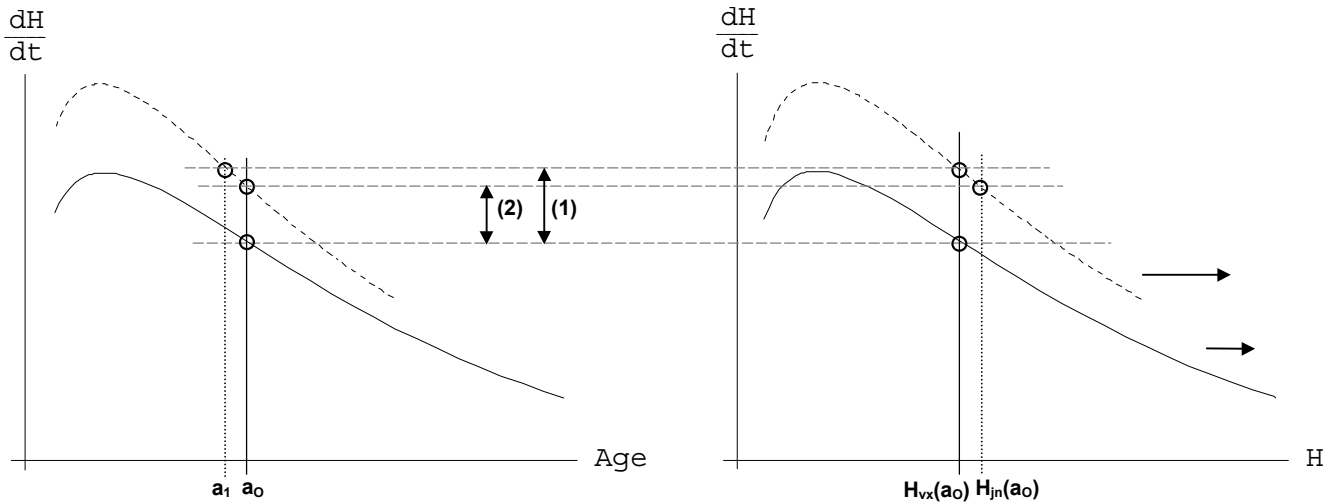


Figure 2.7a Illustration de l'effet d'une comparaison de la vitesse de croissance en hauteur (H) à âge ou à taille constants. — : courbe d'un peuplement âgé, ---- : peuplement jeune ayant connu une évolution positive de la vitesse de croissance. Sur le graphique de gauche, les accroissements sont comparés au même âge a_0 . Sur celui de droite, on les compare à même hauteur $H_{vx}(a_0)$, hauteur du vieux peuplement à l'âge a_0 . L'évolution de la vitesse de croissance en hauteur du jeune peuplement se répercute sur sa hauteur, et résulte en un déplacement plus marqué pour la jeune génération sur l'axe des hauteurs du graphique de droite (flèches). La hauteur atteinte par le jeune peuplement à l'âge a_0 (H_{jn}) est supérieure à H_{vx} , et l'âge a_1 atteint à même hauteur H_{vx} est donc inférieur à a_0 . Comme la vitesse de croissance diminue avec l'âge et la taille, la comparaison à hauteur égale (1) conduit à une tendance plus prononcée qu'à âge égal (2).

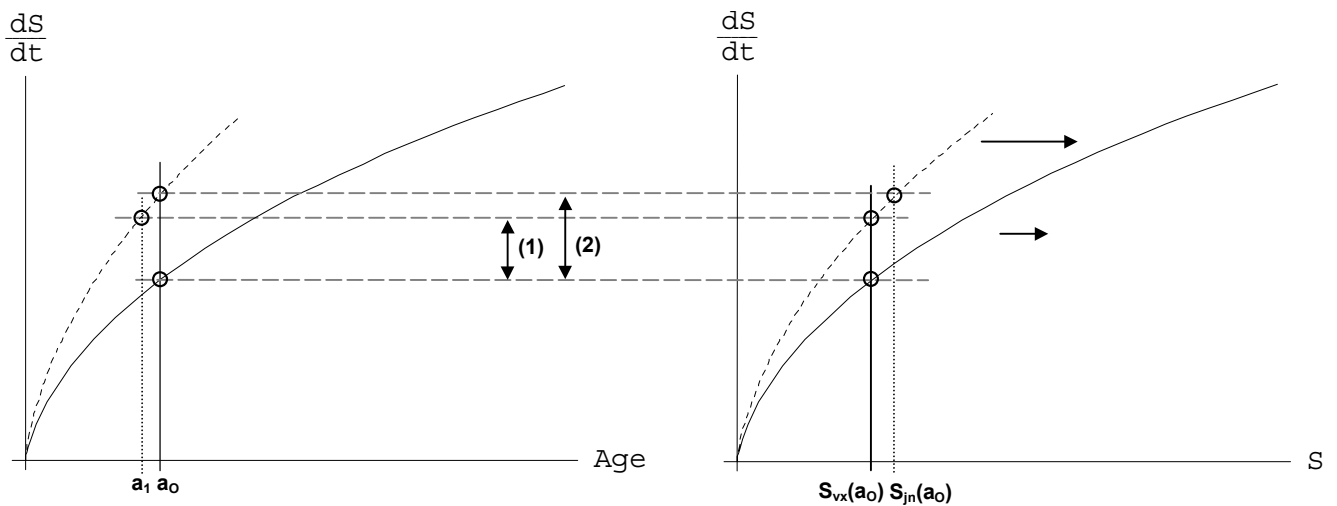


Figure 2.7b Illustration de l'effet d'une comparaison de la vitesse de croissance en surface terrière (S) à âge ou à taille constants. — : courbe d'un peuplement âgé, ---- : peuplement jeune ayant connu une évolution positive de la vitesse de croissance. Sur le graphique de gauche, les accroissements sont comparés au même âge a_0 . Sur celui de droite, on les compare à même surface terrière $S_{vx}(a_0)$, surface du vieux peuplement à l'âge a_0 . L'évolution de la vitesse de croissance en surface terrière du jeune peuplement se répercute sur sa surface terrière, et résulte en un déplacement plus marqué pour la jeune génération sur l'axe des surfaces terrières du graphique de droite (flèches). La surface terrière atteinte par le jeune peuplement à l'âge a_0 (S_{jn}) est supérieure à S_{vx} et l'âge a_1 atteint à la même surface terrière S_{vx} est donc inférieur à a_0 . Comme la vitesse de croissance augmente avec l'âge et la taille, la comparaison à surface terrière égale (1) conduit à une tendance moins prononcée qu'à âge égal (2).

$$\Delta H = H_f - H_i = f_H(H_i) \Delta t$$

En présence d'un effet positif de la date, et en considérant la même hauteur initiale et le même pas de temps, l'accroissement devient :

$$H_f' - H_i = f_H(H_i) g(\text{date}) \Delta t$$

avec $H_f' > H_f$ puisque $g(\text{date}) > 1$ (on considère ici que g est l'effet date moyen sur la période Δt)
Inversement, on obtiendra le même accroissement au terme de durées différentes reliées par :

$$\Delta t = g(\text{date}) \Delta t', \text{ soit } \Delta t' = \Delta t / g(\text{date}) < \Delta t$$

Dans cette formulation, tout se passe donc comme si les modifications de l'environnement agissaient sur la croissance comme contraction du temps, avec un facteur de réduction de $1/g(\text{date})$. g s'interprète donc en terme de temps gagné pour atteindre une même dimension objectif à partir d'une dimension initiale commune. Une augmentation de la vitesse de croissance d'un facteur x correspond à un gain de temps d'un facteur $1 - 1/(1+x)$. Par exemple si $x = +50\%$, soit 0,5, le gain est de $1/3$ de temps.

Par contraste, cette interprétation n'est pas valable quand on effectue une comparaison à âge fixé.

En effet, en reprenant la même logique, on écrit :

$$\Delta H = H_f - H_i = f_H(\text{age}_{H_i}) \Delta t$$

En présence d'une tendance à long-terme, on peut choisir de raisonner à même âge initial, mais comme nous l'avons observé la taille initiale est dans ce contexte forcément différente, si bien qu'on a :

$$H_f' - H_i' = f_H(\text{age}_{H_i'}) g(\text{date}) \Delta t$$

avec $\text{age}_{H_i} = \text{age}_{H_i'}$

En raisonnant à hauteur initiale constante et en égalisant les accroissements, et pour la même raison (cette fois l'âge initial est différent), il est impossible de donner un sens immédiat à $g(\text{date})$, puisqu'on obtient une relation qui ne se simplifie pas :

$$f_H(\text{age}_{H_i}) \Delta t = f_H(\text{age}'_{H_i}) g(\text{date}) \Delta t'$$

La comparaison à âge constant, outre qu'elle n'est pas nécessairement fondée biologiquement, n'est donc pas interprétable dynamiquement. Comme nous l'avons exprimé, nous sommes amenés à penser que la taille seule représente une mesure suffisante du stade de développement. Si ce n'était pas le cas, il serait alors difficile de donner un sens simple à l'évolution de productivité.

En prolongement de cette analyse, nous reviendrons au paragraphe 3.2 sur les conséquences d'une comparaison à taille constante appliquée à la croissance radiale, en replaçant en particulier les travaux de dendrochronologie dans cette perspective.

3.1.4 Modélisation de l'effet de la taille

Les courbes de croissance en hauteur ont des propriétés générales qui interviennent dans le choix du type d'équations de croissance à considérer. Ces courbes possèdent un point d'inflexion souvent atteint dans le jeune âge, et montrent une diminution progressive et particulièrement lente du rythme de la croissance au cours du temps, qui fait qu'on n'observe pas de plafonnement de leur niveau, même à des âges élevés.

Comme nous l'avons indiqué, des formes de croissance à asymptote horizontale et point d'inflexion, comportant 3 et plus rarement 4 paramètres, peuvent constituer un point de départ naturel pour rendre compte des schémas de croissance observés. Leur utilisation est fréquente dans le domaine forestier, pour décrire la croissance en hauteur ou en diamètre (Zeide, 1993). Les modèles à trois paramètres de Chapman-Richards (Richards, 1959) et de Lundqvist-Matérn (ou modèle de Korf, 1939, redécouvert par Lundqvist, 1957) font partie des plus courants.

L'allure soutenue de la croissance aux âges élevés incite à porter une attention particulière sur la vitesse de convergence de ces modèles vers leur asymptote. La lenteur de convergence du modèle de Lundqvist-Matérn, dont le terme de freinage est une fonction « logarithme », par opposition à beaucoup d'autres où il est en « puissance » (voir par exemple le modèle de Chapman-Richards mentionné plus haut), en fait un modèle relativement approprié à ces situations. Zeide (1993) fait d'ailleurs observer qu'il décrit bien la croissance en diamètre, dont le ralentissement avec l'âge est moins évident encore que sur la croissance en hauteur.

Une autre direction, moins fréquemment explorée, consiste à recourir à un modèle de croissance sans asymptote horizontale, par exemple avec une asymptote oblique. Les vieux peuplements de chêne qui nous ont servi de base d'appariement ont déjà donné lieu à l'ajustement d'un modèle de croissance en hauteur (Duplat et Tran-Ha, 1997). Comme nous le verrons, ces courbes sont effectivement fort tendues, et se prêtent plutôt à l'idée d'une stabilisation de la vitesse de croissance, justifiant le choix d'un modèle à asymptote oblique (on peut également y voir la signature d'une évolution à long-terme de la vitesse de croissance !). Ce type de modèle, par essence plus riche qu'un modèle à asymptote horizontale (c'est l'accélération et non la vitesse de croissance qui tend à s'annuler) amène cependant à des formulations plus compliquées. Le modèle de Duplat comporte également un point d'inflexion, et comprend 7 paramètres (dont un paramètre de fertilité) ce qui peut paraître excessif. Il présente de plus l'inconvénient de ne pas admettre de forme différentielle explicite s'écrivant avec le seul effet de la taille. Sur les données de hauteur des placettes permanentes de chêne, Dhôte et Hervé (2000) ont ajusté un modèle à asymptote oblique à 4 paramètres dans sa forme intégrée, déduit d'une formulation faisant intervenir la dérivée seconde du processus. Il ne comporte pas de point d'inflexion et sa forme différentielle ne s'écrit pas explicitement comme une fonction de la taille.

On peut enfin considérer des modèles de croissance sans asymptote (à branche parabolique), qui permettent de conserver une simplicité des formes fonctionnelles tout en autorisant une diminution plus lente de la vitesse de croissance, par rapport aux modèles à asymptote horizontale.

Dans le présent travail, nous avons privilégié les modèles de croissance à asymptote horizontale, qui nous permettaient de tenir compte des caractéristiques des courbes de croissance, et d'écrire un modèle d'accroissement dépendant de la taille, tout en restant parcimonieux. Dans le cas du chêne, nous avons également eu recours à un modèle à branche parabolique. Ces modèles et les paramétrisations adoptées seront exposés dans le détail dans les parties suivantes. A chaque fois, le paramètre de fertilité apparaît comme multiplicatif de la forme de croissance. Il a été défini comme la vitesse de croissance au point d'inflexion de la courbe de croissance générée par le modèle (maximum de la vitesse de croissance).

3.2 Modèle de croissance radiale

On explicite ici la relation [15]. En suivant les principes du raisonnement développé pour la croissance en hauteur, nous sommes amenés à modéliser les accroissements radiaux (dont la résolution est cette fois annuelle), avec une intervention multiplicative de l'effet de la date sur l'effet du stade de développement, lui-même régi par une équation de croissance, et une comparaison à taille constante. On fait aussi l'hypothèse qu'un seul paramètre varie d'un peuplement à l'autre, en l'occurrence celui qui intervient multiplicativement dans l'équation de croissance, les autres demeurant globaux. Il est plus délicat de l'appeler paramètre de fertilité au sens strict, puisqu'il peut aussi refléter l'influence du régime sylvicole moyen, et ses différences entre peuplements. Pour une question d'homogénéité de la variance résiduelle du modèle, nous avons préféré travailler sur l'accroissement en rayon (R) plutôt qu'en surface de cerne (S) (Bontemps, 2002). Cet accroissement étant celui de la population dominante, on a donc :

$$\frac{dR_0}{dt} = g(\text{date}) f_R(R_0) \quad [25]$$

Avec cette formulation, il est important de remarquer que l'intensité de la tendance affectant la croissance radiale est nécessairement la même, que l'on raisonne en largeur ou en surface de cerne, puisque nous avons précisé au paragraphe 3.1.3.2 qu'elle s'interprétait comme un gain de temps sur la durée nécessaire pour atteindre une dimension finale fixée, et qu'à un rayon donné correspond bien une unique surface terrière (à forme du tronc donnée, supposée circulaire). Pour s'en convaincre, on peut opérer un changement de variable pour exprimer la relation [25] en surface terrière g_0 , et on voit que la structure de l'expression n'est pas modifiée, en ce sens que les effets de taille et de date restent séparables, et ce dernier identique :

$$\frac{dg_0}{dt} = 2\pi R_0 g(\text{date}) f_R(R_0) = g(\text{date}) 2\sqrt{\pi g_0} f_R\left[\sqrt{\frac{g_0}{\pi}}\right] = g(\text{date}) f_g(g_0) \quad [26]$$

A l'inverse, les travaux de nature dendrochronologique, dont nous avons rappelé les résultats en introduction générale, ont conduit à des chiffres différents et systématiquement plus élevés en surface qu'en largeur de cerne. On retrouve ici le fait que les comparaisons à âge constant ne sont pas interprétables dynamiquement. Le passage de R à g fait en l'occurrence intervenir un effet de la taille sur l'une ou sur l'autre. Sa non-prise en compte entraîne la modification de l'effet date

avec la variable considérée. **Nous indiquons en annexe 2 une interprétation du sens et de l'amplitude des différences de tendances issues des travaux français de dendrochronologie selon qu'elles sont recherchées sur la largeur ou surface de cerne.**

3.3 Modèle de densité du bois

On explicite ici la relation [19], en s'attardant sur la nature de la variable modélisée. On a vu qu'on parvenait à décrire la capacité de croissance par une variable endogène unique, en l'occurrence la taille, ce que nous avons justifié au paragraphe 3.1.3.1, en montrant que ce lien comportait une dimension quantitative profonde (l'équation de croissance traduisant une sorte de « loi d'action de masse », que des contraintes physiques viennent progressivement atténuer à travers le terme de freinage). Les facteurs exogènes agissent implicitement à travers un paramètre privilégié, le paramètre de fertilité.

La densité est au contraire une variable intensive, caractéristique du matériau. Elle dépend potentiellement de multiples facteurs (par exemple la nature, la composition, la taille ou les proportions des différents types cellulaires qui composent le bois), mais il paraît intuitivement difficile de les réduire à un problème unidimensionnel, par exemple parce qu'il n'existe pas de mesure simple et externe à l'individu des caractéristiques anatomiques du bois. C'est ainsi que les modèles de densité font intervenir au minimum un effet de la largeur de cerne et un effet de l'âge. Concernant le chêne sessile, Guilley (2000) a recherché une interprétation anatomique de ces effets et a montré : i- que l'effet de la largeur de cerne s'expliquait essentiellement par l'augmentation de la proportion de bois final, plus fibreux que le bois initial, et l'augmentation de proportion des rayons ligneux, ii- que l'effet de l'âge s'expliquait à largeur de cerne égale par une augmentation de la proportion du bois initial. **On peut voir ces deux effets comme des mesures de phénomènes anatomiques similaires (variation de la proportion de tissus), mais se manifestant à des échelles de temps différentes.**

On est donc cette fois amené à écrire la densité comme une fonction de deux variables endogènes, ce qui pose la question de leur articulation. Comme nous l'avons indiqué au paragraphe 2.5.4.3, la densité présente une forte variabilité individuelle, et ses relations avec les variables explicatives que nous avons mentionnées sont naturellement diffuses. Elles sont par ailleurs monotones, et pourraient être représentées par des formes fonctionnelles simples. En conséquence, il paraît envisageable de décrire correctement les variations de densité en restant dans un cadre linéaire (avec l'introduction d'interactions au besoin). En écartant dans un premier temps l'effet de la date, on écrit alors :

$$D_0 = p_0 + p_1 f_{D,1}(sd) + p_2 f_{D,2}(LC) \quad [27]$$

Dans cette formulation, nous n'avons pas de raison de penser qu'une éventuelle évolution de la densité dans le temps soit liée à un effet précis plutôt qu'un autre. Il n'y a pas en particulier de paramètre qui polarise *a priori* l'effet de la date, comme c'est le cas dans les modèles de croissance. Si l'effet date correspond à des modifications environnementales, le lien avec des variations de nature ou de proportion des types cellulaires n'est pas pour autant évident. L'échec de la tentative

d'explication « naïve » de la densité par un effet « station » chez le chêne sessile (avec une distinction de trois modalités de fertilité stationnelle, Guilley, *id.*) va également dans ce sens. La solution est donc d'opter pour un modèle de densité incluant un effet simple de la date.

Observons qu'étant donné la formulation additive adoptée, introduire une forme multiplicative de cet effet reviendrait à écrire un modèle additif plus général, comportant un effet pur de la date, et une interaction avec chacune des deux autres variables. Là encore, la forte variabilité de la densité incite à s'en tenir à un effet simple, en l'occurrence additif, quitte à tester par la suite l'existence d'interactions. Finalement, nous écrivons le modèle de densité suivant, tout en sachant qu'il constitue plus une trame de départ qu'un cadre définitif.

$$D_0 = p_0 + p_1 f_{D,1}(sd) + p_2 f_{D,2}(LC) + g_D(\text{date}) \quad [28]$$

avec $g_D(\text{date})$ une fonction linéaire des paramètres.

3.4 Effet de la date

Cet effet étant celui qu'on cherche à mettre en évidence, on ne dispose évidemment que de peu d'éléments *a priori* sur sa forme, c'est à dire sur les comportements de croissance ou les modifications du niveau de densité du bois qu'on pourrait observer dans un contexte changeant. Cela tient en particulier à la nature multi-factorielle des évolutions environnementales, dont les effets peuvent être plus ou moins directs et immédiats, et engendrer de nombreuses interactions. Sur la croissance, certaines des causes possibles plaident intuitivement en faveur d'une accélération (CO_2 , dépôts atmosphériques azotés), si tant est qu'il n'y ait pas d'effet de saturation. Les variations climatiques sont au contraire d'une nature plus fluctuante (à faible fréquence, voir l'évolution des températures (GIEC, 2001), mais aussi à fréquence élevée via les événements climatiques ponctuels). Les travaux de nature dendrochronologique réalisés en France n'apportent que peu d'éléments, dans la mesure où l'allure des tendances détectées est fort variable d'une essence et d'une région à l'autre, même s'il semble exister une tendance à l'accélération (Badeau *et al.*, 1995). Pour une caractéristique comme la densité du bois, le champ des connaissances est probablement plus vierge encore. On est donc de fait dans un contexte purement empirique et descriptif quant à la forme fonctionnelle de l'effet de la date.

Différents effets peuvent être testés : monotones, par exemple linéaire ou quadratique, ou plus généralement polynomial si on souhaite tenir compte de fluctuations. Deux inconvénients apparaissent dans ce dernier cas : une tendance croissante à l'oscillation avec le degré du polynôme, et l'influence que des fluctuations locales peuvent avoir sur l'ajustement d'ensemble (Burden et Faires, 2001). Pour tenir compte de fluctuations, on a plus efficacement recours à des fonctions splines (fonctions par morceaux de polynômes de faible degré, continûment dérivables à partir du degré 2). Hervé *et al.* (2000) ont ainsi modélisé l'effet de la date par une fonction spline cubique, qui est la forme la plus couramment utilisée, avec une répartition régulière des nœuds (les nœuds définissent les limites des intervalles de temps successifs formant la période d'étude).

Pour introduire cet effet de la date, une période ou une date de référence doit être définie. La tendance mesurée par l'effet date s'interprète relativement à la vitesse de croissance à la période de référence. L'effet de la date, multiplicatif, doit donc valoir 1 à cette période. En prenant une date de référence ponctuelle $date_0$, et en écrivant la variable temps comme $t = date - date_0$, l'écriture des formes fonctionnelles évoquées est la suivante :

- linéaire : $1 + d_1 t$
- quadratique : $1 + d_1 t + d_2 t^2$
- spline cubique : $1 + d_1 t + d_2 t^2 + d_3 t^3 + \sum_{k=1}^{k_1} p_k \max(t - nk, 0)^3 + \sum_{k=0}^{k_2} pm_k \min(t + nk, 0)^3$

(avec un inter-nœud de n ans, et une période d'étude de forme : $[-(n k_2 + n_2), (n k_1 + n_1)]$:

Le nombre de paramètres impliqués dans la fonction spline est élevé, et chacun d'entre eux est estimé avec une précision individuelle relativement faible. Il est donc utile d'assortir cet effet d'une enveloppe de confiance. Son calcul est indiqué en annexe 3.

3.5 Procédure d'ajustement

3.5.1 Modèles à effets aléatoires

3.5.1.1 Modèles de croissance et effet « fertilité »

Le paramètre de fertilité représente par hypothèse l'effet de la station sur la croissance, plus exactement de sa composante invariante, l'effet de la date permettant d'apprécier ses variations au cours du temps. Ce paramètre est donc autorisé à varier d'un peuplement à l'autre, par opposition aux autres paramètres dont les valeurs sont communes à un ensemble de peuplements. L'estimation d'un paramètre par peuplement n'est pas souhaitable dans la mesure où elle est consommatrice en degrés de liberté. Comme on ne cherche pas, au moins dans un premier temps, à expliciter le déterminisme de la fertilité, une solution est de considérer que le niveau de fertilité intervient dans le modèle non comme un paramètre ou une série de paramètres, mais comme une variable aléatoire dont on observe autant de réalisations que de peuplements (réalisations qu'on peut supposer indépendantes). Les quantités à estimer sont donc l'espérance et la variance de cette variable. Ces estimations valent pour la population de peuplements d'où est issu chaque échantillon. **D'un point de vue statistique, cela conduit à rapporter nos modèles à la classe des modèles à effets aléatoires.**

La structure de cette variabilité aléatoire est dictée par celle de nos échantillons. Il existe essentiellement une variabilité entre couples (ou variabilité inter-couple) du paramètre de fertilité. En notant p le paramètre de fertilité des modèles de croissance radiale et en hauteur, on le décompose alors de façon additive en un terme fixe, commun à tous les couples de l'échantillon considéré, et un terme aléatoire, ou effet aléatoire, dont on observe une réalisation par couple (et qu'on appelle aussi effet « couple », indexé par « C »), soit :

$$p = p_0 + p_C$$

et tel que : $E[p_C] = 0$ et $V[p_C] = \sigma_C^2$. On a donc $E[p] = p_0$, p_0 étant le niveau moyen du paramètre de fertilité de l'essence dans le secteur d'où est issu l'échantillon.

Les peuplements de chaque couple ont été choisis de façon à être dans des conditions stationnelles similaires. Il est néanmoins possible que des différences de fertilité existent entre peuplement d'un même couple, pouvant être à l'origine d'une variabilité du paramètre de fertilité entre ces peuplements (variabilité intra-couple), sans caractère systématique, et dont on souhaiterait tenir compte. Dans cette situation, la variabilité du paramètre de fertilité se répartit suivant deux niveaux hiérarchiques, inter- et intra-couple, ce qu'on exprime par l'ajout, à la décomposition précédente, d'un second effet aléatoire dont on observe une réalisation pour chaque peuplement d'un même couple (indexé par « P(C) » pour « effet peuplement à l'intérieur d'un couple », qu'on appelle encore effet « peuplement dans couple ») :

$$p = p_0 + p_C + p_{P(C)}$$

et tel que $V[p_{P(C)}] = \sigma_{P(C)}^2$ et $E[p_{P(C)}] = 0$.

L'organisation hiérarchique de la variabilité se traduit dans l'indépendance des effets aléatoires p_C et $p_{P(C)}$ ($\text{cov}[p_C, p_{P(C)}] = 0$).

On a donc :

$$V[p] = \sigma_C^2 + \sigma_{P(C)}^2$$

Dans la variabilité du paramètre de fertilité, on isole donc une part qui se manifeste entre couples, et une seconde qui, à couple donné, distingue les peuplements. Cette structure a été privilégiée, mais nous nous en sommes parfois tenus à un effet aléatoire au seul niveau « couple ».

Enfin, nous avons jusqu'à présent fait l'hypothèse que les variations des conditions du milieu se traduisent uniquement par la variation du paramètre de fertilité. Cette hypothèse peut éventuellement être étendue à d'autres paramètres de l'équation de croissance. Dans le cas des modèles de croissance en hauteur à asymptote horizontale par exemple, le paramètre définissant cette dernière (paramètre K) pourrait aussi présenter une variabilité inter-couple, nécessitant l'introduction d'un effet aléatoire à ce niveau (effet « couple » aléatoire K_C). Comme le paramètre d'asymptote est essentiellement estimé à partir de la portion finale des courbes de croissance des vieux peuplements, il n'y a pas lieu dans ce cas d'introduire un second effet aléatoire pour caractériser une variabilité intra-couple.

En pareille situation, la variabilité des conditions de fertilité se traduirait par deux effets aléatoires, sur les paramètres de fertilité et d'asymptote. Ces effets peuvent être éventuellement corrélés, ce qui nécessite l'estimation supplémentaire de la covariance entre ces deux effets : $\text{cov}[p_C, K_C]$.

Un cas particulier correspond à une covariation stricte entre les deux paramètres, le niveau de l'asymptote étant dans ce cas proportionnel à celui du paramètre de fertilité. Il ne subsiste alors qu'un seul effet aléatoire :

$$K_C = k \cdot p_C \quad k \text{ étant un effet fixe à estimer.}$$

Dans le modèle de Duplat par exemple, la pente de l'asymptote oblique est une fonction linéaire du paramètre de fertilité.

3.5.1.2 **Modèle de densité et effet « arbre »**

Un raisonnement de même type peut être appliqué aux paramètres du modèle de densité, dont nous avons à plusieurs reprises mentionné la forte variabilité à un niveau individuel (variabilité inter-arbre). Cette variation reste largement inexplicée, si ce n'est par l'hypothèse génétique. **Les modèles à effets aléatoires sont là encore une façon efficace de tenir compte de cette variabilité.** Exception faite des paramètres de l'effet de la date qu'on laisse fixes et globaux, les autres paramètres sont susceptibles de varier avec l'individu.

Comme pour les modèles de croissance, on les considère comme autant de variables aléatoires, dont on cherche à estimer les espérances (effets fixes) et les termes de la matrice de variance-covariance. Dans ce cas, il faut distinguer un effet pur de l'individu, quand un effet aléatoire est appliqué à l'ordonnée à l'origine du modèle, d'effets d'interaction avec les autres variables quand les effets aléatoires sont attribués aux autres paramètres.

Dans la suite, on note plus généralement θ le vecteur des paramètres d'un modèle, θ_1 celui des paramètres liés à la composante invariante des modèles (équation de croissance, effets endogènes du modèle de densité), et θ_2 le vecteur des paramètres liés à l'effet de la date.

3.5.2 **Intégration du modèle de croissance en hauteur dominante**

On rappelle ici qu'on modélise des accroissements en hauteur dominante. Comme ils sont de nature pluri-annuelle, cela nécessite d'intégrer l'équation différentielle de la relation [24].

Une façon pragmatique de procéder, et qui est celle que nous avons adoptée, consiste à intégrer cette équation sur l'intervalle de temps $[t_0, t]$ relatif à chaque accroissement, en considérant qu'elle correspond à la part déterministe du modèle qu'on cherche à ajuster. On ajoute alors à ce terme une déviation de nature aléatoire, sensée représenter l'effet cumulé des fluctuations qui demeurent inexplicées et qui interviennent sur le même intervalle de temps (variations environnementales ponctuelles, par exemple relatives au climat, aux pathogènes, aux bris de houppier, etc.), et auxquelles on attribue par hypothèse des propriétés requises pour un ajustement statistique. Par une approche empirique (examen des résidus), on peut ensuite chercher à préciser un modèle de variance pour cette erreur. Intuitivement, il est plausible qu'elle dépende de la durée $t-t_0$ de l'accroissement et/ou de la vitesse de croissance instantanée f_H . On note plus simplement g l'effet g_{fert} de la date. Partant de [24] on a :

$$\frac{dH_0}{f_H(H_0, \theta_1)} = g(t, \theta_2) dt$$

Et en désignant par T une primitive de $1/f_H$:

$$T(H_0(t), \theta_1) - T(H_0(t_0), \theta_1) = \int_{t_0}^t g(u, \theta_2) du$$

Soit :

$$H_0(t) = T^{-1} \left[\int_{t_0}^t g(u, \theta_2) du + T(H_0(t_0), \theta_1) \right]$$

Remarque : T et T^{-1} n'admettent pas forcément de forme explicite. Dans ce cas, il faut faire intervenir une méthode d'intégration numérique du modèle pour son ajustement.

Ce terme constitue l'espérance de la hauteur atteinte à l'instant t , conditionnellement à $H_0(t_0)$, et on écrit le modèle :

$$H_0(t) = T^{-1} \left[\int_{t_0}^t g(u, \theta_2) du + T(H_0(t_0), \theta_1) \right] + \varepsilon \quad [29]$$

avec $\varepsilon \sim N(0, \sigma^2)$, σ n'étant pas nécessairement constante. On fait de plus l'hypothèse que ces variations aléatoires sont indépendantes sur des périodes successives (les durées d'accroissement sont suffisamment longues pour que s'il existe, un phénomène d'autocorrélation temporelle soit atténué).

Une façon plus académique d'envisager le problème est de voir la croissance sous l'angle d'un processus aléatoire ayant une composante déterministe, en écrivant :

$$dH_0 = g(t, \theta_2) f_H(H_0, \theta_1) dt + d\varepsilon(t)$$

où $d\varepsilon(t)$ est un processus aléatoire stationnaire, qui rend compte des perturbations instantanées, et fluctue rapidement devant les autres termes. On est donc en présence d'une équation différentielle stochastique (Gardiner, 1990). Il faut alors préciser la nature du processus $d\varepsilon(t)$. Quelques travaux sur la croissance se sont placés dans ce cadre (Garcia, 1979 ; Hervé *et al.*, 2000), en considérant $d\varepsilon(t)$ comme proportionnel à un bruit blanc, c'est à dire un processus dont les fluctuations suivent une distribution normale d'espérance nulle et de variance dt , et sont indépendantes, soit $d\varepsilon(t) = \sigma dw(t)$, avec $dw(t) \sim N(0, dt)$. On peut encore faire l'hypothèse supplémentaire que $d\varepsilon(t)$ est proportionnel à $f_H(H_0(t))$ (mêmes références). Ces équations obéissent pour leur intégration à des règles de manipulation spécifiques, et supposent une interprétation de $\int dw(t)$ qui n'est pas unique. La façon dont on procède pour aboutir à la relation [29] revient à considérer que l'espérance de l'équation différentielle stochastique est égale à la solution de l'équation différentielle déterministe, ce qui n'est vrai que dans la mesure où les perturbations $d\varepsilon(t)$ ne sont pas trop grandes. Les courbes de croissance en hauteur montrent que c'est effectivement le cas (voir parties suivantes).

L'intérêt de cette seconde approche réside dans la compréhension que l'on a du processus aléatoire gouvernant la croissance : en faisant l'hypothèse *a priori* d'un type de processus, on aboutit après intégration de l'équation à une forme explicite pour la variance de l'erreur cumulée ε (relation [29]), et par confrontation avec les résidus, on peut être amené à modifier les hypothèses définissant le processus. Dans l'hypothèse du bruit blanc, on suppose qu'il n'y a pas de structure

d'autocorrélation temporelle, mais on pourrait aussi supposer que ce n'est pas le cas (par exemple en la représentant par un analogue en temps continu d'un processus AR(1), Seber et Wild, 1989). Il se pourrait enfin que la distribution des fluctuations du processus ne soit pas normale, si on songe par exemple que les causes que nous avons mentionnées ont un caractère peut-être plus marqué quand elles sont défavorables à la croissance. Mais on est en pratique contraint par les méthodes d'ajustement disponibles, qui requièrent l'hypothèse de normalité (maximum de vraisemblance).

Enfin, les formes testées pour l'effet date étant continues, et l'intervalle de temps $[t_0, t]$ étant de l'ordre de quelques années, le terme relatif à l'effet cumulé de la date (relation [29]) a été approximé pour faciliter la convergence des modèles (qui devient plus délicate avec des termes de degré élevé) :

$$\int_{t_0}^t g(u, \theta_2) du \approx (t - t_0) g\left[\frac{t + t_0}{2}, \theta_2\right]$$

Remarque : dans la composante radiale, les accroissements sont annuels et le modèle décrit par la relation [25] est ajustable en l'état. Les largeurs de cernes LC représentent la vitesse de croissance $\frac{dR_0}{dt}$. A toute date t , l'accroissement LC(t) est aligné avec la valeur de rayon de l'année précédente $R_0(t - 1)$. Le terme d'erreur correspond cette fois à l'accumulation des fluctuations survenues sur une durée annuelle. **A cette résolution, il est possible d'examiner plus finement la structure de corrélation des erreurs, et d'en tenir compte par un processus d'autocorrélation en temps discret** (Bontemps, 2002).

3.5.3 Méthode d'ajustement des modèles d'accroissement et de densité

Les modèles de croissance en hauteur et en rayon ont la structure de modèles non-linéaires à effets aléatoires. Le modèle de densité est linéaire. Pour ajuster ces modèles, nous avons utilisé les fonctions *lme* et *nlme* (« linear- » et « non-linear mixed-effects » models) du logiciel S-Plus® (version 2000), dont les méthodes d'ajustement sont décrites par Pinheiro et Bates (2000).

Pour l'ajustement, on a le choix entre une méthode de maximisation de vraisemblance ou de vraisemblance restreinte. Contrairement à la seconde, la première méthode conduit à des estimations des variances/covariances des effets aléatoires qui ne tiennent pas compte de l'estimation simultanée des effets fixes. Elle a l'avantage de permettre la comparaison des vraisemblances de modèles différant par leur partie fixe ou aléatoire, ce qui était utile dans le présent contexte. **Les modèles ont toujours été ajustés par maximum de vraisemblance.**

La méthode de maximum de vraisemblance implémentée dans les fonctions *lme* et *nlme* suppose que les effets aléatoires et l'erreur résiduelle sont normalement distribués. Les réalisations des effets aléatoires à un niveau hiérarchique donné sont supposés indépendantes (on suppose donc que la valeur moyenne du paramètre de fertilité d'un couple ne dépend pas de celle des autres couples, et de même entre peuplements d'un même couple. Dans le modèle de densité, les

valeurs prises par les paramètres pour un arbre donné sont des réalisations indépendantes de celles des autres arbres). De même pour l'erreur résiduelle intra-groupe. Enfin, on suppose qu'erreur résiduelle et effets aléatoires sont indépendants.

En notant $\theta_{1,C}$ et $\theta_{1,P(C)}$ les composantes aléatoires des paramètres θ_1 aux niveaux « couple » et « peuplement dans couple » pour les modèles de croissance, et $\theta_{1,A}$ la composante aléatoire au niveau « arbre » pour le modèle de densité, $\theta_{1,0}$ leurs composantes fixes (le vecteur θ_2 des paramètres de l'effet date est toujours fixe), et Σ_C , $\Sigma_{P(C)}$ et Σ_A leur matrices de variance-covariance respectives, on a :

$$\left(\begin{array}{l} H_0(t) = T^{-1} \left[g \left[\frac{t+t_0}{2}, \theta_2 \right] (t-t_0) + T(H_0(t_0), \theta_1) \right] + \varepsilon_{H_0} \quad [30] \\ \\ LC_0(t) = g(t, \theta_2) f_R(R_0(t-1), \theta_1) + \varepsilon_{LC_0} \quad [31] \\ \\ \text{avec : } \theta_1 = \theta_{1,0} + \theta_{1,C} + \theta_{1,P(C)}, \quad \theta_{1,C} \sim N_{id}(0, \Sigma_C), \quad \theta_{1,P(C)} \sim N_{id}(0, \Sigma_{P(C)}) \\ \\ D_0(t) = X\theta + \varepsilon_{D_0} = X_1\theta_1 + X_2\theta_2 + \varepsilon_{D_0} \quad [32] \\ \\ \text{avec : } \theta_1 = \theta_{1,0} + \theta_{1,A}, \quad \theta_{1,A} \sim N_{id}(0, \Sigma_A) \end{array} \right.$$

Et dans chaque cas : $\varepsilon \sim N_{id}(0, V_\varepsilon)$, $cov[\varepsilon, \theta_{1,C}] = cov[\varepsilon, \theta_{1,P(C)}] = cov[\varepsilon, \theta_{1,A}] = 0$.

Les paramètres à estimer sont : $\theta_{1,0}$, θ_2 , Σ_C et $\Sigma_{P(C)}$, ou Σ_A , et V_ε .

Dans la plupart des situations, l'hypothèse d'homogénéité de la variance résiduelle n'a pas été vérifiée ($V_\varepsilon \neq \sigma^2$), et a conduit à introduire un modèle de variance, de forme générale :

$$V[\varepsilon] = \sigma^2 f^2(X, \lambda)$$

où X est une covariable ou un ensemble de covariables avec lesquelles la dispersion des résidus varie, et λ un paramètre ou ensemble de paramètres propres à ce modèle de variance.

Il est également possible d'obtenir une estimation des réalisations des effets aléatoires ($\theta_{1,C}$, $\theta_{1,P(C)}$ et $\theta_{1,A}$). Ces estimations sont obtenues postérieurement à la maximisation de la vraisemblance par la méthode BLUP (Best Linear Unbiased Predictors) : elles sont conditionnelles aux observations et nécessitent l'estimation préalable de Σ_C , $\Sigma_{P(C)}$, σ^2 .

Pour les modèles linéaires, la maximisation de la vraisemblance est obtenue de façon itérative, par la mise en œuvre successive de deux algorithmes :

- un algorithme EM (la version utilisée est décrite dans Bates et Pinheiro, 1998, cité dans Pinheiro et Bates, 2000), dont la progression vers la région optimum des paramètres est généralement rapide, et qui est utilisé pour les premières itérations de la maximisation,
- l'algorithme de Newton-Raphson, qui a la propriété de converger rapidement une fois que les valeurs courantes des paramètres sont proches de leurs estimations définitives, et qui est mis en œuvre pour les itérations suivantes, jusqu'à la vérification du critère de convergence.

Dans le cas des modèles non-linéaires, la vraisemblance n'admet pas de forme analytique, et l'ajustement est obtenu par un algorithme à deux étapes alternées (algorithme de Lindstrom et Bates, 1990, cité par Pinheiro et Bates, 2000) :

- une étape faisant intervenir un critère de moindres carrés non-linéaires à l'issue de laquelle sont estimés les effets fixes et aléatoires (estimations BLUP),
- une seconde étape de maximisation de la vraisemblance procédant, de façon itérée, à la linéarisation du modèle au voisinage des estimations courantes des effets fixes et aléatoires, puis à une réalisation de l'algorithme de maximisation utilisé dans le cas linéaire, à ceci près qu'elle ne sert que pour obtenir une estimation des matrices de variance-covariance des effets fixes et aléatoires (les effets fixes étant estimés dans l'étape de moindres carrés non linéaires).

S'agissant de l'erreur résiduelle, l'hypothèse d'homoscédasticité ou d'indépendance entre réalisations peut être relâchée. Les fonctions *lme* et *nlme* autorisent l'introduction de fonctions de variance qui font intervenir des covariables ou l'espérance du modèle, sous des formes fonctionnelles simples, et pouvant être combinées. Il n'est en revanche pas possible de faire intervenir explicitement les paramètres de l'espérance du modèle dans ces fonctions.

3.5.4 Comparaison de modèles

Pour comparer les modèles, on a utilisé le critère d'Akaike ou AIC (Akaike Information Criterion, fonction *AIC* de S-Plus), qui suppose un ajustement par maximum de vraisemblance. Ce critère pénalise la log-vraisemblance du nombre de paramètres introduits dans le modèle :

$$AIC = 2 (p - \ln L)$$

où L est la vraisemblance du modèle. On privilégie les modèles dont la valeur du critère est la plus faible.

Des modèles emboîtés peuvent de plus être comparés par le test du rapport des vraisemblances (fonction *anova* de S-Plus). Si L_1 est la vraisemblance du modèle le plus simple, et L_2 celle du modèle plus général, et p_1 et p_2 leur nombre de paramètres respectifs, on a approximativement :

$$2 (\ln L_2 - \ln L_1) \sim \chi^2 (p_2 - p_1)$$

sous l'hypothèse nulle que le modèle le plus simple est correct.

Quand il est appliqué pour comparer la structure des effets aléatoires, et en particulier la nullité de termes de variances, ce test peut cependant être conservatif.

3.5.5 Echantillons régionalisés et ajustement des modèles de croissance en hauteur dominante

Le fait qu'aient été initialement échantillonnés pour chaque essence des secteurs régionaux bien individualisés est à mettre en relation avec l'observation, générale et déjà ancienne, que les comportements de croissance (croissance en hauteur dominante, relation hauteur dominante – production) ont un caractère homogène dès lors qu'on s'en tient à zone géographique restreinte et relativement uniforme d'un point de vue climatique, mais varient à plus large échelle (Pardé et Bouchon, 1988). On en trouve la marque dans la valeur régionale des tables de production. En France, où on ne disposait pas jusqu'à récemment de référence pour la croissance du chêne et du hêtre, on avait ainsi recours aux tables de production anglaises (Hamilton et Christie, 1971) ou allemandes (Schober, 1972 pour la première édition) selon le degré de continentalité de la zone considérée. Même si elle reste relativement modérée, une certaine variabilité régionale de la croissance en hauteur dominante du chêne a été confirmée (Duplat et Tran-Ha, 1997).

Comme on s'intéresse aux essences prises dans l'ensemble de leur zone de production, on pourrait songer à réaliser un ajustement unique du modèle de croissance, en réunissant les accroissements des différents secteurs dans un même tableau de données, ce qui définirait un plan d'échantillonnage élargi. Dans la mesure où les comportements de croissance peuvent différer à un niveau régional, cela reviendrait à introduire un niveau de variation supplémentaire dans ce plan d'échantillonnage (niveau inter-régional), dans lequel viendraient s'emboîter les deux niveaux, inter- et intra-couple, déjà envisagés pour certains paramètres du modèle de croissance.

Une telle façon de faire aurait plusieurs conséquences :

- il faudrait d'abord que la croissance d'une essence donnée puisse être correctement décrite par une même équation de croissance pour les différents secteurs, et que la variabilité régionale des comportements puisse trouver une représentation appropriée dans la variation de certains paramètres, selon les secteurs,
- pour le paramètre de fertilité, dont la variation aux niveaux inter- et intra-couple est déjà envisagée, cela conduirait à considérer ses variations aux trois niveaux. Le paramètre de forme, ordinairement commun à tous les peuplements d'une région donnée, pourrait lui aussi varier selon un niveau inter-régional. Au plan statistique, représenter les variabilité régionale des paramètres par un effet aléatoire supplémentaire, au niveau « région » n'est pas spécialement souhaitable, d'une part parce que l'ajustement pourrait devenir délicat, mais aussi parce que le nombre de secteurs reste faible (2 secteurs pour le hêtre et 4 pour le chêne), et qu'il ne justifie pas spécialement une représentation par un effet aléatoire. En ce cas, on songerait plutôt à représenter la variabilité régionale par un effet fixe sur les paramètres, propre à chaque secteur,
- dans le présent contexte, on s'intéresse principalement à la mise en évidence d'une évolution de la productivité, qui peut avoir une éventuelle déclinaison régionale (et c'est aussi ce qu'on cherche à vérifier). Dans sa forme la plus élaborée, l'effet de la date inclut cependant de nombreux paramètres. Il faudrait alors imaginer une procédure progressive fastidieuse,

partant d'effets de la date et du stade de développement communs à l'ensemble des régions, où on cherche ensuite à identifier pas à pas les paramètres qui peuvent être considérés comme globaux ou régionaux.

Outre qu'elle paraît délicate, cette procédure ne paraît pas plus décisive du point de vue de l'estimation de l'effet de la date qu'une procédure d'ajustement régionalisée (mis à part que les paramètres effectivement communs, s'il y en a, seraient estimés avec une plus grande précision). En réalité, tout porte à croire qu'une variation effective de l'ensemble des paramètres entre secteurs est possible, d'une part parce que les conditions pédologiques et climatiques moyennes diffèrent (forme fonctionnelle et paramètres de l'équation de croissance), et d'autre part parce que les changements de l'environnement à l'origine des évolutions de vitesse de croissance ont pu se décliner à une échelle régionale (effet de la date). Dans ces conditions, le seul point commun entre échantillons régionaux est au fond l'essence considérée.

Nous avons donc toujours procédé à des ajustements individualisés par couple essence/région. Dans le cas du hêtre, nous verrons cependant que les peuplements dont nous disposions (peuplements de la présente étude et peuplements non appariés) définissent moins des ensembles géographiques distincts – comme c'est le cas pour le chêne – qu'une sorte de gradient Ouest-Est. C'est ce qui a permis d'aborder la question de la variabilité régionale de la forme des courbes.

3.6 Lien croissance – facteurs du milieu

Les objectifs de cette approche ont été précisés au paragraphe 2.6.1. Elle s'appuie pour une large part sur les modèles de croissance dont la structure et l'ajustement viennent d'être exposés. Cette approche a été décomposée dans trois directions complémentaires.

3.6.1 Approche synchronique : relation entre niveau actuel ou récent des facteurs du milieu et paramètres du modèle de croissance

Pour chaque couple au minimum – et parfois pour chaque placette d'un couple selon les échantillons – on dispose d'une estimation du paramètre de fertilité du modèle de croissance. Cela peut être aussi le cas de tout autre paramètre du modèle, s'il présente une variabilité significative (par exemple l'asymptote). Un ensemble de descripteurs du milieu a par ailleurs été calculé pour chaque placette d'un couple (voir paragraphe 2.6.5.6 et tableau correspondant), et parfois pour une seule d'entre elles quand ils font intervenir des données issues des analyses de sol. **L'idée est donc de rechercher des corrélations inter-placette ou inter-couple entre estimations des paramètres variables du modèle de croissance et descripteurs du milieu.**

L'identification de ces corrélations pourrait servir de base à une modélisation des paramètres de l'équation de croissance, les descripteurs du milieu étant introduits dans le modèle comme une composante déterministe des paramètres aléatoires. L'intérêt de cette démarche est d'aboutir à des modèles dendrométriques enrichis par une composante environnementale. Ce type de d'approche constitue en quelque sorte une généralisation des modèles d'explication de l'indice de fertilité à une courbe de croissance (dans une perspective de liaison station – production). Sans

oublier cet aspect, notre objectif principal est davantage d'**essayer de comprendre le déterminisme de l'évolution de productivité, en transportant les corrélations spatiales milieu – croissance observées à une période donnée à des corrélations dans le temps à peuplement et localisation donnée** (transposition espace – temps). Pour prendre un exemple, si on observe un effet positif entre températures normales printanières et paramètre de fertilité, on aurait tendance à penser qu'un réchauffement climatique, dans la mesure où il concernerait cette période de l'année, pourrait avoir un effet bénéfique sur la productivité. Les modèles de croissance n'ont donc pas été réajustés en introduisant les descripteurs dont l'effet est significatif, et on s'en est tenu à une approche de régression multiple « paramètre – descripteurs ».

Les valeurs de la plupart des descripteurs du milieu s'appliquent à la période récente, quand interviennent des données climatiques normales (période 1961-1990) ou les analyses de sol (période actuelle). Les valeurs prises par le paramètre de fertilité sont celles qui se seraient appliquées en l'absence de tendance à long-terme (fertilité « intrinsèque »), plus exactement à la date de référence introduite dans l'effet date. Les périodes concernées par les estimations des paramètres et les descripteurs du milieu ne sont donc en toute rigueur pas identiques. Comme on a supposé que l'effet de la date s'appliquait de façon homogène à tous les peuplements, quel que soit leur âge où leur niveau de fertilité (paragraphe 3.1.2.2), on suppose également que la hiérarchie des peuplements sur un axe de fertilité (au sens du paramètre) se conserve, les niveaux de fertilité de peuplements distincts restant dans un même rapport au cours du temps. Il n'y a dans ce cas aucun intérêt à calculer le niveau de fertilité actuel de chaque peuplement avec l'effet de la date, la corrélation entre paramètres et descripteurs du milieu restant la même. Il faut en revanche garder à l'esprit que ces liaisons sont conditionnelles à l'hypothèse d'homogénéité de l'effet date.

3.6.2 Approche historique : effet des variations dans le temps de facteurs du milieu sur la croissance

On cherche ici à **relier plus directement l'évolution constatée de la productivité à celle des facteurs du milieu, en la confrontant à des descripteurs pour lesquels existent des données historiques longues**, par exemple en calculant des corrélations entre les résidus des modèles de croissance ajustés sans effet date et ces descripteurs.

Dans une telle approche, on se heurte à l'inexistence des données, et il est bien entendu impossible d'être exhaustif ni affirmatif : les facteurs potentiellement à l'œuvre sont nombreux, ils peuvent interagir de façon plus ou moins complexe (effets synergiques ou opposés, effets de seuils, de saturation), certains ne sont l'objet d'un suivi continu et avec une bonne couverture spatiale que depuis peu de temps (exemple des dépôts atmosphériques azotés suivis depuis le début des années 1990 en Europe par le réseau EMEP, et en France par les réseaux MERA et CATANEAT), ce qui rend impossible la recherche d'une corrélation directe, mais aussi des effets d'interaction avec d'autres facteurs.

D'autres sont cependant relativement bien documentés. S'agissant du climat, les séries centenaires de températures et de précipitations reconstituées et homogénéisées par Météo-France assurent

une bonne couverture du territoire (voir paragraphe 2.6.5.3). Celles dont nous disposons ont une résolution annuelle que nous avons jugée dans un premier temps satisfaisante, puisque les accroissements en hauteur ont eux-mêmes une résolution pluri-annuelle. Elles sont cependant disponibles à une résolution mensuelle. La teneur historique en CO₂ atmosphérique est également documentée par des mesures continues en divers lieux du globe, ayant commencé dans les années 1950 pour les plus anciennes, et par des reconstitutions à partir de carottes de glace en Antarctique, l'air de l'atmosphère y étant emprisonné de façon continue. L'ensemble des données est disponible auprès du CDIAC (Carbon Dioxide Information Analysis Center, <http://cdiac.ornl.org>). Même s'il n'existe pas d'enregistrements proches de notre territoire, on peut accorder un certain degré de validité aux séries disponibles, dans la mesure où ce gaz est considéré comme bien mélangé à l'échelle mondiale (GIEC, 2001) et de fait, les séries provenant de lieux variés du globe se superposent. Cela nous autorise à conserver les séries les plus longues, ou à interpoler une série longue à partir de l'ensemble de ces séries afin de couvrir la période pour laquelle se sont formés les accroissements de nos échantillons (voir annexe 4).

Nous avons donc recherché des corrélations avec ces deux facteurs. Ce type d'approche a un caractère plutôt exploratoire. Il permet d'examiner des hypothèses simples, par exemple observer une corrélation avec tel ou tel facteur qui suggère son implication, des variations de tel autre qui ne sont pas en phase avec l'évolution constatée de productivité, ou encore une possible interaction entre facteurs.

3.6.3 Interaction entre facteurs du milieu à leur niveau actuel ou récent et tendance à long-terme

L'homogénéité de l'effet de la date pour un couple essence/région est une hypothèse de la modélisation. Comme de nombreuses variables sont disponibles à l'échelle du couple ou du peuplement, il est tentant d'accéder à une mesure individuelle du changement de productivité pour chaque couple, et de chercher ensuite à l'expliquer, par exemple par l'âge ou la fertilité du couple/peuplement. Il n'est cependant pas souhaitable et dans les faits pas évident d'introduire un effet du couple ou du peuplement sur un effet de la date comptant de nombreux paramètres, et dans des modèles déjà élaborés.

Nous avons adopté la solution suivante : on note T la tendance moyenne observée dans une région et sur une essence données avec l'ensemble des couples (le niveau de l'effet $g(\text{date})$ des modèles de croissance atteint à la date finale). Supposons qu'on réajuste le modèle autant de fois qu'on dispose de couples dans l'échantillon, en écartant tour à tour chacun d'eux. On note T_i la tendance observée sans le couple i . Si ce couple apporte une contribution négative à la tendance moyenne, on a $T_i > T$, et la différence $\Delta_i = T - T_i$ est inférieure à 1. Elle peut donc constituer une mesure de l'écart de la tendance observée sur le couple i à la tendance générale que nous recherchons.

Dans un second temps, on cherche à expliquer cet indice par une approche corrélative, par exemple avec l'âge des peuplements, avec le niveau du paramètre de fertilité, et plus généralement

avec l'ensemble des descripteurs du milieu calculés pour ce couple. C'est donc un moyen supplémentaire pour tenter de comprendre le déterminisme de l'évolution de productivité.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

1. Présentation des échantillons	85
1.1 Caractéristiques générales des échantillons	85
1.2 Caractérisation pédologique et nutritive des peuplements du secteur atlantique	89
1.3 Vérification de la qualité des appariements du secteur atlantique	90
2. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante	95
2.1 Présentation des données	95
2.2 Comparaison des courbes entre générations	95
2.3 Modélisation de la croissance en hauteur dominante	103
2.3.1 Accroissements utilisés pour la modélisation	104
2.3.2 Equations de croissance	104
2.3.3 Ajustements réalisés et résultats	108
2.3.3.1 Démarche générale	108
2.3.3.2 Secteur atlantique	109
2.3.3.3 Secteur Nord-Est	122
2.3.3.4 Allure et niveau de l'évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante dans les secteurs atlantique et Nord-Est	134
3. Etude de la relation entre croissance et facteurs du milieu	139
3.1 Relation entre niveau actuel ou récent des facteurs du milieu et paramètres des modèles de croissance	139
3.1.1 Variabilité du paramètre K, relation avec les descripteurs du milieu	139
3.1.2 Variabilité du paramètre R, relation avec les descripteurs du milieu	144
3.1.2.1 Liaisons observées sur les 30 peuplements de l'échantillon atlantique	144
3.1.2.2 Liaisons observées sur les échantillons élargis des secteurs atlantique et Nord-Est.	147
3.2 Interaction entre facteurs du milieu à leur niveau actuel ou récent et tendance à long terme	149
3.2.1 Démarche	149
3.2.2 Variation de l'indice Δ_i avec le niveau moyen des descripteurs du milieu	150
3.2.2.1 Secteur atlantique	150
3.2.2.2 Secteur Nord-Est	152
3.2.3 Variation de l'indice Δ_i avec la différence de niveau intra-couple des descripteurs du milieu	152
3.3 Effet des variations dans le temps de facteurs du milieu sur la croissance	152
3.3.1 Démarche	152

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

3.3.2	Allure des séries climatiques, conséquence pour la causalité de l'évolution de productivité.	156
3.3.2.1	Précipitations	156
3.3.2.2	Températures	156
3.3.2.3	Indice de De Martonne	157
3.3.3	Recherche de liaisons entre descripteurs et résidus des modèles de croissance	158
3.3.3.1	Secteur atlantique	158
3.3.3.2	Secteur Nord-Est	159
3.3.3.3	Secteurs réunis	161
3.4	Relation croissance – facteurs du milieu : synthèse	163
	Résumé des principaux résultats	166

1. Présentation des échantillons

1.1 Caractéristiques générales des échantillons

Les échantillons atlantique et Nord-Est (Normandie/Picardie et Lorraine/Alsace) comptent respectivement 15 et 14 couples de peuplements (le couple 8 du second secteur est en réalité un triplet). Leurs âge et localisation ont été reportés dans les tableaux 3.1 et 3.2. Ils sont également cartographiés sur la figure 3.1.

Les peuplements du secteur atlantique forment deux sous-ensembles géographiques équilibrés : un premier ensemble côtier, allant de l'embouchure de la Seine à celle de la Somme, et un second, situé plus à l'intérieur des terres, dans les massifs forestiers de l'Oise. On retrouve donc une structure déjà présente pour les vieux peuplements disponibles à l'origine. Le secteur Nord-Est est défini par des peuplements du plateau Lorrain et des Vosges, en se cantonnant dans ce dernier cas aux faibles altitudes (Vosges du Nord, collines sous-vosgiennes de l'ouest du massif), un dernier couple se trouvant au sud de l'Alsace.

La structure en âge de ces peuplements est assez similaire dans les deux secteurs, bien que les peuplements du secteur atlantique soient en moyenne un peu plus âgés (de l'ordre de 75 et 150 ans pour les jeunes et vieux peuplements de ce secteur, contre 65 et 140 ans pour le secteur Nord-Est). La contrainte d'écart d'âge entre jeunes et vieux peuplements, fixée à un minimum de 50 ans, a été relativement bien respectée. Pour quelques couples dans le secteur atlantique, cette différence s'est cependant avérée plus faible qu'escompté. Enfin, les âges des peuplements les plus vieux ne sont pas spécialement excessifs, et restent dans la gamme envisagée (le plus vieux peuplement a 200 ans dans le secteur atlantique, et 180 ans dans le Nord-Est).

Dans le secteur atlantique, la distance entre peuplements d'un même couple est en moyenne de 3,7 km, et atteint un maximum de 8 km, dans des massifs qui restent cependant d'une grande homogénéité au plan des conditions écologiques (Compiègne, Brotonne). Elle est supérieure à la limite de 500 m qui avait été imposée à l'échantillon Nord-Est. Cela s'explique par le fait que les appariements ont été postérieurs au choix des vieux peuplements, auxquels on s'est strictement tenus pour constituer des couples (exception faite d'un nouveau couple en forêt de Eawy). Pour ce secteur, la qualité des appariements a été vérifiée par une comparaison plus formelle des descripteurs du milieu acquis pour chaque peuplement (paragraphe 1.3 ci-après).

Les caractéristiques climatiques de ces échantillons sont indiquées dans le tableau 3.3. On s'appuie pour les commenter sur la typologie et cartographie du climat français réalisée par Gilbert et Franc (1997).

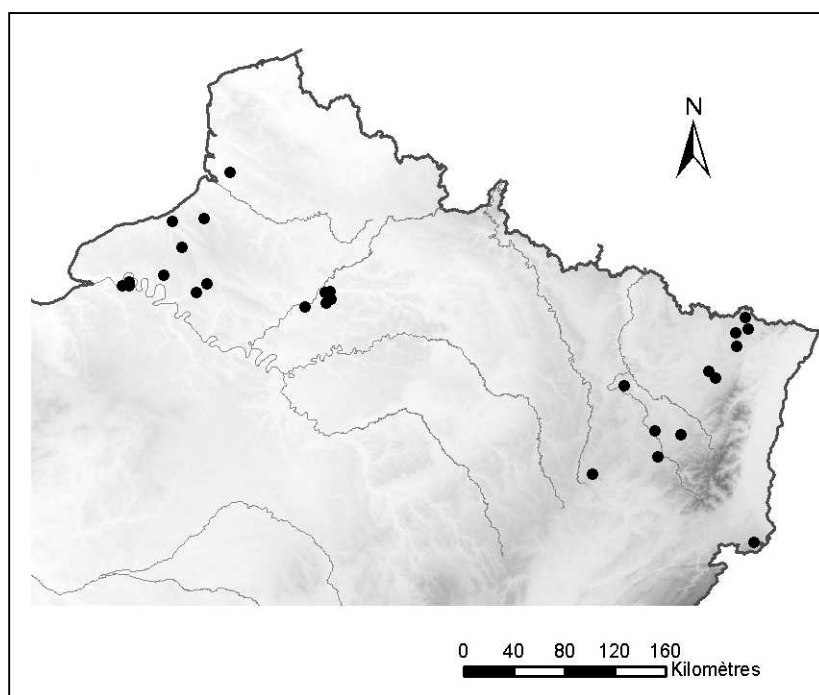


Figure 3.1 Cartographie des couples de l'échantillon hêtre.

Couple	Forêt	Département	Localisation ¹	Altitude ²	Distance Entre peuplements ³	Age ⁴		Ecart d'âge
						Jeune	Vieux	
1	Compiègne	60	2°55' E, 49°24' N	55	7,53	65	111	46
2	"	60	2°53' E, 49°23' N	50	8,18	66	145	79
3	"	60	2°57' E, 49°21' N	130	2,16	54	144	90
4	"	60	2°53' E, 49°19' N	140	3,36	70	165	95
5	Halatte	60	2°39' E, 49°17' N	145	0,52	45	126	81
6	Lyons	27	1°29' E, 49°23' N	155	2,55	94	200	106
7	"	27	1°35' E, 49°27' N	180	1,51	91	178	87
8	Brottonne	76	0°44' E, 49°26' N	115	8,85	77	147	70
9	"	76	0°40' E, 49°25' N	115	2,20	61	134	73
10	"	76	0°44' E, 49°27' N	50	1,82	136	176	40
11	Verte	76	1°07' E, 49°30' N	165	3,56	84	143	59
12	Eawy	76	1°18' E, 49°42' N	195	4,77	50	137	87
13	Arques	76	1°12' E, 49°53' N	125	0,77	47	127	80
14	Eu	76	1°33' E, 49°55' N	200	4,70	100	171	71
15	Crécy	80	1°50' E, 50°15' N	65	3,21	113	152	39
Moyenne				125	3,71	76,9	150,4	73,5
Ecart-type				50	2,54	26,2	23,6	20,0

Tableau 3.1 Localisation et âge des peuplements de l'échantillon hêtre atlantique.

¹ Coordonnées géographiques du point à mi-distance des peuplements dans le système ED 50, calculées à partir des coordonnées Lambert II étendu, ² moyenne des altitudes des deux peuplement (en m), ³ en km, ⁴ Age du peuplement (années) atteint en 1998 (ramené en 1998 pour les jeunes peuplements, échantillonnés en 2003).

Couple	Forêt	Département	Localisation ¹	Altitude ²	Age ³		Ecart d'âge
					Jeune	Vieux	
1	Haye	54	6° 05' E, 48° 40' N	365	72	136	64
2	"	54	6° 05' E, 48° 40' N	365	66	137	71
3	"	54	6° 05' E, 48° 40' N	365	58	143	85
4	Sarrebourg	57	7° 00' E, 48° 44' N	310	53	109	56
5	Hesse	57	7° 04' E, 48° 41' N	280	63	157	94
6	Lemberg	57	7° 19' E, 49° 00' N	335	84	142	58
7	Mouterhouse	57	7° 27' E, 49° 01' N	320	53	132	79
8	Goendersberg	57	7° 26' E, 49° 06' N	370	34-47	184	137
9	Morimond	52	5° 42' E, 48° 03' N	425	56	124	68
10	La Petite Pierre	67	7° 19' E, 48° 54' N	340	39	122	83
11	FC Fislis	68	7° 22' E, 47° 30' N	440	90	169	79
12	Ban d'Uxegney	88	6° 24' E, 48° 09' N	445	75	122	47
13	Sainte Hélène	88	6° 40' E, 48° 18' N	340	65	131	66
14	Fraize	88	6° 23' E, 48° 20' N	335	84	153	69
Moyenne				360	64,6	140,1	75,4
Ecart-type				50	15	20,2	21,7

Tableau 3.2 Localisation et âge des peuplements de l'échantillon hêtre Nord-Est.

¹ Coordonnées correspondant au centre du massif, dans le système ED 50, ² Altitude moyenne autour du point milieu du massif, calculée dans un rayon de 1 km, en m, ³ Age atteint en 1998. La distance entre peuplements n'est pas documentée pour cet échantillon.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

Descripteur	P	Tm	Tn	Tx	Jours gel	Amplitude thermique
<i>secteur atlantique</i>	786	10,0	5,9	14,0	54	14,1
	95	0,4	0,3	0,7	5,6	0,7
<i>secteur Nord-Est</i>	941	9,0	4,5	13,5	92	17,1
	65	0,1	0,3	0,5	11	0,3

Descripteur	P ₄₋₉	Tm ₄₋₉	P ₆₋₈	Tx ₆₋₈	Tm ₁₀₋₃	Tn ₁₂₋₂	Tn ₃	Tn ₄
<i>secteur atlantique</i>	355	14,2	172	21,5	5,8	0,9	2,3	4,1
	30	0,6	14	1,1	0,3	0,3	0,3	0,3
<i>secteur Nord-Est</i>	466	14,2	238	22,4	3,8	-1,8	0,5	3,1
	39	0,2	20	0,6	0,2	0,3	0,3	0,4

Tableau 3.3 Quelques normales climatiques annuelles et saisonnières des échantillons atlantique et Nord-Est (période 1961-1990, modèle climatique AURHELY).

P : précipitations annuelles (mm), Tm, Tn et Tx : températures moyennes, minimales et maximales moyennes annuelles (°C). Indices x – y : numéro des mois des périodes concernées pour les normales saisonnières. La seconde ligne correspond aux écarts-types.

On constate généralement une bonne homogénéité de chaque échantillon sur le plan climatique. Le secteur Nord-Est, sous influence continentale, est bien entendu plus froid en moyenne que le secteur atlantique, avec une amplitude thermique plus marquée de 3°C. Nous avons fait apparaître les températures moyennes d'avril à septembre et d'octobre à mars, identifiées par Gilbert et Franc comme les grandeurs les plus représentatives de la variabilité des régimes de températures sur le territoire, et qui correspondent de plus aux périodes de végétation et de repos. On remarque que les températures moyennes de la période de végétation sont identiques pour ces deux secteurs, ce qui s'accorde bien avec le constat d'une variation essentiellement latitudinale de ces températures. Les températures d'octobre à mars et hivernales, dont la variation est longitudinale, sont en revanche bien inférieures dans le secteur Nord-Est, ce qu'atteste également le nombre de jours de gel. Les minimales des mois précédant la phase de végétation diffèrent également, de 1 à 2 °C en moyenne.

Le niveau annuel des précipitations est supérieur d'environ 150 mm en moyenne dans le Nord-Est, et de 70 mm pour la période estivale. Le régime des pluies (répartition sur l'année) diffère de plus d'un secteur à l'autre ; relativement homogène dans l'Est du pays, il est marqué par un déficit en saison estivale dans les zones d'influence océanique. On le perçoit également dans les données de notre échantillon, où les précipitations de saison de végétation représentant 45% des précipitations annuelles dans le secteur atlantique contre 50% dans le Nord-Est. Par rapport à l'organisation de notre échantillon atlantique, il faut signaler que la frange maritime de la façade atlantique est marquée par un niveau de précipitations supérieur à celui du bassin parisien (de 100 à 150 mm en moyenne annuelle), avec un régime de précipitations lui aussi plus homogène.

Comme nous l'avons dit, les températures moyennes de saison de végétation, mais aussi les maximales d'été, sont proches dans les deux secteurs. Avec une différence respective de 110 mm et 70 mm du niveau des précipitations de saison de végétation et estivale en défaveur du secteur atlantique, il faut donc s'attendre à ce que les déficits hydriques y soient plus marqués. Gilbert et Franc ont montré que ces déficits, faibles à nuls en zone continentale ou sur la façade océanique, se manifestaient dans une large zone couvrant le bassin parisien et le Centre du pays. Les peuplements échantillonnés dans l'Oise sont donc *a priori* les plus concernés par ces déficits.

1.2 Caractérisation pédologique et nutritive des peuplements du secteur atlantique

Les sols de l'échantillon sont acides, généralement profonds, avec couramment un faciès de podzolisation ou de micropodzolisation. Les traces d'hydromorphie sont rarement observées, et toujours en profondeur. On peut essayer de regrouper ces sols en trois types :

- des sols sableux profonds, micropodzolisés à podzolisés, avec une composante parfois limoneuse ou argileuse en profondeur (Compiègne, Brotonne, couples 1 à 4 et 10),
- des sols bruns modérément lessivés (limons ou limons à limons argileux) et généralement profonds (couples 5, 7 à 9, 11 et 13), ou parfois superficiels quand est présente une charge marquée en silex (couple 6), avec un faciès de micropodzolisation dans certains massifs (Brotonne, Arques, Crécy),
- des sols bruns fortement lessivés superficiels, combinant une forte charge en silex et la présence d'argiles lourdes dès 50 cm (Eu et Eawy, couples 12 et 14).

Les caractéristiques trophiques de ces sols sont indiquées au tableau 3.4, et sont commentées d'après Jabiol (2001).

Ce sont généralement des sols assez acides (acides à peu acides d'après le R Ellenberg), avec un taux de saturation en bases et une capacité d'échange cationique modestes. La teneur en aluminium ne paraît pas spécialement excessive au vu de la CEC, et les rapports Mg/Al et Ca/Al confirmant l'absence de toxicité aluminique pour l'ensemble des peuplements (non présentés). Les niveaux d'indice C/N sont intermédiaires (défavorable au delà de 22, favorable en deçà de 16), le N Ellenberg indiquant des sols moyennement riches en azote. Les niveaux de phosphore semblent en revanche favorables. La réserve utile atteint en moyenne de bons niveaux, à nuancer cependant pour les sols superficiels ou sableux. Le F Ellenberg indique des sols frais à humides.

On observe une certaine homogénéité des conditions de fertilité de l'échantillon : les variations de pH et de C/N restent modérées. En revanche, **les niveaux de réserve utile et dans une moindre mesure de la nutrition minérale sont assez variables**. Les coefficients d'Ellenberg varient fortement, sachant que le nombre d'espèces botaniques identifiées sur chaque peuplement reste faible.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

Descripteur	Humus	pH	R Ellenberg	CEC (méq/100g)	S/T (%)	AI (méq/100g)
<i>Secteur atlantique</i>	Mésomull à dysmoder	4,3	4,5	6,0	34	2,26
	(2 à 7)	0,8	1,2	3,6	23	1,6

Descripteur	C/N	N Ellenberg	P2O5 Duchaufour (g/kg)	Réserve Utile 100cm (mm)	F Ellenberg
<i>Secteur atlantique</i>	17,5	4,9	0,16	126	5,4
	2,9	0,8	0,12	41	0,4

Tableau 3.4 Conditions trophiques des peuplements de l'échantillon atlantique, variabilité inter-couple.

Les descripteurs issus d'analyses de sols sont calculés sur les mesures du premier horizon. La seconde ligne correspond aux écarts-types des variables.

1.3 Vérification de la qualité des appariements du secteur atlantique

Etant donné la variation généralement lente des paramètres climatiques dans l'espace et la résolution kilométrique du modèle climatique AURHELY, les descripteurs climatiques ont été exclus de cette vérification. Elle concerne donc les descripteurs issus des relevés pédologiques, des analyses de sol et des valeurs indicatrices fournies par les relevés floristiques (voir le paragraphe 2.6.5 de la partie Méthodologie et le tableau de synthèse), et comprenant :

- pour chaque horizon de sol : le pH, la CEC, la somme des bases échangeables (S), l'acidité d'échange (AE), les concentrations des différents cations (Ca, K, Mg, Na, Fe, Mn, Al, H), de carbone organique, d'azote total, de phosphore, les rapports C/N et S/T, et la réserve utile à 4 niveaux de profondeur,
- le type d'humus et les descripteurs prédits par la flore : coefficients d'Ellenberg, pH, S/T, C/N, températures, et indices d'engorgement. Ces descripteurs ne sont pas disponibles pour le couple 6 où aucune espèce botanique n'a été observée. Le nombre moyen d'espèces par relevé est de 11 (écart-type : 5).

Dans un premier temps, on a procédé à un examen graphique par couple des descripteurs, afin de repérer des anomalies individuelles (données non présentées). De façon générale, on confirme la bonne proximité entre peuplements appariés, la variabilité des descripteurs étant surtout perceptible entre couples.

Le couple 5 (forêt d'Halatte) fait cependant exception. Le jeune peuplement, dont les prélèvements de sol présentaient une réaction effervescente à l'acide, se démarque du vieux peuplement pour les valeurs de pH, de CEC, et de teneur en calcium, qui sont particulièrement élevées (pour le premier horizon, pH = 8,08 contre 5,35, CEC = 22,8 méq/100g contre 8,4, Ca = 22 méq/100g contre 6,9). En revanche, il reste fort proche du vieux peuplement pour d'autres paramètres comme les rapports C/N et S/T, le type d'humus, la teneur en phosphore et des autres minéraux. Lors du sondage pédologique, il n'avait pas été détecté de substrat calcaire. Ce

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

jeune peuplement se trouve par ailleurs en bord de massif, et pourrait résulter d'une plantation. Il est donc possible que le sol ait été localement l'objet d'un amendement calcaire, peut-être antérieur à l'installation du peuplement.

Les peuplements de ce couple sont proches, ce qui garantit l'identité des conditions climatiques. Les réserves utiles et par conséquent les bilans hydriques sont également semblables. D'un point de vue pratique, nous avons donc décidé de conserver ce couple pour l'analyse.

Nous avons également été conduits à rechercher d'éventuelles différences systématiques entre les deux générations de peuplements, spécialement à redouter dans le présent contexte. Pour chaque descripteur quantitatif, un test *t* de comparaison de moyennes sur observations appariées ($n = 15$) a été mis en œuvre. Dans le tableau 3.5 nous indiquons les descripteurs pour lesquels les moyennes diffèrent significativement ou pour lesquels il existe une tendance. Certaines de ces différences sont également illustrées sur la figure 3.2.

Descripteur	Pc ¹	Valeurs peuplement vieux – jeune
Indice d'éclairement relatif Ellenberg (L)	0,007	4,83 – 4,33
Indice de température Ellenberg (T)	0,096	5,25 – 5,13
Na ⁺ horizon 1 (még/100g)	0,007	0,071 – 0,053
Na ⁺ horizon 2 (még/100g)	0,094	0,036 – 0,032
Carbone organique horizon 1 (g/Kg)	0,168	57,9 – 46,8
Azote total horizon 1 (g/Kg)	0,177	3,27 – 2,67

Tableau 3.5 Différences systématiques entre générations de peuplements de l'échantillon atlantique. ¹ Probabilité critique associée au test *t* apparié.

Les indices d'Ellenberg montrent que les vieux peuplements offrent un climat plus lumineux, et peut-être plus chaud que les jeunes peuplements. Il n'y a là rien de surprenant, même s'il est intéressant de remarquer la sensibilité de la flore à ces effets. De même, les teneurs en carbone organique et azote total semblent plus élevées dans les vieux peuplements. Elles pourraient traduire une accumulation de matière organique au cours du développement du peuplement. Il n'y a pas cependant de différence systématique des rapports C/N, S/T et du pH (analyses de sol ou prédictions par la flore), ni même sur les humus (voir figure 3.2) : ils sont identiques pour 6 couples, plus acides dans les vieux peuplements pour 5 d'entre eux (et dans ce cas, il y a tout de même un saut qualitatif d'un mull plus ou moins acide à un héli-moder), et moins acides dans les vieux peuplements dans 4 cas.

La différence la plus surprenante concerne la teneur en sodium du premier horizon, plus élevée dans les vieux peuplements, et tout particulièrement pour les couples situés à proximité de la mer (couples 8 à 11 et 13, voir figure 3.2). Peut-être faut-il y voir une plus grande capacité des vieux peuplements à intercepter des apports atmosphériques d'origine maritime (plus hauts et au couvert plus développé).

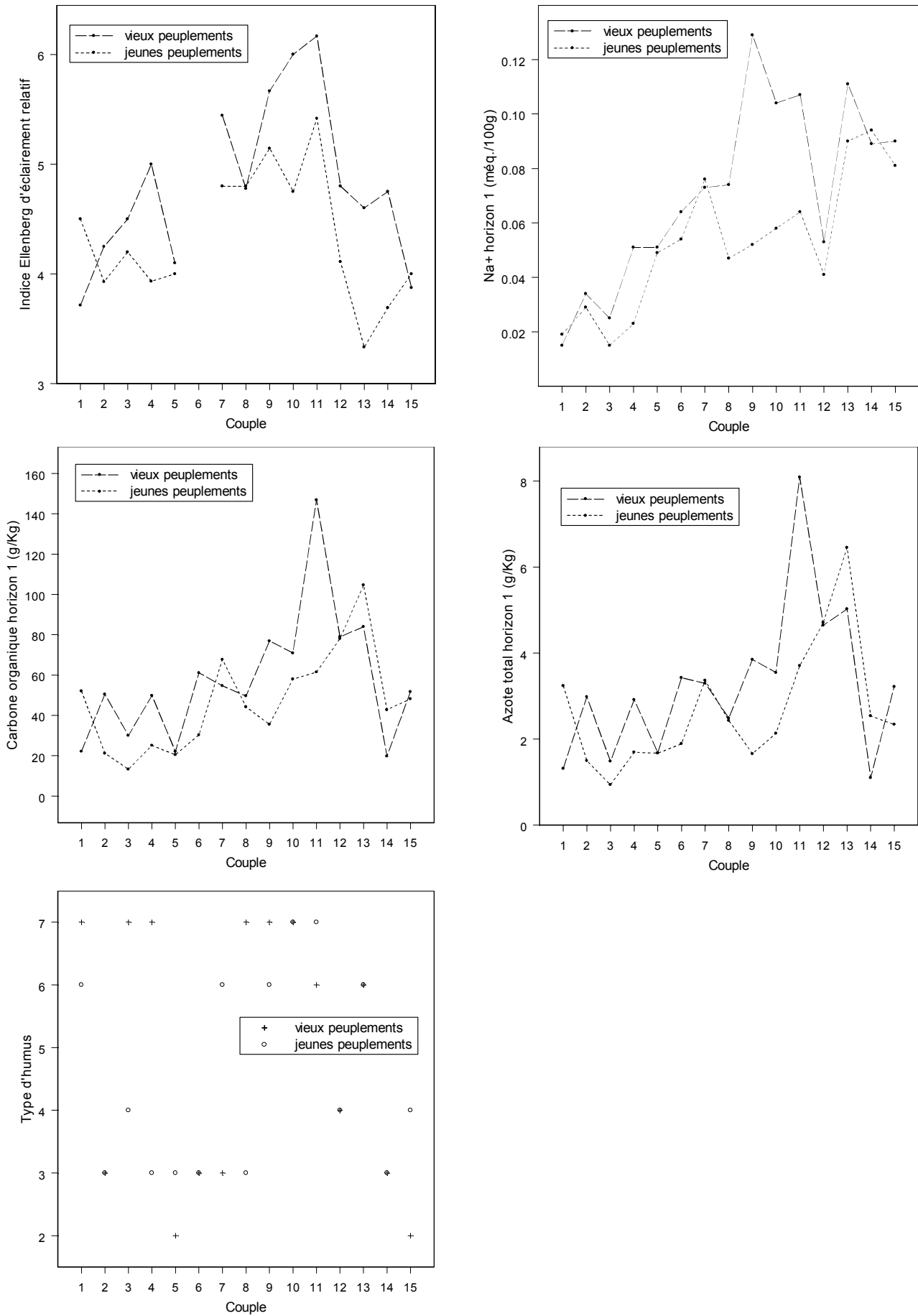


Figure 3.2 Comparaison intra-couple de descripteurs du milieu (secteur atlantique).

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

De façon générale, les différences identifiées paraissent plausibles, et semblent pouvoir s'expliquer par un effet de l'âge des peuplements, plutôt que par des différences stationnelles. **A l'inverse, il nous paraît important de remarquer qu'il n'a pas été observé de différence au plan trophique (nutrition azotée, phosphorée et minérale) ou hydrique (réserve utile, indice d'humidité d'Ellenberg). Ces vérifications effectuées *a posteriori* confortent donc les appariements opérés à partir d'un diagnostic de terrain, dans un contexte où les peuplements d'un même couple sont parfois assez éloignés. Concernant ce dernier aspect, nous n'avons pas non plus trouvé de corrélations entre la distance intra-couple et les différences de valeurs entre descripteurs.**

2. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante

2.1 Présentation des données

Pour chacun des deux secteurs, les courbes de croissance en hauteur dominante sont représentées sur les figures 3.3 et 3.4 au niveau de chaque couple, et sont regroupées par secteur sur la figure 3.5. Ces courbes ont une allure régulière plutôt générale. Elles comportent parfois des accidents ponctuels, d'ailleurs plus marqués dans le secteur Nord-Est (vieux peuplements des couples 2, 13 et 15 et jeune peuplement du couple 10 dans le secteur atlantique, vieux peuplements des couples 5, 6, 7 et 8 dans le secteur Nord-Est).

Le point d'inflexion des courbes est nettement perceptible bien qu'assez bas, et les rythmes de croissance demeurent soutenus, même au delà de 150 ans. Les peuplements les plus hauts des deux échantillons s'élèvent à un peu plus de 40 m. Sur certaines courbes, on note encore un démarrage relativement lent de la croissance.

On observe également une différence dans la forme des courbes entre les deux secteurs, particulièrement visible sur les vieux peuplements (voir figure 3.5) : à des âges comparables, les courbes apparaissent particulièrement tendues dans le Nord-Est, tandis qu'elles montrent un fléchissement assez net du rythme de croissance dans leur partie finale dans le secteur atlantique.

2.2 Comparaison des courbes entre générations

Si on compare maintenant ces courbes couple à couple, on constate, spécialement dans le Nord-Est, une tendance forte des courbes des jeunes peuplements à se rapprocher de celles des plus anciens, ce qui signifie que la jeune génération a poussé plus rapidement. Ce constat est également vrai dans le secteur atlantique, mais la différence est cependant plus atténuée (les courbes du couple 12 par exemple semblent quasiment parallèles). Cette différence de comportement se voit encore sur la figure 3.5 : dans le Nord-Est, les courbes de la jeune génération occupent la partie haute du faisceau défini par les courbes des peuplements plus vieux, alors que la différence n'est pas si nette dans le secteur atlantique.

On a également calculé les différences de hauteur entre jeunes et vieux peuplements, au même âge, en l'occurrence l'âge final du jeune peuplement, reportées dans le tableau 3.6.

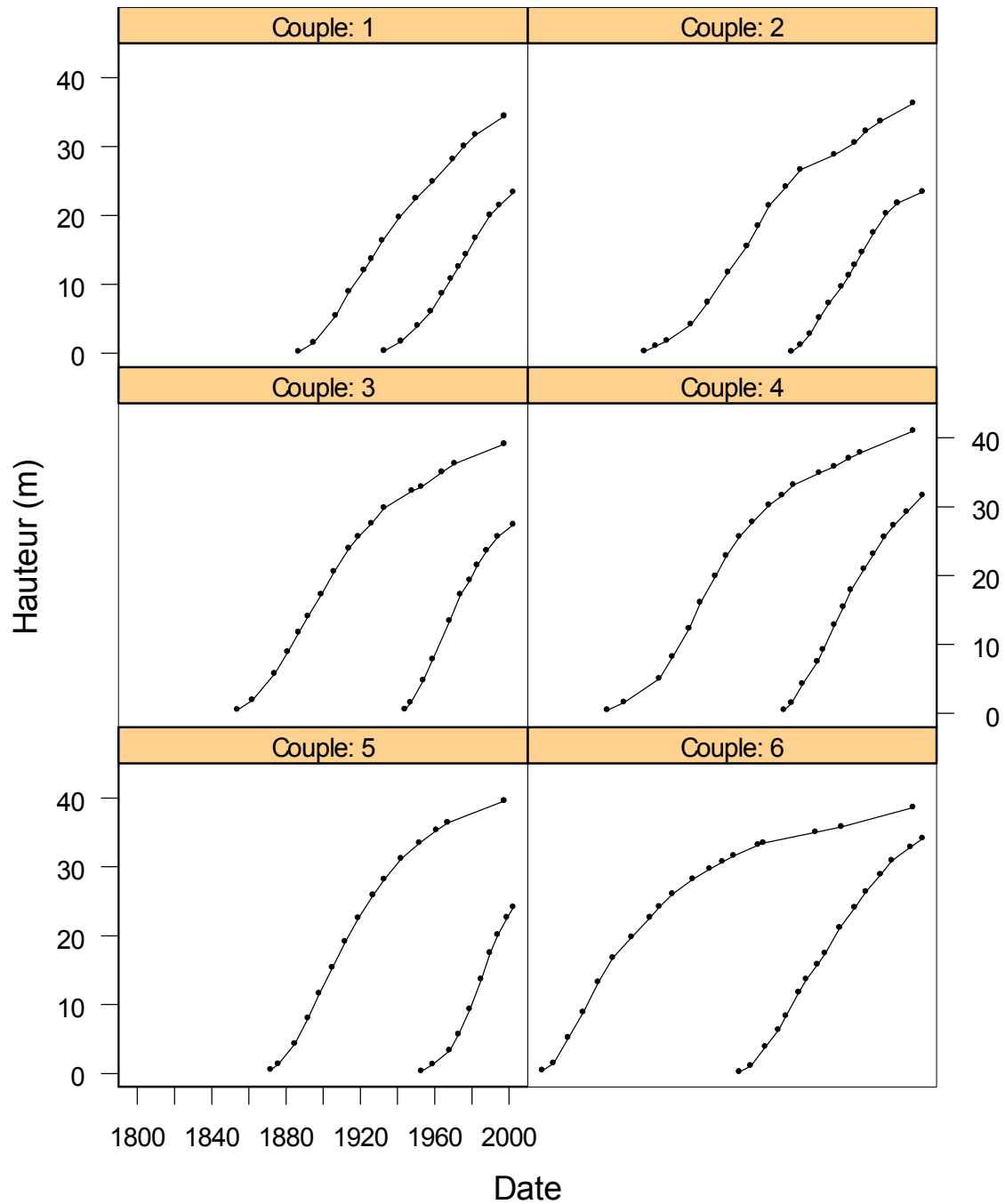


Figure 3.3 Courbes de croissance en hauteur dominante des peuplements de l'échantillon atlantique, représentées par couple.

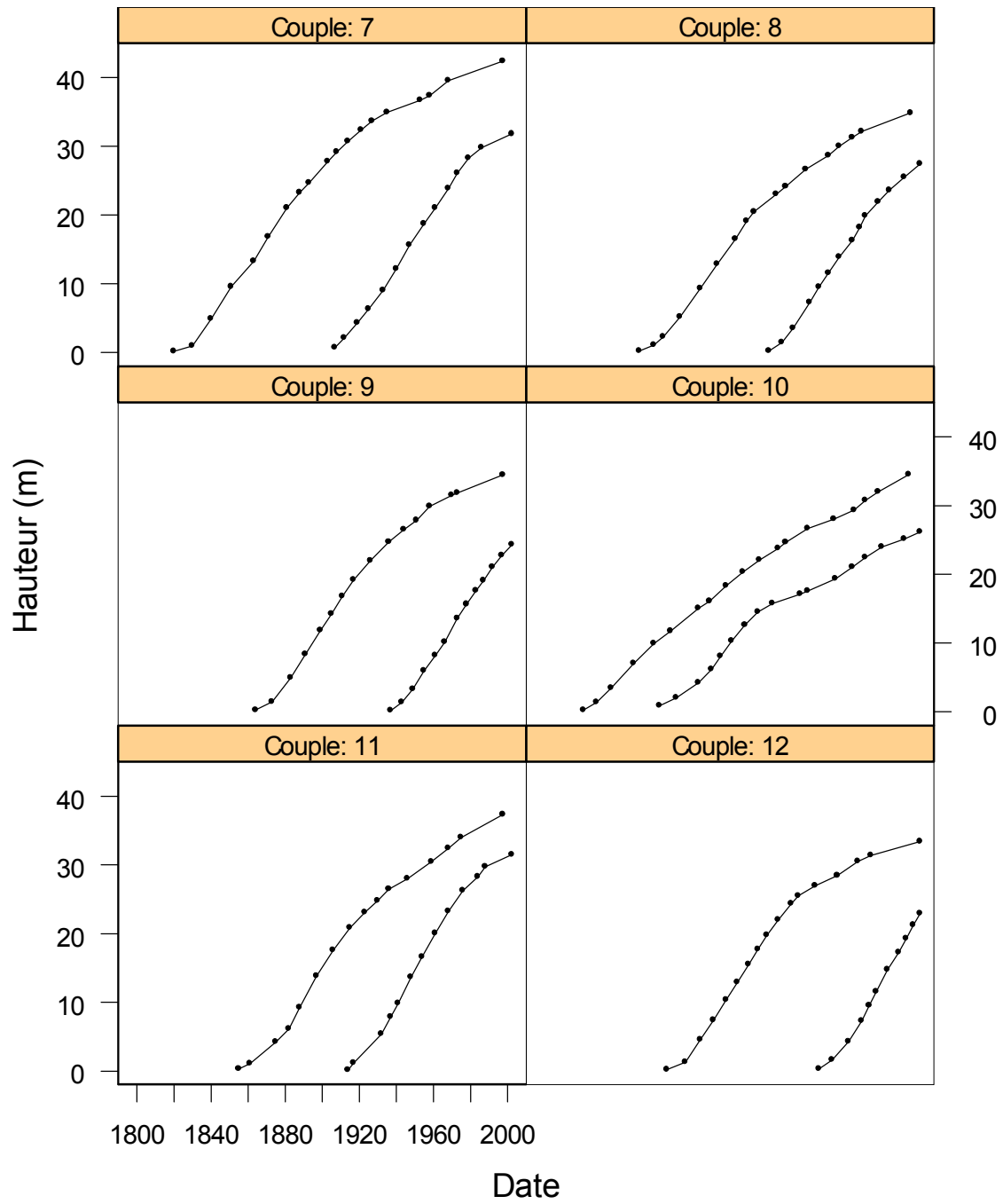


Figure 3.3 (suite)

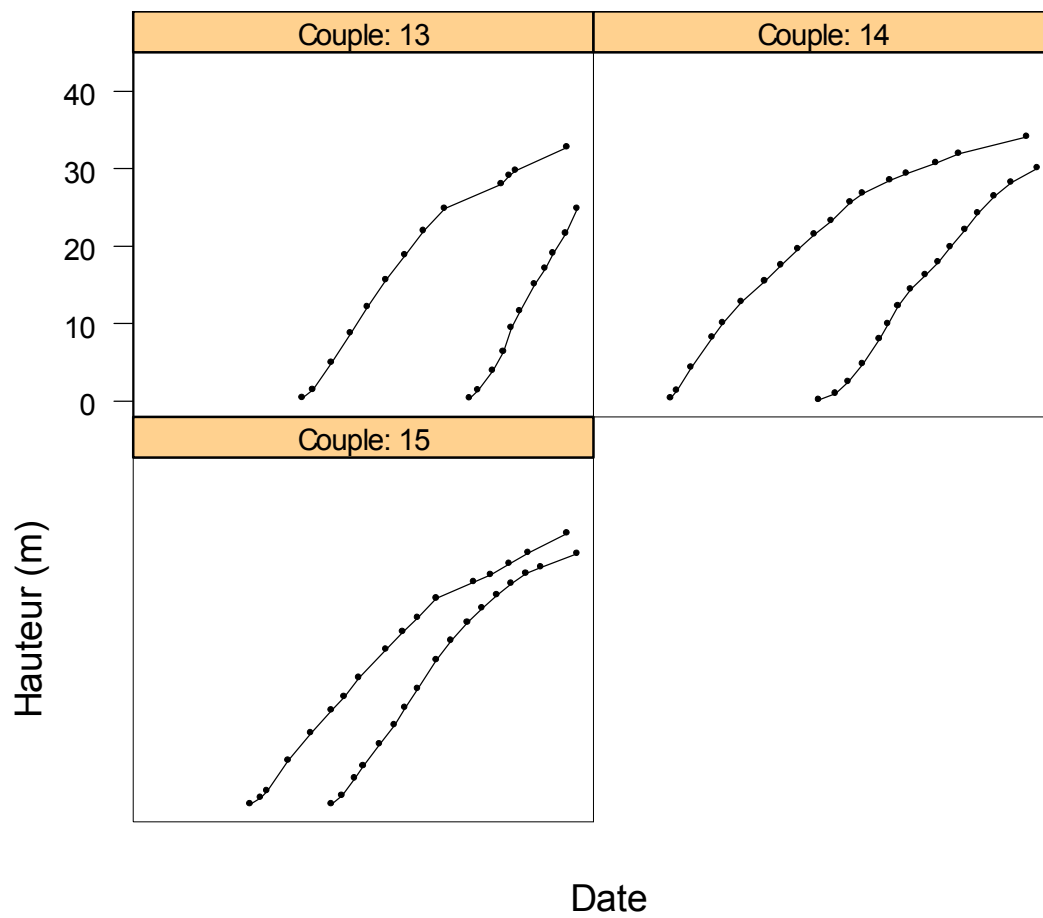


Figure 3.3 (suite)

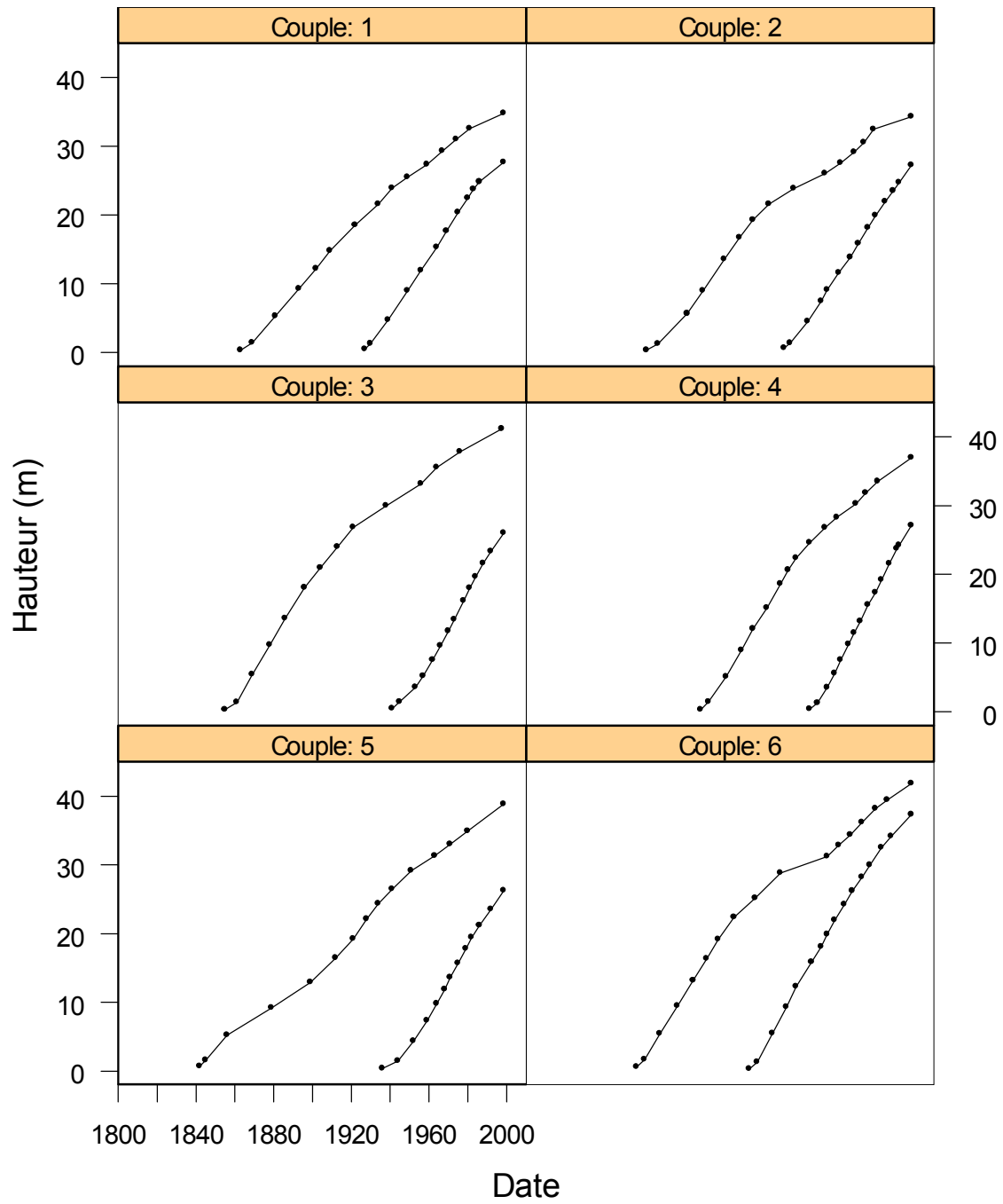


Figure 3.4 Courbes de croissance en hauteur dominante des peuplements de l'échantillon Nord-Est, représentées par couple.

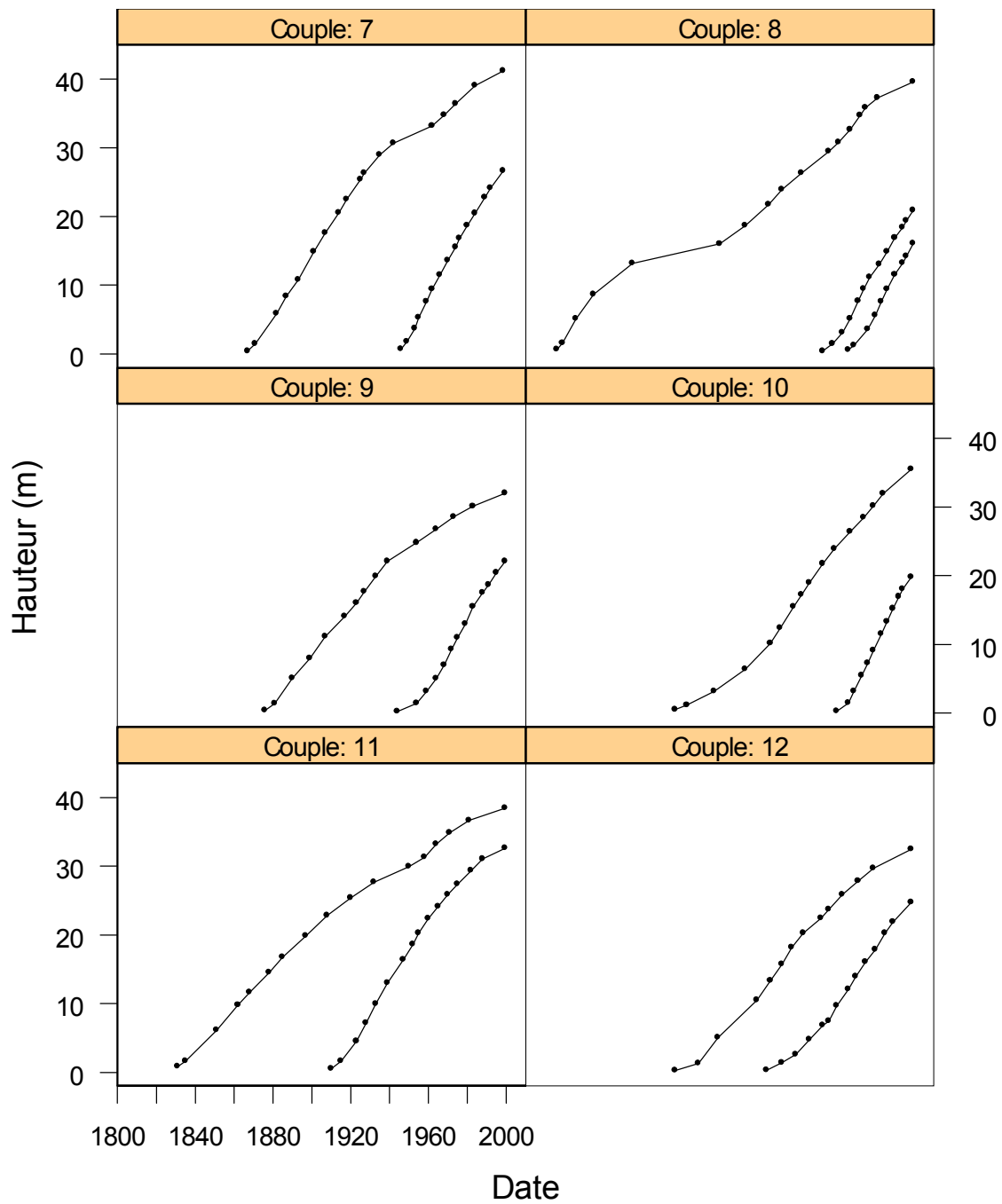


Figure 3.4 (suite)

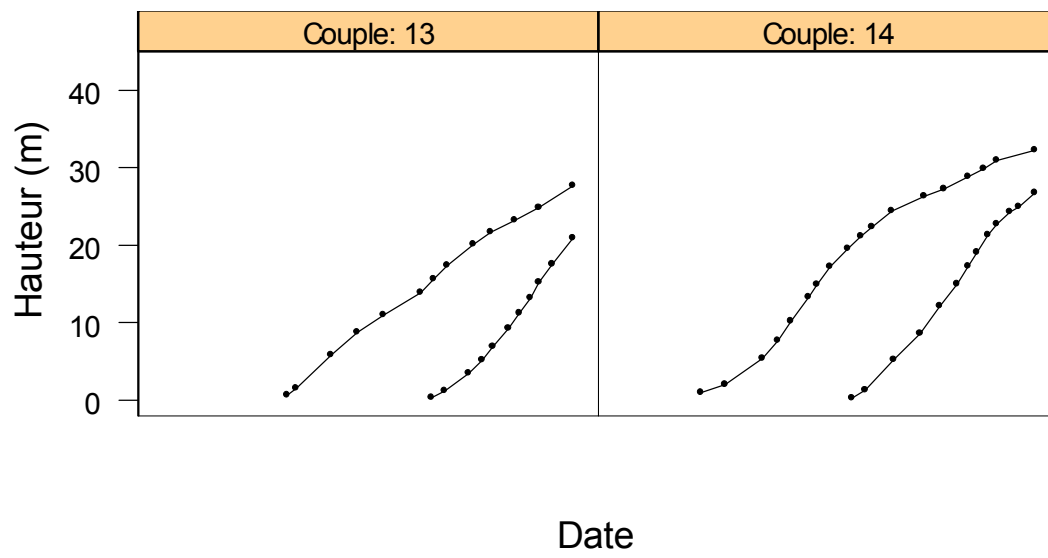
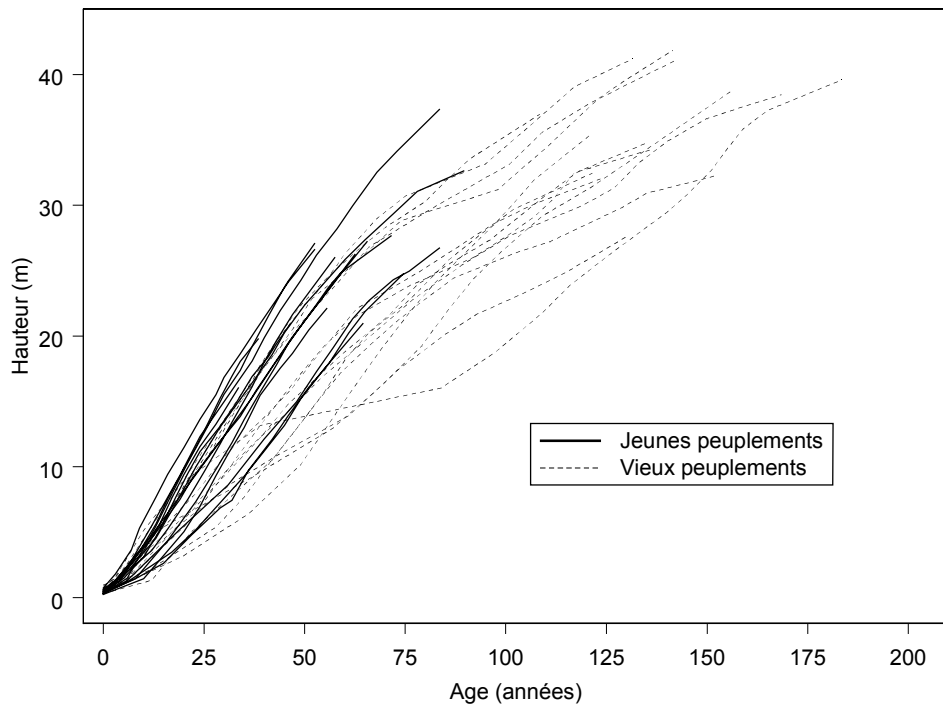


Figure 3.4 (suite)

a- échantillon Nord-Est



b- échantillon atlantique

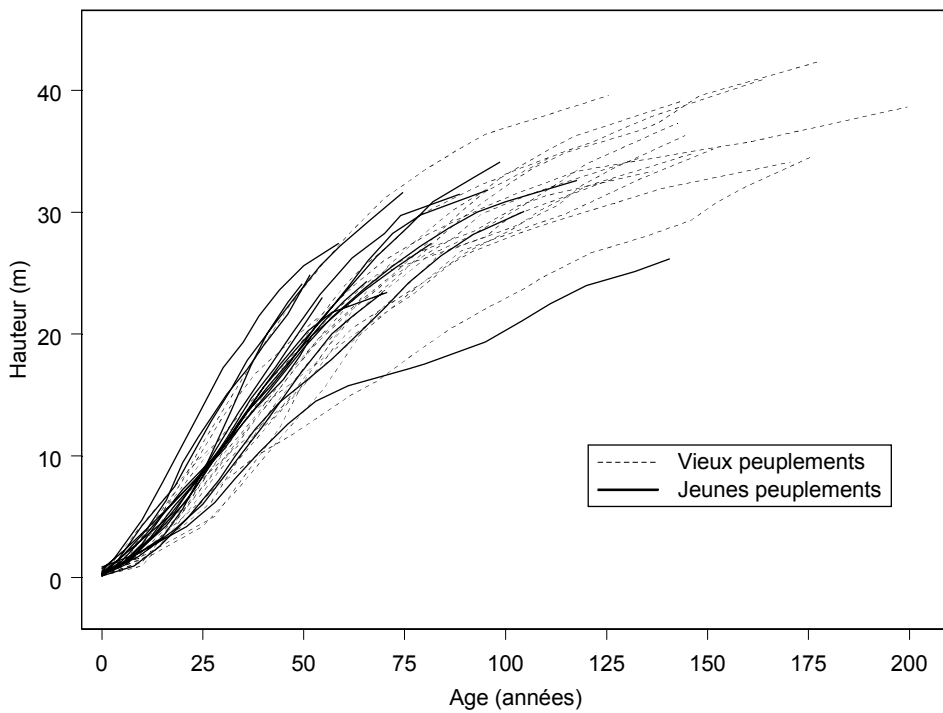


Figure 3.5 Courbes de croissance en hauteur dominante rassemblées par échantillon.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

Couple	Secteur atlantique			Secteur Nord-Est		
	Age de comparaison	Différence d'âge	Différence de hauteur (m)	Age de comparaison	Différence d'âge	Différence de hauteur (m)
1	70	46	-0,7	72	64	5,8
2	71	79	1,1	66	71	5,1
3	59	90	4,3	58	85	2,0
4	75	95	5,1*	53	56	3,5
5	50	81	0,7	63	94	11,8*
6	99	106	3,2	84	58	7,5*
7	96	87	0,9	53	79	3,3
8	82	70	2,8	47	137	7,2*
9	66	73	1,5	56	68	2,6
10	141	40	-2,4*	39	83	12,6*
11	89	59	4,0	90	79	7,0
12	55	87	3,1	75	47	2,2
13	52	80	5,3*	65	66	5,9
14	105	71	1,7	84	69	3,0
15	118	39	2,4			
Moyenne	81,9	73,5	2,20	64,6	75,4	5,68
Ecart-type	26,2	20,0	2,13	15,0	21,7	3,35
Pc*			1,7 10 ⁻⁴			2,4 10 ⁻⁵

Tableau 3.6 Ecarts de hauteur entre jeunes et vieux peuplements, à l'âge final des jeunes peuplements.

* Ces peuplements ont été écartés pour le calcul du test *t* apparié dont la probabilité critique (Pc) est indiquée (voir texte).

Ces chiffres confirment l'examen des courbes, à savoir que les hêtraies ont eu une croissance plus soutenue dans chacun des deux secteurs au cours des 75 dernières années, et que cette différence est plus marquée dans le Nord-Est (avec la même différence d'âge en moyenne entre générations, la différence de hauteur est de 5,7 m dans le Nord-Est et de 2,2 m dans le secteur atlantique). On remarque par ailleurs que les écarts de hauteur sont systématiquement positifs, à l'exception des couples 1 et 10 du secteur atlantique, en observant pour ce dernier que la croissance du jeune peuplement a connu des accidents. Si on écarte les couples dont la différence de hauteur est manifestement exagérée parce que la croissance du vieux peuplement a été accidentée, ou plus rarement dans la situation contraire (couples marqués d'une astérisque dans le tableau 3.6), on obtient alors des différences moyennes de 4,04 m et 2,08 m. Les probabilités critiques associées aux tests de comparaison des hauteurs moyennes (test *t* apparié) y sont également reportées, et indiquent que ces différences sont très significatives.

2.3 Modélisation de la croissance en hauteur dominante

Rappel : les données de l'échantillon Nord-Est ont fait l'objet d'une première modélisation de la croissance et du changement de productivité (Hervé et al., 2000). On reprend ici les deux échantillons afin de disposer de résultats homogènes au plan de la procédure d'ajustement et des choix opérés.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

2.3.1 Accroissements utilisés pour la modélisation

Comme indiqué dans la partie Méthodologie (paragraphe 2.5.1.3), on a éliminé les accroissements commençant à 0,30 m. Pour chaque courbe, le premier accroissement modélisé commence donc à 1,30 m.

Par ailleurs, on a écarté sur de vieux peuplements quelques accroissements qui paraissaient excessivement faibles, et risquaient de jouer dans le sens d'une surestimation de la tendance. Sur l'échantillon Nord-Est, on a éliminé les accroissements repérés par Hervé *et al.* (2000), à savoir les second et troisième accroissements du couple 5, les trois accroissements singuliers des couples 6 à 8, et les deux premiers accroissements du couple 10 dont la croissance du vieux peuplement est au départ très lente (voir figure 3.4), soit au total 7 accroissements. Sur l'échantillon atlantique, les accidents de croissance sont moins marqués, ou donnent en tout cas l'impression de l'être, car la courbure plus prononcée des courbes de croissance des vieux peuplements rend difficile leur identification (exemple du couple 13). On s'est donc contenté d'écarté deux accroissements sur la fin de courbe du vieux peuplement du couple 2, et le premier accroissement du vieux peuplement du couple 4, soit 3 accroissements au total (voir figure 3.3).

Au total, on dispose donc de 390 accroissements dans le secteur atlantique et de 356 accroissements dans le secteur Nord-Est, dont quelques caractéristiques sont précisées au tableau suivant :

	Secteur atlantique			Secteur Nord-Est		
	Effectif	Durée moyenne	Durée maximale	Effectif	Durée moyenne	Durée maximale
Vieux peuplements	218	9,6 (5,5)	38,5	185	9,3 (4,0)	21,5
Jeunes peuplements	172	6,6 (2,5)	17,5	171	5,0 (2,1)	13,0
Total	390	8,3 (4,7)		356	7,2 (3,9)	

Tableau 3.7 Répartition et durée des accroissements, par secteur et par génération.

Les durées sont en années. Les chiffres entre parenthèses correspondent aux écart-types.

2.3.2 Equations de croissance

Trois équations de croissance ont été testées : les modèles de Chapman-Richards et de Lundqvist-Matérn (testés dans Hervé *et al.*, 2000), et celui de Hossfeld (Hossfeld, 1822, cité par Peschel, 1938, référence donnée par Zeide, 1993). Ces équations génèrent une courbe à forme sigmoïde et à asymptote horizontale, et comportent trois paramètres dans leur forme différentielle, dont deux paramètres d'échelle et un paramètre de forme. Les courbes de ces équations sont relativement proches, et diffèrent en particulier par leur vitesse de convergence vers l'asymptote. Dans la paramétrisation adoptée (le paramètre de fertilité est la vitesse de croissance au point d'inflexion), ils s'écrivent :

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

- Chapman-Richards :
$$\frac{dH}{dt} = R C_m \left(\frac{H}{K}\right)^{1-m} \left[1 - \left(\frac{H}{K}\right)^m\right] \text{ avec } C_m = (1-m)^{(m-1)/m} / m$$

point d'inflexion en : $H = K (1-m)^{1/m}$ et $m < 1$

- Hossfeld :
$$\frac{dH}{dt} = R C_m \left(\frac{H}{K}\right)^{1-m} \left[1 - \frac{H}{K}\right]^{1+m} \text{ avec } C_m = 4 (1-m)^{m-1} (1+m)^{-(1+m)}$$

point d'inflexion en : $H = K (1-m)/2$ et $m < 1$

- Lundqvist-Matérn :
$$\frac{dH}{dt} = R C_m \frac{H}{K} \left[\ln \frac{K}{H}\right]^{1+m} \text{ avec } C_m = \exp[(1+m) (1 - \ln(1+m))]$$

point d'inflexion en : $H = K \exp[-(1+m)]$

où K est l'asymptote horizontale (paramètre d'échelle horizontale, en m), R la vitesse de croissance au point d'inflexion (en m/an) et m le paramètre de forme (positif et sans unité), qui détermine la hauteur du point d'inflexion relativement à la valeur de K .

Le modèle étant ajusté sous sa forme intégrée, on donne aussi la forme de T , primitive de l'inverse de l'équation de croissance ($\int \frac{dH}{f(H)}$, voir calcul du paragraphe 3.5.2 de la partie

Méthodologie), qui est explicite pour chacun de ces modèles :

Chapman-Richards :
$$T(H) = -\frac{K}{R m C_m} \ln [K^m - H^m]$$

Hossfeld :
$$T(H) = \frac{K}{R m C_m} \left[\frac{H}{K-H}\right]^m$$

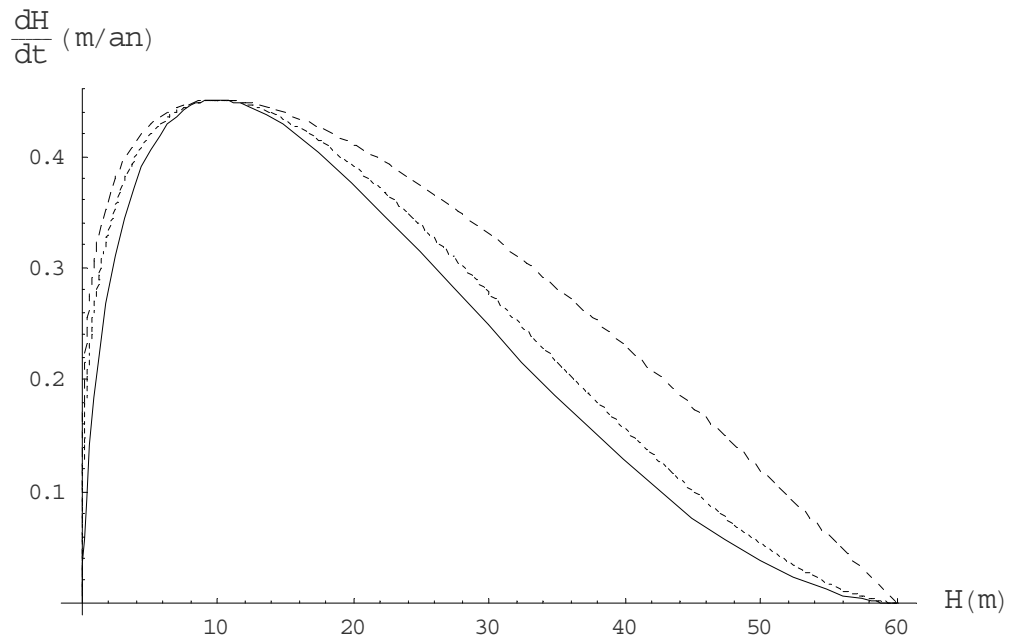
Lundqvist-Matérn :
$$T(H) = \frac{K}{R m C_m} \left[\ln \frac{K}{H}\right]^{-m}$$

Le modèle étant intégré entre t et t_0 (dates de début et fin de chaque accroissement, avec $\Delta t = t - t_0$) on a, en inversant T :

- Chapman-Richards :
$$H_t = K \left[1 + \left[\left(\frac{H_{t_0}}{K}\right)^m - 1\right] \exp\left[-\frac{R m C_m}{K} \Delta t\right]\right]^{\frac{1}{m}} \quad [33]$$

- Hossfeld :
$$H_t = \frac{K}{1 + \left[\frac{R m C_m}{K} \Delta t + \left(\frac{H_{t_0}}{K - H_{t_0}}\right)^m\right]^{\frac{1}{m}}} \quad [34]$$

a- forme différentielle



b- forme intégrée

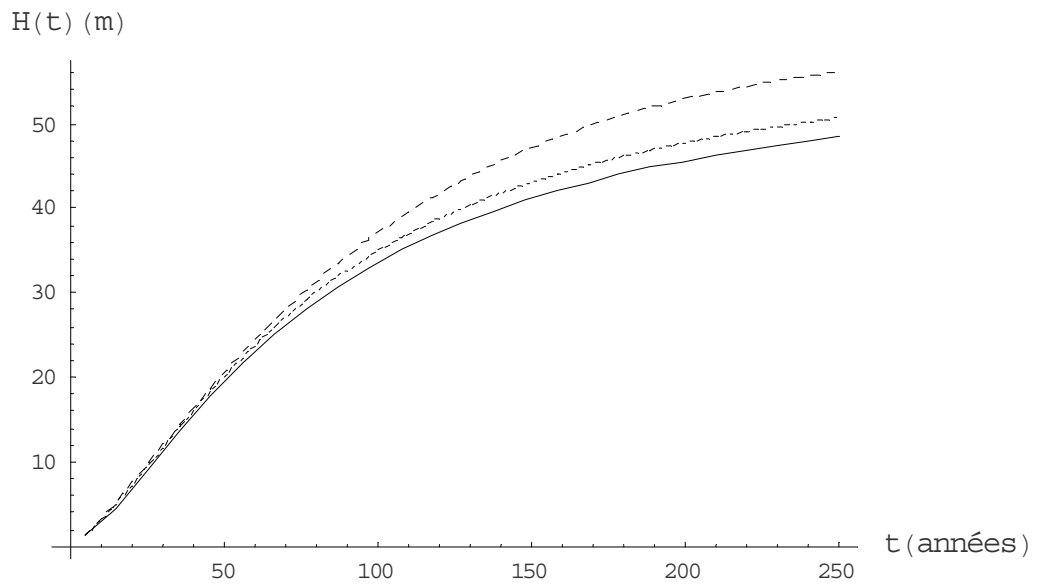


Figure 3.6 Représentation des modèles de croissance sous forme différentielle et intégrée.

--- Chapman-Richards, -.-.- Hossfeld, — Lundqvist-Matérn

Dans ces représentations, les modèles ont la même asymptote ($K = 60$ m), un point d'inflexion à la même hauteur (10 m), et la même vitesse de croissance au point d'inflexion ($R = 0,45$ m/an).

$$\text{- Lundqvist-Matérn : } H_t = K \exp \left[- \left(\frac{R m C_m}{K} \Delta t + \left[\ln \frac{K}{H_{t_0}} \right]^{-m} \right)^{-\frac{1}{m}} \right] \quad [35]$$

Si t devient grand, et en notant $C = R m C_m / K$, on a les équivalents :

Chapman-Richards : $H_t \sim K [1 - \exp(-C \Delta t) / m]$ (on considère $H_{t_0} \ll K$ pour simplifier)

Hossfeld : $H_t \sim K [1 - (C \Delta t)^{-1/m}]$

Lundqvist-Matérn : $H_t \sim K [1 - (C \Delta t)^{-1/m}]$

La vitesse de convergence du modèle de Chapman-Richards vers son asymptote est donc exponentielle, tandis que les deux autres modèles convergent en puissance, donc plus lentement, ce qui peut être plus approprié à la description des courbes de croissance présentées. C'est la raison pour laquelle le modèle de Hossfeld a également été testé. On peut d'ailleurs faire observer que cette équation de croissance, qui est sans doute une des plus anciennes qui ait été formulée, a été proposée à l'origine par Hossfeld pour décrire la croissance des arbres et peuplements forestiers.

Pour illustrer les comportements de ces modèles, nous en avons donné une représentation sous forme différentielle et intégrée sur la figure 3.6. Au delà du point d'inflexion, la courbe de la forme différentielle du modèle de Chapman-Richards est concave, c'est à dire que la vitesse de croissance décroît plus vite que linéairement avec la hauteur. Pour les modèles de Hossfeld et de Lundqvist-Matérn en revanche, cette partie de la courbe admet un point d'inflexion au delà duquel la vitesse de croissance décroît moins vite que linéairement. Cela se traduit sur la représentation des formes intégrées des modèles par un degré de courbure moins marqué pour ces deux modèles dans la partie finale des courbes. Conséquence de ces comportements, la vitesse de croissance du modèle de Chapman-Richards se maintient à des niveaux plus élevés que celle des modèles de Lundqvist-Matérn et de Hossfeld à partir du point d'inflexion, et sa courbe intégrée est donc plus tendue dans ces gammes de hauteurs (que ne dépassent généralement pas les courbes de nos échantillons). A noter que le modèle de Hossfeld converge un peu plus rapidement vers l'asymptote que le modèle de Lundqvist-Matérn.

Ces modèles ont par ailleurs pour point commun que la courbe de leur forme différentielle admet une demi-tangente verticale en $H = 0$, la vitesse de croissance étant nulle en ce point. Ils ont donc le défaut de générer des courbes de croissance dont le démarrage est particulièrement lent (le modèle de Lundqvist-Matérn a le démarrage le plus lent), défaut qu'on évite en partie en ayant écarté le premier accroissement (0,30 m – 1,30 m).

2.3.3 Ajustements réalisés et résultats

2.3.3.1 Démarche générale

Dans un premier temps, on a ajusté ces modèles (équations [33] à [35]) à l'ensemble des accroissements de chacun des échantillons, et sans effet de la date, afin d'avoir une première idée de leurs comportements respectifs. On a spécifié un effet aléatoire sur R au niveau « couple » afin de tenir compte de la différence de fertilité entre couples, et au niveau « peuplement dans couple », mesurant une éventuelle différence de fertilité entre peuplements d'un même couple, cette différence incluant au moins à cette étape l'évolution à long terme qu'on recherche. Concernant le triplet 8 de l'échantillon Nord-Est, les deux peuplements les plus jeunes ont été associés à une même modalité intra-couple. On a ensuite cherché à tester si le paramètre d'asymptote pouvait être considéré comme commun aux peuplements d'un même secteur ou s'il présentait une variabilité entre peuplements, et dans ce cas si elle était éventuellement liée à celle du paramètre de fertilité. On a donc introduit un effet aléatoire sur K au niveau « couple » (on n'a pas testé d'effet « peuplement dans couple » puisque les courbes des jeunes peuplements sont trop courtes pour permettre d'estimer ce paramètre avec précision).

Dans un second temps, on a introduit un effet de la date dans le modèle, toujours commun aux deux générations, et avec un degré de complication croissant. N'ont été ajustés à cette étape que les modèles de croissance dont les performances étaient les meilleures. Ceux dont le comportement était proche ont été testés.

Enfin, un examen des résidus a permis de préciser la fonction de variance à introduire dans le modèle. A cette étape, on a aussi essayé de préciser la forme la plus appropriée pour décrire l'effet de la date. On a finalement privilégié un de ces ajustements sur lequel une analyse détaillée des résidus a été conduite.

Afin de faciliter le suivi des étapes de la modélisation, nous avons choisi de présenter cette démarche de façon successive pour chacun des secteurs. Les résultats relatifs aux changements de productivité sont en revanche présentés de façon conjointe, à la suite de la modélisation.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

2.3.3.2 Secteur atlantique

2.3.3.2.1 Premiers ajustements sans effet date

Les caractéristiques de ces ajustements sont indiquées dans le tableau 3.8 :

Modèle	Paramètres							Qualité d'ajustement				
	R (m/an)	K (m)	m	$\sigma_{R,C}$ (m/an)	$\sigma_{R,P(C)}$ (m/an)	$\sigma_{K,C}$ (m)	$\rho_C(R,K)$	σ (m)	p	ln L	AIC	Pc TRV
R aléatoire												
CR	0,415	41,2	0,542	0,069	0,044	-	-	0,57	-	-363,3	738,7	-
Hossfeld	0,428	45,4	0,555	0,072	0,044	-	-	0,54	6	-348,3	708,6	-
LM	0,438	47,4	0,590	0,073	0,045	-	-	0,54	-	-345,4	702,8	-
R et K aléatoires												
CR	0,425	39,9	0,486	0,070	0,033	2,93	0,138	0,51	-	-337,0	690,1	<10 ⁻⁴
Hossfeld	0,436	44,0	0,530	0,072	0,033	3,21	0,137	0,50	8	-327,4	670,9	<10 ⁻⁴
LM	0,445	45,2	0,517	0,072	0,035	3,36	0,154	0,50	-	-325,9	667,8	<10 ⁻⁴
R et K aléatoires, cov(R,K)_c = 0												
CR	0,425	39,9	0,487	0,070	0,032	2,96	-	0,51	-	-337,1	688,2	0,71
Hossfeld	0,436	44,1	0,531	0,072	0,033	3,24	-	0,50	7	-327,5	669,1	0,71
LM	0,445	45,3	0,518	0,073	0,035	3,39	-	0,50	-	-326,0	666,0	0,67

Tableau 3.8 Résultats des ajustements sur les données de l'échantillon atlantique.

σ_R et σ_K : écarts-types des effets aléatoires associés aux paramètres R et K, $\rho(R,K)$: corrélation entre ces effets aléatoires, C et P(C) : niveaux de variation aléatoire « couple » et « peuplement dans couple », σ : écart-type résiduel, p : nombre de paramètres du modèle, ln L : log-vraisemblance, Pc TRV : probabilité critique associée au test du rapport des vraisemblances, effectué pour chaque équation de croissance entre le modèle d'un niveau donné et celui du niveau précédent.

La qualité d'ajustement du modèle de Chapman-Richards (CR) est systématiquement moindre que celle des modèles de Hossfeld et Lundqvist-Matérn (LM), dont les caractéristiques sont par ailleurs fort proches, avec une différence du critère AIC de plus de 30 points pour le premier ajustement. La variabilité inter-couple du paramètre de fertilité est relativement importante (écart-type aux environs de 0,07 m/an pour un niveau moyen de 0,4 m/an). **Les estimations des effets aléatoires au niveau intra-couple (non présentées) sont systématiquement en faveur de la jeune génération, et traduisent l'effectivité d'une tendance positive de long-terme.**

L'introduction d'un effet aléatoire sur le paramètre d'asymptote conduit à des ajustements significativement meilleurs pour chacun des modèles. Elle est plus favorable au modèle de Chapman-Richards (ce qui est lié à sa vitesse de convergence plus rapide vers l'asymptote, dont le niveau estimé est en conséquence plus faible), mais ne remet pas en cause la hiérarchie précédente. L'écart-type de l'effet aléatoire associé est estimé à environ 3 m, et est à comparer à la valeur moyenne relativement faible de l'asymptote, de l'ordre de 40 à 45 m.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

La corrélation au niveau « couple » entre effets aléatoires des paramètres R et K est très faible, et se prête donc à l'idée d'une indépendance entre les variations de chacun d'entre eux. Ce fait est confirmé par un troisième ajustement où cette corrélation est contrainte à être nulle : la log-vraisemblance n'est quasiment pas modifiée, et le test du rapport des vraisemblances donne cette fois des probabilités critiques élevées (tableau 3.8).

Pour illustrer le comportement de ces modèles, nous avons représenté les résidus du troisième ajustement sur la figure 3.7. **On précise que les résidus sont définis comme les valeurs observées auxquelles on retranche les valeurs prédites par le modèle, ce qui vaut pour toute la suite du travail.** Le graphique associé au modèle de Chapman-Richards révèle la courbure excessive de ce modèle dont la convergence vers l'asymptote est rapide, dans la gamme des hauteurs de 20 à 35 m. Ce défaut est nettement moins évident sur les deux autres graphiques, le modèle de Lundqvist-Matérn étant de ce point de vue le plus adapté. On perçoit par ailleurs la tendance de ce dernier à un démarrage un peu lent (excès de résidus positifs pour les faibles valeurs de hauteur), moins prononcée pour le modèle de Hossfeld.

2.3.3.2.2 Introduction de l'effet de la date

Sur la figure 3.8 ci-après, les résidus du dernier ajustement du modèle de Lundqvist-Matérn sont représentés en fonction de la date médiane des accroissements. **Sur la dernière période en particulier, on observe une accumulation des résidus dans des valeurs positives, signe de l'augmentation de la vitesse de croissance.** On perçoit également une dépression des accroissements dans les années 1940.

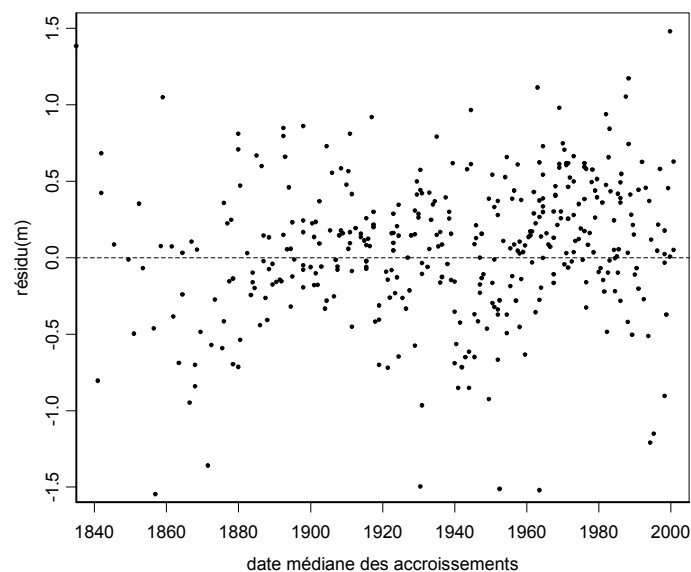


Figure 3.8 Résidus d'ajustement du modèle de Lundqvist-Matérn en fonction de la date.

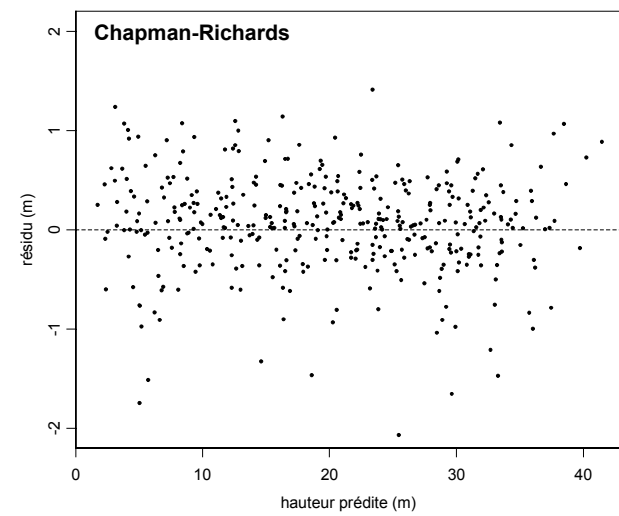
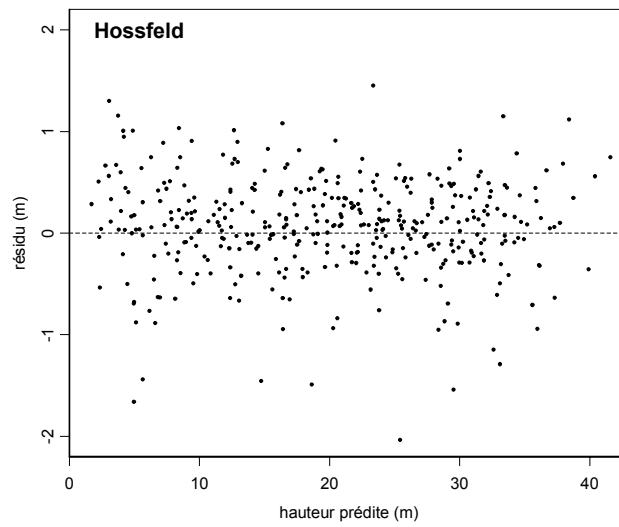
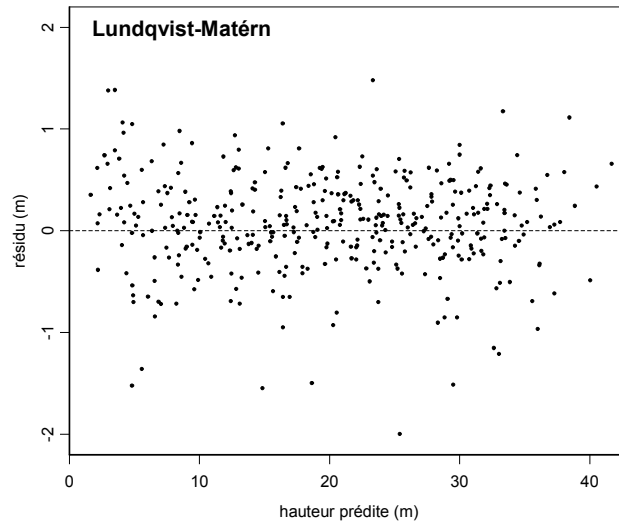


Figure 3.7 Résidus d'ajustement des modèles avec effets aléatoires sur les paramètres R et K sur les accroissements de l'échantillon atlantique.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

On précise à nouveau les formes testées pour l'effet date, dont on rappelle qu'il a été linéarisé au voisinage de la date médiane de l'accroissement (voir paragraphe 3.5.2 de la partie Méthodologie). Comme on s'intéresse à un phénomène de nature tendancielle, l'approximation est nécessairement bonne :

- effet linéaire : $1 + d_1 t$

- effet quadratique : $1 + d_1 t + d_2 t^2$

- spline cubique : $1 + d_1 t + d_2 t^2 + d_3 t^3 + \sum_{k=1}^{k1} p_k \max(t - nk, 0)^3 + \sum_{k=0}^{k2} pm_k \min(t + nk, 0)^3$

avec $t = (\text{date} - 1900)$

En notant généralement $g(t)$ l'effet date, le terme $g\left[\frac{t+t_0}{2}\right]\Delta t$ vient donc se substituer au terme Δt dans les expressions [33] à [35] (paragraphe 2.3.2).

On a d'abord introduit un effet linéaire (L) puis quadratique (Q) de la date. A ce stade, les ajustements ont été poursuivis avec les modèles de Hossfeld et de Lundqvist-Matérn, et on a également vérifié la stabilité de la structure des effets aléatoires (variation aléatoire de K , et nécessité ou non d'une covariance entre effets aléatoires).

La structure des effets aléatoires a été confirmée (deux effets aléatoires non corrélés), de même que la légère supériorité du modèle de Lundqvist-Matérn sur le modèle de Hossfeld. Les ajustements relatifs au modèle de Lundqvist-Matérn sont présentés dans le tableau 3.9.

Modèle	Paramètres									Qualité d'ajustement			
	R (m/an)	K (m)	m	$d_1 \times 10^2$ (1/an)	$d_2 \times 10^4$ (1/an ²)	$\sigma_{R,C}$ (m/an)	$\sigma_{R,P(C)}$ (m/an)	$\sigma_{K,C}$ (m)	σ (m)	ρ	$\ln L$	AIC	Pc TRV
LM (rappel)	0,445	45,3	0,518	-	-	0,073	0,035	3,39	0,50	7	-326,0	666,0	-
LM-L	0,438	44,8	0,547	0,12	-	0,070	0,026	3,34	0,50	8	-322,7	661,3	0,01
LM-Q	0,422	44,0	0,533	0,08	0,22	0,065	0,029	3,15	0,49	9	-319,1	656,1	10^{-3}
LM-SP20*	0,443	44,4	0,540	0,07	-1,09	0,065	0,037	3,08	0,446	17	-286,0	606,0	$<10^{-4}$

paramètres de spline (suite) $\times 10^6$ en 1/an ³	d_3	p_1	p_2	p_3	p_4	pm_0	pm_1	pm_2
	2,67	-5,23	18,5	-64,1	152,1	-0,14	-20,8	30,9

Tableau 3.9 Ajustement du modèle de Lundqvist-Matérn avec différentes formes d'effet date.

Le test du rapport des vraisemblance a toujours été effectué avec le modèle sans effet date comme référence.

* la suite des paramètres de la spline est donnée sur la ligne inférieure.

L'introduction d'un effet date linéaire entraîne une baisse réelle mais faible du critère AIC. Le test du rapport des vraisemblance est tout juste significatif. L'effet est estimé à un niveau de 12% d'augmentation de la vitesse de croissance en moyenne sur le siècle. Cet effet linéaire de la date s'accorde naturellement mal avec la chronique décelable dans la figure 3.8, et c'est ce qui explique la supériorité de l'effet quadratique. Avec ce dernier, le critère AIC baisse d'environ 10 points, et l'augmentation de vraisemblance est significative. Les conséquences de l'introduction de l'effet

date sont également visibles sur le niveau moyen des paramètres de fertilité et d'asymptote, en légère baisse, de même que sur la variabilité intra-couple du paramètre de fertilité, dont l'écart-type est plus faible.

On a ensuite ajusté le seul modèle de Lundqvist-Matérn avec un effet spline cubique de la date, avec un nœud tous les 20 ans, de façon à tenir compte des fluctuations historiques observées (premier nœud en 1860, dernier en 1980, modèle LM-SP20). Ce dernier effet est de loin préférable aux précédents, puisqu'on gagne une cinquantaine de points d'AIC.

2.3.3.2.3 Modélisation de la variance et modèle final

Afin de rechercher un éventuel effet d'hétéroscédasticité, on a représenté sur la figure 3.9 les résidus du modèle LM-SP20 en fonction de l'accroissement prédit (hauteur prédite – hauteur initiale de l'accroissement : $\hat{H}_t - H_{t_0}$). On identifie une tendance des résidus à augmenter avec la longueur de l'accroissement. Ce nuage comporte également une dissymétrie vers les valeurs négatives pour des accroissements prédits de longueur supérieure à 3m, et montre aussi des résidus positifs importants pour les petits accroissements, quoique de façon plus anecdotique.

Sur la durée d'un accroissement, on a approximativement : $\Delta H = f(H_{t_0})\Delta t$. On a donc également représenté sur la figure 3.9 les résidus en fonction de Δt et de la vitesse de croissance en début d'accroissement (calculée à partir des estimations des paramètres du modèle) afin de comprendre la part de ces deux composantes de l'accroissement dans le phénomène d'hétéroscédasticité. **Il en ressort surtout un effet de la durée de l'accroissement, celui du stade de développement paraissant assez faible** (mais pas inexistant).

Le nuage de résidus en fonction de la durée de l'accroissement est lui aussi marqué d'une dissymétrie vers les valeurs négatives, pour les accroissements dont la durée dépasse 20 ans, et qui gêne d'ailleurs dans un premier temps la lecture du phénomène recherché. De même, on note encore un excès de résidus positifs pour des accroissements de courte durée. Ces dissymétries sont imputables à la technique de reconstitution de la croissance par analyse de tige : comme les accroissements sont initialement définis par leur longueur, couramment de 2 à 4 m, ceux de longue durée se sont nécessairement formés à des périodes défavorables à la croissance, et conduisent logiquement à la formation de résidus négatifs. Sur de telles durées, le modèle prédit des accroissements dont la longueur est pour la même raison optimiste, ce qui explique que ces résidus négatifs se retrouvent sur la partie finale du premier graphique. Le raisonnement opposé peut être conduit pour les résidus positifs observés pour des accroissements brefs.

Le constat précédent rend nécessaire l'introduction d'une fonction de variance dans le modèle. On pourrait hésiter entre une formulation faisant intervenir directement une fonction puissance de l'accroissement prédit, et d'autre part une formulation plus générale, faisant intervenir chacun des termes $f(H_{t_0})$ et Δt , soit :

$$V[\varepsilon] = \sigma^2 [\hat{H}_t - H_{t_0}]^{2\lambda} \text{ avec } \lambda < 1 \quad \text{ou} \quad V[\varepsilon] = \sigma^2 f(H_{t_0})^{2\lambda_1} \Delta t^{2\lambda_2} \text{ avec } \lambda_1 \text{ et } \lambda_2 < 1$$

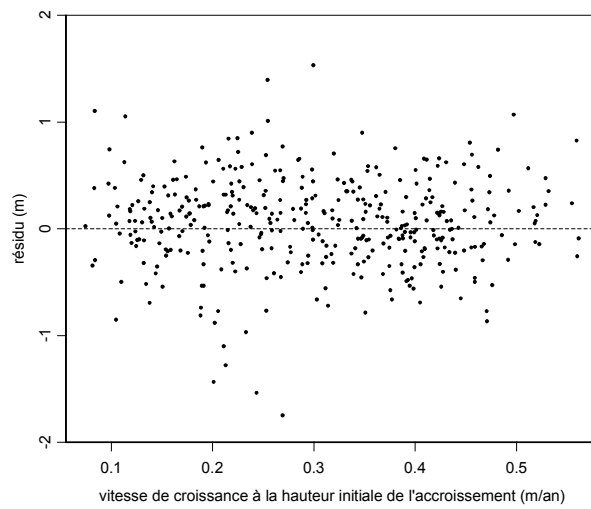
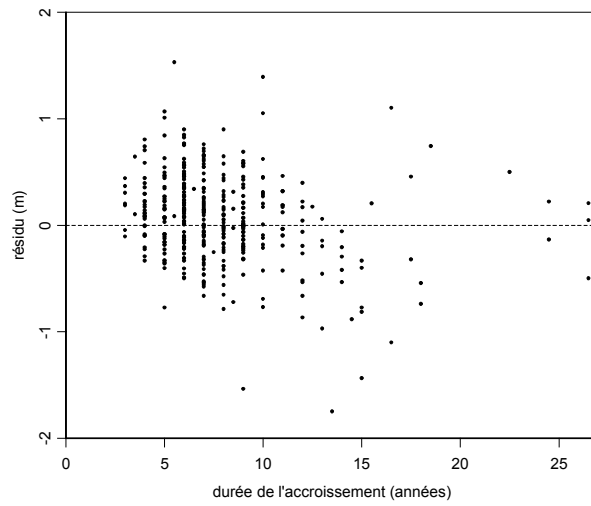
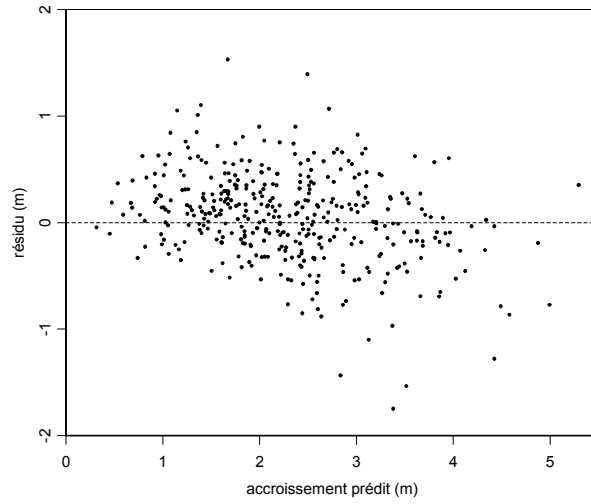


Figure 3.9 Résidus du modèle de Lundqvist-Matérn ajusté avec une fonction spline cubique (LM-SP20), en fonction de l'accroissement prédit, de la durée de l'accroissement et de la vitesse de croissance au début de l'accroissement.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

où \hat{H}_t est la hauteur prédite par le modèle, conditionnellement à H_{t_0} , et tient compte des estimations individuelles des paramètres déclarés aléatoires.

La seconde formulation a l'inconvénient de ne pas pouvoir être traitée facilement avec la fonction *nlme*, cette fonction n'autorisant pas d'intervention explicite des paramètres de l'espérance du modèle dans une fonction de variance. Le premier graphique montre de plus une liaison évidente entre résidus et accroissements prédits. Si on fait abstraction des accroissements formés en période défavorable, qui restent peu nombreux, les résidus extrêmes définissent une enveloppe dont la progression avec l'accroissement prédit est plus lente que linéaire. On a donc opté pour la première formulation, sachant que la fonction *nlme* permet de faire intervenir directement les prédictions \hat{H}_t du modèle dans la fonction de variance.

Le modèle LM-SP20 a été réajusté avec cette fonction de variance (LM-SP20-V). **Pour tester l'effet de l'intervalle de temps entre nœuds de la fonction spline**, on a également ajusté le même modèle avec un nœud tous les 15 ans (LM-SP15-V, premier nœud en 1870, dernier nœud en 1990), puis tous les 10 ans (LM-SP10-V, nœuds extrêmes aux mêmes positions). Ces ajustements sont présentés dans le tableau 3.10.

Modèle	p	$\ln L$	AIC	Pc TRV
LM-SP20 (rappel)	17	-286,0	606,0	-
LM-SP20-V	18	-269,8	575,5	$<10^{-4}$
LM-SP15-V	20	-267,2	574,4	0,08
LM-SP10-V	24	-260,9	569,8	0,013

Tableau 3.10 Principales caractéristiques des modèles ajustés avec une fonction de variance. Le test du rapport des vraisemblances est effectué entre le modèle courant et le précédent.

L'introduction d'une fonction de variance améliore significativement la qualité de l'ajustement. Pour le modèle LM-SP20-V, l'estimation du paramètre λ de la fonction de variance est logiquement inférieure à 1 ($\lambda = 0,587$).

La qualité d'ajustement croît également, bien que modérément, avec le degré de résolution de la fonction spline, et au prix de l'introduction de paramètres supplémentaires. Le modèle LM-SP20-V pourrait donc s'avérer suffisant.

Enfin, pour avoir une idée de l'effet de sélection d'une équation de croissance sur l'évolution constatée de la vitesse de croissance, nous avons ajusté le modèle de Hossfeld dans des conditions identiques (Hossfeld-SP20-V et -SP15-V), dont nous présenterons l'effet de la date ultérieurement.

2.3.3.2.4 Analyse des résidus du modèle LM-SP20-V

Etant donné qu'on a introduit une fonction de variance dans le modèle, on considère ici les résidus standardisés ϵ_{std} , calculés à partir des estimations des paramètres du modèle :

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

$$\varepsilon_{\text{std}} = \frac{H_t - \hat{H}_t}{\hat{\sigma}[\hat{H}_t - H_{t_0}]^\lambda}$$

où H_t désigne la hauteur observée.

Ces résidus ont par hypothèse une distribution normale centrée réduite. Sur la figure 3.10 ci-après, on a représenté les alignements quantiles-quantiles de ces résidus, d'abord globalement, puis par génération de peuplements. L'alignement des quantiles est globalement correct. On perçoit cependant une légère asymétrie gauche de la distribution des résidus (résidus négatifs en excès). La séparation des résidus selon la génération des peuplements montre que cette asymétrie est essentiellement imputable aux vieux peuplements. La dispersion des résidus reste relativement proche entre générations, bien qu'un peu plus faible pour les vieux peuplements (écart-type de 0,88 contre 1,04 pour les jeunes peuplements).

Sur le premier graphique de la figure 3.11, les résidus du modèle ont été représentés en fonction de la hauteur prédite. On constate une bonne homogénéité globale de dispersion des résidus standardisés en fonction des prédictions. Les résidus de la vieille génération présentent en revanche une tendance assez nette à une plus grande dispersion à partir de 30 m, avec peut-être un léger excès de résidus négatifs à ces hauteurs. Ceci est plus clair encore pour des gammes de hauteurs prédites de 10 à 20 m, donc quand les vieux peuplements étaient relativement jeunes.

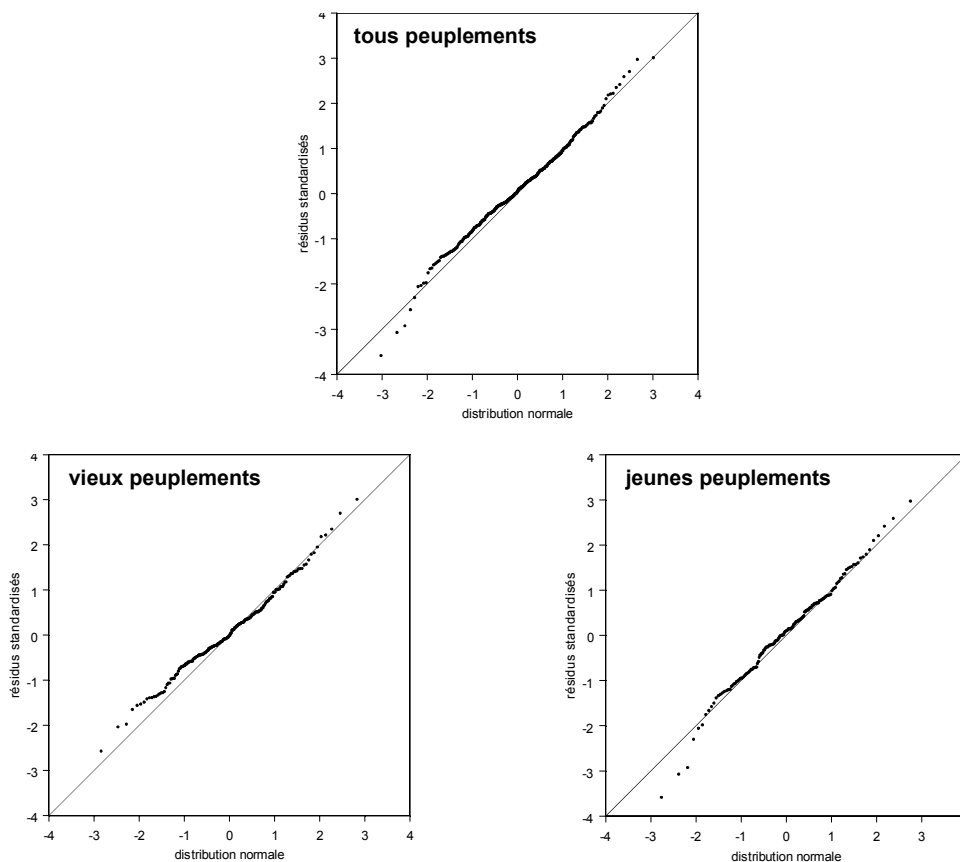


Figure 3.10 Graphiques des alignements quantile-quantile des résidus standardisés avec une distribution normale centrée réduite.

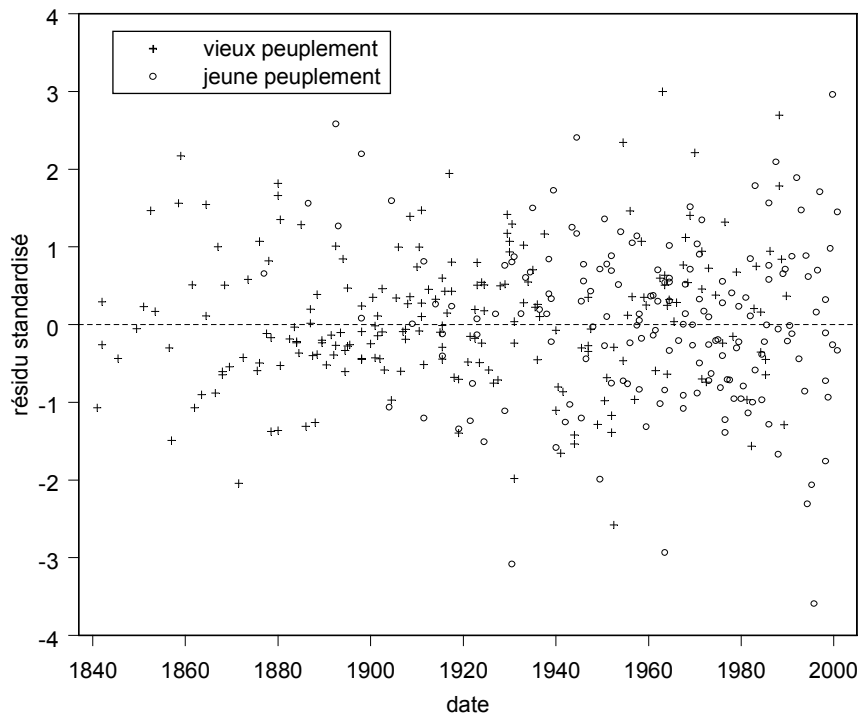
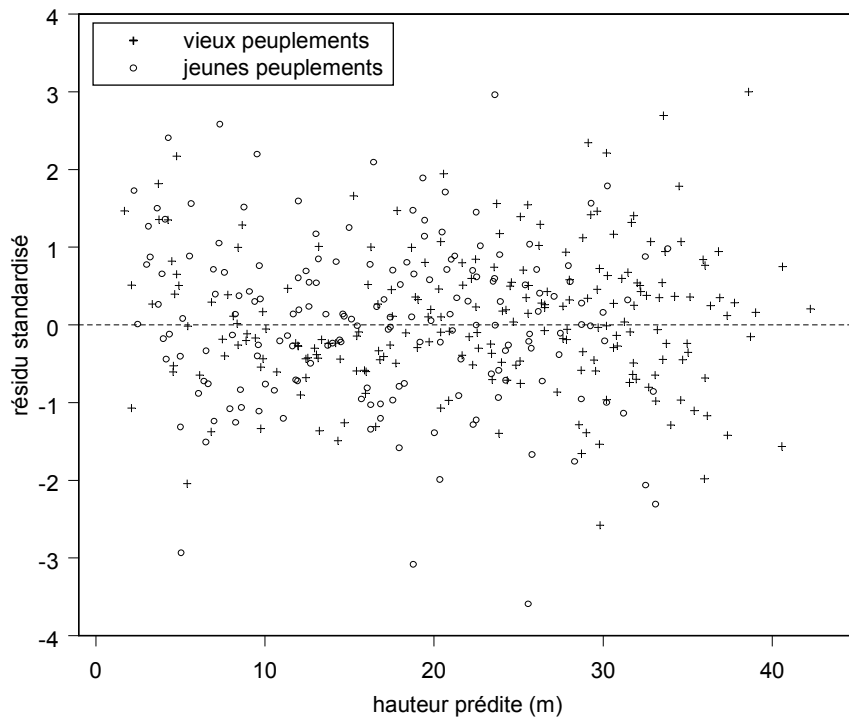


Figure 3.11 Résidus standardisés du modèle LM-SP20-V en fonction de la hauteur prédite et de la date.

La date correspond à la date médiane des accroissements. Pour la lisibilité de la représentation, les résidus antérieurs à 1840 ne sont pas représentés.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

Sur la figure 3.12 ci-après, on a représenté les accroissements observés en fonction des accroissements prédits. On y détecte d'abord un effet d'hétéroscédasticité, qui a été pris en compte dans le modèle de variance. Il apparaît surtout pour des accroissements inférieurs à 2 m environ, et semble concerner principalement les vieux peuplements, c'est à dire probablement les faibles accroissements de la partie finale de leurs courbes de croissance. Dans la gamme des accroissements prédits supérieurs à 4 m, on perçoit également un excès de résidus négatifs, qui peuvent expliquer l'asymétrie mentionnée plus haut. A des niveaux aussi élevés, ces résidus ne peuvent correspondre qu'à des accroissements juvéniles, formés en ce cas à une période défavorable, ou des accroissements particulièrement longs de phase finale de croissance, qui peuvent traduire un défaut de courbure du modèle de croissance – mais cela ne semble pas particulièrement le cas d'après la figure 3.11 (premier graphique) – ou encore concorder avec des périodes difficiles pour la croissance.

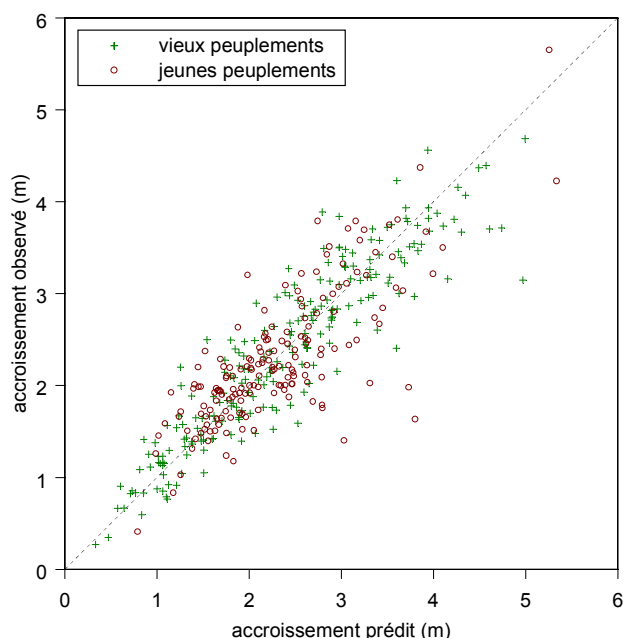


Figure 3.12 Accroissements observés en fonction des accroissements prédits (modèle LM-SP20-V).

Sur le second graphique de la figure 3.11, on a donc représenté les résidus standardisés en fonction de la date médiane des accroissements. Cette figure nous permet effectivement d'identifier deux périodes distinctes où la croissance des vieux peuplements a été affectée : la période 1880-1900, où ces peuplements étaient donc beaucoup plus jeunes, et la décennie 1940, connue pour sa succession d'années sèches. Concernant cette dernière période, on note un comportement différentiel marqué entre générations, les jeunes peuplements ayant subi une dépression moins sévère. Ce comportement n'est en revanche pas confirmé aux périodes ultérieures.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

Sur la figure 3.13 enfin, on a représenté pour chaque couple les estimations du paramètre de fertilité du jeune peuplement en fonction de celui du vieux peuplement. Ce graphique nous permet de conclure qu'il n'y a pas spécialement de liaison entre le niveau de fertilité, et l'écart de fertilité intra-couple, c'est à dire à l'absence d'interaction date-fertilité évidente. Le couple 5, dont nous avons discuté le possible écart d'appariement du point de vue des conditions trophiques, fait partie des tous meilleurs niveaux de fertilité, mais il n'y a pas d'écart exceptionnel à déplorer.

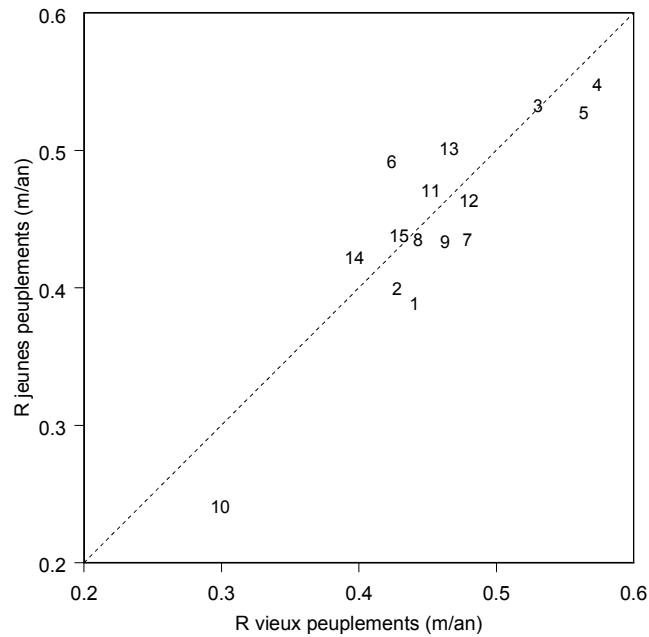


Figure 3.13 Relation entre estimations du paramètre de fertilité des jeunes et vieux peuplements.

Les caractéristiques de l'ajustement du modèle LM-SP20-V et celles du modèle LM-SP15-V sont indiquées au tableau 3.11. Pour ces ajustements, on a également indiqué la précision des estimations des paramètres fixes. La structure détaillée du modèle LM-SP20-V est précisée dans l'encadré 2.

Modèle	Paramètres								Qualité d'ajustement		
	R (m/an)	K (m)	m	$\sigma_{R,c}$ (m/an)	$\sigma_{R,P(C)}$ (m/an)	$\sigma_{K,c}$ (m)	σ ($m^{1-\lambda}$)	λ	p	ln L	AIC
LM-SP20-V	0,454	45,7	0,588	0,066	0,032	3,07	0,275	0,587	18	-269,8	575,5
	0,024	1,3	0,047				0,083	0,099			
LM-SP15-V	0,449	45,3	0,577	0,065	0,032	3,07	0,286	0,530	20	-267,2	574,4
	0,024	1,3	0,046				0,089	0,106			

Tableau 3.11. Caractéristiques des ajustements des modèles LM-SP20-V et LM-SP15-V (secteur atlantique).

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

paramètres de spline	$d_1 \times 10^2$ (1/an)	$d_2 \times 10^4$ (1/an ²)	$d_3 \times 10^4$ (1/an ³)	$p_1 \times 10^4$ (1/an ³)	p_2	p_3	p_4	p_5	p_6	pm_0	pm_1	pm_2
LM-SP20-V	0,196	-1,494	0,028	-0,019	0,120	-0,589	1,728	-	-	-0,027	-0,134	0,253
	0,187	2,640	0,085	0,167	0,178	0,225	0,521			0,166	0,166	0,130
LM-SP15-V	-0,022	0,585	-0,003	-0,085	0,304	-0,313	-0,073	-0,250	9,473	0,147	-0,443	0,383
	0,265	4,972	0,219	0,431	0,440	0,458	0,528	0,784	3,655	0,403	0,327	0,166

Tableau 3.11. (suite)

Expression et caractéristiques du modèle LM-SP20-V (secteur atlantique)

Les 15 couples de peuplements du secteur sont indexés par i : $1 \leq i \leq 15$. Dans un couple, chaque peuplement est indexé par j : $1 \leq j \leq 2$. Chaque peuplement est donc désigné par le double indice ij . A chaque peuplement correspond une collection de n_{ij} accroissements indexés par k , avec $1 \leq k \leq n_{ij}$. On désigne par $[t_{ij(k-1)}, t_{ijk}]$ les intervalles de temps successifs sur lesquels on observe les accroissements en hauteur dominante $[H_0(t_{ij(k-1)}), H_0(t_{ijk})]$. On désigne ensuite par $g(t)$ l'expression de l'effet de la date. L'équation de croissance est celle de Lundqvist-Matérn.

Le modèle a la structure suivante :

$$H_0(t_{ijk}) = (K + K_i) \exp \left[- \left(\frac{(R + R_i + R_{ij}) m C_m}{K + K_i} (t_{ijk} - t_{ij(k-1)}) g \left[\frac{t_{ij(k-1)} + t_{ijk}}{2} \right] + \left[\ln \frac{K + K_i}{H_0(t_{ij(k-1)})} \right]^{-m} \right)^{-\frac{1}{m}} \right] + \varepsilon_{ijk}$$

avec : $C_m = \exp [(1+m)(1 - \ln(1+m))]$

$$R_i \sim N(0, \sigma_{R,C}), \quad R_{ij} \sim N(0, \sigma_{R,P(C)}), \quad K_i \sim N(0, \sigma_{K,C}) \quad \text{et} \quad \text{cov}[R_i, K_i] = 0$$

$$\varepsilon_{ijk} \sim N \left(0, \sigma [\hat{H}_0(t_{ijk}) - H_0(t_{ij(k-1)})]^\lambda \right)$$

et :
$$g(t) = 1 + d_1 t + d_2 t^2 + d_3 t^3 + \sum_{k=1}^{k_1} p_k \max(t - n k, 0)^3 + \sum_{k=0}^{k_2} p_m \min(t + n k, 0)^3$$

où $t = (\text{date} - 1900)$, $k_1 = 4$, $k_2 = 2$ et $n = 20$.

Les estimations des différents paramètres sont indiquées au tableau 3.11.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

2.3.3.3 Secteur Nord-Est

2.3.3.3.1 Premiers ajustements sans effet date

Les caractéristiques principales des ajustements des trois équations de croissance sont reportées au tableau 3.12. Dans le premier ajustement où seul le paramètre de fertilité comporte une variation aléatoire, on observe cette fois que la différence de performance entre modèles est relativement atténuée, le modèle de Chapman-Richards conduisant à un ajustement un peu moins bon, avec environ 5 points d'AIC d'écart avec les deux autres modèles. Cette forte proximité entre ajustements est à mettre en relation avec le caractère tendu des courbes dans ce secteur (voir figure 3.5), qui limite l'expression des différences de forme existant entre modèles testés. Le niveau du paramètre d'asymptote est d'ailleurs repoussé à des valeurs assez élevées (les estimations moyennes de ce paramètre vont de 50 m pour le modèle de Chapman-Richards à un peu plus 80 m pour le modèle de Lundqvist-Matérn).

L'introduction d'un effet aléatoire sur l'asymptote conduit à des ajustements généralement meilleurs, mais avec un degré de significativité variable selon les modèles. Le modèle de Chapman-Richards connaît la meilleure progression avec près de 14 points d'AIC. A l'opposé, le modèle de Lundqvist-Matérn est celui qui profite le moins de l'introduction de cet effet aléatoire, avec un gain minime de 3 points d'AIC et un test du rapport des vraisemblances à peine significatif ($P_c = 0,03$). Ce constat est lié à la lente convergence de ce modèle vers son asymptote, repoussée à un niveau assez élevé, et dont la variation n'a pas nécessairement d'intérêt dans le présent contexte. L'écart-type aléatoire associé au paramètre d'asymptote est de 4,8 à 6,8 m selon les modèles, ce qui correspond à chaque fois à environ 10% du niveau de l'asymptote.

Modèle	Paramètres								Qualité d'ajustement			
	R (m/an)	K (m)	m	$\sigma_{R,C}$ (m/an)	$\sigma_{R,P(C)}$ (m/an)	$\sigma_{K,C}$ (m)	$\rho_C(R,K)$	σ (m)	ρ	$\ln L$	AIC	Pc TRV
R aléatoire												
CR	0,412	49,3	0,712	0,043	0,083	-	-	0,51	-301,8	615,5	-	-
Hossfeld	0,417	60,4	0,708	0,044	0,084	-	-	0,50	6	-298,7	609,4	-
LM	0,430	82,6	1,295	0,045	0,086	-	-	0,50	-299,2	610,4	-	-
R et K aléatoires												
CR	0,417	47,0	0,656	0,031	0,084	4,82	0,85	0,48	-292,9	601,8	10^{-4}	-
Hossfeld	0,422	56,8	0,668	0,033	0,085	5,86	0,64	0,48	8	-291,3	598,5	$6 \cdot 10^{-4}$
LM	0,435	70,9	1,074	0,037	0,087	6,63	0,51	0,49	-295,6	607,1	0,03	-
R et K aléatoires, cov(R,K)_C = 0												
CR	0,417	47,3	0,658	0,033	0,084	5,02	-	0,48	-293,4	600,9	0,29	-
Hossfeld	0,423	57,1	0,669	0,035	0,085	6,07	-	0,48	7	-291,6	597,2	0,42
LM	0,435	71,2	1,077	0,038	0,087	6,88	-	0,49	-295,8	605,6	0,51	-

Tableau 3.12 Résultats des premiers ajustements sur les données de l'échantillon Nord-Est.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

On constate par ailleurs que la corrélation entre effets aléatoires des paramètres R et K est plus élevée que dans le secteur atlantique. Pour le modèle de Chapman-Richards, elle atteint un niveau de 0,85. Afin de réduire la paramétrisation du modèle, nous avons donc testé l'hypothèse où le niveau de l'asymptote est proportionnel à celui du paramètre de fertilité. Ce dernier possède cependant un effet aléatoire supplémentaire au niveau intra-couple alors qu'il est préférable de conserver un niveau d'asymptote commun aux peuplements d'un même couple. D'un point de vue technique, nous avons utilisé un effet aléatoire de partie fixe muette (espérance nulle) autorisé par la fonction *nlme* : les paramètres R et K sont déclarés aléatoires au niveau « couple », et une composante purement aléatoire au niveau « peuplement dans couple » est ajoutée à R.

La procédure d'ajustement n'ayant convergé pour aucun modèle, nous avons alors restreint le jeu de données aux seuls accroissements des vieux peuplements (ce qui permettait d'éliminer l'effet aléatoire de niveau intra-couple). On a alors réajusté chaque forme de croissance avec les paramétrisations précédentes : i- effet aléatoire sur R au niveau « couple », ii- effets aléatoires sur R et K au niveau « couple » avec estimation d'une covariance, iii- effet aléatoire sur R et paramètre K proportionnel à R. Les caractéristiques relatives à ces ajustements sont indiquées au tableau 3.13.

Modèle	$\rho_c(R,K)$	σ (m)	p	$\ln L$	AIC	Pc TRV
Chapman-Richards						
<i>R aléatoire</i>	-	0,584	5	-180,4	370,8	-
<i>R et K aléatoires</i>	0,27	0,553	7	-177,4	368,9	0,05
<i>R aléatoire, $K \propto R$</i>	-	0,588	5	-181,9	373,9	0,01
Hossfeld						
<i>R aléatoire</i>	-	0,581	5	-179,6	369,2	-
<i>R et K aléatoires</i>	0,17	0,551	7	-177,1	368,1	0,08
<i>R aléatoire, $K \propto R$</i>	-	0,588	5	-181,7	373,4	0,01
Lundqvist-Matérn						
<i>R aléatoire</i>	-	0,587	5	-181,1	372,2	-
<i>R et K aléatoires</i>	0,16	0,565	7	-180,6	375,2	0,60
<i>R aléatoire, $K \propto R$</i>	-	0,596	5	-183,8	377,5	0,04

Tableau 3.13 Tests de différentes structures d'effets aléatoires sur les paramètres R et K à partir des données des vieux peuplements.

Test du rapport des vraisemblances : entre un modèle et celui de la ligne précédente.

On constate à nouveau la forte proximité des trois modèles en termes de qualité d'ajustement. L'introduction d'un effet aléatoire sur l'asymptote conduit là encore à des ajustements un peu plus favorables, mais à peine ou non significatifs. La corrélation estimée entre R et K est cette fois relativement faible et ne confirme pas l'impression précédente. Enfin, l'introduction d'une relation de proportionnalité entre R et K s'avère moins efficace que la précédente structure en termes de qualité d'ajustement, et conduit même à des ajustements moins bons que dans la situation où seul le paramètre R varie. Cette structure est donc abandonnée.

Nous avons donc repris les modèles ajustés à l'ensemble des données, en essayant cette fois d'imposer une covariance nulle entre effets aléatoires des paramètres R et K, ce qui conduit à des

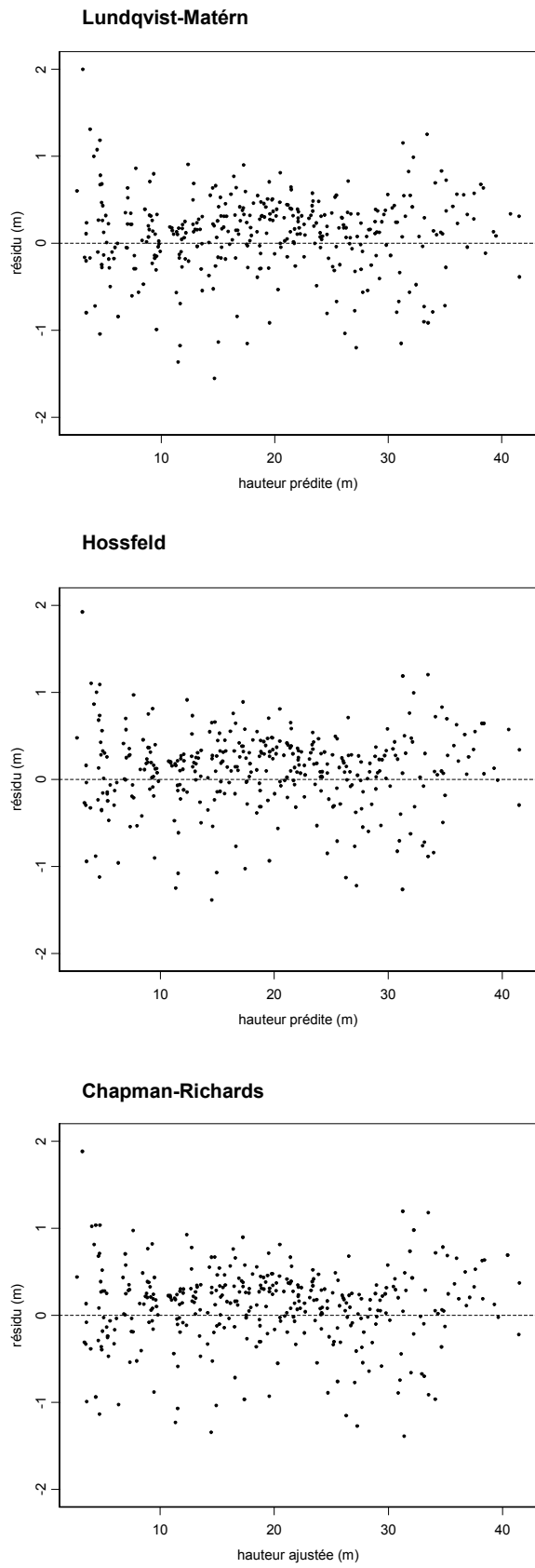


Figure 3.14 Résidus d'ajustement des modèles avec effets aléatoires sur les paramètres R et K sur les accroissements de l'échantillon Nord-Est.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

ajustements de qualité équivalente (voir dernière partie du tableau 3.12). De la même façon que pour l'échantillon atlantique, il apparaît que les variations entre paramètres de fertilité et d'asymptote sont relativement indépendantes. L'introduction d'un effet aléatoire sur l'asymptote ne semble cependant pas aussi essentielle que dans le secteur atlantique.

A ce stade, les différents modèles restent relativement proches, avec un léger avantage pour le modèle de Hossfeld. Nous avons représenté les résidus des derniers ajustements sur la figure 3.14. La courbure excessive du modèle de Chapman-Richards reste visible dans une gamme de hauteurs de 20 à 30 m. De ce point de vue, le modèle de Lundqvist-Matérn reste celui qui se comporte le mieux. On perçoit en revanche sa tendance à prédire des accroissements un peu faibles dans la phase initiale de croissance. Le modèle de Hossfeld offre un certain compromis entre comportement initial et vitesse de convergence vers l'asymptote, et c'est ce qui explique probablement son avantage sur les deux autres.

2.3.3.3.2 Introduction de l'effet de la date

Sur la figure 3.15, on a représenté les résidus du dernier ajustement du modèle de Hossfeld en fonction de la date. A partir de la seconde moitié du siècle, on observe encore une tendance positive, avec un excès de résidus positifs aux alentours des années 1980. On identifie des accidents marqués dans les décennies 1940 et 1990.

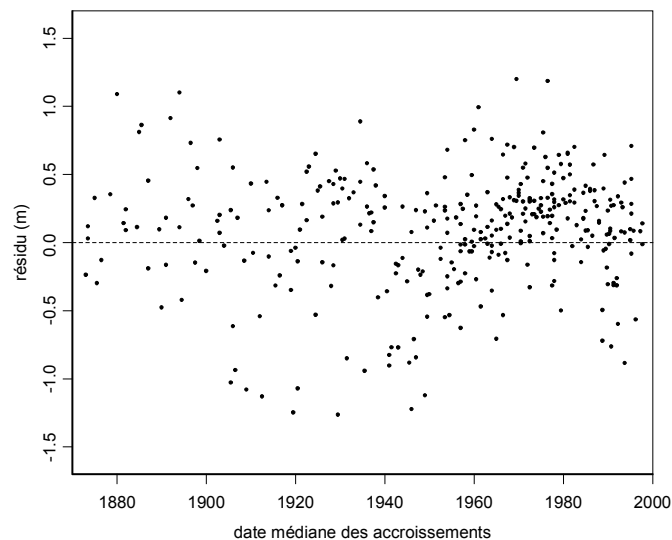


Figure 3.15 Résidus du modèle de Hossfeld en fonction de la date.

Les trois modèles de croissance ont été successivement ajustés avec un effet date linéaire (L), quadratique (Q), puis une fonction spline avec un nœud tous les 20 ans (SP20, premier et dernier nœuds en 1860 et 1980). La structure des effets aléatoires a été vérifiée avec les effets quadratique et spline. La supériorité des ajustements avec un effet aléatoire sur K et une covariance nulle

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

entre effets aléatoires des paramètres R et K a été systématiquement confirmée. Les résultats des ajustements réalisés avec cette structure d'effets aléatoires sont présentés au tableau 3.14.

Modèle	Paramètres									Qualité d'ajustement			
	R (m/an)	K (m)	m	$d_1 \times 10^2$ (1/an)	$d_2 \times 10^4$ (1/an ²)	$\sigma_{R,c}$ (m/an)	$\sigma_{R,P(c)}$ (m/an)	$\sigma_{K,c}$ (m)	σ (m)	p	ln L	AIC	Pc TRV
CR	0,417	47,3	0,658	-	-	0,033	0,084	5,02	0,481	7	-293,4	600,9	-
CR-L	0,384	43,9	0,726	0,33	-	0,060	0,029	4,27	0,489	8	-289,2	594,3	3×10^{-3}
CR-Q	0,355	41,6	0,700	0,20	0,63	0,056	0,030	4,25	0,456	9	-271,5	560,9	$<10^{-4}$
CR-SP20	0,363	41,86	0,707	-0,30	3,42	0,056	0,027	4,22	0,419	17	-241,9	517,8	$<10^{-4}$
Hossfeld	0,423	57,1	0,669	-	-	0,035	0,085	6,07	0,479	7	-291,6	597,2	-
Hossfeld-L	0,390	52,3	0,702	0,35	-	0,063	0,029	5,00	0,485	8	-285,5	587,0	5×10^{-4}
Hossfeld-Q	0,358	48,1	0,673	0,24	0,67	0,057	0,035	4,84	0,450	9	-268,1	554,2	$<10^{-4}$
Hossfeld-SP20	0,364	49,0	0,678	-0,26	3,68	0,058	0,030	4,91	0,415	17	-238,8	511,7	$<10^{-4}$
LM	0,435	71,2	1,077	-	-	0,038	0,087	6,88	0,492	7	-295,8	605,6	-
LM-L	0,403	62,4	1,089	0,36	-	0,067	0,028	5,56	0,492	8	-288,9	593,7	2×10^{-4}
LM-Q	0,370	53,7	0,928	0,26	0,66	0,061	0,037	5,1	0,460	9	-274,6	567,2	$<10^{-4}$
LM-SP20	0,372	55,8	1,039	-0,22	3,96	0,061	0,031	5,4	0,425	17	-245,9	525,8	$<10^{-4}$

paramètres de spline (suite) (1/an ³)	$d_3 \times 10^4$	$p_1 \times 10^4$	p_2	p_3	p_4	pm_0	pm_1	pm_2
CR-SP20	-0,054	0,032	0,222	-0,737	1,618	0,218	-0,316	-0,039
Hossfeld-SP20	-0,055	0,017	0,273	-0,841	2,045	0,218	-0,292	-0,100
LM-SP20	-0,059	$8,7 \times 10^{-4}$	0,335	-0,962	2,521	0,216	-0,252	-0,195

Tableau 3.14 Ajustement des modèles de croissance avec différentes formes d'effet date.

Le test du rapport des vraisemblance a toujours été effectué avec le modèle sans effet date comme référence. La suite des paramètres de la fonction spline est donnée dans le tableau du dessous.

Dans chaque cas, l'effet linéaire de la date est significatif ($Pc < 10^{-4}$), avec un niveau moyen d'un peu plus de 30% d'augmentation de la vitesse de croissance sur un siècle. Les effets quadratique puis spline cubique de la date améliorent à chaque fois grandement la qualité des ajustements, avec des gains successifs d'environ 30 et 40 points sur le critère AIC. Il faut aussi remarquer que les estimations des paramètres de l'effet date – quelle que soit sa forme – restent proches entre modèles.

Les estimations des effets fixes et des écarts-types des effets aléatoires sont également modifiées par l'introduction d'un effet date. On constate une baisse logique de niveau des paramètres de fertilité et d'asymptote. L'écart-type intra-couple du paramètre de fertilité, qui absorbait jusqu'à présent une partie de la tendance, diminue fortement et tombe à un tiers de son niveau d'origine. On note en revanche un doublement de l'écart-type inter-couple du même paramètre, ce qui

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

confirme que l'essentiel de la variabilité du paramètre de fertilité est imputable aux différences entre couples.

Pour ce qui est de la comparaison des équations de croissance, les écarts d'AIC sont un peu plus conséquents une fois introduit un effet spline de la date. Le modèle de Hossfeld donne toujours les meilleurs résultats, avec un écart de 14 points d'AIC avec le modèle de Lundqvist-Matérn, le modèle de Chapman-Richards se positionnant à un niveau intermédiaire. Un examen des résidus confirme les comportements déjà commentés de chacun de ces modèles.

2.3.3.3.3 Modélisation de la variance et modèle final

Sur la figure 3.16, sont représentés les résidus du modèle de Hossfeld en fonction de l'accroissement prédit, de sa durée, et de la vitesse de croissance au début de l'accroissement, ainsi qu'on l'a fait pour le secteur atlantique. On observe une tendance des résidus à augmenter avec l'accroissement prédit, de façon moins que proportionnelle, et peut-être moins forte que dans le secteur atlantique. Cette tendance est partiellement masquée cependant par le fait que se superposent les effets liés à la technique d'analyse de tige que nous avons mentionnés, mais de façon peut-être plus prononcée pour les accroissements de courte durée. Cet effet d'hétéroscédasticité se lit également avec la durée de l'accroissement. Au contraire du secteur atlantique, il est en revanche plus délicat d'identifier un lien avec la vitesse de croissance de début d'accroissement. Nous avons choisi d'exprimer la variance résiduelle en fonction de l'accroissement prédit, soit :

$$V[\varepsilon] = \sigma^2 \left[\hat{H}_t - H_{t_0} \right]^{2\lambda} \text{ avec en principe } \lambda < 1.$$

Le modèle de Hossfeld a été ajusté avec un effet spline de la date (avec un nœud tous les 20 ans) et la fonction de variance mentionnée (Hossfeld-SP20-V). De même, on a ensuite réduit l'écart entre nœuds à 15 et 10 ans (Hossfeld-SP15-V et -SP10-V). Les caractéristiques relatives à la qualité d'ajustement de ces modèles sont indiquées au tableau 3.15.

A des fins de comparaison de l'estimation de l'effet de la date sur lequel nous reviendrons, les modèles de Chapman-Richards et de Lundqvist-Matérn, dont les ajustements restent proches du précédent, ont également été réajustés avec un inter-nœud de 20 et 15 ans pour la fonction spline.

Modèle	p	$\ln L$	AIC	Pc TRV
Hossfeld-SP20 (rappel)	17	-238,8	511,7	-
Hossfeld-SP20-V	18	-228,0	492,1	$<10^{-4}$
Hossfeld-SP15-V	20	-222,0	484,0	0,002
Hossfeld-SP10-V	24	-221,3	490,6	0,84

Tableau 3.15 Principales caractéristiques des modèles ajustés avec une fonction de variance. Le test du rapport des vraisemblances est effectué entre un modèle et le précédent.

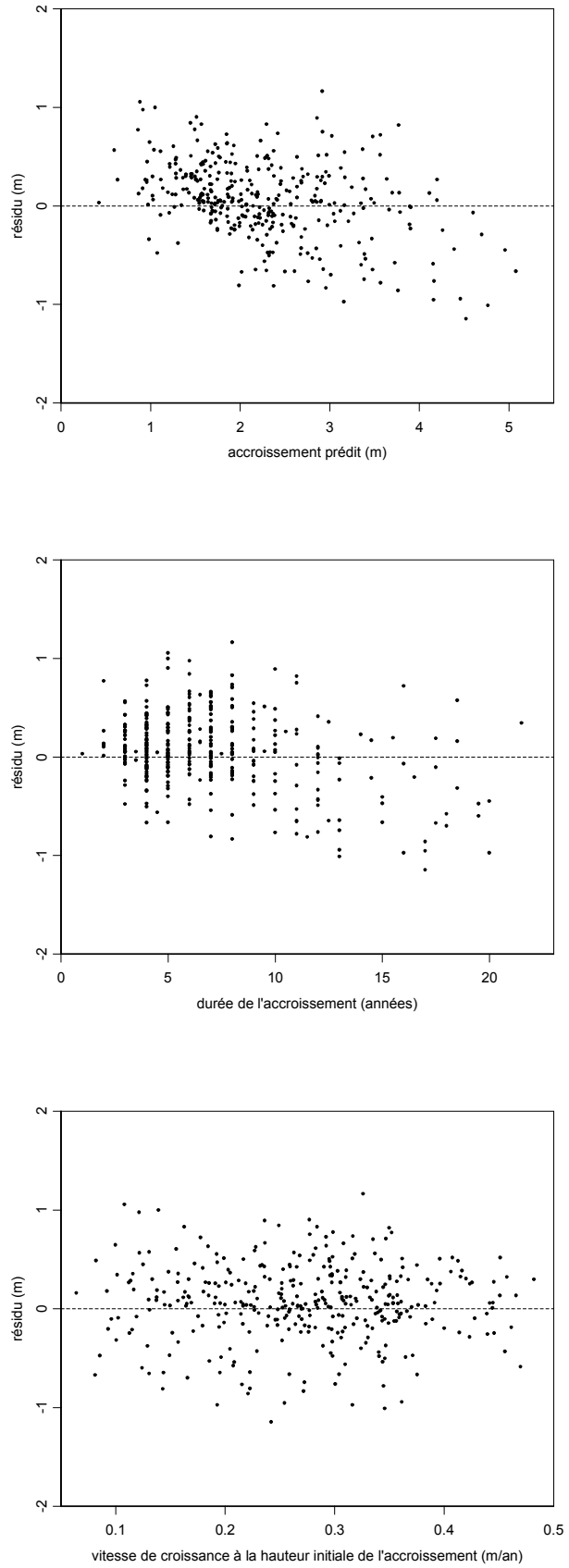


Figure 3.16 Résidus du modèle de Hossfeld ajusté avec une fonction spline cubique, en fonction de l'accroissement prédit, de la durée de l'accroissement et de la vitesse de croissance au début de l'accroissement.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

L'introduction de la fonction de variance améliore significativement la qualité d'ajustement, avec un gain de près de 20 points d'AIC. Le paramètre λ est estimé à une valeur de 0,445, plus faible que dans le secteur atlantique. L'utilisation d'une fonction spline avec un nœud tous les 15 ans au lieu de 20 semble ici plus efficace. En revanche, la réduction de l'inter-nœud à 10 ans n'améliore pas l'ajustement, ce qui se traduit par un AIC défavorable. Nous considérons donc le modèle Hossfeld-SP15-V pour l'analyse des résidus.

2.3.3.3.4 Analyse des résidus du modèle Hossfeld-SP15-V

On s'intéresse ici aux résidus standardisés. Sur la figure 3.17 ci-après sont représentés les graphiques quantiles-quantiles de ces résidus, globalement et par génération. Si l'alignement global reste correct, on identifie cependant une tendance à une accumulation des résidus autour des valeurs centrales, c'est à dire une distribution plus pointue que la normale. L'écart-type global des résidus est de 0,95. L'examen des graphiques par génération révèle une légère asymétrie centrale droite des résidus de la vieille génération et un excès de résidus fortement négatifs. Leur dispersion est nettement plus importante que pour la jeune génération, dont le caractère étroit de la distribution est encore plus net (l'écart-type des résidus de la vieille génération vaut 1,08, contre 0,78 pour la jeune génération).

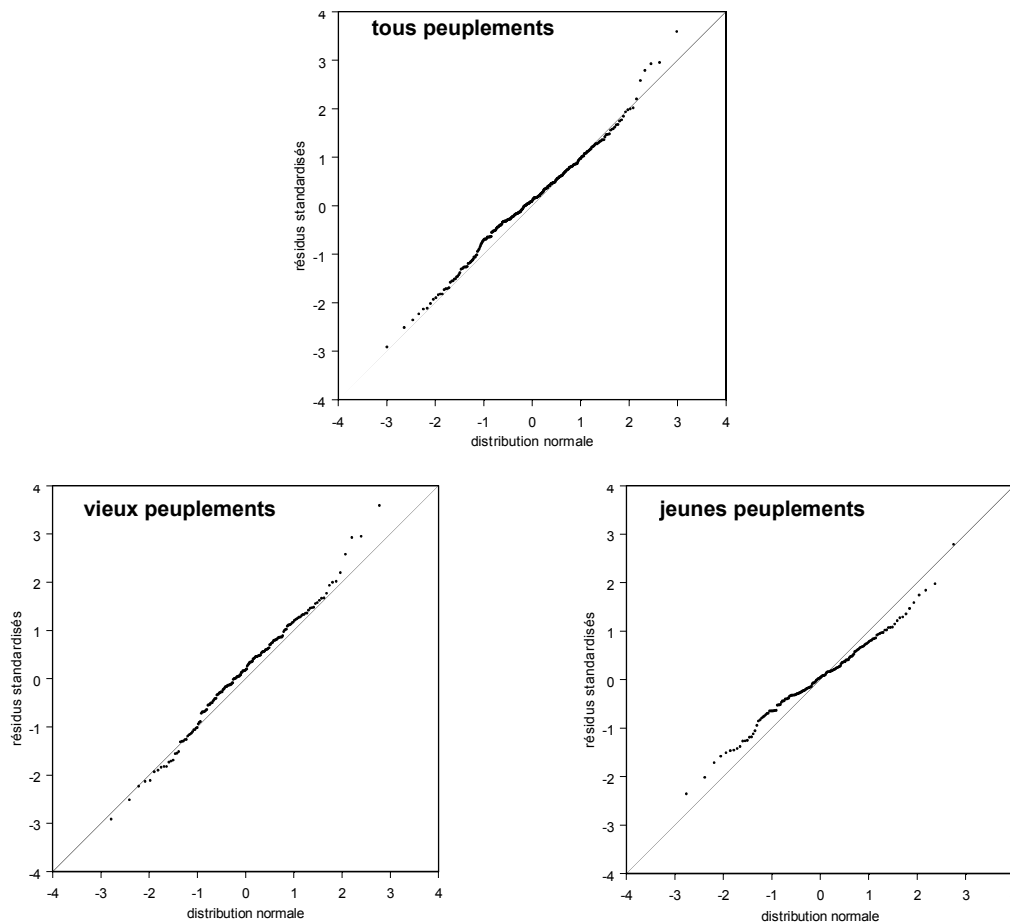


Figure 3.17 Graphiques des alignements quantile-quantile des résidus standardisés avec une distribution normale centrée réduite.

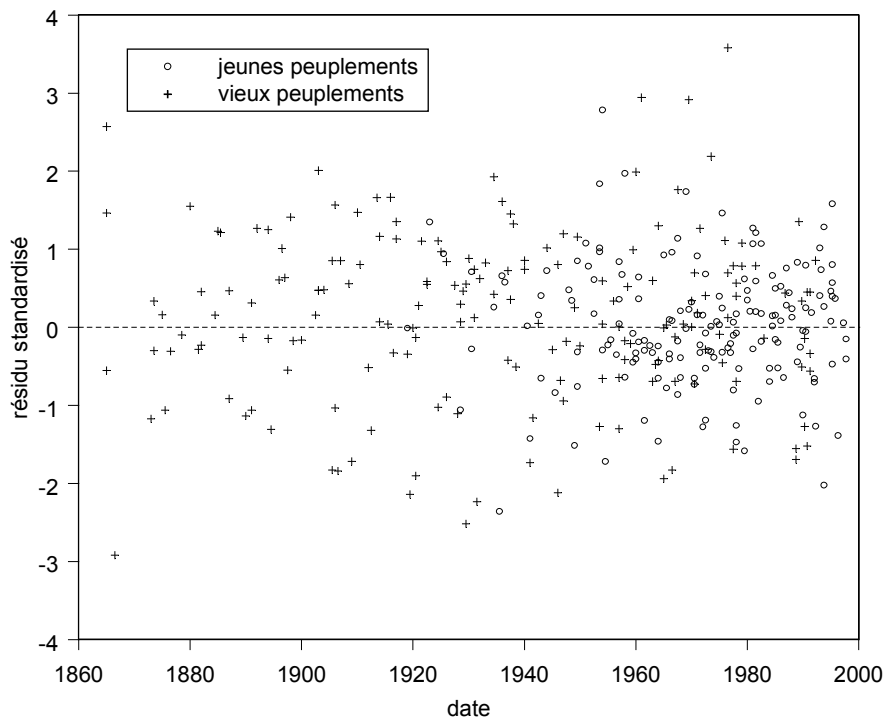
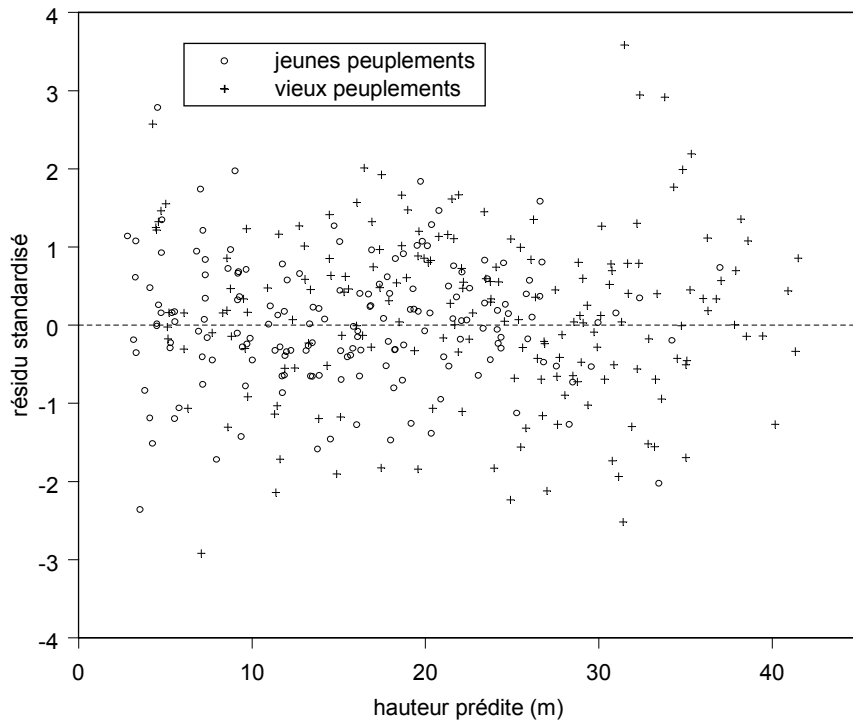


Figure 3.18 Résidus standardisés du modèle Hossfeld-SP15-V en fonction de la hauteur prédite et de la date.

La date correspond à la date médiane des accroissements. Pour la lisibilité de la représentation, les résidus antérieurs à 1860 ne sont pas représentés.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

Sur la figure 3.18, on a représenté les résidus standardisés en fonction de la hauteur prédite (premier graphique). Elle confirme la dispersion généralement plus importante des résidus des vieux peuplements. Les écarts négatifs sont souvent forts. Au delà de 30 m, on observe aussi quelques écarts positifs importants dans la vieille génération. Quand on considère les résidus en fonction de la date (graphique suivant), on retrouve ces écarts négatifs au long de la période 1900-1950, et les écarts positifs à la période 1960-1980, dont on verra qu'elle a été particulièrement favorable dans ce secteur. Le comportement des deux générations paraît par ailleurs relativement homogène, et on n'observe pas de tendance résiduelle en fonction de la date pour une génération ou l'autre. Les résidus fortement positifs de la période 1960-1980 montrent même une capacité des vieux peuplements à réagir de façon au moins aussi intense que les jeunes à des périodes favorables.

Sur la figure 3.19 ci-après sont figurés les accroissements observés en fonction des accroissements prédits. A partir d'accroissements prédits de 3 m, la dissymétrie négative des résidus des vieux peuplements est assez nette. On remarque aussi l'effet d'hétéroscédasticité, plus discret que sur l'échantillon précédent.

Sur la figure 3.20 enfin, on a représenté les estimations du paramètre de fertilité du jeune peuplement de chaque couple en fonction de celles du vieux peuplement.

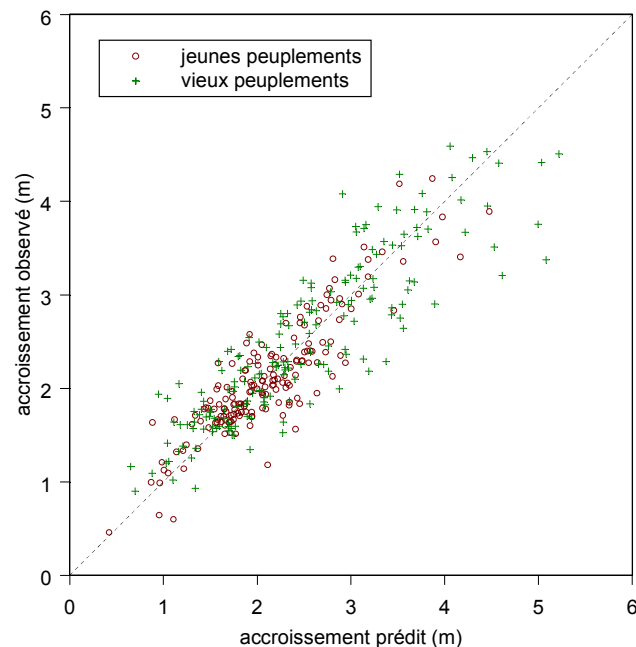


Figure 3.19 Accroissements observés en fonction des accroissements prédits (modèle Hossfeld-SP15-V).

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

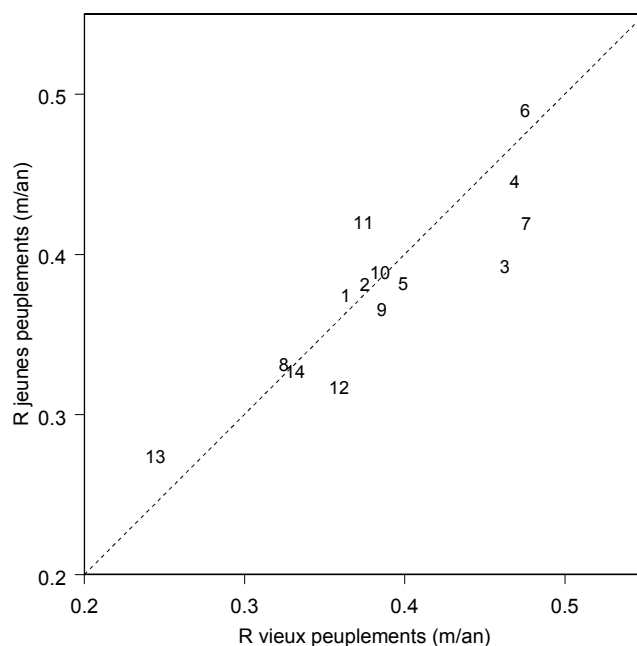


Figure 3.20 Relation entre estimations du paramètre de fertilité des jeunes et des vieux peuplements.

On ne détecte pas de tendance suspecte évidente. On constate cependant que les estimations des jeunes peuplements sont en deçà du niveau de fertilité de leurs homologues vieux pour trois des quatre couples de peuplements situés dans les conditions les plus fertiles, et que la situation inverse est observée pour le couple dont les conditions sont les moins favorables. Il n'est peut être pas impossible qu'une interaction date-fertilité existe, dans un sens favorable aux peuplements les moins fertiles. Elle est en tout cas discrète.

Les caractéristiques des ajustements des modèles Hossfeld-SP20-V et -SP15-V sont indiquées dans le tableau 3.16. La structure détaillée du modèle Hossfeld-SP15-V est précisée dans l'encadré 3.

Modèle	Paramètres								Qualité d'ajustement			
	R (m/an)	K (m)	m	$\sigma_{R,c}$ (m/an)	$\sigma_{R,P(C)}$ (m/an)	$\sigma_{K,c}$ (m)	σ (m)	λ (1/m ²)	ρ	$\ln L$	AIC	Pc TRV
Hossfeld-SP20-V	0,370 0,021	49,1 1,8	0,667 0,022	0,054	0,026	5,00	0,273 0,090	0,52 0,11	18	-228,0	492,1	-
Hossfeld-SP15-V	0,381 0,023	49,0 1,8	0,667 0,021	0,055	0,028	4,93	0,284 0,090	0,448 0,110	19	-222,9	485,8	5 10 ⁻³

paramètres de spline	$d_1 \times 10^2$ (1/an)	$d_2 \times 10^4$ (1/an ²)	$d_3 \times 10^4$ (1/an ³)	$p_1 \times 10^4$ (1/an ³)	p_2	p_3	p_4	p_5	p_6	pm_0	pm_1	pm_2
Hossfeld-SP20-V	-0,139 0,250	5,127 3,566	-0,113 0,108	0,130 0,204	0,185 0,207	-0,821 0,270	2,237 0,831	-	-	0,303 0,227	-0,314 0,270	-0,108 0,293
Hossfeld-SP15-V	-0,765 0,315	-3,509 5,946	0,420 0,246	-1,216 0,468	1,662 0,464	-1,312 0,482	0,312 0,570	-0,003 0,954	9,167 9,153	-0,448 0,484	0,049 0,448	-0,203 0,272

Tableau 3.16 Caractéristiques des ajustements des modèles Hossfeld-SP20-V et Hossfeld-SP15-V (secteur Nord-Est). Les chiffres indiqués sur la seconde ligne correspondent à l'erreur-standard des paramètres.

Expression et caractéristiques du modèle Hossfeld-SP15-V (secteur Nord-Est)

Les 14 couples de peuplements du secteur sont indexés par i : $1 \leq i \leq 14$. Dans un couple, chaque peuplement est indexé par j : $1 \leq j \leq 2$. Chaque peuplement est donc désigné par le double indice ij . A chaque peuplement correspond une collection de n_{ij} accroissements indexés par k , avec $1 \leq k \leq n_{ij}$. On désigne par $[t_{ij(k-1)}, t_{ijk}]$ les intervalles de temps successifs sur lesquels on observe les accroissements en hauteur dominante $[H_0(t_{ij(k-1)}), H_0(t_{ijk})]$. On désigne ensuite par $g(t)$ l'expression de l'effet de la date. L'équation de croissance est celle de Hossfeld.

Le modèle a la structure suivante :

$$H_0(t_{ijk}) = \frac{K + K_i}{1 + \left[\frac{(R + R_i + R_{ij}) m C_m}{K + K_i} (t_{ijk} - t_{ij(k-1)}) g \left[\frac{t_{ij(k-1)} + t_{ijk}}{2} \right] + \left(\frac{H_0(t_{ij(k-1)})}{(K + K_i) - H_0(t_{ij(k-1)})} \right)^m \right]^{\frac{1}{m}}} + \varepsilon_{ijk}$$

avec :

$$C_m = 4 (1-m)^{m-1} (1+m)^{-(1+m)}$$

$$R_i \sim N(0, \sigma_{R,C}), \quad R_{ij} \sim N(0, \sigma_{R,P(C)}), \quad K_i \sim N(0, \sigma_{K,C}) \quad \text{et} \quad \text{cov}[R_i, K_i] = 0$$

$$\varepsilon_{ijk} \sim N\left(0, \sigma[\hat{H}_0(t_{ijk}) - H_0(t_{ij(k-1)})]^{\lambda}\right)$$

et :

$$g(t) = 1 + d_1 t + d_2 t^2 + d_3 t^3 + \sum_{k=1}^{k_1} p_k \max(t - nk, 0)^3 + \sum_{k=0}^{k_2} pm_k \min(t + nk, 0)^3$$

$$\text{où } t = (\text{date} - 1900), \quad k_1 = 6, \quad k_2 = 2 \quad \text{et} \quad n = 15$$

Les valeurs des différents paramètres sont indiquées au tableau 3.16.

Encadré 3.

2.3.3.4 Allure et niveau de l'évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante dans les secteurs atlantique et Nord-Est

On représente maintenant graphiquement l'effet de la date ajusté dans chaque modèle. Afin d'y superposer les observations, il faut les transformer de façon à ne conserver que la partie du signal attribuable à l'évolution historique de la croissance. Dans le paragraphe 3.5.2 de la partie Méthodologie, l'intégration du modèle conduit à la relation :

$$T(H_0(t), \theta_1) - T(H_0(t_0), \theta_1) = \int_{t_0}^t g(u, \theta_2) du \approx g\left[\frac{t_0 + t}{2}, \theta_2\right] (t - t_0)$$

Soit :

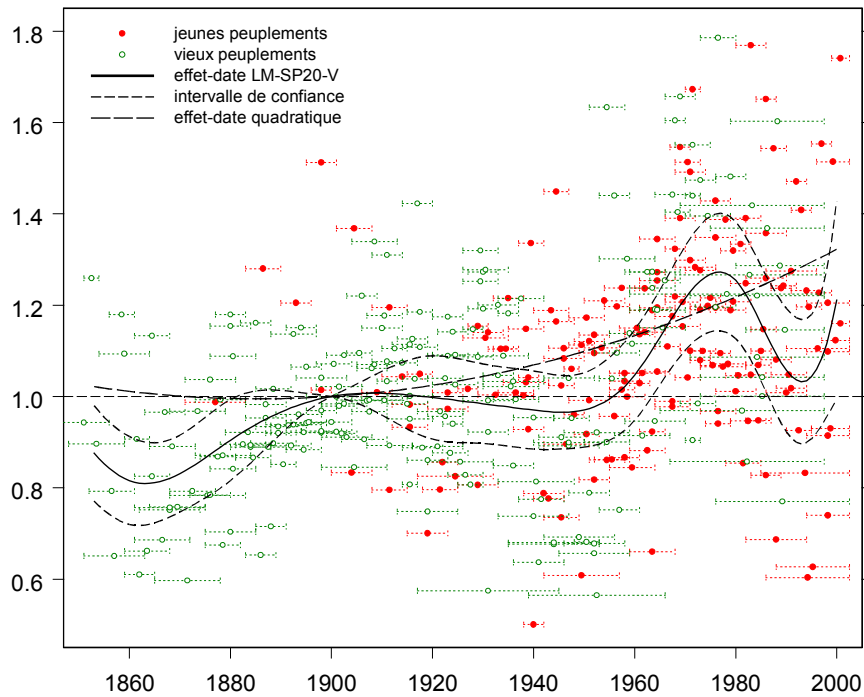
$$\frac{\Delta T(H_0, \theta_1)}{\Delta t} \approx g\left[\frac{t_0 + t}{2}, \theta_2\right]$$

On reconnaît le terme correspondant à l'effet date à droite de l'égalité . La transformation $\Delta T/\Delta t$ de l'accroissement permet donc de filtrer le signal lié à une évolution historique, en notant bien qu'il reste conditionnel à T, c'est à dire au modèle de croissance ajusté. Cette transformation peut être vue comme l'analogie de la phase de standardisation de la méthode dendrochronologique, dont le produit est un indice de croissance. Les expressions de T pour les différents modèles ont été données au paragraphe 2.3.2.

L'évolution de la vitesse de croissance est représentée pour chaque secteur sur la figure 3.21. Nous lui avons également superposé la tendance estimée par un effet quadratique de la date (modèles LM-Q-V et Hossfeld-Q-V ajustés pour l'occasion). Elle appelle plusieurs commentaires :

- **Elle confirme tout d'abord une évolution positive de la vitesse de croissance au cours du siècle dernier. Cette dernière n'a pas été monotone, mais a été marquée par des périodes particulièrement difficiles, à l'image des décennies 1940, 1990, et dans une mesure moindre les années 1910-1920. A la période récente, la décennie 1990 semble avoir été plus sévère dans le Nord-Ouest.** Ces crises correspondent à des périodes climatiques difficiles, comme on le verra plus loin. On observe ici encore qu'à toute période, favorable ou non, les accroissements des jeunes et vieux peuplements sont relativement bien mélangés, ce qui confirme l'absence d'interaction âge - date évidente.
- Sur le plan de la nature de l'effet date, ces crises expliquent que l'effet quadratique, s'il permet de situer le niveau moyen des évolutions de croissance de façon semblable à la fonction spline, reste peu approprié à la description de la chronique de l'évolution des rythmes de croissance. L'examen des accroissements montre par ailleurs de façon très nette que leur niveau moyen est dans une relation inverse de leur durée, ce qui est dû à la technique de l'analyse de tiges. Cette relation suggère donc que les maxima locaux de la vitesse de croissance sont certainement bien localisés par ajustement d'une fonction spline, mais l'incertitude concernant le positionnement exact des minima est vraisemblablement plus

a- secteur atlantique



b- secteur Nord-Est

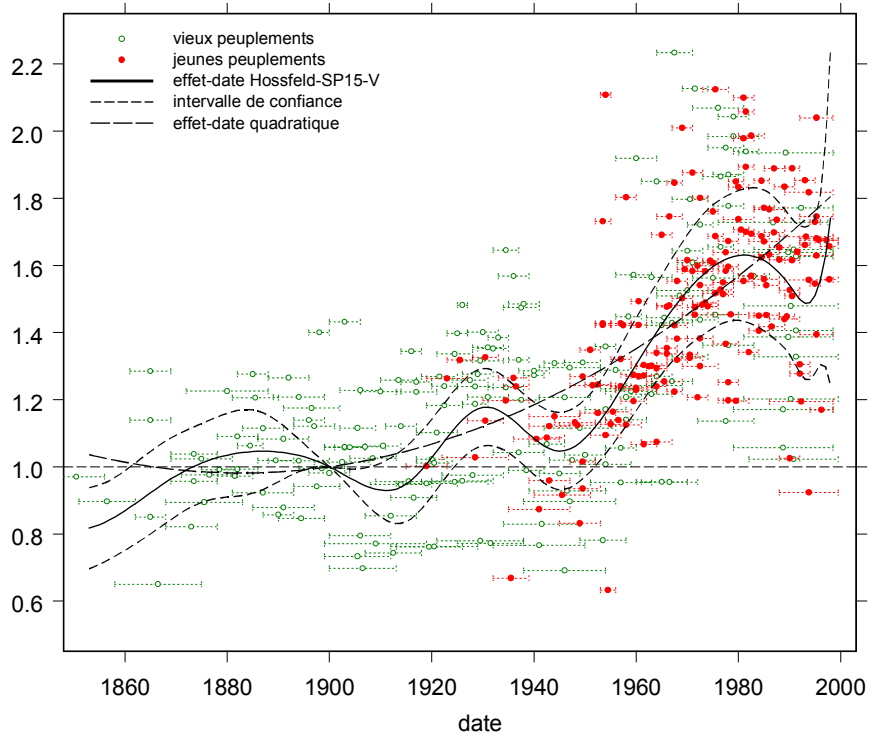


Figure 3.21 Evolution historique de la vitesse de croissance en hauteur dominante.

Les accroissements ont été transformés comme indiqué dans le texte. Les intervalles horizontaux autour des accroissements indiquent leur durée. L'intervalle de confiance à 95% pour l'estimation de l'effet date est conditionnel à la date courante (voir annexe 3).

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

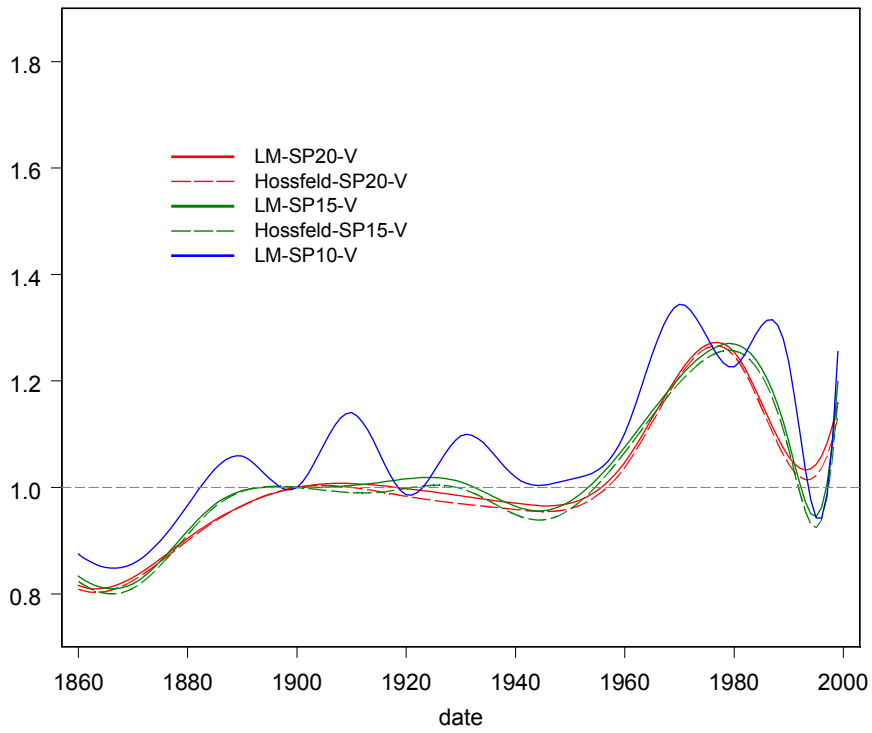
importante. Les crises, quand elles sont de nature climatique, ont nécessairement un caractère ponctuel, et peuvent éventuellement se succéder. Ces éléments nous incitent donc à souligner que l'effet de la date, tel qu'il est décrit par une fonction spline, donne une image lissée de l'évolution historique de la productivité.

- Il ressort également qu'après un premier sursaut à la période 1920-1940, la majeure partie de la tendance s'est développée à partir de la décennie 1950, pour atteindre un niveau culminant dans la décennie 1980. Ce profil d'évolution est très semblable entre secteurs, mais se caractérise par une intensité bien moindre dans l'Ouest du pays : tandis que la tendance se situe à un niveau de fin de siècle d'environ 1,5 après être passée par un maximum de 1,6 en 1980, elle atteint un niveau d'à peine 1,3 dans le Nord-Ouest, qui se serait peut-être maintenu sans la crise de la décennie 1990, comme le montrent les accroissements les plus récents. L'évolution des rythmes de croissance se trouve donc à peu près dans un rapport allant du simple au double entre les deux régions échantillonnées. **Elle correspond approximativement à une augmentation de +50% et +25% de la vitesse de croissance, en 2000 par rapport à 1900, dans les secteurs Nord-Est et atlantique.**
- Si une part du déterminisme de l'évolution de productivité est vraisemblablement commune, ces éléments indiquent que des facteurs régionaux sont très certainement à l'œuvre dans la formation de la tendance, en particulier depuis les années 1950. De ce point de vue, le rôle souvent avancé de l'effet fertilisant du CO₂ atmosphérique n'est pas si évident ; si c'était le cas, comment expliquer le caractère plutôt stagnant des rythmes de croissance sur la période 1880–1950, alors que sa concentration a augmenté dès 1850 ? Au vu des évolutions décrites, il nous semble enfin qu'il faut s'interroger sur le caractère véritablement tendanciel du phénomène, au sens où il s'inscrirait comme un mouvement monotone sur plusieurs décennies.

Sur la figure 3.22, on a représenté pour chaque secteur les différentes estimations de l'effet date obtenues avec une fonction spline, d'une part en changeant de modèle de croissance, et d'autre part en faisant varier la résolution de la spline. Deux conclusions ressortent clairement :

- **L'effet de la date mis en évidence est très peu dépendant du modèle de croissance considéré.** La différence est infime dans les deux secteurs, et n'excède pas 2 à 3%. Bien que les différents modèles testés aient montré des qualités d'ajustements parfois différentes, ce résultat peut s'interpréter par le fait que l'estimation de l'effet date procède avant tout de la comparaison de la partie des courbes commune aux deux générations de peuplements, limitée par l'âge des jeunes peuplements. **Cela laisse peu de chance à des modèles de croissance qui se distinguent essentiellement par leur comportement asymptotique d'avoir un impact fort.** En revanche, leur influence est plus marquée sur la description de la phase finale des courbes de croissance des vieux peuplements, comme nous l'avons déjà commenté.
- le fait d'augmenter la résolution de la spline ne modifie pas fortement l'allure du signal, ni même son intensité. Elle permet cependant une mise en évidence plus prononcée des crises ayant affecté la croissance, ce qui est particulièrement net dans le secteur Nord-Est

a- secteur atlantique



b- secteur Nord-Est

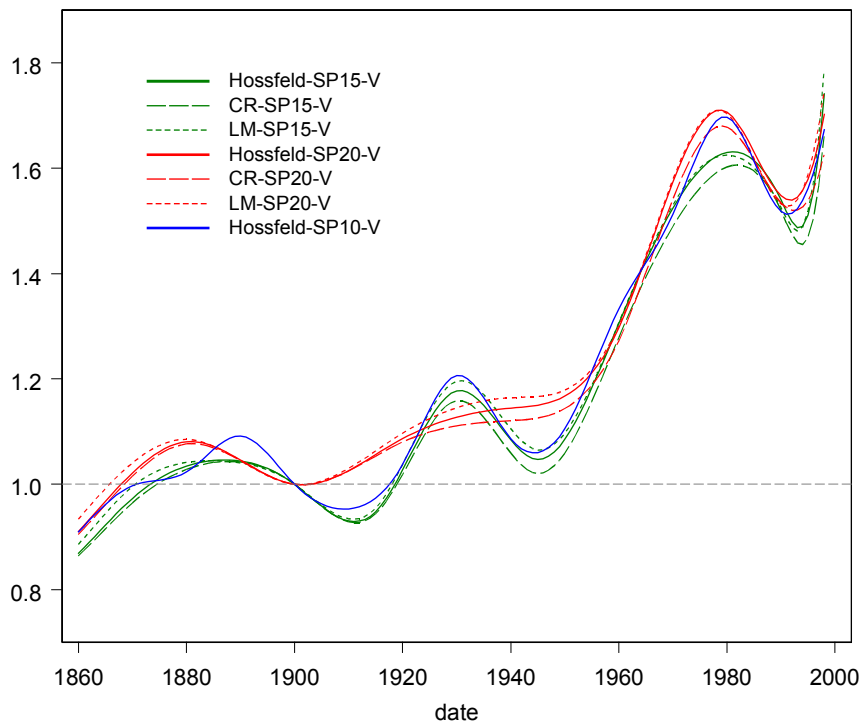


Figure 3.22 Sensibilité de l'estimation de l'effet de la date au modèle de croissance et à la longueur de l'inter-nœud de la fonction spline (voir la section relative aux ajustements).

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

pour les crises des années 1920 et 1940, et dans le Nord-Ouest pour la décennie 1990. On constate également qu'il ne faut pas nécessairement rechercher la résolution la plus fine possible, comme en atteste l'ajustement réalisé dans le Nord-Ouest avec un inter-nœud de 10 ans, et qui révèle un mouvement d'oscillation excessif de la fonction spline.

3. Etude de la relation entre croissance et facteurs du milieu

3.1 Relation entre niveau actuel ou récent des facteurs du milieu et paramètres des modèles de croissance

Les descripteurs du milieu disponibles ont été explicités dans la partie Méthodologie. On dispose au minimum de données relatives au climat moyen sous lequel croissent les peuplements. Dans le secteur atlantique où des relevés phytoécologiques et des analyses de sols ont été réalisés, on a de plus accès aux descripteurs relatifs à l'alimentation trophique et à un bilan hydrique intégrant la réserve utile. Les modèles ajustés fournissent par ailleurs une estimation du paramètre R par peuplement, et une estimation du paramètre K par couple, puisque l'introduction d'un effet aléatoire sur ce dernier améliore significativement les ajustements dans chaque secteur. Nous commençons par explorer la variabilité du paramètre d'asymptote, qui peut à première vue sembler moins « naturelle », et qui nous a conduits à réaliser des ajustements supplémentaires.

3.1.1 Variabilité du paramètre K, relation avec les descripteurs du milieu

Pour commencer, nous revenons sur le sens du paramètre d'asymptote, cette dernière n'étant jamais observée sur les peuplements de notre échantillon. Ce paramètre contrôle en réalité le degré de ralentissement des courbes avec l'âge, ou plus exactement le degré de diminution de la vitesse de croissance avec la taille. La vitesse de croissance à un stade de développement avancé est d'autant plus soutenue que le niveau de ce paramètre augmente. En ce sens, et dans la mesure où il présente une variabilité individuelle, on pourrait aussi le voir comme une sorte de paramètre de « fertilité », mais contrôlant le niveau final des courbes.

L'estimation du niveau moyen du paramètre d'asymptote est assez différente dans chaque secteur, ce qui ne fait que confirmer l'observation que nous avons faite initialement sur la forme des deux faisceaux de courbes (figure 3.5). Pour les comparer correctement, on se réfère aux ajustements réalisés avec une même équation de croissance dans les deux secteurs, ce qui n'était pas le cas à l'issue de l'étape précédente. Comme le modèle de Lundqvist-Matérn est celui dont le comportement est le plus approprié à la description des courbes de croissance dans leur portion finale, nous avons choisi de poursuivre avec ce dernier ; nous avons été amenés à le retenir dans le secteur atlantique, et nous avons vu que les modèles de croissance ajustés sur l'échantillon Nord-Est sont par ailleurs très proches.

Avec le modèle de Lundqvist-Matérn, le paramètre K est estimé à une valeur de 45,7 m dans le premier secteur (écart-type 3,1 m) contre 55,3 m (écart-type 5,4 m) dans le Nord-Est où les courbes sont plus tendues. Quitte à ce que la forme des courbes diffère, il serait logique que ce constat corresponde à la perception fragmentaire d'un phénomène structuré sur le territoire. Nous avons donc recherché une liaison entre les coordonnées géographiques des peuplements et les estimations individuelles du paramètre K. Sur la figure 3.23, nous les avons représentées en

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

fonction de la coordonnée longitudinale plane des peuplements (dans le système Lambert II étendu), c'est à dire selon un gradient de continentalité (il n'y a pas de liaison évidente avec la latitude). Nous avons utilisé la coordonnée du vieux peuplement de chaque couple, dont le rôle est essentiel dans l'estimation de K.

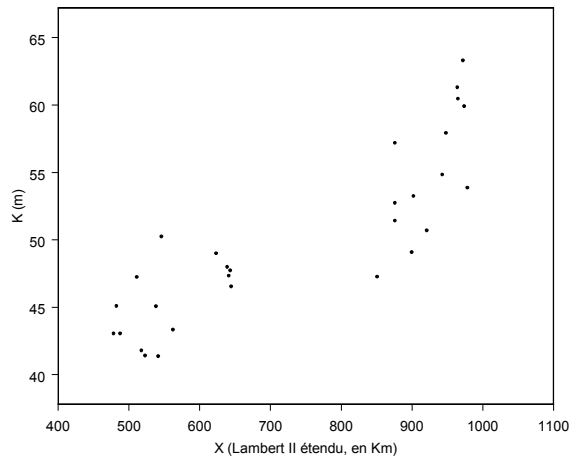


Figure 3.23 Estimations individuelles du paramètre K en fonction de la coordonnée longitudinale plane des peuplements. Référence : méridien de Paris à 600 km, $n = 29$ peuplements.

La liaison qui semble se dessiner entre les deux caractéristiques est à remarquer, même si l'absence de peuplement entre 650 et 850 km de longitude (liée au déficit de massifs forestiers dans un vaste secteur Champenois) empêche de conclure.

Utilisation de peuplements complémentaires

Nous avons tiré parti des vieux peuplements de hêtre des échantillons ONF, au nombre de 22 dans le Nord-Est (de 100 à 195 ans, et 147 ans de moyenne), et 18 dans le secteur atlantique (de 90 à 190 ans, et 154 ans en moyenne), et qui n'ont pas été appariés pour l'étude de l'évolution de la productivité. Ces peuplements doivent permettre de conforter le gradient géographique considéré (voir carte 2.2), et si elle existe, la relation recherchée.

Parmi ces peuplements, nous avons écarté ceux qui présentaient des courbes accidentées, des niveaux de fertilité excessivement faibles, ou qui se trouvaient à des altitudes élevées (voisines de 1000 m dans le Nord-Est), et dont le niveau des courbes risquait à chaque fois d'introduire une variabilité non recherchée ici. On a donc finalement conservé 16 peuplements supplémentaires dans le Nord-Est (3 courbes accidentées et 3 peuplements d'altitude) et 13 dans le Nord-Ouest (les peuplements éliminés étant dans des conditions de croissance médiocres que nous avons pu constater sur le terrain). **Pour ces peuplements, on a calculé une courbe de croissance en hauteur dominante à partir des analyses de tiges, selon le protocole indiqué dans la partie Méthodologie.**

Sur chaque échantillon élargi, nous avons ensuite réajusté le modèle de croissance de Lundqvist-Matérn, avec un effet aléatoire sur R et K, et un effet-date identique à celui retenu pour décrire l'évolution de la productivité (fonction spline). **Comme les peuplements supplémentaires n'ont**

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

pas été appariés, nous n'avons pas considéré l'effet date comme une composante à estimer, mais comme un terme ne dépendant que de la date, qu'on exprime avec les estimations des paramètres issues des modèles déjà ajustés à chaque secteur, avec la forme de Lundqvist-Matérn (LM-SP20-V dans le Nord-Ouest et LM-SP15-V dans le secteur Nord-Est). Une même fonction de variance a été maintenue. **A nouveau, la corrélation inter-couple entre effets aléatoires des paramètres R et K est faible.** La suppression de ce paramètre ne modifie pas la qualité des ajustements. Leurs caractéristiques sont reportées dans le tableau 3.17.

Modèle	Paramètres								Qualité d'ajustement		
	R (m/an)	K (m)	m	$\sigma_{R, c}$ (m/an)	$\sigma_{R, P(c)}$ (m/an)	$\sigma_{K, c}$ (m)	σ (m ^{1-λ})	λ	p	ln L	AIC
LM-SP20-V échantillon atlantique élargi	0,460	45,8	0,659	0,075	0,030	4,6	0,261	0,73	8	-448,2	912,4
LM-SP15-V échantillon Nord-Est élargi	0,375	56,0	0,979	0,060	0,026	6,1	0,306	0,69	8	-525,2	1066,4

Tableau 3.17 Caractéristiques des modèles ajustés aux échantillons élargis de chaque secteur pour l'étude des relations entre paramètres de croissance et facteurs du milieu. Les modèles comportent l'effet date ajusté dans les modèles relatifs à l'étude de l'évolution de productivité.

L'expression de l'équivalent de la forme intégrée du modèle de Lundqvist-Matérn à des âges avancés (paragraphe 2.3.2) montre que le paramètre m conditionne également la vitesse de convergence vers l'asymptote. On pourrait donc s'interroger sur le bien-fondé d'une comparaison des estimations individuelles du paramètre K entre secteurs, sachant que les ajustements réalisés conduisent à des valeurs du paramètre m propres à chacun (voir tableau ci-dessus).

En réalité, les paramètres m et K sont fortement corrélés : l'expression de la hauteur du point d'inflexion de la courbe est $H = K / \exp [1+m]$. Les estimations du paramètre m, différentes dans chaque secteur, correspondent en fait à des valeurs moyennes de points d'inflexion qui sont assez proches (7,7 m dans le Nord-Est et 8,7 m dans le Nord-Ouest).

A titre de vérification, on a procédé à un ajustement unique rassemblant les deux échantillons élargis, avec les mêmes caractéristiques que les ajustements précédents (équation de croissance, effets de la date propres à chaque secteur, fonction de variance, effets aléatoires non corrélés sur R et K). Cet ajustement a été réalisé d'abord en considérant le paramètre m comme étant commun à tous les peuplements, puis en le distinguant par secteur. Les critères d'ajustements sont en faveur du second ajustement (gain de 10 points d'AIC, $P_c = 4 \cdot 10^{-4}$), ce qui incite donc à une identification du paramètre m par secteur. Les estimations individuelles du paramètre K sont dans ce cas très corrélées avec celles obtenues par les ajustements du tableau 3.17 (corrélation de 0,91), qui ont donc été conservées pour la suite.

Les deux échantillons rassemblés comptent 58 peuplements, et autant d'estimations du paramètre K. Sur la figure 3.24, nous les avons à nouveau représentées en fonction de la coordonnée longitudinale plane.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

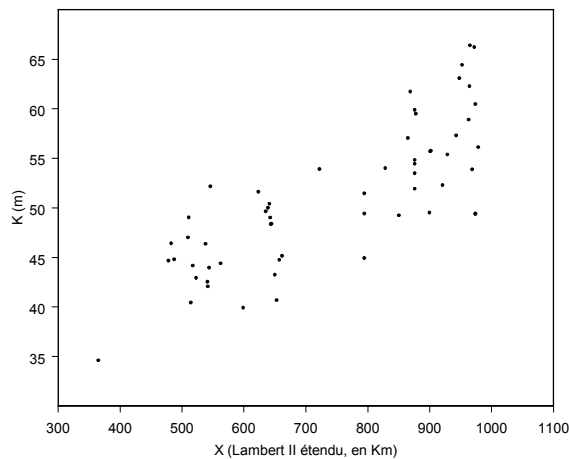


Figure 3.24 Estimations individuelles du paramètre K en fonction de la coordonnée longitudinale plane des peuplements. $n = 58$ peuplements.

L'existence de la liaison paraît confirmée. La corrélation entre K et la coordonnée Lambert II est de 0,8.

Une des premières causes qui pourrait expliquer une telle liaison tient au changement de productivité lui-même, puisque son niveau se trouve dans un rapport de 1 à 2 entre les deux secteurs échantillonnés. En supposant que les causes sous-jacentes à ce changement connaissent elles aussi une variation géographique progressive, dans une direction Ouest-Est favorable à la croissance, il se pourrait que l'effet aléatoire introduit sur le paramètre K absorbe une composante résiduelle du changement de productivité.

Comme l'estimation de l'évolution de la productivité procède avant tout de la comparaison des phases initiales de croissance des deux générations de peuplement, il nous semble cependant qu'un tel effet serait préférentiellement absorbé dans les effets aléatoires du paramètre R. Il pourrait l'être en premier lieu au niveau « peuplement dans couple », avec un écart entre effets aléatoires des peuplements jeune et vieux tendant à augmenter avec la coordonnée X, et peut-être simultanément au niveau « couple », avec un niveau de fertilité tendant à diminuer avec la coordonnée X pour la vieille génération ou augmenter pour la jeune. Or ce n'est pas le cas. Les corrélations entre écarts inter-génération du paramètre R et la coordonnée X sont excessivement faibles (0,07 dans le secteur atlantique et 0,14 dans le secteur Nord-Est). Les corrélations entre la coordonnée X et les résidus des modèles finaux LM-SP20-V dans le secteur atlantique, et Hossfeld-SP15-V dans le Nord-Est, sont de même inexistantes. Enfin, il n'y a pas de corrélation entre les estimations du paramètre K et la date de naissance des peuplements, ce qui pourrait être le cas si ce paramètre absorbait une partie de l'évolution historique constatée.

Des corrélations avec les descripteurs du milieu ont donc été recherchées. Pour les peuplements complémentaires et ceux du Nord-Est, seuls les descripteurs du climat moyen sont disponibles. Les corrélations obtenues sont reportées au tableau 3.18.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

Mois	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	Annuel
T_{min}	-0,32					-0,27	-0,43	-0,48	-0,53	-0,53	-0,50	-0,45	-0,41
T_{moy}							-0,52	-0,55	-0,56	-0,57	-0,53	-0,47	-0,42
T_{max}			0,29	0,30			-0,51	-0,60	-0,59	-0,61	-0,56	-0,39	-0,31
P	0,34	0,46	0,45	0,46	0,42								0,25
ETP		0,37	0,41	0,41	0,41	0,29							0,37
BC		0,34	0,41		0,26								0,31
Ngel	0,41									0,53	0,52	0,46	0,50

Tableau 3.18 Corrélations entre le paramètre K et les descripteurs du climat moyen sur l'ensemble des deux secteurs. $n = 58$ peuplements.

Les mois sont ordonnés à compter du début de saison de végétation et désignés par leur rang dans l'année. Pour faciliter la lecture, les corrélations non significatives au seuil de 5% (test t de Pearson) n'ont pas été indiquées. BC = P – ETP, Ngel = nombre de jours de gel

On constate en premier lieu les **corrélations négatives relativement fortes obtenues avec les températures mensuelles hivernales et de fin d'automne** (essentiellement de novembre à février). Ces liaisons sont elles-mêmes plus accentuées avec les températures maximales hivernales. De même, on remarque les corrélations positives obtenues avec le nombre de jours de gel. La corrélation avec l'amplitude thermique est de 0,57.

Un deuxième ensemble de corrélations, plus faibles, est obtenu avec les caractéristiques estivales : **corrélations positives avec les précipitations mais aussi la demande évaporative des mois de mai à septembre, et enfin avec les températures maximales des mois de juin et juillet**. Etant donné ces liaisons, les corrélations avec les bilans hydriques (BC = P – ETP) sont relativement faibles.

Ces corrélations suggèrent donc un déterminisme climatique de la variabilité de la forme des courbes.

Modèle de régression pour le paramètre K

Au vu des corrélations précédentes, des variables synthétiques ont été formées pour être introduites dans un modèle de régression du paramètre K :

- $T_{max11-2}$: somme des températures maximales de novembre à février,
- $P5-8$ et $ETP5-8$: sommes des précipitations et ETP de mai à août.

A ces variables, on ajoute l'amplitude thermique. Comme elles sont toutes intimement liées au degré de continentalité qui structure nos peuplements, elles sont évidemment très corrélées (respectivement -0,8 et -0,7 entre températures maximales hivernales et précipitations/ETP estivales), et la séparation de leurs effets respectifs sur le paramètre K reste difficile.

Sur les 4 variables, seule $T_{max11-2}$ s'est avérée significative dans le modèle de régression ($P_c = 0,03$). On note aussi une tendance avec l'amplitude thermique ($P_c = 0,15$). Une procédure de régression automatique pas à pas dans laquelle on a également introduit le nombre de jours de gel a conduit à ne retenir que la variable $T_{max11-2}$ ($K = 84,1 - 1,35 T_{max11-2}$, $R^2 = 0,65$, écart-type résiduel 4,2 m, $n = 58$). La relation entre K et $T_{max11-2}$ est reproduite ci-dessous.

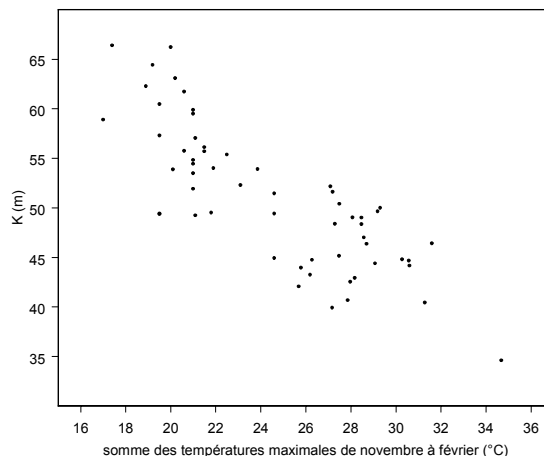


Figure 3.25 Estimations individuelles du paramètre K en fonction de la somme des températures maximales des mois de novembre à février. $n = 58$ peuplements.

Les corrélations négatives obtenues avec les températures hivernales (plus faibles dans le Nord-Est) sont en accord avec la logique géographique détectée qui veut que les courbes de croissance soient plus tendues à l'Est. **Cela pourrait donc signifier pour le hêtre que des hivers plus continentaux – associés à des courbes plus tendues – verraient augmenter l'aptitude des peuplements adultes à une croissance en hauteur plus soutenue, et qu'à l'inverse, les hivers océaniques seraient moins favorables à une poursuite de la croissance en hauteur.**

Relation avec les descripteurs trophiques

Nous avons indiqué plus haut que les descripteurs du niveau trophique des milieux n'étaient pas disponibles dans le Nord-Est, ni pour les peuplements complémentaires du secteur atlantique, ce qui empêche de construire un modèle exhaustif d'explication de la variation du paramètre K par les facteurs du milieu. A titre exploratoire, de telles liaisons ont été recherchées pour les 15 vieux peuplements de l'échantillon atlantique où les descripteurs trophiques sont disponibles.

Le faible nombre d'observations ne permet pas de mettre en évidence de fortes corrélations. Deux tendances sont apparues, l'une négative avec l'indice de température d'Ellenberg (-0,34 , $P_c = 0,22$), qui va donc dans le sens des liaisons observées précédemment. La seconde, négative également, avec le rapport C/N du premier horizon (-0,36 , $P_c = 0,18$). Aucune liaison n'a été détectée par ailleurs avec les autres descripteurs du niveau de la nutrition azotée (indice azote Ellenberg, type d'humus, rapport C/N prédit par la flore).

3.1.2 Variabilité du paramètre R, relation avec les descripteurs du milieu

3.1.2.1 Liaisons observées sur les 30 peuplements de l'échantillon atlantique

Dans un premier temps, on a recherché des corrélations avec les descripteurs du niveau trophique et de l'alimentation hydrique des stations, seulement disponibles dans le secteur

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

atlantique, avec les estimations du paramètre R issues des modèles ajustés sur les échantillons élargis (une estimation par peuplement, soit $n = 30$, sauf pour certains descripteurs où on a écarté le couple 5 qui était apparu particulier, pour ne pas générer de corrélations artificielles. Dans ce cas, $n = 28$).

Sur le plan trophique, peu de corrélations sont ressorties. Les corrélations liées à la nutrition minérale et phosphorée (indicateurs et concentrations individuelles) sont généralement médiocres, quel que soit le niveau de l'horizon considéré. **Des corrélations sont en revanche apparues avec les indicateurs de nutrition azotée, en particulier les mesures du C/N, dans un sens où la nutrition azotée est favorable à la croissance.** On note aussi une corrélation positive avec l'indicateur AFC3 de nutrition minérale et azotée, et l'indice Ellenberg de nutrition azotée. Enfin, des tendances négatives ressortent avec le type d'humus (codé par acidité croissante) de même que la teneur en protons (voir tableau 3.19). La liaison négative avec le rapport C/N de l'horizon 1, relativement intense, est représentée sur la figure 3.26.

C/N horizon 1	C/N horizon 2	C/N flore	AFC3 (nutrition minérale et azotée)	N Ellenberg	Humus	[H ⁺]	F Ellenberg	RU 100cm	AFC1 (bilan hydrique estival)
-0,66	-0,51	-0,50	0,35	0,25	-0,25	-0,33	0,35	0,26	0,44
10 ⁻⁴	4 10 ⁻³	6 10 ⁻³	0,06	0,19	0,18	0,01	0,07	0,16	0,015

Tableau 3.19 Corrélations entre le paramètre de fertilité R et quelques descripteurs de la richesse trophique et l'alimentation en eau du milieu. $n = 30$ peuplements.

La probabilité critique associée au test de corrélation de Pearson est indiquée sur la seconde ligne.

Ce schéma corrélatif rappelle la tendance négative repérée sur le paramètre K avec le rapport C/N de l'horizon 1, mais il paraît beaucoup plus prononcé, tant par l'intensité des liaisons mises en évidence que par leur accumulation sur des descripteurs synonymes.

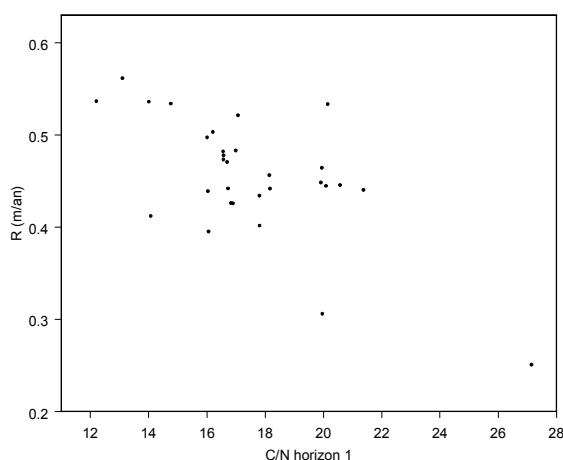


Figure 3.26 Relation entre l'indice C/N de l'horizon 1 et le paramètre de fertilité R. $n = 30$ peuplements.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

Du point de vue climatique, on a retrouvé un schéma de liaisons similaire à celui mis en évidence sur le paramètre K, à savoir des corrélations négatives avec les températures automnales et hivernales, particulièrement marquées avec les maximales de ces saisons, et des corrélations positives avec les précipitations de saison de végétation, et moins fortement avec les bilans hydriques climatiques (voir tableau 3.20). Il n'existe en revanche aucune liaison avec les ETP mensuelles. La liaison avec la disponibilité en eau est encore confirmée par les corrélations obtenues avec l'indice d'humidité d'Ellenberg et le descripteur AFC1 de bilan hydrique estival. A noter qu'on n'obtient pas de corrélations meilleures avec les bilans hydriques faisant intervenir une estimation de la réserve utile maximale (BPC) ou le couvert en supplément (BSCP), et décrivant l'état moyen du réservoir en eau. Ce constat est d'autant plus décevant que ces variables sont particulièrement coûteuses en données d'entrée et en temps de calcul (en particulier pour estimer la réserve utile maximale).

Mois	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	Annuel
T _{min}	-0,32								-0,32	-0,32			
T _{moy}							-0,40	-0,43	-0,50	-0,46	-0,32	-0,35	-0,35
T _{max}						-0,39	-0,58	-0,59	-0,52	-0,52			-0,39
P	0,42	0,49	0,57	0,50									0,23
BC	0,35	0,42	0,38	0,33									0,21
BPC		0,34	0,38	-	-								
BSPC			0,33	0,34									
Ngel										0,33			0,11

Tableau 3.20 Corrélations entre le paramètre R et les descripteurs du climat moyen sur le secteur atlantique. $n = 30$ peuplements.

- : non défini

Modèle de régression pour le paramètre R

Pour construire un modèle de régression linéaire du paramètre R sur les descripteurs du milieu, nous avons considéré quelques variables climatiques synthétiques au vu des corrélations les plus élevées, en écartant les variables de signification proche :

- les sommes de températures maximales $T_{\max}10-1$ (rangs des mois dans l'année),
- les sommes de précipitations P4-7 et P6.

On a d'abord introduit l'indice C/N de l'horizon 1 dont l'effet est très significatif, puis $T_{\max}10-1$, peu corrélée avec le rapport C/N. On atteint avec ces deux variables un R^2 de 0,51.

Sur cet ensemble d'observations, les températures maximales de la période de repos et les précipitations sont encore fortement corrélées (corrélation de -0,75), et la séparation de ces deux effets est difficile. Aucune des effets n'est significatif lorsqu'on introduit la variable P4-7, mais cette dernière semble en revanche plus significative que $T_{\max}10-1$. Lorsqu'on introduit P4-7 seule, elle devient significative, avec un R^2 de 0,52.

Pour vérifier qu'il existait bien un effet conjoint des maximales hivernales et de l'alimentation hydrique de saison de végétation, nous avons substitué AFC1 à P4-7, dont la corrélation avec le

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

paramètre R était de 0,44, et n'est que de -0,23 avec $T_{\max}10-1$. Les variables C/N horizon 1, $T_{\max}10-1$ et AFC1 ont donc été introduites dans le modèle de régression. L'effet de la variable AFC1 est significatif, et celui de $T_{\max}10-1$ tend à le devenir ($P_c = 0,09$). Le R^2 s'élève à 0,61. **A l'image du paramètre K, Il semble donc qu'il puisse y avoir un effet négatif, bien que faible, des maximales automnales et hivernales sur le paramètre de fertilité.** Les caractéristiques de cette régression sont données dans le tableau 3.21 :

Paramètre	Estimation	Part de variance expliquée
Ordonnée à l'origine (m/an)	0,88 ($p < 10^{-4}$)	
C/N horizon 1 (m/an/unité C/N)	-0,01 ($p = 5 \cdot 10^{-3}$)	0,43
$T_{\max}10-1$ (m/an/°C ⁻¹)	-0,009 ($p = 9 \cdot 10^{-2}$)	0,08
AFC1	0,18 ($p = 2 \cdot 10^{-2}$)	0,10
n = 29, $R^2 = 0,61$, $\sigma = 0,044$ (m/an)		

Tableau 3.21 Régression pour le paramètre R (secteur atlantique).

3.1.2.2 Liaisons observées sur les échantillons élargis des secteurs atlantique et Nord-Est.

On dispose respectivement de 43 et 44 estimations du paramètre R dans ces deux secteurs. On n'a cette fois accès qu'aux descripteurs du climat moyen. Les corrélations ont d'abord été recherchées par secteur, et sont présentées dans les tableaux 3.22 et 3.23.

Mois	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	Annuel
T_{\min}									-0,32	-0,31	-0,28		-0,15
T_{moy}						-0,27	-0,36	-0,39	-0,43	-0,38	-0,29	-0,29	-0,29
T_{\max}							-0,42	-0,46	-0,45	-0,41			-0,25
P	0,37	0,52	0,53	0,53	0,30							0,35	0,23
BC	0,26	0,35	0,25	0,35									0,24
Ngel										0,34	0,33		0,25

Tableau 3.22 Corrélations entre le paramètre R et les descripteurs du climat moyen sur l'échantillon élargi du secteur atlantique. n = 43 peuplements.

Mois	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	Annuel
T_{\min}	0,32	0,29	0,29			-0,30	-0,26						0,18
T_{\max}							-0,35		-0,25	-0,37			-0,30
P						-0,37							
ETP					0,29	0,32	0,32						0,25
BC							-0,44						-0,22

Tableau 3.23 Corrélations entre le paramètre R et les descripteurs du climat moyen sur l'échantillon élargi du secteur Nord-Est. n = 44 peuplements.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

On observe d'abord que les schémas de corrélation obtenus dans les deux secteurs sont relativement différents.

Dans le secteur atlantique, les corrélations identifiées au paragraphe précédent se voient confirmées, avec un effet négatif des températures automnales et hivernales, à nouveau plus marqué sur les maximales, et un effet positif de la disponibilité en eau à la saison de végétation. A nouveau, on n'observe pas de corrélation avec les ETP. Les précipitations donnent de meilleures corrélations que les bilans hydriques.

Nous avons retenu les variables synthétiques suivantes : $T_{\max}10-1$, P5-7, BC4-7 et BC5-7. La corrélation entre $T_{\max}10-1$ et P5-7 est à nouveau élevée (-0,7), et c'est la raison pour laquelle nous avons retenu les variables synthétiques de bilan climatique (corrélations de -0,35 avec $T_{\max}10-1$).

Dans un modèle de régression à une seule variable, la variable P5-7 donne le meilleur résultat ($R^2 = 0,38$ contre 0,21 pour $T_{\max}10-1$ et 0,12 pour BC5-7). Si on introduit simultanément P5-7 et $T_{\max}10-1$, seule la première est significative. En substituant BC5-7 à P5-7, $T_{\max}10-1$ reste significative tandis qu'on note une tendance avec BC5-7 ($P_c = 0,12$). Le coefficient R^2 n'est que de 0,25. **Il reste donc difficile de mettre en évidence les effets simultanés et opposés de la disponibilité en eau à la saison de végétation et des températures maximales de la période de repos.** Les caractéristiques des régressions sont indiquées dans le tableau suivant :

Paramètre	Estimation		Part de variance expliquée
Ordonnée à l'origine (m/an)	-0,18	($p = 0,16$)	
P5-7 (m/an/mm)	0,0035	($p < 10^{-4}$)	0,38
$n = 43, R^2 = 0,38, \sigma = 0,058$ (m/an)			
Ordonnée à l'origine (m/an)	1,00	($p < 10^{-4}$)	
$T_{\max}10-1$ (m/an/°C)	-0,012	($p = 10^{-2}$)	0,21
BC5-7 (m/an/mm)	$8 \cdot 10^{-4}$	($p = 0,13$)	0,04
$n = 43, R^2 = 0,25, \sigma = 0,064$ (m/an)			

Tableau 3.24 Régressions pour le paramètre R (secteur atlantique).

Dans le secteur Nord-Est, on observe bien moins de corrélations entre températures maximales d'automne ou d'hiver. Seules les maximales de janvier ressortent. De même, on n'observe pas de corrélation avec le nombre de jours de gel, ni avec les températures moyennes. En revanche, on voit apparaître une corrélation positive, certes faible, avec les minimales du mois d'avril, et négative avec celles de septembre et octobre.

Sur le plan de l'alimentation hydrique, aucune corrélation ne ressort de la période allant de mai à juillet. De façon un peu étonnante, quelques corrélations indiquent un effet négatif des précipitations et bilans hydriques de la fin de saison de végétation (de août à octobre).

On a testé les variables suivantes dans un modèle de régression du paramètre R : $T_{\max}1$, P9, ETP9, BC9, $T_{\min}4$, $T_{\min}9$.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

On a d'abord introduit un effet conjoint des précipitations et ETP du mois de septembre, dont la corrélation est faible (0,48). Les deux variables ont un effet significatif, avec un R^2 de 0,20. On a ensuite résumé les deux variables précédentes par BC9 ($BC = P - ETP$), qui est significative et conduit à une performance similaire. La variable T_{max1} a ensuite été ajoutée au modèle (la corrélation avec BC9 n'est que de 0,12). Ensemble, les variables BC9 et T_{max1} sont significatives et donnent un R^2 de 0,28. On a enfin ajouté T_{min4} (corrélations de 0,48 et -0,44 avec T_{max1} et BC9), qui n'est pas significative. On aboutit donc au modèle de régression suivant :

Paramètre	Estimation	Part de variance expliquée
Ordonnée à l'origine (m/an)	0,50 ($p < 10^{-4}$)	
BC9 (m/an/mm)	-0,003 ($p < 6 \cdot 10^{-3}$)	0,135
T_{max1} (m/an/°C ⁻¹)	-0,035 ($p = 0,035$)	0,145
$n = 44, R^2 = 0,28, \sigma = 0,053$ (m/an)		

Tableau 3.25 Régression pour le paramètre R (secteur Nord-Est).

3.2 Interaction entre facteurs du milieu à leur niveau actuel ou récent et tendance à long terme

3.2.1 Démarche

On suit ici la démarche proposée au paragraphe 3.6.3 de la partie Méthodologie. Dans chaque secteur, on a réajusté le modèle en écartant chaque couple tour à tour du jeu de données. Pour éviter que les oscillations de la fonction spline ne perturbent le diagnostic, on a simplement ajusté un effet quadratique de la date (LM-Q-V sur l'échantillon atlantique et Hossfeld-Q-V sur l'échantillon Nord-Est).

En notant T l'effet de la date estimé en 2000 sur le jeu de données complet, et T_i le même effet en écartant le couple i , on a alors calculé pour chaque couple la différence $\Delta_i = T - T_i$, qui constitue un indice d'évolution de productivité individuelle, relativement à la tendance générale.

Deux types de corrélations ont été recherchés avec les descripteurs du milieu :

- avec le niveau moyen de chaque descripteur (D_i) dans le couple de peuplements (moyenne des deux valeurs de descripteurs) :

$$\Delta_i = f(\bar{D}_i)$$

- avec la différence de valeurs de chaque descripteur entre jeune et vieux peuplement de chaque couple :

$$\Delta_i = f(D_{i, \text{jeune}} - D_{i, \text{vieux}})$$

Cette deuxième étape permet de contrôler l'effet des différences intra-couple de descripteur sur l'indice Δ_i . Il est donc possible de retrouver des corrélations identifiées dans l'étape précédente. Les peuplements d'un même couple étant voisins, il n'y a aucun intérêt à appliquer la démarche

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

aux descripteurs du climat moyen, dont la résolution est faible et la variation dans l'espace, lente. Par acquit de conscience, nous l'avons mis en œuvre dans le secteur atlantique où les peuplements étaient localisés précisément, et la distance intra-couple, parfois élevée. Aucune corrélation n'a pu être détectée.

Comme on compte autant de valeurs de l'indice Δ_i que de couples, l'approche a bien entendu un caractère restreint, particulièrement dans le secteur Nord-Est où ne sont disponibles que les descripteurs climatiques. De même, il importe de souligner que les valeurs de ces descripteurs s'appliquent à la période actuelle.

Au tableau suivant (tableau 3.26), on indique quelques caractéristiques des valeurs de l'indice, à comparer au niveau d'évolution de la vitesse de croissance dans chaque secteur. L'amplitude de ces variations n'est pas négligeable, et semble être liée au niveau moyen de l'évolution constatée dans les différents secteurs.

Δ_i	moyenne (%)	valeur minimale (%)	valeur maximale (%)	écart-type (%)
<i>secteur atlantique</i>	0,22	-2,4	2,5	1,61
<i>secteur Nord-Est</i>	-0,15	-8,6	7,1	4,47

Tableau 3.26 Valeurs caractéristiques des indices Δ_i .

Unité : pourcentage de variation du niveau de la vitesse de croissance atteint en 2000, relativement à son niveau de 1900.

Nous faisons aussi remarquer que le couple 5 (forêt d'Halatte) dont nous avons discuté la qualité de l'appariement et la possibilité de l'exclure de l'échantillon, présente une valeur d'indice de 1,9 %, relativement faible au vu des valeurs observées dans l'échantillon.

3.2.2 Variation de l'indice Δ_i avec le niveau moyen des descripteurs du milieu

3.2.2.1 Secteur atlantique

Dans le tableau 3.27, nous indiquons les tendances qui ont été détectées avec les descripteurs du niveau trophique ou de l'alimentation hydrique des peuplements. Avec 15 observations, et parfois 14 (quand les valeurs associées au couple 5 gênaient le calcul de corrélation), ces corrélations ne sont pas significatives au seuil de 5%. Les descripteurs sont ceux mesurés dans le premier horizon du sol, les corrélations avec les valeurs des horizons inférieurs étant généralement moins élevées.

C/N	H	Al	CEC	Na	Mg
0,36	0,48	-0,40	-0,42	-0,41	-0,37

Tableau 3.27 Corrélations entre les indices Δ_i et quelques descripteurs de la richesse trophique des sols (secteur atlantique).

$n = 14$ couples. Sauf pour le rapport C/N, les descripteurs sont des concentrations (még./100g).

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

Il semble donc se dessiner un lien avec le niveau de nutrition minérale et/ou azotée des milieux, dans un sens où les peuplements situés sur les milieux aujourd'hui les moins favorables auraient connu une évolution de productivité supérieure, ce qui rejoint les corrélations identifiées sur le paramètre de fertilité R. Avec le pH ou l'indice S/T, les corrélations étaient plus faibles et ne sont pas mentionnées.

Certains de ces descripteurs sont évidemment corrélés : les corrélations entre la teneur en protons et l'indice C/N est de 0,6, et la CEC est négativement corrélée avec ces deux variables (-0,68 avec H et -0,54 avec l'indice C/N).

De façon un peu étonnante, les teneurs en aluminium et sodium ne sont quasiment pas corrélées avec les indicateurs précédents. La teneur en aluminium présente en revanche une corrélation de 0,68 avec la teneur en sodium, dont la distribution est peut-être particulière dans ce secteur, si on se souvient de ses plus fortes concentrations en bord de mer, en particulier dans les vieux peuplements. Cette corrélation est gênante dans la mesure où ces deux descripteurs ont ordinairement des significations divergentes. La teneur en magnésium est enfin logiquement corrélée avec la CEC (0,71).

Au plan climatique, on retrouve des corrélations avec les niveaux de précipitation et de température, mais qui diffèrent de celles mises en évidence sur les paramètres R et K (voir tableaux 3.18 et 3.22). Les corrélations significatives sont indiquées dans le tableau suivant :

Mois	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	Annuel
T _{moy}	0,56	0,55	0,60	0,60	0,57							0,44	0,47
T _{max}	0,59	0,56	0,60	0,61	0,61	0,56						0,51	0,54
P					-0,64	-0,50	-0,50	-0,50	-0,54				-0,47
BC					-0,63	-0,50	-0,50	-0,50	-0,53				-0,49
ETP	0,52	0,51	0,58	0,60									0,50

Tableau 3.28 Corrélations entre l'indice Δ_i et les descripteurs du climat moyen sur le secteur atlantique. $n = 15$ couples. On n'a indiqué que les corrélations significatives au seuil de 5%.

On observe cette fois une liaison positive avec les températures moyennes ou maximales de saison de végétation, qui se répercute également sur les ETP, et une liaison négative avec les précipitations des mois de fin de saison de végétation jusqu'à décembre, qui se transfère aux bilans hydriques climatiques, les ETP de cette période ne ressortant pas. Etant donné les mois concernés, ce dernier ensemble de liaisons est douteux. Il existe en réalité une forte liaison entre ces températures et précipitations sur les 15 observations considérées : la corrélation entre les précipitations d'août à décembre et les températures maximales d'avril à août est de -0,82. Nous pensons donc qu'il pourrait surtout y avoir un effet des températures de saison de végétation. Il pourrait ici signifier que l'évolution de la vitesse de croissance des peuplements augmenterait avec le niveau des températures de saison. Il faut cependant rester prudent dans la mesure où une telle corrélation n'a pu être identifiée par l'approche synchronique sur R et K.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

Il est enfin ressorti une corrélation de -0,58 avec la coordonnée latitudinale plane moyenne des couples (Y), corrélée positivement avec la teneur en sodium et les variables climatiques repérées, c'est à dire quand on se rapproche d'une influence maritime.

On a essayé de rendre compte du caractère conjoint de ces effets par régression linéaire. Etant donné le faible nombre d'observations, les effets sont au mieux en limite de significativité. **Le meilleur modèle est celui où on a introduit simultanément la teneur en protons et la somme des températures d'avril à août**, avec des effets tous deux positifs (non présentés).

3.2.2.2 Secteur Nord-Est

Dans le secteur Nord-Est, on a trouvé peu de corrélations entre descripteurs du climat moyen et indice Δ_i . Le tableau est donc relativement similaire à celui dressé sur le paramètre de fertilité (voir tableau 3.23). Les quelques corrélations repérées sont indiquées dans le tableau 3.29.

Mois	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3
T_{\min}									-0,39	-0,43		
T_{moy}				0,37	0,47	0,55	0,38					
P			0,36	0,45	0,34							
BC	0,39		0,42	0,59	0,50							

Tableau 3.29 Corrélations entre l'indice Δ_i et les descripteurs du climat moyen sur le secteur Nord-Est. $n = 14$ couples. Les corrélations significatives au seuil de 5% sont indiquées en gras.

On perçoit des tendances positives avec la disponibilité estivale en eau, ce qui n'était pas visible sur le paramètre R, mais aussi avec les températures moyennes de septembre et les minimales hivernales.

3.2.3 Variation de l'indice Δ_i avec la différence de niveau intra-couple des descripteurs du milieu

Deux corrélations ont été repérées sur le seul échantillon atlantique, avec la teneur en magnésium et potassium du premier horizon, ce qui fait écho aux corrélations obtenues précédemment.

3.3 Effet des variations dans le temps de facteurs du milieu sur la croissance

3.3.1 Démarche

La démarche a été exposée au paragraphe 3.6.2 de la partie Méthodologie. On recherche ici des corrélations entre séries historiques longues de descripteurs du milieu et résidus des modèles de croissance.

A cette occasion, on a réajusté pour chaque secteur un modèle de croissance sans effet date (modèle de Lundqvist-Matérn dans le secteur atlantique et Hossfeld dans le Nord-Est), et avec un

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

effet aléatoire sur les paramètres K et R, au niveau « couple » uniquement pour ce dernier, pour ne pas qu'une partie de l'effet de la date soit absorbée dans l'effet aléatoire de niveau « peuplement dans couple ». On a introduit une fonction de variance identique à celle déjà présentée. Les résidus standardisés de ces modèles ont été considérés comme la variable à expliquer par les descripteurs du milieu.

Au plan des descripteurs climatiques, on s'est doté de plusieurs séries longues homogénéisées de températures minimales et maximales et de précipitations annuelles, qui assurent une couverture des secteurs échantillonnés pour la croissance. Leurs caractéristiques sont indiquées au tableau 3.30 (voir aussi carte 2.6).

Poste météorologique	Localisation	Altitude (m)	Paramètres	Période couverte
Strasbourg	48° 33' N – 7° 38' E	150	P, T _{moy}	1881 – 2000
Phalsbourg	48° 46' N – 7° 18' E	210	P T _{min} , T _{max}	1890 – 2000 1899 – 2000
Nancy	48° 41' N – 6° 13' E	375	P T _{min} , T _{max}	1881 – 2000 1879 – 2000
Nampcel	49° 30' N – 3° 05' E	160	P	1887 – 2000
Beauvais	49° 27' N – 2° 08' E	90	P T _{min} , T _{max}	1879 – 2000 1887 – 2000
Pont-Audemer	49° 22' N – 0° 31' E	5	P	1889 – 2000
Cap de la Hève	49° 31' N – 0° 04' E	100	T _{min} , T _{max}	1895 – 2000
Le Touquet	50° 31' N – 1° 37' E	5	P	1895 – 2000

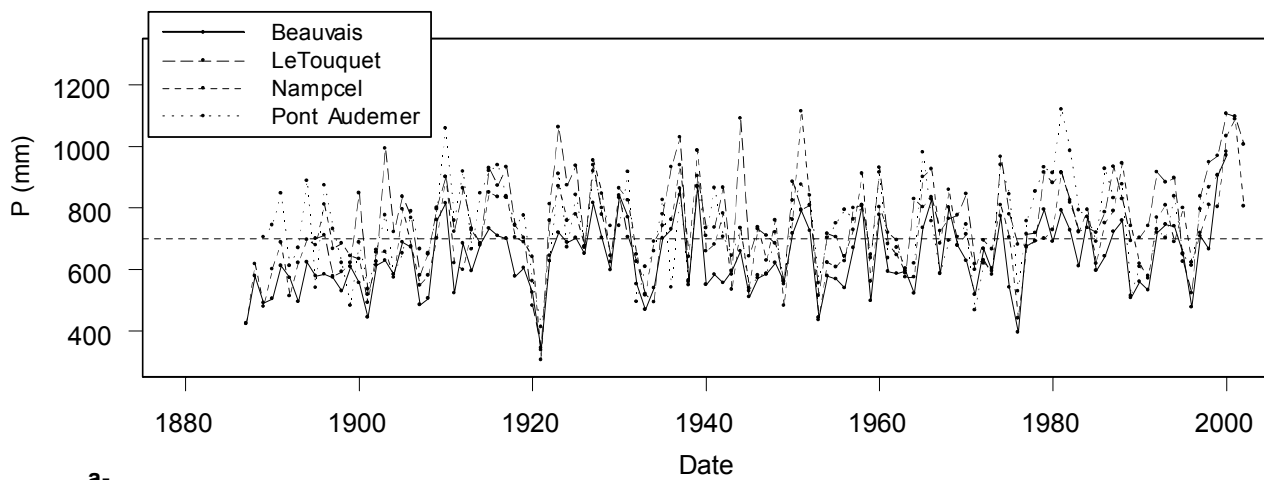
Tableau 3.30 Nature et localisation des séries climatiques retenues pour les secteurs atlantique et Nord-Est.

Les variables suivantes ont été considérées :

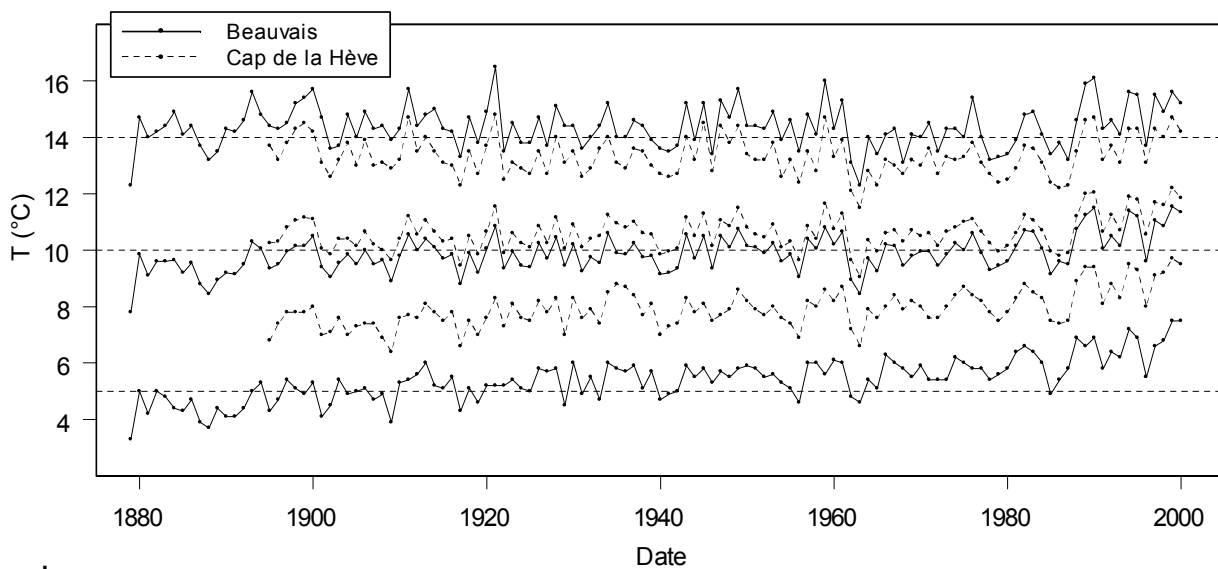
- les températures minimale et maximale moyenne annuelles : T_{min} et T_{max}
- la température moyenne annuelle, définie comme la moyenne des températures maximale et minimale moyennes annuelles (Moisselin *et al.*, 2002) :
$$T_{moy} = \frac{T_{min} + T_{max}}{2}$$
- le volume annuel des précipitations : P
- l'indice d'aridité de De Martonne (DM) :
$$DM = \frac{P}{T_{moy} + 10}$$

S'agissant de descripteurs autres que climatiques, on a fait intervenir la série de concentration atmosphérique en CO₂ calculée en annexe 4.

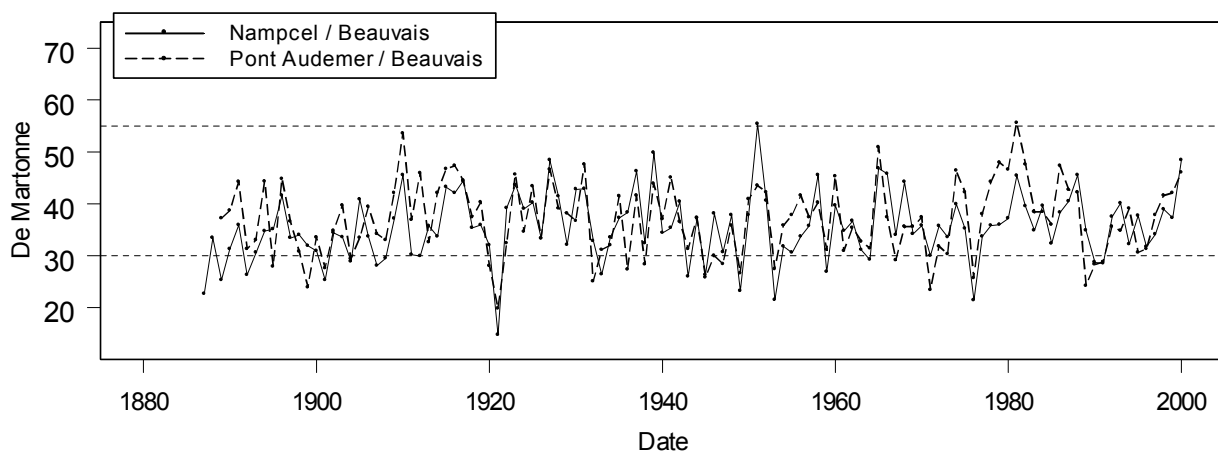
Les résidus modélisés étant ceux d'accroissements pluri-annuels, il faut exprimer les descripteurs à une échelle de temps semblable. Comme les accroissements sont précisément datés, on a calculé pour chacun d'eux la moyenne de chaque descripteur sur la période correspondante



a-



b-



c-

Figure 3.27 Séries chronologiques annuelles de précipitations (a-), températures minimales, maximales et moyennes (b-), et indice de DeMartonne (c-) pour les postes retenus dans le secteur atlantique.

Pour l'indice de De martonne sont uniquement illustrées deux des combinaisons de séries de précipitations et températures utilisées.

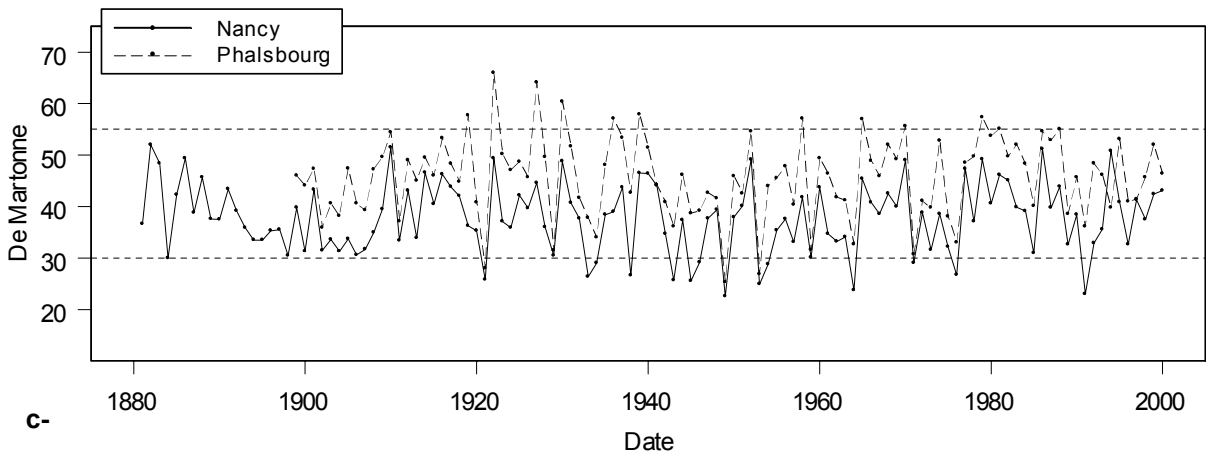
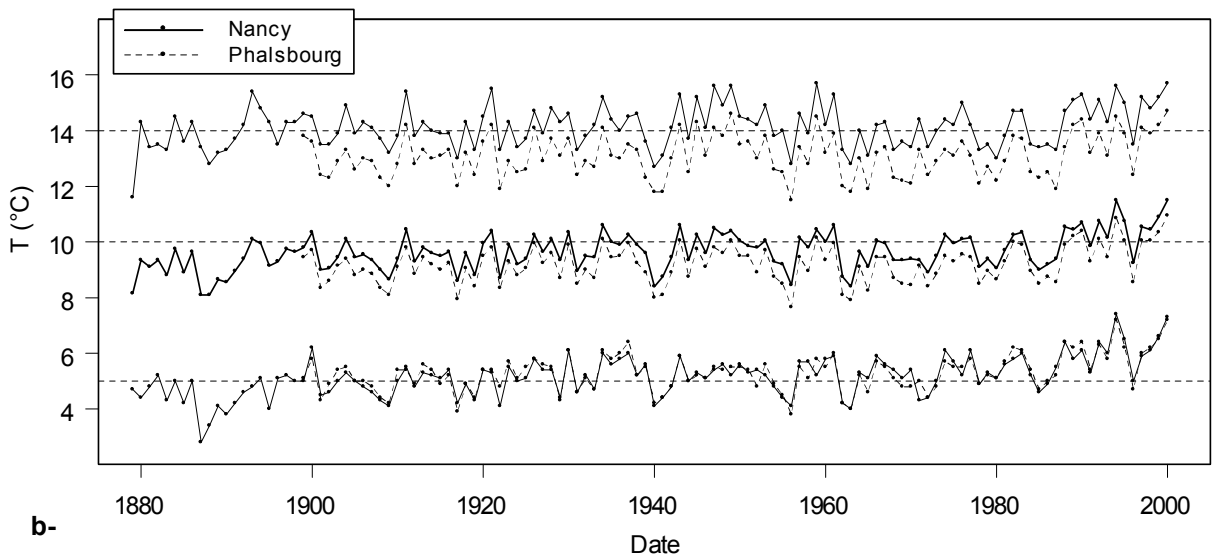
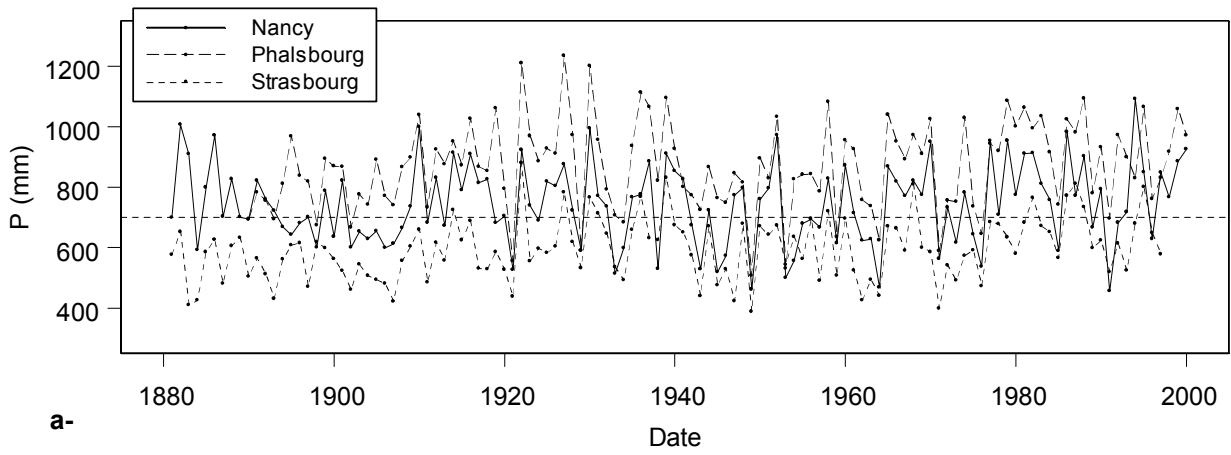


Figure 3.28 Séries chronologiques annuelles de précipitations (a-), températures minimales, maximales et moyennes (b-), et indice de DeMartonne (c-) pour les postes retenus dans le secteur Nord-Est.

Pour l'indice de De martonne sont uniquement illustrées deux des combinaisons de séries de précipitations et températures utilisées.

(lorsque la période couverte par un descripteur ne couvrait que partiellement celle d'un accroissement, le calcul a été mené sur la plus grande période commune). Les descripteurs climatiques étant caractérisés par des fluctuations annuelles parfois importantes, on risquerait cependant avec cette seule moyenne de masquer les années particulièrement favorables ou défavorables à la croissance. **Des résumés supplémentaires ont donc été calculés, à savoir la valeur minimale et maximale de chaque descripteur au cours de l'accroissement.** La recherche d'une éventuelle concomitance d'événements pluviométriques et thermiques extrêmes pourrait donner lieu à des développements plus approfondis. Il s'agit cependant ici d'une étude exploratoire (les séries climatiques n'ont qu'une résolution annuelle) et nous pensons que l'indice de De Martonne est *a priori* à même d'intégrer ce type d'événement.

En résumé, on dispose pour chaque accroissement, correspondant à sa période de formation : i- de valeurs moyenne, minimale et maximale de chaque descripteur climatique proposé, ii- d'une valeur moyenne de la concentration atmosphérique en CO₂ .

3.3.2 Allure des séries climatiques, conséquence pour la causalité de l'évolution de productivité.

Les séries annuelles de précipitations, de températures et d'indice de De Martonne sont représentées par secteur sur les figures 3.27 et 3.28. Nous les commentons sous les deux angles qui nous intéressent : l'existence de différences Ouest-Est, entre ces paramètres, et leurs éventuelles évolutions historiques, à confronter à la figure 3.21.

3.3.2.1 Précipitations

Si on excepte le poste de Strasbourg, le niveau des précipitations est relativement plus élevé dans le Nord-Est, y compris lorsqu'on le compare aux postes situés à proximité de la Manche. A l'Ouest, le poste de Beauvais, présent dans une zone de déficit hydrique prononcé (Gilbert et Franc, 1997) montre les niveaux de précipitations les plus faibles.

On ne perçoit généralement pas d'évolution évidente du niveau des précipitations, dont la variation inter-annuelle reste élevée. Dans le Nord-Est, il se dessine une période où les précipitations ont été particulièrement élevées (1910-1940), suivie d'une décennie 1940 plus difficile. A partir de cette date, il pourrait se dégager l'impression d'une augmentation progressive du niveau des pluies.

3.3.2.2 Températures

Le premier constat est qu'on distingue difficilement les deux secteurs au plan du niveau absolu des températures, ce qui est particulièrement évident pour les températures maximales annuelles. Les minimales sont par contre un peu plus élevées dans le Nord-Ouest, et cette différence se transfère aux températures moyennes. On remarque également que la série de températures minimales du Cap de la Hève, à proximité immédiate de la Manche (Le Havre) est bien plus élevée que celle de Beauvais. Comme les peuplements qui se situent sur la façade maritime ne

sont pas en position littorale, nous avons préféré écarter cette série, et ne conserver que celle de Beauvais pour tout le secteur.

Au plan des évolutions de long terme, on ne perçoit pas de tendance forte à l'augmentation, sauf peut-être dans les vingt dernières années. Très discret sur les maximales, le phénomène est en revanche plus net sur les minimales, et particulièrement dans l'Ouest du pays. (voir la série des minimales du poste de Beauvais). On retrouve là les observations formulées par Moisselin *et al.* (2002) sur l'évolution générale du climat du pays, à savoir que ce sont les minimales qui ont eu tendance à augmenter davantage que les maximales, et de façon plus marquée dans l'Ouest. Sur la décennie 1990, la différence entre secteurs est bien visible.

Par ailleurs, les décennies 1940-1960 et 1980 ressortent nettement, avec une succession d'années chaudes, qui se conjuguent dans la décennie 1940 à des niveaux de précipitations relativement faibles. Cela se traduit en conséquence sur l'indice d'aridité de De Martonne qui franchit plusieurs fois le seuil des 30 points définissant la limite entre climat humide et semi-humide au cours de cette même période.

3.3.2.3 Indice de De Martonne

L'indice oscille en règle générale à des niveaux inférieurs dans le Nord-Ouest, ce qui indique des conditions hydriques moins favorables. Dans le Nord-Ouest, la limite des 55 points n'est quasiment jamais franchie. L'indice reste cependant la plupart du temps au dessus des 30 points. En plus de la décennie 1940, la décennie 1990 ressort comme étant particulièrement sèche dans le Nord-Ouest, ce qui est moins évident dans le Nord-Est.

A ce stade, on peut faire le constat général suivant :

- **on n'observe pas sur ces descripteurs, et à une résolution annuelle, d'événement qui paraisse d'une intensité suffisante pour expliquer intuitivement l'évolution de productivité constatée à partir des années 1950 sur le hêtre.** Tout au plus est-il possible que l'augmentation des températures minimales ait joué un rôle favorisant,
- **sur cette seule base, il paraît encore plus difficile de trouver une explication aux différences régionales identifiées.** Paradoxalement, les évolutions de température minimales semblent même plus importantes dans l'Ouest. Comme elles ont un niveau moyen un peu supérieur dans ce secteur, on pourrait avancer l'hypothèse que le Nord-Est du pays aurait seulement connu au cours des cinquante dernières années le franchissement d'un seuil critique, déjà dépassé depuis plus longtemps dans l'Ouest. Mais la faible différence du niveau de ces séries nous incite à ne pas trop y croire, (nous verrons plus loin que l'effet des minimales ressort dans les deux secteurs),
- **en revanche, il semble clair que les fluctuations non tendanciennes du climat pourraient expliquer les inflexions constatées sur l'évolution de la productivité : dans les années 1940, mais aussi dans les années 1990, tout particulièrement dans l'Ouest du pays.**

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

3.3.3 Recherche de liaisons entre descripteurs et résidus des modèles de croissance

A chaque couple de peuplements, on a fait correspondre les séries climatiques avec une logique de proximité géographique, résumée dans le tableau 3.31 ci-après.

Les liaisons sont d'abord examinées par secteur, afin de mettre en évidence d'éventuels comportements régionaux, puis simultanément, afin de voir si les différences climatiques régionales sont à même de rendre compte de comportements historiques différenciés entre les deux secteurs.

Secteur	Couple	Précipitations	Températures
atlantique	1 – 5	Nampcel	Beauvais
	6 – 7	Beauvais	Beauvais
	8 – 11	Pont-Audemer	Beauvais
	12 – 15	Le Touquet	Beauvais
Nord-Est	1 – 3, 9, 12 – 14	Nancy	Nancy
	4 – 8, 10	Phalsbourg	Phalsbourg
	11	Strasbourg	Nancy

Tableau 3.31 Séries climatiques attribuées aux couples de peuplements. Il a été calculé autant de séries d'indices de De Martonne que de combinaisons précipitations – températures.

3.3.3.1 Secteur atlantique

Les corrélations qui sont ressorties sont indiquées au tableau 3.32.

Descripteur	nTmin	mTmin	xTmin	nTmoy	xTmax	nP	nDM	CO ₂
corrélation	0,25	0,17	0,13	0,20	- 0,19	0,20	0,20	0,19
<i>n</i>	358	358	358	358	358	339	339	390

Tableau 3.32 Corrélations observées entre résidus standardisés et descripteurs du milieu (secteur atlantique).

Les corrélations indiquées sont significatives au seuil de 1%. Les préfixes n, m et x apposés aux noms des variables désignent respectivement leurs valeurs minimale, moyenne et maximale sur la durée de l'accroissement.

Les plus fortes corrélations ressortent donc avec les événements climatiques annuels extrêmes survenus pendant l'accroissement, plutôt que le niveau moyen du climat, en particulier avec un effet positif des températures minimales, des précipitations et de l'indice de De Martonne, et négatif des températures maximales. On met donc en évidence un schéma de limitation de la croissance d'une part par le caractère chaud ou sec des années, et d'autre part par les températures minimales.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

Parmi les corrélations entre ces descripteurs, on remarque la liaison entre températures minimales et teneur atmosphérique en CO₂, qui ont eu tendance à augmenter simultanément au cours des dernières décennies, entre les précipitations et l'indice de De Martonne, partiellement redondants, et entre les températures maximales et le niveau de précipitations.

	nTmin	xTmax	nP	nDM
nTmin				
xTmax	0,08			
nP	0,23	-0,38		
nDM	0,18	-0,43	0,6	
CO ₂	0,78	0,11	0,3	0,26

Corrélations entre descripteurs

Modèle de régression

Ces variables ont été progressivement introduites dans un modèle de régression des résidus standardisés. On a d'abord considéré les variables nTmin et xTmax dans un premier modèle, avec un effet très significatif de chacune. On a ensuite testé l'apport des variables nDM ou nP, partiellement corrélées avec xTmax. Cette dernière est restée très significative tandis que nDM et nP ne sont pas ressorties et ont été écartées.

La variable CO₂ étant très corrélée avec nTmin, nous avons essayé de substituer nTmoy à cette dernière, dont la corrélation avec CO₂ est plus faible (0,54). A cette condition, l'effet du CO₂ est ressorti comme tout juste significatif. L'introduction de cette troisième variable n'apporte cependant pas d'amélioration en termes d'augmentation du R². Nous avons également essayé d'introduire l'effet du CO₂ sous forme d'une interaction multiplicative avec nTmin ou xTmax, de même qu'avec nP ou nDM, dont aucune n'était significative. Les caractéristiques du modèle retenu sont indiquées au tableau 3.33. Le coefficient R² du modèle reste très faible.

Paramètre	Estimation	Part de variance expliquée
Ordonnée à l'origine	3,15 (p = 10 ⁻²)	
nTmin (°C ⁻¹)	0,37 (p < 10 ⁻⁴)	0,065
xTmax (°C ⁻¹)	-0,31 (p < 10 ⁻⁴)	0,045
n = 358, R ² = 0,11, σ = 0,883		

Tableau 3.33 Régression des résidus standardisés (secteur atlantique).

3.3.3.2 Secteur Nord-Est

Les corrélations détectées dans ce secteur sont très similaires, quoique logiquement plus marquées étant donné la plus forte évolution de la vitesse de croissance dans ce secteur (tableau 3.34) :

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

Descripteur	nTmin	mTmin	nTmoy	xTmoy	xTmax	nP	P	nDM	CO ₂
corrélation	0,37	0,21	0,29	- 0,17	- 0,26	0,27	0,14	0,27	0,39
<i>n</i>	338					340			356

Tableau 3.34 Corrélations observées entre résidus standardisés et descripteurs du milieu (secteur Nord-Est).

Les principales corrélations entre variables sont indiquées ci-contre.

On remarque la corrélation moins élevée entre les températures minimales et le CO₂, signe que ces dernières ont augmenté moins fortement dans ce secteur.

On note le caractère fortement redondant de l'indice de De Martonne et du niveau des précipitations. Enfin, températures maximales et précipitations sont à nouveau corrélées.

	nTmin	xTmax	nP	nDM
nTmin				
xTmax	-0,16			
nP	0,38	-0,61		
nDM	0,36	-0,65	0,95	
CO₂	0,60	-0,11	0,24	0,24

Corrélations entre descripteurs

Modèle de régression

Nous avons suivi la même logique que précédemment, en introduisant d'abord un effet des variables nTmin et xTmax, toutes deux très significatives, puis en essayant d'introduire les variables nP, P ou nDM. Aucun de ces effets n'est significatif. On a alors considéré la variable CO₂ seule, et/ou sous forme d'interaction avec les variables de température. L'effet est cette fois significatif, ce qui est logique puisque nous avons vu que la productivité avait connu une évolution beaucoup plus forte dans ce secteur. La forme la plus appropriée est un effet simple, et sans interaction avec les autres variables. Les caractéristiques du modèle auquel on aboutit sont indiqués au tableau 3.35.

Paramètre	Estimation	Part de variance expliquée
Ordonnée à l'origine	-1,45 (p = 0,23)	
nTmin (°C ⁻¹)	0,38 (p = 6 10 ⁻⁴)	0,14
xTmax (°C ⁻¹)	-0,24 (p = 10 ⁻⁴)	0,04
CO ₂ (ppm ⁻¹)	0,01 (p = 5 10 ⁻⁴)	0,03

n = 338, R² = 0,21, σ = 0,855

Tableau 3.35 Régression des résidus standardisés (secteur Nord-Est).

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

Le coefficient R^2 est cette fois un peu supérieur. L'intensité des effets des températures maximales et minimales étant très similaire entre les deux secteurs, nous avons été amenés à procéder à une modélisation conjointe des résidus standardisés.

3.3.3.3 Secteurs réunis

Les corrélations sont indiquées au tableau 3.36. Les corrélations entre variables ne sont pas rappelées.

Descripteur	nTmin	mTmin	nTmoy	xTmax	nP	nDM	CO ₂
corrélation	0,30	0,18	0,23	- 0,18	0,21	0,21	0,27
<i>n</i>	696				677		746

Tableau 3.36 Corrélations observées entre résidus standardisés et descripteurs du milieu (secteurs réunis).

Modèle de régression

En suivant une démarche identique, nous avons conservé les variables nTmin et xTmax et CO₂, qui devient cette fois significatif. Aucune interaction n'a pu être mise en évidence. L'ordonnée à l'origine n'est plus significative et a été supprimée. Les caractéristiques de l'ajustement sont données au tableau 3.37 :

Paramètre	Estimation
nTmin (°C ⁻¹)	0,39 (p = 7 10 ⁻⁴)
xTmax (°C ⁻¹)	-0,21 (p = 6 10 ⁻⁴)
CO ₂ (ppm ⁻¹)	0,004 (p = 10 ⁻⁴)
n = 696, σ = 0,879	

Tableau 3.37 Régression des résidus standardisés (secteurs réunis).

L'effet des années extrêmes en termes de températures minimales reste fortement marqué. La relation est représentée sur la figure 3.29. Si on suppose une augmentation des températures minimales de l'ordre de 1°C sur le siècle dernier (Moisselin *et al.*, 2002), avec une augmentation concomitante de la teneur en CO₂ de l'ordre de 70 ppm, leur effet sur le siècle est d'un même ordre de grandeur sur la prédiction des résidus standardisés.

Sur la figure 3.30 nous avons enfin représenté les prédictions de ce modèle en fonction de la date et par secteur, auxquelles nous avons appliqué un lissage de type spline cubique. Ces figures sont à confronter à la figure 3.21.

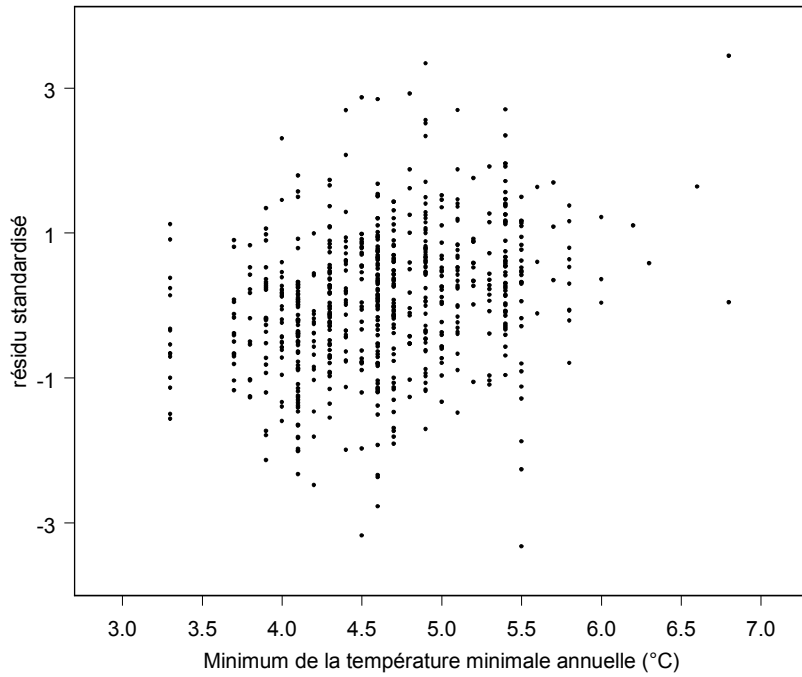


Figure 3.29 Relation entre résidus standardisés des modèles de croissance et minimum des températures minimales annuelles observé sur la période de chaque accroissement. $n = 696$.

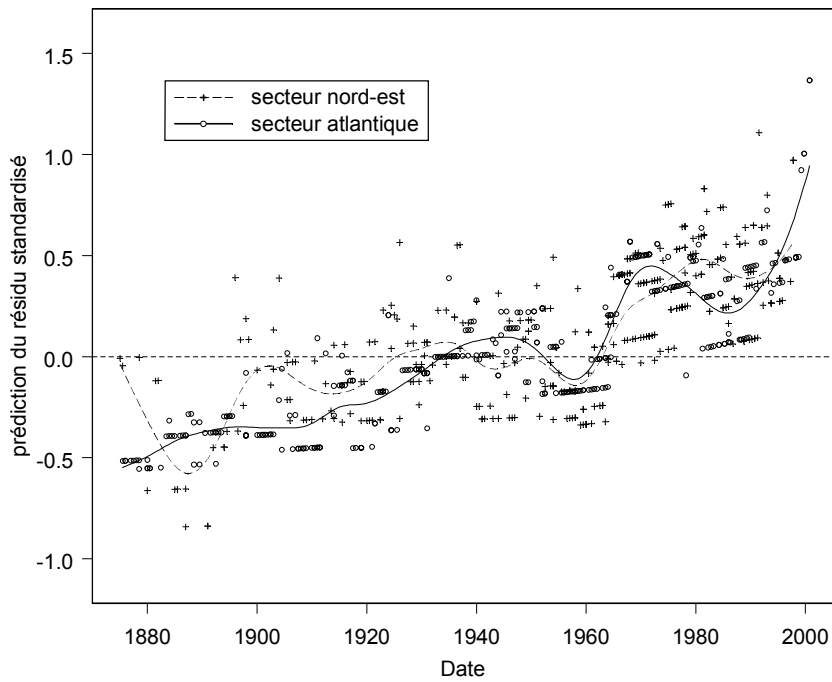


Figure 3.30 Prédictions des résidus standardisés des modèles de croissance en fonction de la date médiane de chaque accroissement (voir texte). Pour chaque secteur, les prédictions sont lissées par une fonction spline cubique.

On note tout d'abord une tendance de fond à l'augmentation, mais qui ne paraît pas très différente d'un secteur à l'autre. Comme on l'a déjà remarqué sur les figures 3.27 et 3.28, cette figure fait ressortir les décennies 1940-1960 et 1990, et peut-être dans une moindre mesure 1900-1920 comme étant difficiles pour la croissance. Les températures minimales ayant eu tendance à suivre les maximales dans leurs fluctuations, elles ont dans le modèle un effet positif sur la prédiction du résidu standardisé. Pour observer ces inflexions des prédictions, il faut donc que les maximales aient atteint des niveaux extrêmes d'autant plus élevés que leur effet est moins intense dans le modèle. Cela n'est pas impossible si l'on observe que les extrêmes des températures maximales forment des pics relativement prononcés à ces périodes, tandis que les températures minimales sont plus uniformes en variation inter-annuelle (1940-1960), voire sont affectées de déviations négatives qui peuvent être élevées (voir figures 3.27 et 3.28).

Il est enfin intéressant de noter que la crise des années 1980-1990 pourrait avoir été plus forte dans le secteur atlantique que dans le secteur Nord-Ouest, ce qu'on voyait aussi sur l'indice de De Martonne, qui n'est cependant pas intégré dans le modèle.

3.4 Relation croissance – facteurs du milieu : synthèse

Deux types approches ont été conduits :

- une approche synchronique, visant à comprendre le lien entre variabilité spatiale du niveau de croissance en hauteur dominante des peuplements et les conditions de milieu actuelles (climat moyen sur la période 1961-1990, et caractérisation trophique et hydrique, à valeur actuelle, des milieux). Le niveau de croissance a été analysé selon deux composantes : une composante « permanente » ou « intrinsèque », caractérisée par les estimations individuelles des paramètres R et K de modèles de croissance prenant en compte l'évolution temporelle de la croissance, et une composante « temporelle » correspondant à l'écart de chaque peuplement au niveau général d'évolution de la croissance, caractérisée par l'indice Δ_i ,
- une approche historique, visant à établir un lien entre l'évolution temporelle des rythmes de croissance, caractérisée par les résidus de modèles ne prenant pas en compte l'évolution des rythmes de croissance, et la variation simultanée des conditions de milieu dont l'histoire est documentée. Comme des séries climatiques régionales ont été utilisées, cette approche comporte également une dimension spatiale.

L'ensemble des relations identifiées, significatives ou ayant seulement un caractère tendanciel, est résumé au tableau 3.38.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

Descripteur de la croissance	Secteur et effectif	Descripteurs du milieu liés	Effet	Référence
approche synchronique : croissance « intrinsèque » – conditions de milieu actuelles				
paramètre R	atlantique (n = 29)	C/N	–	tableau 3.21
		T _{max} 10-1	–	
		AFC1 P4-7 / P6	+	
atlantique (n = 43)	atlantique (n = 43)	T _{max} 10-1	–	tableau 3.24
		BC5-7 ou P5-7	+	
		Nord-Est (n = 44)	T _{max} 1 BC9	
paramètre K	atlantique et Nord-Est (n = 58)	T _{max} 11-2	–	§3.1.1 p143
		P5-8	(+)	
		ETP5-8	(+)	
interaction entre conditions de milieu et écarts individuels à l'évolution régionale de la croissance				
indice Δ_i	atlantique (n = 14 ou 15)	acidité	(+)	tableau 3.27
		T _{max} 4-8	(+)	tableau 3.28
		P8-12	(–)	
Nord-Est (n = 14)	Nord-Est (n = 14)	T _{moy} 8, 9	(+)	tableau 3.29
		BC7, 8	(+)	
		T _{max} 12, 1	(–)	
approche historique : évolution temporelle individuelle de la croissance – conditions historiques du milieu				
résidu standardisé de l'ajustement d'un modèle de croissance sans effet date	atlantique et Nord-Est (n ~ 700)	nT _{min}	+	tableau 3.37
		xT _{max}	–	
		CO ₂	+	

Tableau 3.38 Liaisons synchroniques et historiques observées entre descripteurs de croissance et du milieu.

Les tendances identifiées sont indiquées par un signe +/--. Les parenthèses désignent des liaisons non significatives quand les effets sont introduits simultanément dans un modèle de régression linéaire.

L'approche transversale sur les paramètres R et K a révélé l'existence de liaisons systématiques avec le climat. La plus marquée est l'influence négative des températures maximales hivernales et automnales sur ces paramètres. La seconde concerne l'influence positive des précipitations et bilans hydriques de saison de végétation, en particulier de la période estivale. Sur la zone échantillonnée, ces deux influences sont elles-mêmes corrélées, et il reste difficile de les mettre en évidence simultanément. L'approche menée sur le paramètre R dans le secteur atlantique en incluant des descripteurs issus des relevés phytoécologiques montre cependant que cela est possible.

III. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre

Le fait que les paramètres R et K soient négativement corrélés aux maximales automnales et hivernales montre que la croissance en hauteur est affectée par des hivers doux, au stade juvénile (paramètre R) et peut-être plus encore à celui de la maturité (paramètre K). Cet aspect de besoin en froid oriente la réflexion vers les phénomènes généraux de dormance hivernale et d'induction de la croissance par le froid. Du point de vue des comportements de croissance, on trouve donc ici une amorce d'explication à un constat historique, confirmé par les modèles ajustés dans la présente section, qui voulait que les hêtraies du Nord-Ouest soient considérées comme moins « hautes » que celles du Nord-Est, et qui conduisait à l'utilisation des courbes de référence distinctes, issues des tables de production anglaises Hamilton-Christie en Normandie/Picardie, et les tables allemandes Schober en Alsace/Lorraine (Le Goff, 1981 ; Bontemps *et al.*, non publié).

Même si elle souffre d'un défaut de généralisation par le manque de données disponibles, la liaison négative observée dans le secteur atlantique avec le rapport C/N est à remarquer, car elle établit un lien effectif entre un paramètre de « fertilité » dont le sens est exclusivement dendrométrique avec un indice de fertilité des milieux, au sens trophique. De même, la tendance négative qui semble se dessiner entre le paramètre K et le rapport C/N gagnerait à être précisée en généralisant l'acquisition de descripteurs trophiques à l'ensemble des peuplements. Selon qu'elle pourrait être confirmée ou non, elle permettrait de dire si le déterminisme des paramètres R et K, sur lesquels on identifie des influences communes, est semblable.

A ce stade, on observe que les variations de ces deux paramètres sont suffisamment peu liées, dans les modèles ajustés, pour qu'une corrélation soit maintenue. De plus, l'influence de la nutrition azotée, qui paraît forte sur le paramètre R, est sans doute secondaire sur le paramètre K, étant donné la forte structuration qui existe entre ce dernier et les températures hivernales.

Bien que l'approche transversale sur l'indice Δ_1 soit menée avec un faible nombre de répétitions, elle semble conforter certaines des influences identifiées, à savoir : une liaison positive entre évolution de la croissance et niveaux d'acidité ou températures de saison de végétation actuels dans le Nord-Ouest, et une liaison négative avec les températures hivernales et positive avec le bilan hydrique estival dans le Nord-Est. Cela signifie que l'évolution de la croissance est d'autant plus marquée que : i- le niveau d'acidité et les températures sont élevées (Nord-Ouest), ii- la disponibilité estivale en eau est favorable et les hivers sont frais (Nord-Est). Concernant la liaison observée avec le niveau d'acidité, l'effet est peut-être discret, car nous n'avons pas remarqué d'interaction entre effets de la date et de la fertilité dans le secteur atlantique (figure 3.13), et peut-être légère dans le Nord-Est (figure 3.20), où on gagnerait à disposer de données de caractérisation trophique des milieux. L'interprétation des autres liaisons observées dans cette approche est en revanche plus délicate.

Les liaisons mises en évidence par l'approche historique montrent un effet négatif des années aux températures maximales moyennes les plus élevées. Etant donné la résolution du descripteur, il est difficile de faire un lien immédiat avec les liaisons observées précédemment. On ne peut cependant pas s'empêcher de penser que les maximales des saisons hivernales et automnales participent à la valeur annuelle moyenne du descripteur. La liaison avec les années de températures minimales moyennes faibles est plus étonnante dans la mesure où la liaison n'a pas

été observée avec les approches précédentes. Elle paraît cependant relativement intuitive, si on songe au déterminisme de la durée de la saison de végétation. Ces influences gagneraient à être précisées par une analyse à une échelle temporelle inférieure, c'est à dire mensuelle.

De façon générale, une certaine cohérence se dégage de cet ensemble de liaisons. Nous examinerons dans la discussion en quoi elles peuvent contribuer à comprendre le déterminisme de l'évolution de la productivité.

Résumé des principaux résultats

Une augmentation de la vitesse de croissance en hauteur dominante des hêtraies régulières du Nord du pays est mise en évidence. Cette augmentation s'est essentiellement produite dans la seconde moitié du XX^e siècle, et a été plus marquée dans le Nord-Est que dans le Nord-Ouest. La progression est affectée par des crises climatiques pluri-annuelles, synchrones entre les deux secteurs, dont les plus marquées sont les décennies 1940 et 1990. Elle atteint +50% en fin de siècle par rapport à 1900 dans le premier secteur, et environ la moitié dans le Nord-Ouest.

Une différence de morphologie des courbes de croissance en hauteur dominante entre les deux secteurs est confirmée, avec un fléchissement plus prononcé dans le Nord-Ouest. La variation de forme apparaît progressive le long d'un gradient de continentalité (paramètre d'asymptote des modèles de croissance). Elle pourrait traduire une dépendance de la croissance aux conditions thermiques de la saison de repos (besoin de froid).

Dans le Nord-Ouest où la caractérisation écologique des peuplements a été exhaustive, la croissance du hêtre (paramètre de fertilité du modèle de croissance) apparaît par ailleurs limitée par la nutrition azotée, le bilan hydrique estival, et des températures automnales et hivernales élevées. Quoique plus discrète, cette dernière influence se perçoit également dans le Nord-Est. Elle a donc un caractère relativement général.

Une analyse de l'interaction entre conditions du milieu et évolution de la croissance et montre que cette dernière est supérieure dans les milieux aux conditions trophiques moins favorables. Un effet limitant du climat est également suggéré (températures, bilans hydriques), avec des variations régionales. Au plan historique, l'évolution de la croissance est également affectée par des conditions thermiques ponctuelles extrêmes (années chaudes ou froides), qui expliquent les crises observées.

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre dans le Nord-Est

**Evolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre
dans le Nord-Est**

1. Evolution de la vitesse de croissance radiale dominante des hêtraies du Nord-Est	169
1.1 Motivations	169
1.2 Présentation des données et comparaison des deux générations de peuplements	169
1.3 Modélisation de la croissance radiale dominante	171
1.3.1 Accroissements utilisés pour la modélisation	171
1.3.2 Equation de croissance sélectionnée	172
1.3.3 Autres propriétés des accroissements radiaux	173
1.3.4 Ajustements réalisés et résultats	173
1.3.4.1 Premiers ajustements	175
1.3.4.2 Structure des effets aléatoires	175
1.3.4.3 Effet de la date	177
1.3.4.4 Analyse des résidus	177
1.3.4.5 Evolution de la vitesse de croissance en rayon dominant dans le secteur Nord-Est	182
1.3.4.6 Le paramètre r , un paramètre de « fertilité » ?	184
1.4 Effet des variations dans le temps de facteurs du milieu sur la croissance radiale	185
1.4.1 Principe	185
1.4.2 Modèle de régression	186
1.4.2.1 Mise en œuvre avec les descripteurs annuels	186
1.4.2.2 Modèle enrichi avec les descripteurs mensuels	187
2. Evolution de la densité du bois d'arbres dominants dans les hêtraies du Nord-Est	191
2.1 Présentation des données	191
2.1.1 Données disponibles	191
2.1.2 Observations préliminaires	191
2.2 Modélisation de la densité du bois	196
2.2.1 Cadre de modélisation	196
2.2.2 Premiers ajustements	196
2.2.3 Forme de l'effet du rayon	197
2.2.4 Effet de la largeur de cerne	200
2.2.4.1 Forme de l'effet de la largeur de cerne	200

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

2.2.4.2	L'effet de la largeur de cerne dépend-il du rayon ?	201
2.2.5	Effet de la date	202
2.2.6	Analyse des résidus du modèle M6-SP15	204
2.2.7	Décomposition de la variation totale de densité	207
2.2.7.1	Principe	207
2.2.7.2	Décomposition de la variation de densité dans les modèles M5.2-L et M6-SP15	208
2.3	Evolution historique de la densité moyenne du cerne à rayon et largeur de cerne fixés	209
2.4	Effet des variations dans le temps de facteurs du milieu sur la densité	212
2.4.1	Principe	212
2.4.2	Liaisons observées avec les descripteurs du climat	212
2.4.3	Modèle de régression	214
2.5	Discussion	215
2.5.1	Effets fixes du modèle	215
2.5.1.1	Effet de la largeur de cerne	215
2.5.1.2	Effet du stade de développement	216
2.5.1.3	Effet de la date	217
2.5.2	Part de variation aléatoire et variabilité de la densité entre arbres	221
	Résumé des principaux résultats	222

1. Evolution de la vitesse de croissance radiale dominante des hêtraies du Nord-Est

1.1 Motivations

L'analyse de la croissance radiale dominante à 1,30 m du hêtre dans le Nord-Est a été conduite à l'occasion du DEA (Bontemps, 2002). L'exposé qui suit n'a donc pas pour objectif d'être exhaustif sur le plan de la modélisation. Il vise à en rappeler les éléments principaux, la structure du modèle ayant été révisée depuis, et de mettre en regard croissance radiale et croissance en hauteur dominante.

1.2 Présentation des données et comparaison des deux générations de peuplements

On rappelle qu'une courbe moyenne de croissance en rayon a été calculée pour chaque peuplement, et qu'elle est supposée correspondre à la courbe de croissance en rayon dominant du peuplement (voir paragraphe 2.5.2 de la partie Méthodologie). Pour chaque couple, les courbes d'accroissement radial annuel (largeurs de cernes LC) en fonction du rayon sont représentées sur la figure 1 de l'annexe 5. Sur la figure 4.1, on a également représenté l'ensemble des courbes de l'échantillon dans un plan âge - rayon, l'âge étant cette fois défini à 1,30 m.

Le premier constat qui se dégage (annexe 5) est le fort niveau de variabilité annuelle du signal. Certains peuplements montrent également une inflexion pluri-décennale marquée de la croissance. C'est particulièrement le cas pour des vieux peuplements, dont les accidents de croissance sont déjà anciens (voir couples 6, 8 et 13), et plus rarement pour les jeunes peuplements (exemple du couple 7). Il n'est pas impossible que ces accidents correspondent à des phases de compression d'origine sylvicole. A cet égard, il faut remarquer que le vieux peuplement du couple 3, dont la courbe est la plus régulière de l'échantillon, correspond à une placette permanente du réseau hêtre en forêt de Haye, où la constance et la régularité des interventions ont certainement été très supérieures à celles des autres peuplements.

En dépit de ces perturbations, la comparaison des courbes entre générations montre que **le niveau de croissance est généralement plus élevé dans la jeune génération**, ce qu'on perçoit également sur le faisceau de courbes de la figure 4.1. A un âge moyen de comparaison d'environ 60 ans, le diamètre moyen des jeunes peuplements est de 33 cm, contre 22 cm pour l'ancienne génération (écart d'âge moyen de 75 ans entre générations ; Bontemps, 2002). La plupart des vieux peuplements montrent de plus un relèvement du niveau des courbes dans leur partie finale, mais dont l'origine pourrait être également attribuée à une intensification récente des pratiques sylvicoles, ou encore à un phénomène de remontée de l'empatement de l'arbre. **Il semble enfin que la forme des courbes diffère d'une génération à l'autre. Quand il est perceptible, le maximum de croissance est atteint relativement rapidement dans la vieille génération, tandis qu'il est**

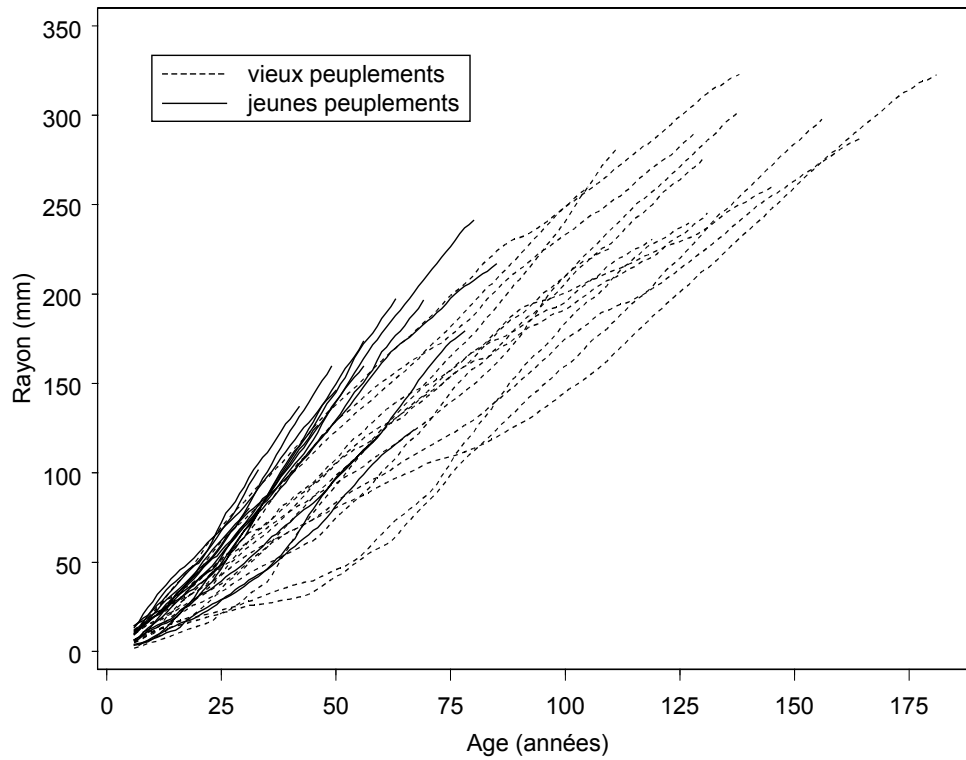


Figure 4.1 Courbes de croissance en rayon dominant à 1,30m des peuplements de l'échantillon Nord-Est.

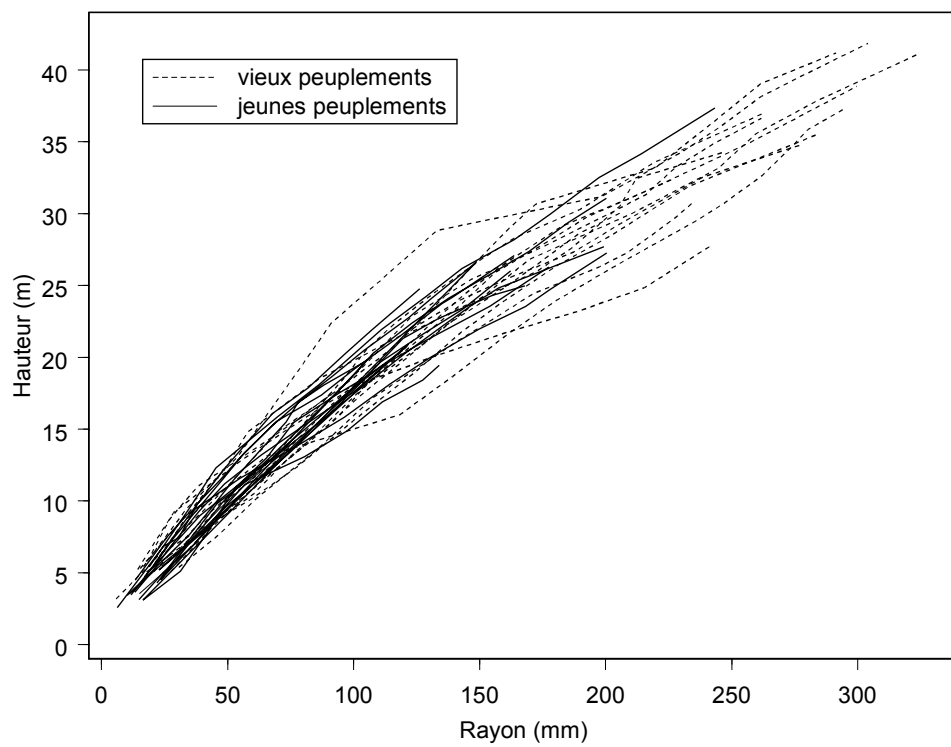


Figure 4.2 Courbes de croissance en hauteur dominante des peuplements de l'échantillon Nord-Est en fonction du rayon dominant à 1,30m.

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

repoussé à des niveaux de rayon bien supérieurs pour la jeune génération. Parfois même, il semble que ce maximum n'ait pas encore été atteint (couples 5, 9, 10).

Concernant l'allure des courbes de croissance, on constate avec la figure 4.1 qu'elles sont très tendues, même jusqu'à des âges allant de 150 à 175 ans, au point qu'elles ne semblent pas s'infléchir (comparer avec la croissance en hauteur des mêmes peuplements, figure 3.5). Les courbes de l'annexe 5 montrent en effet que les accroissements annuels restent voisins d'un niveau de 2 mm environ, dans leur partie finale.

Sur la figure 4.2, nous avons représenté les courbes de croissance en hauteur dominante des peuplements, non plus en fonction de l'âge, mais du rayon. La superposition des courbes des deux générations est remarquable, et cette représentation se traduit de plus en un faisceau qui, sans se résumer à une trajectoire unique, est étroit. **Comme vitesses de croissance en hauteur et en rayon ont fortement augmenté au cours des dernières décennies (figures 3.5 et 4.1), cela signifie que le niveau de cette évolution est forcément voisin dans les deux composantes de la croissance.**

Sur la figure 2 de l'annexe 5, nous avons représenté les courbes rayon - hauteur par couple. Elles n'infirmes pas le diagnostic d'une tendance à la superposition des trajectoires des deux générations, même si cette dernière souffre de quelques exceptions. Parmi elles, on remarque le décrochage des vieux peuplements des couples 6, 10 et 12, dont on avait cependant remarqué le caractère perturbé de la croissance en hauteur dominante (voir figure 3.4).

Dans un contexte d'intensification des pratiques sylvicoles, on s'attendrait par ailleurs à ce qu'à hauteur donnée, les arbres de la jeune génération soient de grosseur supérieure, ce qui se traduirait, dans la représentation rayon - hauteur, par le passage de la trajectoire du jeune peuplement sous celle du vieux, à supposer bien entendu que l'évolution des rythmes de croissances soit la même dans les deux composantes. Or ce n'est à l'évidence pas le cas. Seuls les couples 2, 4 et 5 pourraient corroborer cette hypothèse. L'alternative est donc la suivante : soit la tendance affectant la croissance radiale dominante sous l'effet des modifications environnementales est en réalité inférieure à celle observée sur la hauteur dominante, mais il y a eu évolution simultanée des pratiques sylvicoles, de façon à ce que les tendances s'égalisent à peu près dans les deux composantes, soit la dérive de la vitesse de croissance radiale a été similaire à celle de la croissance en hauteur, et l'intensification des pratiques sylvicoles est à nuancer.

1.3 Modélisation de la croissance radiale dominante

1.3.1 Accroissements utilisés pour la modélisation

Les courbes de croissance radiale dominante représentent initialement un total de 2592 accroissements annuels, duquel nous avons écarté les accroissements coïncidant avec les accidents pluri-décennaux identifiés sur certains vieux peuplements, qui risquaient de perturber la procédure d'ajustement des modèles, et d'induire une surestimation de la tendance recherchée. Les accroissements éliminés sont les suivants :

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

- 61 accroissements sur le vieux peuplement du couple 6 (période 1887 – 1947),
- 102 accroissements sur le vieux peuplement du couple 8 (avant 1925),
- 50 accroissements sur le vieux peuplement du couple 13 (avant 1927).

On dispose donc au final de 2379 accroissements. Les deux paragraphes suivants rappellent des éléments de modélisation issus de Bontemps (2002).

1.3.2 Equation de croissance sélectionnée

Dans une phase préliminaire, 6 équations de croissance, issues d'une revue de la littérature relative à la modélisation de la croissance radiale ou proposées pour l'occasion, ont été testées (Bontemps, 2002). Ces équations comportent trois paramètres sous forme différentielle, et génèrent une courbe sigmoïde, mais ne présentant pas systématiquement d'asymptote horizontale. Dans ce dernier cas, le ralentissement de la vitesse de croissance est particulièrement lent, ce qui se justifie au vu du caractère tendu des courbes de croissance en rayon qui ont été présentées.

Parmi ces équations, les meilleures performances ont été obtenues avec un modèle original, sans asymptote horizontale, qu'on peut voir comme une généralisation du modèle de cinétique enzymatique de Michaelis-Menten. Le modèle de Lundqvist-Matérn s'est placé au second rang, ce qui s'explique là encore par sa lenteur de convergence vers l'asymptote. L'expression de la forme retenue est la suivante :

$$\frac{dR}{dt} = r \frac{R^m}{R + K} \quad \text{avec } m < 1$$

où r et K sont les paramètres d'échelle verticale et horizontale, et m un paramètre de forme.

Comme on le voit, il n'existe pas de valeur de rayon annulant la vitesse de croissance, c'est à dire d'asymptote horizontale à la courbe intégrée du modèle. Cette équation n'admet pas de solution explicite, mais si on se place dans les conditions où $R \gg K$, on a :

$$\frac{dR}{dt} \sim r R^{m-1}, \text{ soit après intégration entre } t_0 \text{ et } t : \quad R_t \sim \left[r \Delta t + R_{t_0}^{2-m} \right]^{\frac{1}{2-m}}$$

avec $1/(2 - m) < 1$.

La courbe intégrée associée à ce modèle admet donc une branche parabolique de direction horizontale dans un plan temps - rayon, et de puissance $1/(2 - m)$. La courbe de la forme différentielle possède de même une demi-tangente verticale en $R = 0$. On nomme maintenant BP1 ce modèle (pour modèle à branche parabolique).

Il peut être paramétré de façon à faire intervenir l'abscisse du point d'inflexion comme paramètre d'échelle horizontale, et la vitesse de croissance en ce point comme paramètre d'échelle verticale, soit :

$$\frac{dR}{dt} = \frac{r \left[\frac{R}{K_r} \right]^m}{\left[1 - m + m \frac{R}{K_r} \right]} \quad \text{avec } m < 1$$

où K_r est l'abscisse du point d'inflexion et r la vitesse de croissance en ce point.

Par analogie avec la croissance en hauteur, ce dernier paramètre tient donc lieu de paramètre de « fertilité », ou plus exactement de paramètre d'intensité de la croissance radiale, si l'on garde à l'esprit qu'il peut dans le cas présent être intégrateur des conditions sylvicoles locales. Par la suite, on désignera par $f(R_t)$ cette équation de croissance appliquée au rayon R_t mesuré à l'instant t .

Sur la figure 4.3, on a représenté conjointement les formes différentielles des modèles de Lundqvist-Matérn et BP1. On remarque le ralentissement plus faible de la vitesse de croissance avec le modèle BP1, et un degré de courbure postérieur au point d'inflexion qu'il est impossible d'atteindre quand l'asymptote du modèle de Lundqvist-Matérn est rejetée à des niveaux élevés, mais qui correspond mieux à la forme des courbes de croissance présentées.

1.3.3 Autres propriétés des accroissements radiaux

Etant donné la résolution annuelle des données, on avait cherché à modéliser la structure d'autocorrélation temporelle des résidus issus de la modélisation des séries d'accroissements avec le modèle BP1. La plupart des séries de croissance de l'échantillon s'était accordée avec un modèle auto-régressif d'ordre 1 (AR1), c'est à dire dans lequel une fraction du résidu de l'année courante est proportionnelle à celui de l'année précédente, à laquelle vient s'ajouter une déviation aléatoire indépendante :

$$\varepsilon_t = \phi \varepsilon_{t-1} + e_t \quad \text{avec } e_t \sim N_{iid}(0, \sigma^2)$$

où t est l'indice représentant l'année courante, ϕ est la corrélation entre résidus successifs ($\text{cor}[\varepsilon_t, \varepsilon_{t-1}]$). Cette dernière avait été estimée à un niveau un peu inférieur à 0,6.

Enfin, on avait pu mettre en évidence une tendance réelle mais modérée des résidus à augmenter avec l'accroissement prédit.

1.3.4 Ajustements réalisés et résultats

Puisque les accroissements sont annuels, le modèle ne nécessite pas ici d'être intégré, et a été directement ajusté sous forme différentielle. On a donc $\frac{dR}{dt} \approx LC$. Dans les modèles ajustés, la largeur de cerne de l'année courante est expliquée à partir du rayon atteint en fin de saison précédente, soit $LC_t = f(R_{t-1})$, avec t l'indice d'année. On a privilégié la conservation de la synchronisation date – largeur de cerne.

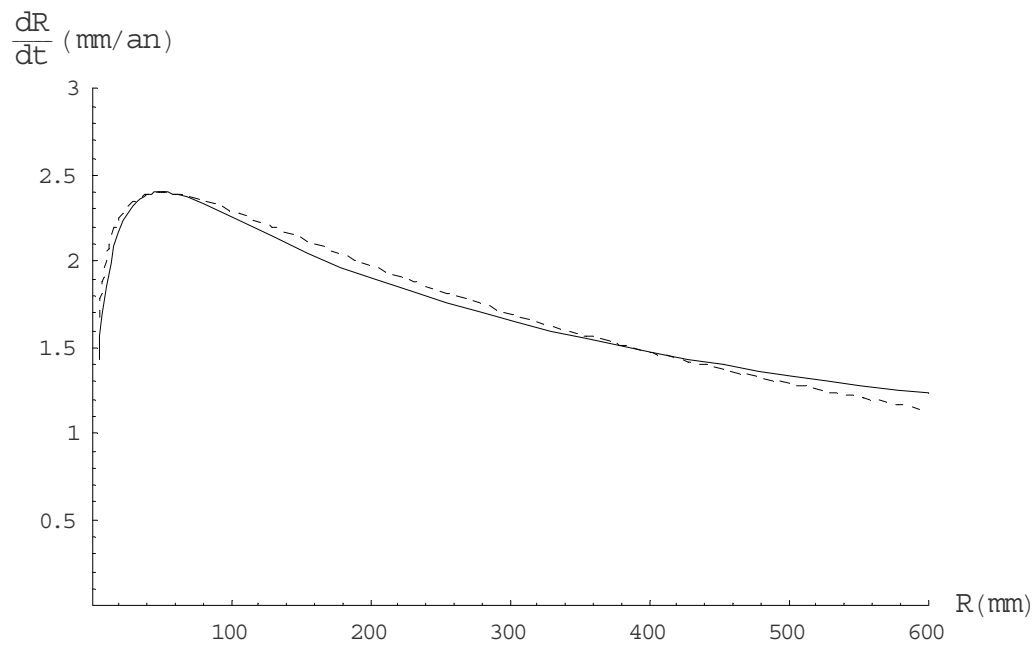


Figure 4.3 Comparaison des formes différentielles des modèles BP1 et de Lundqvist-Matérn.

--- : modèle de Lundqvist-Matérn, — : modèle BP1

Les modèles ont des valeurs identiques de hauteur du point d'inflexion ($K_r = 50$ mm), de vitesse de croissance maximale ($r = 2,4$ mm/an) et de vitesse de croissance à un diamètre de 80 cm. Le paramètre de forme du modèle BP1 a été fixé à 0,45. (modèle de Lundqvist-Matérn : $m = 4,87$ et $K = 17,7$ m dans la paramétrisation présentée en partie III, paragraphe 2.3.2).

La nature du paramètre r conduit à lui attribuer au minimum un effet aléatoire au niveau « couple ». Concernant le paramètre K_r , l'examen des courbes indique qu'il présente une variabilité à ce même niveau, mais le changement de forme que nous avons observé entre générations incite à croire que l'essentiel de la variabilité se situe plutôt à niveau « peuplement dans couple ».

1.3.4.1 Premiers ajustements

Nous partons d'un premier modèle comportant un effet aléatoire au niveau « couple » sur les paramètres r et K_r , et un effet linéaire et multiplicatif de la date sur l'équation de croissance (modèle M1). Ces aspects ayant déjà été analysés, nous introduisons ensuite successivement : i- une structure d'autocorrélation des résidus décrite par un modèle auto-régressif à l'ordre 1 (modèle M2), ii- une fonction de variance dans laquelle la variance résiduelle est proportionnelle à une puissance de l'accroissement prédit (modèle M3) :

$$V[\varepsilon] = \sigma^2 \left[\hat{LC} \right]^{2\lambda} \text{ avec en principe } \lambda < 1.$$

Ces ajustements sont présentés dans le tableau 4.1. Le niveau maximal moyen de l'accroissement annuel est de l'ordre de 2,3 mm/an, et est atteint à un stade de développement précoce, correspondant à un diamètre à 1,30 m de 10 à 12 cm ($K_r = 50$ à 60 mm). Ces estimations sont en cohérence avec l'allure des courbes (annexe 5.1). L'écart-type aléatoire du paramètre r au niveau « couple » est assez modéré, puisqu'il ne représente que 10% du niveau moyen du paramètre. Celui du paramètre K_r au même niveau est en revanche bien plus marqué, ce qui traduit la variabilité de la forme des courbes entre couples. L'effet de la date, estimé à un niveau moyen de l'ordre de +40% à +50% sur le siècle, est donc prononcé. L'introduction d'une structure d'autocorrélation dans le modèle a un effet assez spectaculaire sur les critères d'ajustement, avec un gain de plus de 1000 points d'AIC. L'autocorrélation se situe à un niveau de 0,6, voisin de celui qui avait été identifié auparavant. L'introduction d'une fonction de variance est également bénéfique à la qualité de l'ajustement.

1.3.4.2 Structure des effets aléatoires

La structure des effets aléatoires est maintenant examinée plus en détail. Un effet aléatoire au niveau « peuplement dans couple » a été introduit sur le paramètre K_r (modèle M4), et conduit à un meilleur ajustement. La variance intra-couple de l'effet aléatoire est bien plus élevée que la variance inter-couple, et confirme que c'est bien à ce niveau que se situe l'essentiel de la variabilité de ce paramètre. L'effet de la date se retrouve en conséquence réduit d'environ 10%. Ce comportement est logique, dans la mesure où on autorise par cette variation un déplacement de l'optimum de croissance entre générations, ici vers des valeurs de rayon plus élevées pour les jeunes peuplements (seuls les couples 5 et 10 dérogent à la règle), et qu'un tel déplacement pourrait être obtenu sous l'effet d'une dérive positive de la croissance. Il reste cependant à comprendre l'origine de ce déplacement d'optimum, sylvicole ou peut être en partie liée à la

Modèle	Paramètres													Qualité d'ajustement			
	r (mm/an)	K _r (mm)	m	d ₁ x10 ² (1/an)	σ _{r, c} (mm/an)	σ _{K_r, c} (mm)	ρ _c (r, K _r)	σ _{r, P(C)} (mm/an)	σ _{K_r, P(C)} (mm)	ρ _{P(C)} (r, K _r)	σ ¹	λ	φ	p	ln L	AIC	Pc TRV
M1	2,35	60,60	0,439	0,44	0,25	28,72	-0,2	-	-	-	0,678	-	-	8	-2493,8	5003,5	
M2	2,31	51,37	0,405	0,51	0,24	20,04	-0,34	-	-	-	0,695	-	0,64	9	-1908,8	3835,5	<10 ⁻⁴
M3	2,31	52,43	0,420	0,49	0,24	24,09	-0,55	-	-	-	0,356	0,78	0,75	10	-1858,4	3736,9	<10 ⁻⁴
M4	2,46	70,44	0,468	0,39	0,25	14,55	-0,987	-	39,27	-	0,372	0,63	0,59	11	-1822,8	3667,5	<10 ⁻⁴
M5	2,46	70,82	0,469	0,39	0,25	-	-	-	41,59	-	0,371	0,63	0,59	9	-1823,4	3664,8	0,53
M6	2,52	73,24	0,462	0,34	8 10 ⁻³	-	-	0,31	43,92	-0,22	0,360	0,63	0,56	11	-1804,1	3630,2	< 10 ⁻⁴
M7	2,41 0,14	73,43 10,55	0,468 0,07		0,27 0,24 ²	-	-	-	44,79 0,24 ²	-	0,378 0,052	0,57 0,06	0,56 0,04	20	-1812,0	3664,0	0,02

paramètres de spline	d ₁ x10 ² (1/an)	d ₂ x10 ⁴ (1/an ²)	d ₃ x10 ⁴ (1/an ³)	p ₁ x10 ⁴ (1/an ³)	p ₂	p ₃	p ₄	p ₅	p ₆	pm ₀	pm ₁	pm ₂
M7 (suite)	0,751 0,379	8,404 7,372	-0,288 0,308	0,206 0,572	0,536 0,524	-0,930 0,490	1,009 0,496	-1,747 0,667	7,198 3,589	0,645 0,609	-0,704 0,643	0,554 0,686

Tableau 4.1 Caractéristiques et estimations des paramètres des modèles ajustés sur les accroissements radiaux.

Les notations des paramètres sont celles utilisées dans le texte. σ_r et σ_{K_r} : écarts-types des effets aléatoires associés aux paramètres r et K_r , $\rho(r, K_r)$: corrélation entre effets aléatoires. Les indices C et P(C) désignent les niveaux de variation aléatoire « couple » et « peuplement dans couple ». p : nombre de paramètres, $\ln L$: log-vraisemblance, TRV : Test du ratio des vraisemblances. La probabilité critique indiquée (Pc) est celle du test comparant un modèle et le précédent, sauf pour le modèle M7 où il s'agit de la comparaison avec le modèle M5. ¹ en mm/an ou en (mm/an)^{1-λ}. ² erreurs-standard pour les variances des effets aléatoires.

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

dérive recherchée. Si on fait l'hypothèse que la position de l'optimum de croissance (K_r) est liée au niveau de « fertilité » (r), on devrait s'attendre en toute logique à ce que cette liaison se transpose au plan spatial, entre des peuplements de niveau de fertilité différente. Ce n'est manifestement pas le cas, puisque les ajustements M1 à M3 montrent plutôt une corrélation inter-couple négative entre ces deux paramètres. **Cette observation nous inciterait donc à pencher pour une origine de nature sylvicole du phénomène.**

La forte corrélation entre les effets aléatoires des paramètres r et K_r au niveau « couple » dans cet ajustement paraît par ailleurs suspecte. Afin de vérifier que le modèle n'est pas surparamétré, l'effet aléatoire du paramètre K_r au niveau « couple » a été supprimé (modèle M5). Ce modèle conduit à des performances similaires, et a donc été conservé.

On a enfin testé l'intérêt d'un effet aléatoire du paramètre r au niveau « peuplement dans couple » (modèle M6). La qualité d'ajustement paraît meilleure. Ce nouvel effet aléatoire absorbe la totalité de la variabilité du paramètre r , sa variance au niveau « couple » étant désormais quasiment nulle. L'examen des estimations individuelles du paramètre r (non présenté) révèle cependant qu'il est presque toujours supérieur pour la jeune génération de chaque couple, les couples 3, 12, 13 et 14 faisant assez logiquement exception (voir figure 1 de l'annexe 5, où les courbes des deux générations sont très proches). Le niveau moyen du paramètre r est de 2,47 mm pour la vieille génération contre 2,56 mm pour la plus récente. Cela signifie que ce niveau de variation aléatoire absorbe de façon systématique une partie de la différence observée entre générations, ce qui est d'ailleurs confirmé par la baisse d'environ 5% de l'effet de la date. Même s'il n'est pas impossible que la progression des rythmes de croissance n'ait pas été semblable sur l'ensemble des peuplements, l'éventualité d'une disparité des conditions sylvicoles locales empêche d'être catégorique sur ce point. Il nous semble surtout que ce type de comportement (absorption d'une partie de l'effet date par les effets aléatoires) n'est pas souhaitable. **Nous avons donc écarté ce dernier modèle au profit du modèle M5, c'est à dire où le paramètre r connaît une variation aléatoire au seul niveau « couple », et le paramètre K_r au niveau inférieur.**

1.3.4.3 Effet de la date

Un effet quadratique de la date a été testé mais n'a cette fois pas conduit à un meilleur ajustement, laissant penser que la tendance, si elle est forte, n'a pas forcément un caractère accéléré. On a enfin ajusté le modèle avec une fonction spline cubique de la date, avec un interneud de 15 ans, les nœuds extrêmes étant fixés à 1870 et 1990, la date de référence étant 1900 (M7). Pour ce modèle, on a également indiqué la précision des estimations (erreurs-standards, voir tableau 4.1).

1.3.4.4 Analyse des résidus

On s'intéresse aux résidus standardisés du modèle M7. Sur la figure 4.4 est figuré l'alignement quantile-quantile de ces résidus avec une distribution normale centrée réduite. L'alignement révèle une dissymétrie gauche de la distribution (coefficient d'asymétrie 0,27). La dispersion des résidus

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

des vieux et jeunes peuplements est par ailleurs semblable, avec écarts-types respectifs de 0,97 et 0,99.

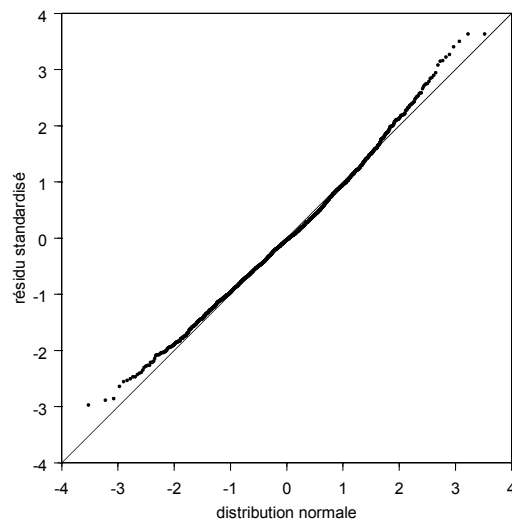


Figure 4.4 Alignement quantile-quantile des résidus standardisés du modèle M7 avec une distribution normale centrée réduite.

Sur la figure 4.5, on a représenté les résidus standardisés en fonction des prédictions de largeurs de cernes. La distribution des résidus semble correcte jusqu'à des largeurs de cernes prédites d'environ 2,5 mm, où se trouve la grande masse des accroissements, mais révèle une tendance du modèle à sous-estimer les accroissements au delà. Le phénomène est surtout visible pour les accroissements de la jeune génération, forcément plus nombreux à ce niveau, mais il n'épargne pas les vieux peuplements. Cette asymétrie pourrait indiquer un défaut de courbure du modèle, ou des fluctuations historiques de la croissance non prises en compte.

Sur la figure 4.6, on a représenté ces mêmes résidus en fonction de la date. On observe un certain excès de grandes déviations positives, particulièrement nettes pour la vieille génération, et qui s'étendent du début de la période d'étude jusqu'à 1950, après quoi il n'en est plus observé. **A partir des années 1970 environ, les résidus des deux générations tendent à s'écarter ; les déviations positives sont assez systématiquement en faveur de la jeune génération.** Il ressort également une série de crises, marquées sur les deux générations, et dont le caractère climatique a déjà été évoqué : les années 1940, 1975-1976, et les années 1990, spécialement sévères pour les vieux peuplements.

La différence de comportement entre les deux générations à la période récente pourrait avoir plusieurs origines : i- il se pourrait que les jeunes peuplements aient réagi plus fortement aux facteurs qui sont à l'origine de l'évolution des rythmes de croissance (interaction âge - date), ii- qu'ils aient été la cible privilégiée d'une éventuelle intensification des pratiques sylvicoles, iii- qu'ils aient été moins sensibles aux crises climatiques à répétition que les vieux peuplements, avec un

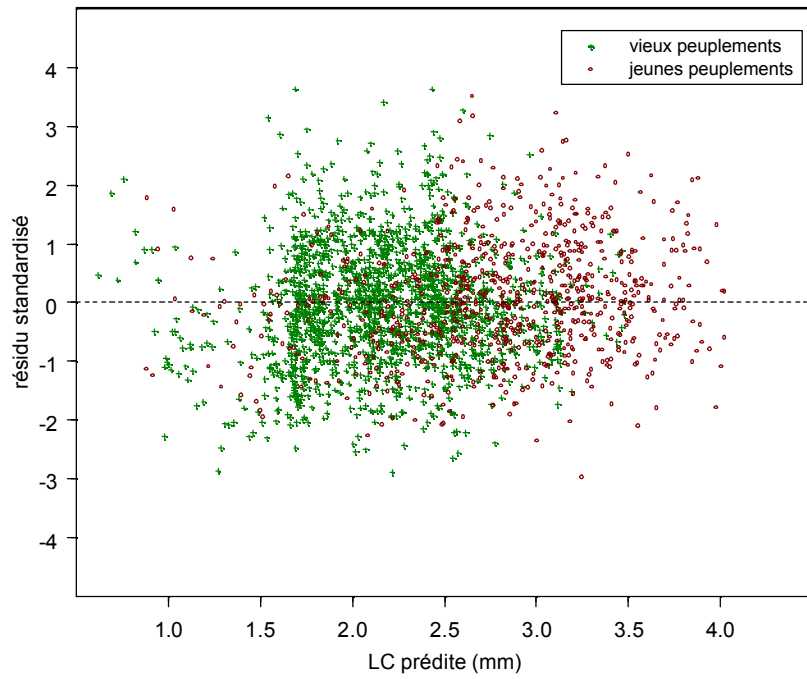


Figure 4.5 Résidus standardisés du modèle M7 en fonction de la largeur de cerne prédite.

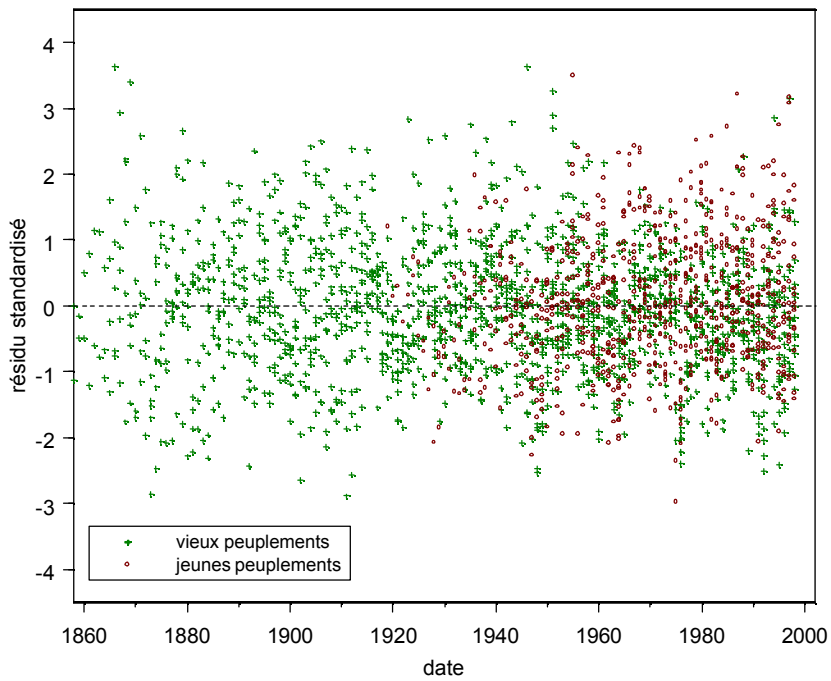


Figure 4.6 Résidus standardisés du modèle M7 en fonction de la date de l'accroissement prédit.

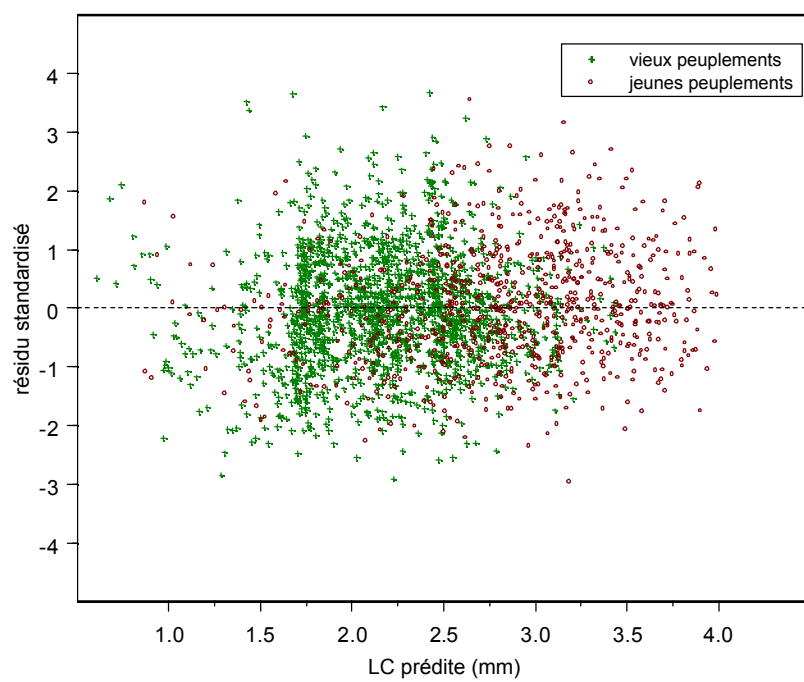


Figure 4.7 Résidus standardisés du modèle M8 en fonction de la largeur de cerne prédite.

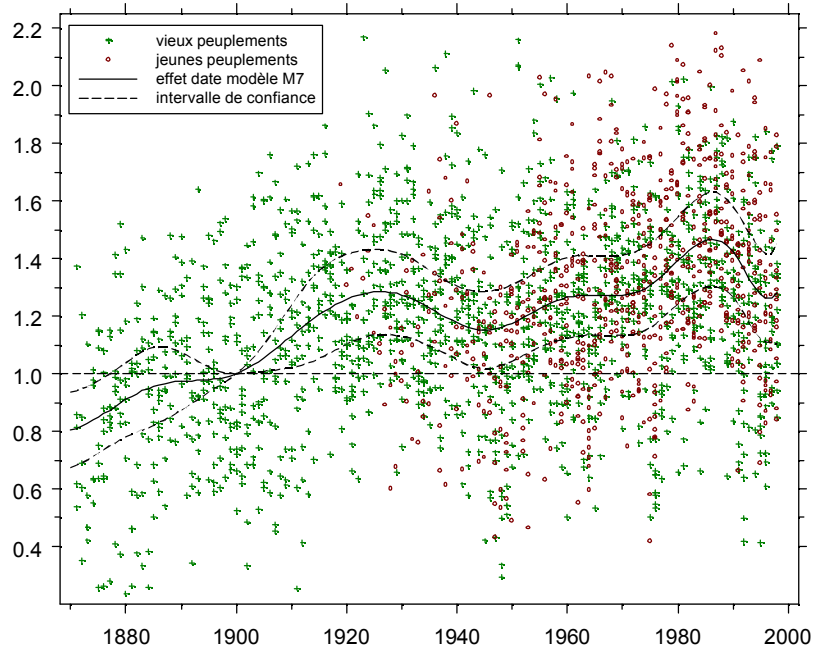


Figure 4.8 Evolution historique de la vitesse de croissance en rayon dominant (modèle M7).

Les accroissements ont été transformés selon la procédure indiquée dans le texte. L'intervalle de confiance à 95% pour l'estimation de l'effet date est conditionnel à la date courante (voir annexe 3).

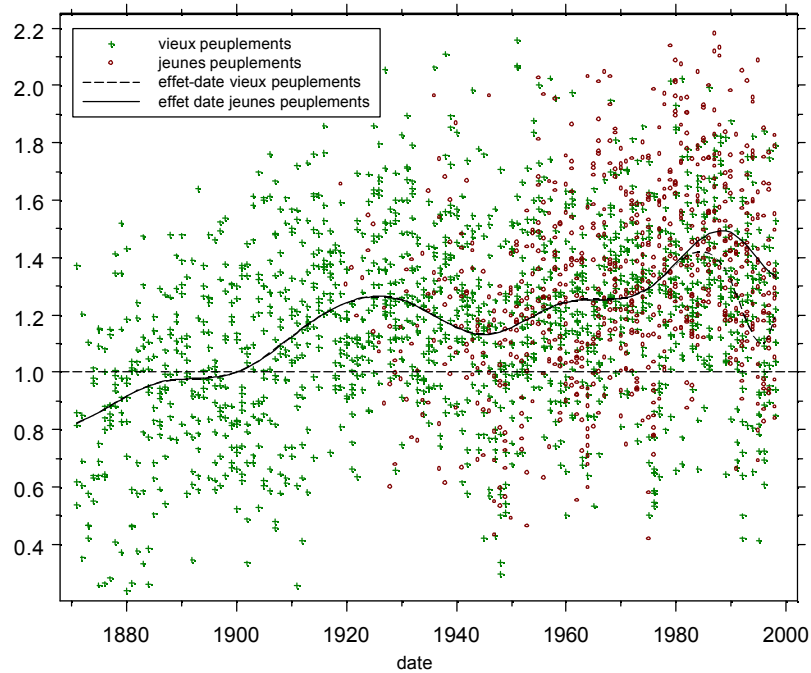


Figure 4.9 Idem, avec un effet date distinct par génération à partir de 1975 (modèle M8).

La transformation appliquée aux accroissements est celle du modèle M7.

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

possible effet cumulatif, ce que le comportement divergent des deux générations lors de la dernière décennie pourrait laisser penser.

Nous avons ajusté un dernier modèle (modèle M8) en cherchant à distinguer l'effet de la date entre générations à partir de 1975 (paramètres intervenant à partir des nœuds de la spline de position 1975 et 1990). Comme la tendance est estimée à partir de la comparaison de la croissance des deux générations, distinguer un effet de la date par génération peut s'avérer délicat sur le plan de l'interprétation. Sur une période aussi courte, cela reste acceptable dans le sens où il s'agit par exemple de distinguer une réaction différentielle à un événement relativement ponctuel. La distinction opérée conduit à un ajustement un peu meilleur ($P_c = 0,04$). Le défaut se retrouve atténué, mais subsiste légèrement (voir figure 4.7).

1.3.4.5 Evolution de la vitesse de croissance en rayon dominant dans le secteur Nord-Est

Sur la figure 4.8, nous avons représenté l'effet de la date (modèle M7), superposé aux accroissements dégagés de l'effet du stade de développement. Comme l'expression du modèle ajusté est de la forme :

$$LC_t = f(R_{t-1}) g(t)$$

où $g(t)$ représente l'effet de la date avec $t = \text{date} - 1900$, on a directement :

$$T(LC_t) = \frac{LC_t}{f(R_{t-1})} = g(t)$$

où T désigne la transformation dégageant les accroissements de l'effet du stade de développement estimé dans le modèle. L'effet de la date du modèle M8 a été représenté de façon semblable sur la figure 4.9.

Le profil d'évolution de la vitesse de croissance radiale révèle des similitudes remarquables avec celui obtenu sur la croissance en hauteur dominante (figure 3.21) :

- **il y a bien eu une évolution positive de la vitesse de croissance, qui n'a pas été monotone, mais a été interrompue par des crises appuyées dans les années 1900, 1940 et 1990**, et des épisodes plus ponctuels qu'on distingue bien, par exemple avec les années 1921, 1964 et 1976, qui furent particulièrement sèches (voir figure 3.28),
- **cette évolution atteint un niveau d'un peu moins de +50% (indice 1,5) avant la crise des années 1990. Elle est en intensité d'un ordre de grandeur proche de celle identifiée sur la croissance en hauteur**, quoiqu'à un niveau un peu moindre puisque le niveau culminant de cette dernière dépassait légèrement les 60%. Elle confirme donc l'impression donnée par la figure 4.2 d'une tendance proche dans les deux composantes de la croissance. **Cette proximité est tout à fait notable, dans la mesure où les conditions sylvicoles et leur évolution éventuelle sont susceptibles d'avoir influencé cette progression.** En première approximation, on peut même dire qu'elles ont dû varier suffisamment peu pour ne pas induire une chronique très différente de celle observée sur la croissance en hauteur.

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

On perçoit aussi des différences :

- la figure 4.9 confirme la nette différence de comportement des deux générations lors de la crise la plus récente,
- au contraire de la chronique mise en évidence sur la croissance en hauteur dominante, il pourrait sembler que l'essentiel de la tendance ne s'est pas formé dans la seconde moitié du siècle. Le niveau d'indice de croissance consécutif à la crise des années 1940 est de 1,2 de sorte que la progression n'a été que d'un peu moins de 30% jusqu'à la crise des années 1990, c'est à dire la moitié de la progression observée sur la hauteur dominante. Cette évolution sans nette accélération explique pourquoi un effet quadratique de la date ne conduit pas à de meilleures performances qu'un effet linéaire,
- l'épisode d'évolution de la croissance du début du siècle dernier a été plus prononcé, avec un niveau culminant à presque 30% contre un peu moins de 20% sur la hauteur dominante.

Il nous paraît délicat d'interpréter ces différences, et nous voulons attirer l'attention sur l'effet possible de la résolution des données modélisées. Nous observons en effet que les accroissements standardisés sont bien plus proches de la courbe de l'effet date quand il s'agit de croissance en hauteur (figure 3.21), plutôt que de croissance radiale. Dans ce dernier cas, on détecte au contraire des écarts excessifs aux périodes où la tendance atteint des extrêmes. Sur la figure 4.8, on remarque par exemple que les accroissements de la décennie 1940 sont en majorité sous la courbe de l'effet date, ou au contraire au dessus en fin des années 1980. Les crises des années 1964 et 1976 se traduisent par une légère inflexion de l'effet date, mais sans spécialement de cohérence du point de vue de la date de ces épisodes.

Les crises de nature climatique sont toujours ponctuelles, même si elles surviennent parfois à des dates suffisamment rapprochées pour avoir un effet cumulatif sur la croissance. Ces accidents sont cantonnés à des périodes d'autant plus courtes et isolées que la résolution des accroissements est fine. La fonction spline, dont la capacité d'oscillation et l'intensité des déviations sont directement dépendantes de la longueur de l'inter-nœud, est donc peu appropriée pour une description correcte de l'effet des années difficiles ou particulièrement favorables. Supposons pour le raisonnement qu'on puisse ajuster une fonction spline dont l'inter-nœud serait en résolution beaucoup plus proche des accroissements radiaux, par exemple inférieur à 5 ans, on observerait une crise et un pic beaucoup plus prononcés dans les années 1940 puis 1980, et on conclurait peut-être que la phase de croissance 1900-1940 est un événement isolé, et que l'essentiel de la tendance constatée en 1990 a bien été acquis dans la seconde partie de siècle...

Cet effet de lissage ne peut cependant pas expliquer la plus grande intensité de l'événement de première moitié de siècle. De ce fait, on ne peut exclure non plus que les différences constatées soient attribuables à une réaction différentielle de la croissance primaire et secondaire à des changements de l'environnement, ou à des phénomènes sylvicoles plus anciens.

1.3.4.6 Le paramètre r , un paramètre de « fertilité » ?

Sur la figure 4.10 ci-après, les estimations au niveau « couple » des paramètres de fertilité R et r des modèles de croissance en hauteur et rayon dominants, Hossfeld-SP15-V et M7, ont été alignées par couple après centrage et réduction. La corrélation entre estimations est de 0,54 ($n = 14$, $P_c = 0,04$). On retrouve donc une liaison entre intensité de la croissance en hauteur dominante et radiale, alors même que cette dernière est également sujette aux conditions sylvicoles locales. Les couples 8, 12 et 14 montrent qu'il est cependant possible d'observer, à niveau de « fertilité » égale au sens de la hauteur dominante, des écarts importants sur le paramètre r (3 écarts-types ici). On remarque enfin une légère tendance à la diminution des écarts avec le niveau de fertilité.

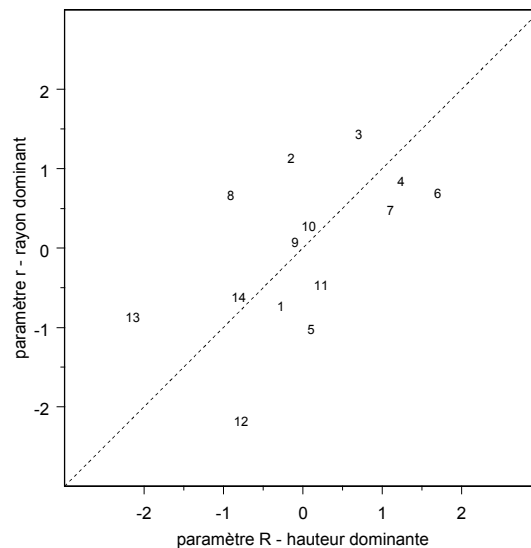


Figure 4.10 Alignement des estimations au niveau « couple » des paramètres de fertilité des modèles de croissance en hauteur et en rayon dominants (paramètres R et r).

La proximité de ces deux paramètres incite à croire que le déterminisme environnemental de la croissance radiale et en hauteur est pour une large part commun. Pour confirmer ce constat, des liaisons entre estimations du paramètre de fertilité et descripteurs climatiques ont été recherchées. Etant donné le faible nombre d'observations ($n = 14$ couples) aucune liaison suffisamment nette ou significative pour être mentionnée n'est ressortie. De la même façon que pour la croissance en hauteur dominante, des liaisons avec les séries historiques de descripteurs climatiques et de la teneur en CO_2 ont été recherchées, et sont rapportées dans le paragraphe suivant.

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

1.4 Effet des variations dans le temps de facteurs du milieu sur la croissance radiale

1.4.1 Principe

L'approche a été conduite sur les résidus d'un modèle analogue au modèle M7, mais sans effet de la date. On n'a pas recherché d'arrière-effets des descripteurs climatiques.

Les séries homogénéisées de températures et précipitations utilisées dans ce secteur sont identiques à celles indiquées au tableau 3.30. Les descripteurs suivants ont été calculés : précipitations (P), températures minimales (Tmin), maximales (Tmax) et leur moyenne (Tmoy), et l'indice de De Martonne annuel (DM). On disposait aussi des séries non homogénéisées, mais à résolution mensuelle, de température moyenne et de précipitations pour le poste de Nancy-Essey (période 1881-2004). On a donc cherché à préciser la signification de certaines corrélations obtenues avec les séries de résolution annuelle, tout en remarquant que températures minimales et maximales n'étaient pas disponibles à l'échelle mensuelle. Les corrélations observées sont indiquées aux tableaux 4.2 et 4.3.

Descripteur	Tmin	Tmoy	Tmax	P	DM	CO ₂
corrélation	0,067	-	-0,115	0,153	0,148	0,215
<i>n</i>	2199			2213	2189	2377
Pc	2 10 ⁻³		<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴

Tableau 4.2 Corrélations observées entre résidus standardisés et descripteurs historiques du milieu de résolution annuelle.

Mois	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	Annuel
Tmoy	-0,11	-0,09	-0,14	-0,15	-0,07								-0,067
P		0,11	0,15	0,06	0,06						0,09		0,151
DM		0,12	0,16	0,07	0,06			-	-	-	-	-	

Tableau 4.3 Corrélations observées entre résidus standardisés et descripteurs historiques du climat à une résolution mensuelle (poste de Nancy-Essey). *n* = 2237.

On n'a indiqué que les corrélations significatives au seuil de 1%. L'indice de De Martonne n'a pas été calculé pour les mois de novembre à mars.

Au plan climatique, on retrouve tout d'abord un ensemble de corrélations proches de celles identifiées sur la croissance en hauteur dominante dans le même secteur, à savoir une liaison positive avec les températures minimales et les précipitations, plus marquée pour ces dernières, et négative avec températures maximales. La corrélation la plus élevée est obtenue avec le CO₂ atmosphérique.

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

1.4.2 Modèle de régression

1.4.2.1 Mise en œuvre avec les descripteurs annuels

Dans le tableau 4.4, on indique les corrélations entre variables dont les corrélations avec les résidus standardisés sont les plus élevées. On remarque à nouveau la corrélation entre CO₂ et températures minimales, qui ont augmenté simultanément au cours du siècle, une corrélation logique entre maximales et minimales, et la redondance entre précipitations et indice de De Martonne.

	Tmin	Tmax	P	DM	CO ₂
Tmin					
Tmax	0,52				
P	0,27	-0,40			
DM	-0,03	-0,66	0,94		
CO₂	0,48	0,06	0,19	0,08	

Tableau 4.4 Corrélations entre descripteurs annuels du milieu.

Nous avons successivement introduit les effets du CO₂, des précipitations, des températures maximales et des minimales dans un modèle de régression. Les interactions entre variables climatiques, ou entre CO₂ et variables climatiques ont été testées mais n'étaient pas significatives, ou rendaient les effets simples non significatifs, avec des coefficients R² inférieurs. L'ordonnée à l'origine n'étant pas significativement différente de 0, elle a été supprimée. A l'issue de cette procédure, l'effet des précipitations, corrélées avec les températures maximales, est à peine significatif, et de faible intensité. Les caractéristiques de cette régression sont indiquées au tableau 4.5.

Paramètre	Estimation
CO ₂ (ppm ⁻¹)	0,0046 (p < 10 ⁻⁴)
P (mm ⁻¹)	0,0003 (p = 0,04)
Tmax (°C ⁻¹)	-0,16 (p < 10 ⁻⁴)
Tmin (°C ⁻¹)	0,12 (p = 0,003)

n = 2191, σ = 0,930

Tableau 4.5 Régression des résidus standardisés sur les descripteurs du milieu de résolution annuelle.

Les prédictions du modèle sont représentées sur la figure 4.11. Outre une tendance de fond, attribuable aux effets des températures minimales annuelles et surtout du CO₂ atmosphérique, on voit apparaître l'inflexion de la décennie 1940 et celle un peu antérieure à 1900. Ces inflexions sont essentiellement dues aux températures maximales et sont renforcées par un effet des pluies dont le niveau a été plus élevé à la période 1900-1940 (figure 3.28). Lorsque cette dernière

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

variable est introduite seule, elle fait également ressortir la crise des années 1990 assez nettement, mais cet effet est compensé lors de l'introduction des températures minimales dont le niveau a été élevé à cette décennie.

1.4.2.2 *Modèle enrichi avec les descripteurs mensuels*

Les corrélations calculées avec les descripteurs mensuels du climat permettent pour leur part de préciser l'influence des précipitations de saison de végétation, en particulier des mois de mai et juin (tableau 4.3). De même, on remarque une liaison négative avec les températures moyennes de saison de végétation, tout spécialement des mois de juin et juillet. Le fait qu'une telle liaison apparaisse dès les mois d'avril et mai paraît un peu étonnant. A noter qu'aucune liaison négative avec les mois d'hiver ne ressort, même si ce n'était pas non plus le cas avec la température moyenne annuelle (tableau 4.2). Pour enrichir le modèle de régression, nous avons testé les descripteurs mensuels suivants :

- P5, P6, P5-6 et P5-8 (sommées de précipitations),
- Tmoy6, Tmoy7, Tmoy6-7 et Tmoy 4-8 (moyennes de températures).

Dans un premier temps, on a essayé de substituer un des descripteurs de précipitations mentionnés aux précipitations annuelles. L'introduction des précipitations du mois de juin rend l'effet très significatif. Le meilleur résultat est cependant obtenu avec la somme des précipitations de mai à août (P5-8). L'essai d'introduction d'une température moyenne a conduit à retenir la variable Tmoy6-7, dont la corrélation avec la température maximale annuelle est de 0,32. Au contraire des précipitations annuelles, l'effet de cette dernière demeure ici très significatif, même si son intensité est réduite de moitié. Les descripteurs disponibles nous empêchent de préciser davantage les périodes d'influence des températures maximales. Puisque les températures moyennes estivales et maximales annuelles sont simultanément significatives, nous sommes amenés à penser qu'un effet négatif des maximales hivernales ne serait pas impossible. L'hypothèse ne peut cependant être testée.

La régression obtenue est indiquée au tableau 4.6. L'ordonnée à l'origine n'est pas significative ($P_c = 0,12$). On obtient un R^2 de 8,4% quand elle est introduite.

Paramètre		Estimation	
CO ₂	(ppm ⁻¹)	0,0055	($p < 10^{-4}$)
P5-8	(mm ⁻¹)	0,002	($p < 10^{-4}$)
Tmin	(°C ⁻¹)	0,132	($p = 4 \cdot 10^{-4}$)
Tmax	(°C ⁻¹)	-0,087	($p = 10^{-4}$)
Tmoy6-7	(°C ⁻¹)	-0,049	($p < 10^{-4}$)

n = 2186, $\sigma = 0,912$

Tableau 4.6 Régression des résidus standardisés : modèle enrichi par les descripteurs climatiques de résolution mensuelle.

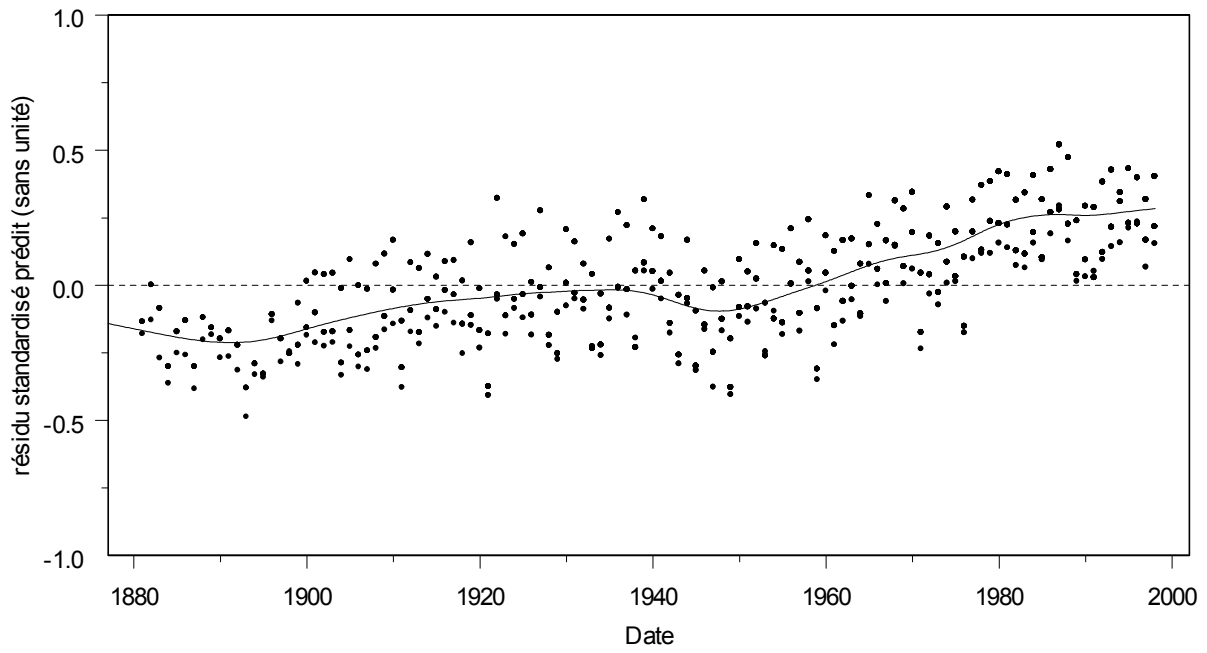


Figure 4.11 Prédictions des résidus standardisés à partir des descripteurs annuels climatiques et du CO₂ atmosphérique en fonction de la date. (voir texte).

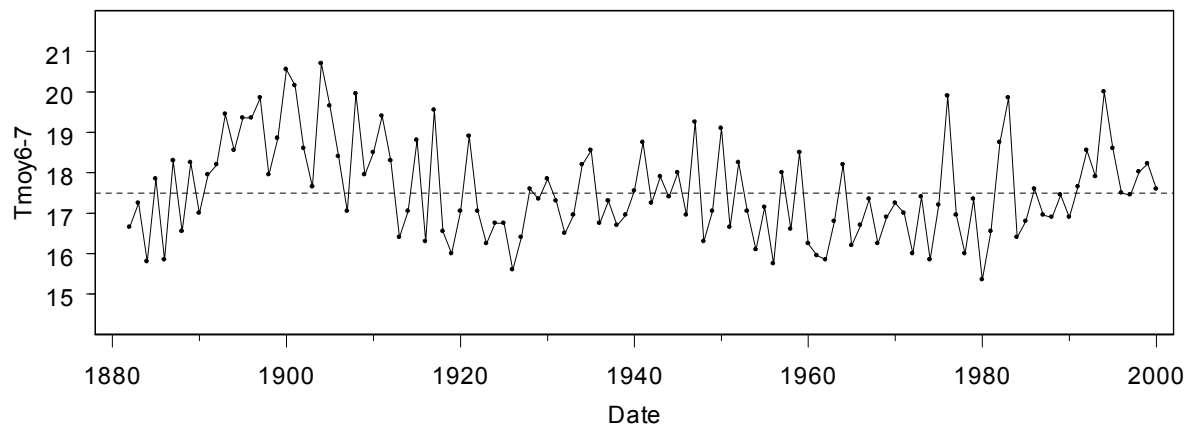
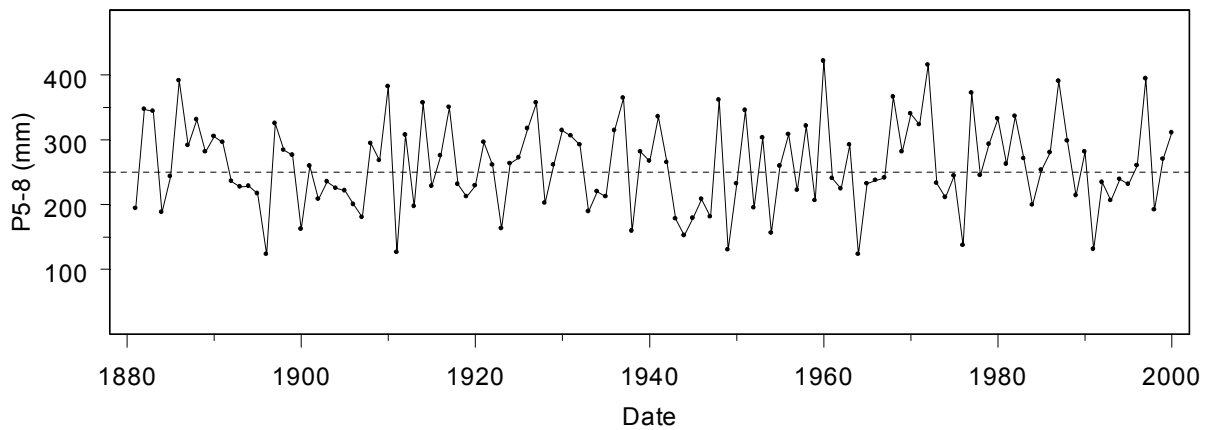


Figure 4.12 Séries chronologiques annuelles des précipitations de mai à août (P5-8) et de la température moyenne des mois de juin et août (Tmoy6-7) pour le poste de Nancy-Essey.

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

Les séries chronologiques des descripteurs P5-8 et Tmoy6-7 sont représentées sur la figure 4.12. Au plan des précipitations, on perçoit les successions d'étés secs des décennies encadrant 1900, des années 1943 à 1947 et de la période 1991-1995, et en particulier les années 1921, 1964, 1976, 1991. L'effet des précipitations estivales étant positif dans le modèle, les inflexions relatives à ces périodes ne peuvent qu'être renforcées. Sur la série des températures moyennes estivales, dont l'effet est négatif, on est en présence d'un schéma proche de celui des maximales annuelles, avec cependant une oscillation marquée sur la période 1880-1920. La confrontation de ces séries confirme le caractère à la fois chaud et sec des étés des périodes difficiles déjà mentionnées. À l'inverse, les périodes 1910-1930 et 1960-1990 sont relativement favorables, si on excepte les années singulières.

Les prédictions obtenues avec le dernier modèle sont représentées en fonction de la date sur la figure 4.13. Elles vont dans le sens d'une confirmation de la chronique mise en évidence par le modèle précédent. À noter que les années caractéristiques ressortent davantage : 1921, 1947, 1959, 1964, 1976, 1991. On précise également que le caractère tendanciel observé en deuxième moitié de siècle est à attribuer à la variable CO₂ ; il n'est pas reproduit dans un modèle où il est exclu. La première phase d'évolution du siècle dernier est en revanche reproductible quand n'interviennent que les températures, ce qui se conçoit au regard de l'évolution des températures moyennes estivales du poste de Nancy-Essey à cette période (figure 4.12).

Pour conclure, les descripteurs climatiques permettent de mimer les inflexions du rythme de la croissance repérées sur la figure 4.8, de même que son évolution en début de siècle. Il est en revanche impossible de rendre compte de l'évolution tendancielle récente de la croissance si on ne fait intervenir d'autres descripteurs du milieu dont l'évolution est avérée, dont le CO₂ atmosphérique n'est qu'un exemple.

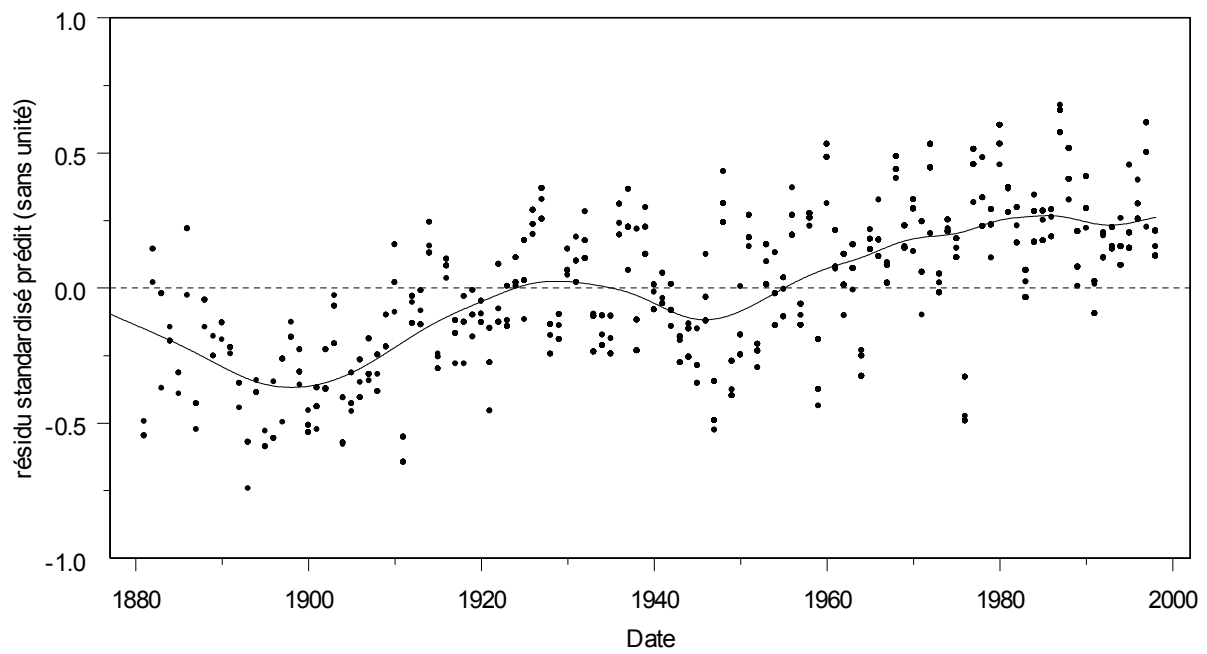


Figure 4.13 Prédictions des résidus standardisés à partir des descripteurs annuels et mensuels climatiques et du CO₂ atmosphérique (modèle complet, voir texte).

2. Evolution de la densité du bois d'arbres dominants dans les hêtraies du Nord-Est

2.1 Présentation des données

2.1.1 Données disponibles

La variabilité individuelle qui caractérise ordinairement la densité du bois nous a conduits à ne pas calculer de série densitométrique moyenne par peuplement, comme c'est le cas pour les données de croissance (voir paragraphe 2.5.4, partie Méthodologie), mais à conserver les séries densitométriques individuelles. Sur les 87 individus échantillonnés dans les 29 peuplements de hêtre du Nord-Est (voir tableau 3.1), 74 d'entre eux ont fait l'objet de mesures de microdensité, les rondelles prélevées sur les arbres restants s'étant trouvées dans un mauvais état de conservation au moment de leur traitement. En particulier, le couple 3 a dû être écarté.

Les cernes de 20 ans et moins ont été supprimés du jeu de données pour ne pas perturber l'ajustement des modèles, étant donné le caractère erratique des profils de densité souvent constaté dans cette gamme d'âge (bois juvénile). Nous disposons finalement d'un ensemble de 5759 cernes, comprenant une valeur de densité moyenne assortie d'un âge depuis la moelle (âge cambial), d'une date de formation, et d'une largeur de cerne.

2.1.2 Observations préliminaires

Le tableau 4.7 présente un résumé des principales variables. Les coefficients de corrélation entre la densité et les variables explicatives candidates sont globalement assez faibles, mais très significatifs. En particulier, le faible lien positif entre densité et largeur de cerne semble réaliste chez le hêtre, s'agissant d'une essence à bois à pores diffus. L'âge et le rayon, pouvant tous deux représenter le stade de développement, révèlent des corrélations très semblables avec la densité. Globalement, ces relations sont cohérentes avec celles relevées par Nepveu (1981a) dans sa revue bibliographique consacrée au bois de hêtre. **Il est à noter l'existence d'une corrélation négative avec la date.**

	densité (kg/m ³)	âge (années)	rayon (mm)	largeur de cerne (mm)	date (années)
moyenne	730,0	71,0	146,5	2,2	1947,9
écart-type	54,8	36,7	72,8	1,0	36,7
corrélation avec la densité	-	-0,444	-0,425	0,170	-0,297
Pc*	-	< 10 ⁻⁴	< 10 ⁻⁴	< 10 ⁻⁴	< 10 ⁻⁴

Tableau 4.7 Caractéristiques moyennes du cerne et corrélations entre la densité du bois et les autres caractéristiques sur l'ensemble des cernes de l'échantillon (n = 5759).

* Probabilité critique associée au test t de Pearson.

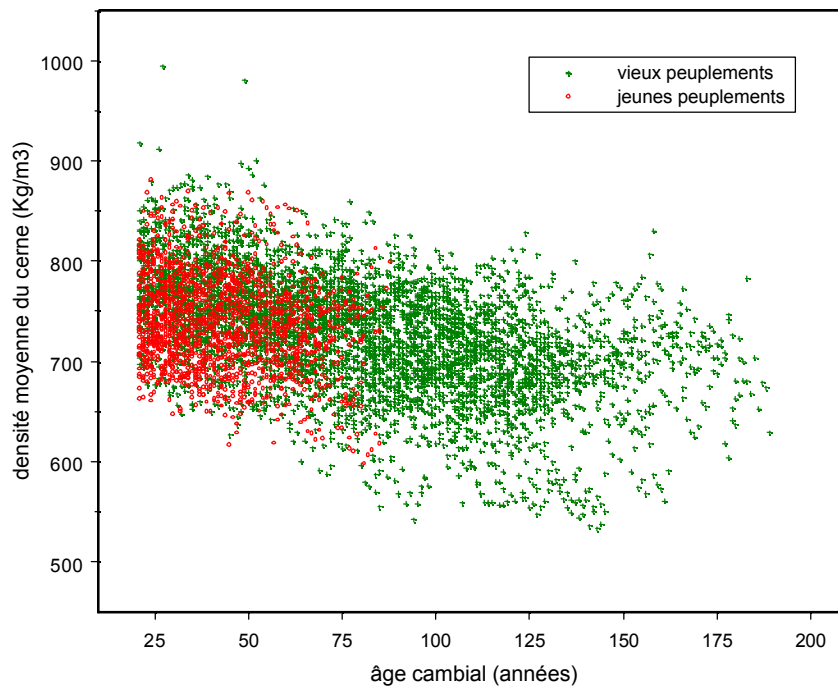


Figure 4.14 Densité moyenne du cerne en fonction de l'âge cambial par génération de peuplements.

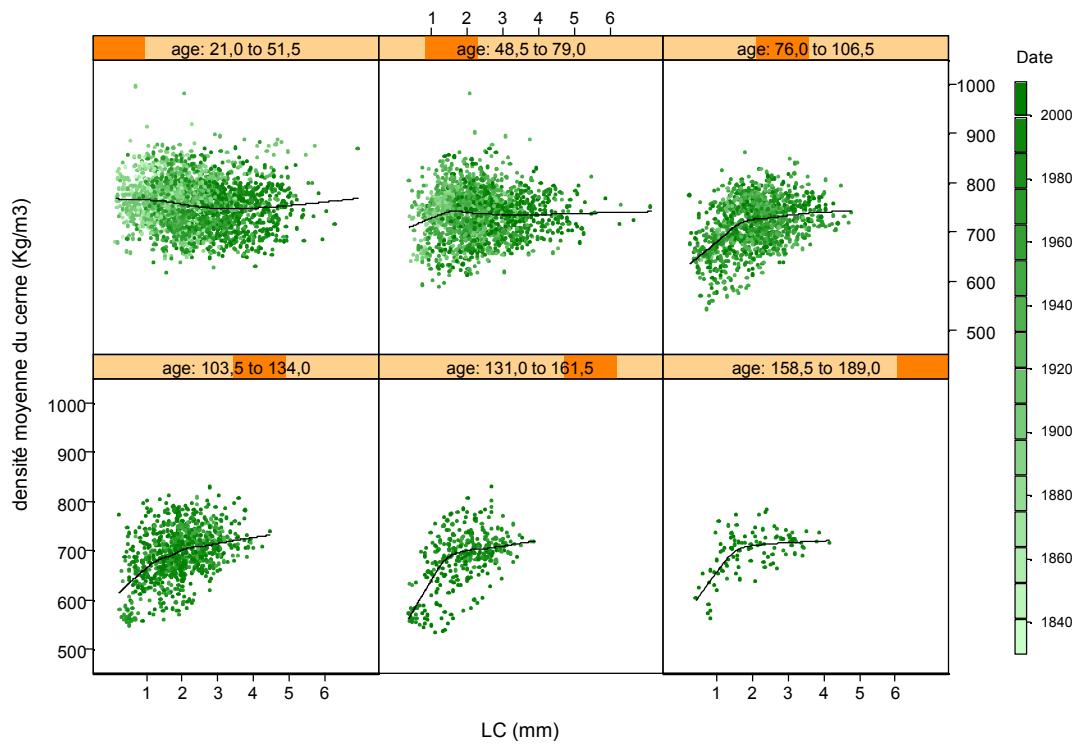


Figure 4.15 Densité moyenne du cerne en fonction de la largeur de cerne (LC), par classes d'âge cambial de largeur identique (chevauchement de 10%). La date de formation des cernes apparaît en niveaux de couleur.

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

La figure 4.14 permet d'illustrer la tendance à la diminution de la densité avec l'âge cambial. Une comparaison graphique des valeurs de densité des deux générations d'arbres à même âge cambial confirme par ailleurs la corrélation négative observée avec la date, les valeurs de la jeune génération étant dans l'ensemble plus faibles à âge fixé. Cette différence est plutôt réduite : à un âge cambial inférieur à 60 ans (les cernes des 20 premières années ayant été écartés) la densité moyenne est de 762 kg/m^3 pour les cernes de l'ancienne génération contre 741 kg/m^3 pour la plus jeune.

Un examen de la relation entre largeur de cerne et densité par classes d'âge cambial suggère une dépendance à l'âge cambial (figure 4.15), avec un lien quasiment nul pour un âge faible, et de plus en plus fort à mesure que cet âge augmente. De plus, l'effet de la largeur de cerne révèle une légère courbure concave. Il n'est cependant pas impossible que la dépendance de cette relation à l'âge cambial ait un caractère purement artificiel. Si, comme le suggère le sens de la corrélation entre date et densité (tableau 4.7), cette dernière a diminué au cours du temps, on sait que la croissance radiale a quant à elle connu une tendance inverse. Ces effets combinés de la date seraient donc à l'origine d'un ensemble de cernes de largeur élevée et de densité faible dans la jeune génération. Ainsi, pour des âges cambiaux faibles, pour lesquels nous disposons de cernes des deux générations, la relation largeur de cerne - densité pourrait être écrasée sous l'influence des cernes récents. A mesure que la classe d'âge augmente, on finit par ne plus disposer que de cernes de l'ancienne génération, donc de caractéristiques plus homogènes, et la relation devient alors perceptible. C'est ce que pourrait suggérer la figure 4.15.

Ces tendances générales se retrouvent dans l'analyse des profils individuels de densité en fonction de l'âge et la largeur de cerne. La forme de la relation de la densité avec l'âge est très souvent marquée par une convexité, qui reste discrète sur la figure 4.14. Ces relations sont illustrées sur les figures 4.16 et 4.17, avec l'exemple des arbres échantillonnés dans le vieux peuplement du couple 8. On remarque également la variabilité inter-annuelle de la densité du cerne, avec un caractère synchrone entre individus, attribuable aux effets climatiques.

De même, ces relations sont caractérisées par une forte hétérogénéité entre arbres, qui peut aller dans les cas extrêmes jusqu'à leur inversion. Pour illustrer ce dernier fait, les histogrammes des corrélations individuelles densité - largeur de cerne, et densité - âge cambial sont représentés sur la figure 4.18. Dans chaque cas, on note l'existence d'individus pour lesquels le sens de ces liaisons est effectivement opposé. Le phénomène paraît plus marqué sur la relation densité - largeur de cerne. Sur la figure 4.19, les individus sont représentés dans un plan défini par les deux corrélations précédentes. Elle permet de constater que l'inversion de sens simultanée des deux relations densité - âge cambial et densité - largeur de cerne n'est très généralement pas observée.

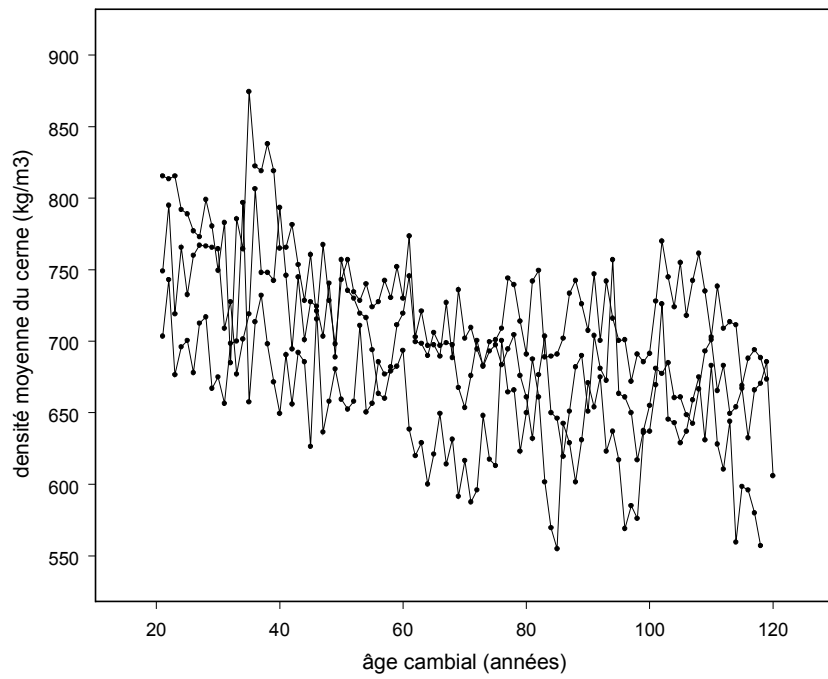


Figure 4.16 Illustration à l'échelle individuelle de la relation entre densité et âge cambial (arbres du vieux peuplement du couple 8).

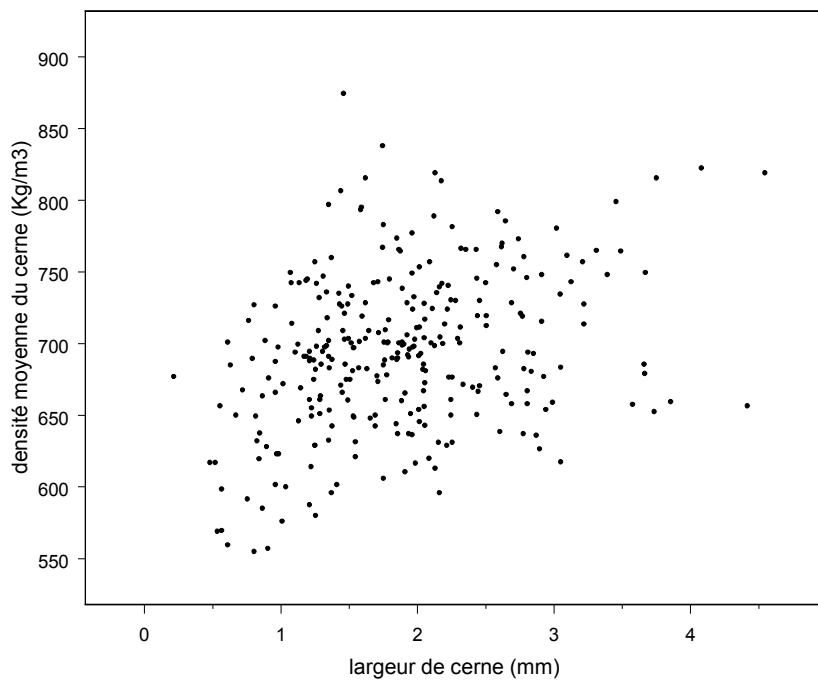


Figure 4.17 Illustration à l'échelle individuelle de la relation entre densité et largeur de cerne (mêmes individus).

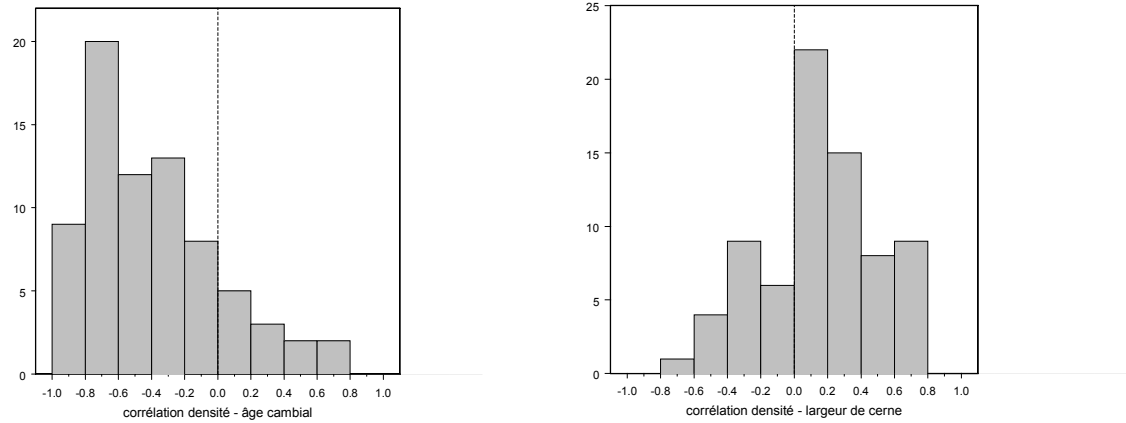


Figure 4.18 Histogrammes des corrélations densité - âge cambial et densité - largeur de cerne.

Les classes de corrélations sont représentées par leurs effectifs ($n = 74$).

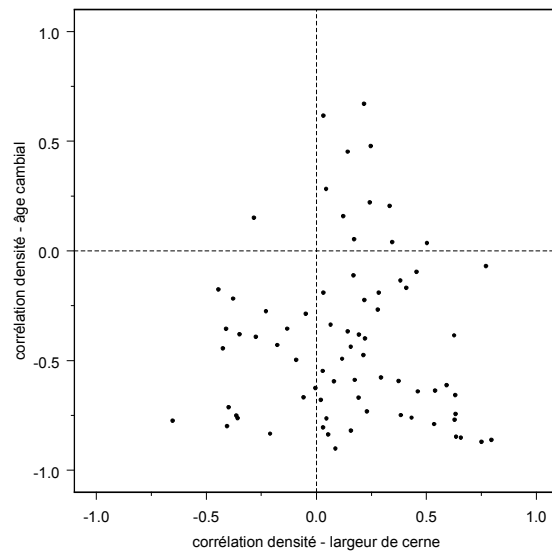


Figure 4.19 Relation entre corrélations individuelles densité - largeur de cerne et densité - âge cambial ($n = 74$).

2.2 Modélisation de la densité du bois

2.2.1 Cadre de modélisation

Comme indiqué dans le paragraphe 3.3 de la partie Méthodologie, on s'est placé dans un cadre de modélisation *a priori* linéaire, et dans la classe des modèles à effets aléatoires (fonction *lme* de S-Plus), afin de prendre en compte la variabilité individuelle observée sur les différents effets repérés. Le traitement de certains effets nous a cependant amenés à ajuster le modèle de densité dans un cadre non linéaire. Nous avons par ailleurs cherché à décomposer la variation totale de la densité, afin de situer la part attribuable à chacun des types d'effets, fixes ou aléatoires, selon la procédure proposée par Hervé (1999). Comme cette décomposition suppose que le modèle est linéaire, elle a nécessité de réajuster le modèle en rendant implicites les paramètres non linéaires. Pour tous les ajustements, les effets fixes du modèle ont été centrés par rapport à leur moyenne dans l'échantillon. Cela permet de décorréler l'effet aléatoire associé au paramètre d'ordonnée à l'origine de ceux qui s'appliquent aux autres paramètres du modèle.

2.2.2 Premiers ajustements

Compte tenu des observations du paragraphe précédent, un premier modèle comportant un effet linéaire de l'âge et de la largeur de cerne, et une interaction multiplicative entre âge et largeur de cerne, a été ajusté (modèle M1). Pour un arbre donné, son expression est la suivante :

$$D_{0_t} = a + b AC_t + [e + f AC_t] \cdot LC_t + \varepsilon_t$$

où D_{0_t} désigne la densité moyenne du cerne formé à la date t , AC et LC désignent l'âge cambial et la largeur de cerne, et $\varepsilon_t \sim N(0, \sigma^2)$ par hypothèse.

Pour tenir compte de la variabilité individuelle constatée sur les effets de la largeur de cerne et de l'âge cambial (effet « arbre »), une composante aléatoire a été introduite sur chacun des paramètres a , b , e et f . En notant $\theta = (a, b, e, f)$, on a alors $\theta \sim N(\theta_0, G)$ par hypothèse, avec $E[\theta] = \theta_0 = (a_0, b_0, e_0, f_0)$, qui est le vecteur des composantes fixes des paramètres à estimer, et G la matrice de variance-covariance des effets aléatoires, dont on suppose qu'elle est de structure symétrique.

Cette procédure conduit à disposer d'autant d'estimations de chacun de ces paramètres que d'arbres dans l'échantillon (estimations BLUP, qui sont des réalisations de θ), ce qui revient à écrire le modèle global de la façon suivante :

$$D_{0_{it}} = a_i + b_i AC_{it} + [e_i + f_i AC_{it}] \cdot LC_{it} + \varepsilon_{it} \quad (M1)$$

$D_{0_{it}}$ désignant dans ce cas la densité du cerne de l'individu i formé à la date t .

Le rayon de l'arbre atteint à l'issue de la formation du cerne a ensuite été substitué à l'âge comme mesure du stade de développement de l'arbre (modèle M2) :

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

$$D_{0it} = a_i + b_i R_{it} + [e_i + f_i R_{it}] \cdot LC_{it} + \varepsilon_{it} \quad (M2)$$

Les caractéristiques de ces ajustements sont reportées au tableau 4.8.

Les écarts-types des effets aléatoires des paramètres sont considérables, et confirment la forte variabilité individuelle du déterminisme de la densité. L'interaction de l'âge avec la largeur de cerne est très significative. Par contre, l'effet largeur de cerne simple apparaît tout juste significatif. Bien que ce puisse être le signe d'une surparamétrisation, les deux effets sont conservés à ce stade.

La substitution du rayon à l'âge cambial du cerne entraîne une baisse de l'AIC d'un peu plus de 66 points. On a donc conservé le rayon pour la suite. Même si les variables d'âge et de taille sont fortement corrélées (corrélation 0,91, $P_c < 10^{-4}$), un même âge cambial est nécessairement atteint à des tailles qui diffèrent d'un individu à l'autre. La meilleure qualité d'ajustement obtenue avec le rayon pourrait donc plaider en faveur d'une interprétation dimensionnelle de l'effet du stade de développement sur la densité du cerne.

Un effet linéaire de la date a ensuite été introduit dans le modèle précédent (modèle M2-L). La date de référence à laquelle il s'annule est 1900. t désigne donc maintenant le temps à compter de cette date d'origine. L'expression du modèle est :

$$D_{0it} = a_i + b_i R_{it} + d t + [e_i + f_i R_{it}] \cdot LC_{it} + \varepsilon_{it} \quad (M2-L)$$

Il conduit à une baisse de 16 points d'AIC, et à un ajustement significativement meilleur. L'effet de la date est négatif et très significatif. Il est estimé à un niveau de $-0,32 \text{ kg/m}^3/\text{an}$. De façon logique, on constate une baisse de l'intensité de l'effet du rayon sur la densité du cerne. Dans les ajustements suivants, un effet linéaire de la date a été maintenu (désigné par -L dans le nom des modèles).

2.2.3 Forme de l'effet du rayon

Les résidus du modèle M2-L sont représentés en fonction du rayon sur la figure 4.20 ci-après. Ils présentent une courbure convexe assez nette, déjà évoquée lors de la description des profils. Elle traduit l'insuffisance d'un effet simplement linéaire du rayon.

Cette propriété prend une importance particulière lorsqu'il s'agit d'identifier un effet « date » : le maintien d'un effet linéaire du rayon peut en effet conduire à surestimer la valeur du paramètre associé en valeur absolue, dans les gammes de rayon les plus élevées. Comme les effets date et rayon tendent tous deux à faire diminuer la densité, le risque est donc de sous-estimer l'effet date, par report du premier sur le second.

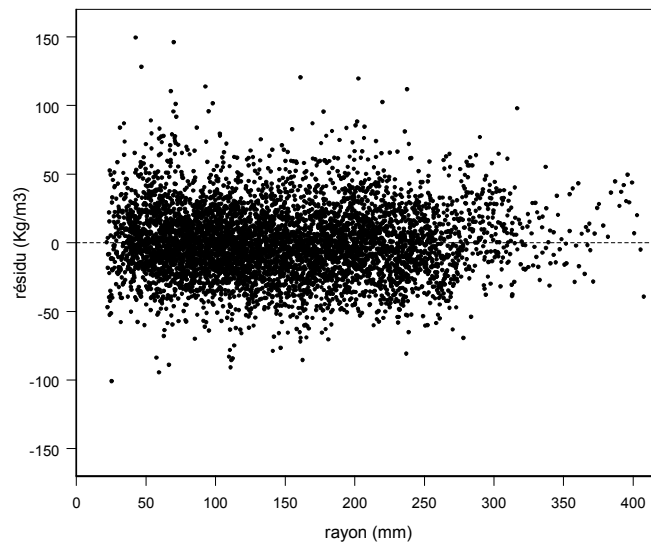


Figure 4.20 Résidus du modèle M2-L en fonction du rayon.

L'observation des profils individuels suggère que l'effet du stade de développement sur la densité se réduit pour des âges/rayons élevés (voir par exemple la figure 4.16), et qu'il pourrait être par exemple mieux représenté par une forme à asymptote horizontale, plus intuitive. A cette fin, nous avons testé deux nouvelles formes non-linéaires d'effet du rayon, avec une courbure plus marquée pour la seconde :

- hyperbolique : $b R / [R + c]$ avec $b < 0$ (M3.1-L)

- exponentielle : $b \exp [-R/c]$ avec $b > 0$ (M3.2-L)

Le paramètre c a été considéré sans effet aléatoire. L'effet date a été maintenu sous forme linéaire. Les ajustements ont cette fois été obtenus avec la fonction *nlme* de S-Plus. Dans le premier cas, il n'a pas été possible d'obtenir de convergence de la procédure d'ajustement. On a donc procédé de façon manuelle, en cherchant la valeur de c qui maximise la log-vraisemblance. Le critère variant peu dans un intervalle proche de la valeur optimale de c , cette dernière a été arrondie pour simplifier à l'entier le plus proche, ce qui conduit aux valeurs : $c = 75$ mm (M3.1-L), et $c = 57$ mm (M3.2-L). Les deux modèles ont alors été réajustés dans un cadre linéaire (fonction *lme*, le paramètre c devenant implicite), pour pouvoir centrer l'effet du rayon.

La modification de l'effet du rayon conduit à un gain important sur l'AIC (tableau 4.8), d'un peu plus de 130 points dans le premier cas, et 180 dans le second. La forme du nuage des résidus en fonction du rayon semble désormais sans tendance (figure 4.21 ci-après). L'effet date, toujours très significatif, a quant à lui doublé en ordre de grandeur ($-0,54$ kg/m³ pour le modèle M3.1-L et $-0,70$ kg/m³ pour le modèle M3.2-L contre $-0,32$ pour le modèle M2-L). La forme exponentielle de l'effet rayon a été conservée.

Modèle	Paramètres											Qualité d'ajustement			
	a kg/m ³	b kg/m ³	c mm	d kg/m ³ /an	e kg/m ³ /mm	f kg/m ³ /mm ^{3/2}	$\sigma_{a,A}$ kg/m ³	$\sigma_{b,A}$ kg/m ³	$\sigma_{e,A}$ kg/m ³ /mm	$\sigma_{f,A}$ kg/m ³ /mm ^{3/2}	σ kg/m ³	p	ln L	AIC	Pc TRV ²
M1	724,6	-1,2	-	-	-4,4	0,23	39,9	0,6	15,2	0,22	26,3	15	-27375,2	54780,4	
M2	729,6	-0,6	-	-	-6,5	0,12	37,9	0,3	16,4	0,12	26,1	15	-27342,0	54714,1	
M2-L	734,6	-0,4	-	-0,32	-5,0	0,11	37,9	0,3	15,9	0,12	26,1	16	-27333,3	54698,7	<10 ⁻⁴
M3.1-L	740,5	-118,4	75	-0,54	2,5	0,07	38,8	158,7	16,8	0,11	25,7	17	-27266,3	54566,6	<10 ⁻⁴
M3.2-L	742,7	60,4	57	-0,70	4,9	0,05	40,3	134,5	19,5	0,11	25,5	17	-27242,3	54518,5	<10 ⁻⁴
M4.1-L	733,9	42,0	43	-0,32	-3,0	-0,21	37,1	162,1	76,0	0,47	25,9	17	-27320,4	54674,8	
M4.2-L	738,6	71,3	73	-0,53	7,3	0,13	39,2	102,0	38,7	0,23	25,6	17	-27244,0	54522,0	
M4.3-L	741,3	61,0	62	-0,65	25,3	0,07	39,5	170,7	48,0	0,23	25,0	17	-27139,9	54313,8	
M5.2-L	740,6	162,4	162	-0,55	-	0,25	40,3	152,0	-	0,20	26,2	12	-27309,8	54643,7	<10 ⁻⁴
M6-SP15	770,7 6,4	122,8 22,1	139 9,9	-	-	0,22 0,03	41,8 0,09 ³	155,6 0,11 ³	-	0,20 10 ^{-5 3}	25,7 9,5 10 ⁻³	23	-27222,7	54491,4	<10 ⁻⁴

Corrélations entre effets aléatoires ¹ pour le modèle M6-SP15 : $\rho_A(a, b) = -0,358$, $\rho_A(a, f) = -0,364$, $\rho_A(b, f) = 0,84$

paramètres de spline	d ₁ x10 (1/an)	d ₂ x10 (1/an ²)	d ₃ x10 ³ (1/an ³)	p ₁ x10 ³ (1/an ³)	p ₂	p ₃	p ₄	p ₅	p ₆	pm ₀	pm ₁	pm ₂
M6-SP15 (suite)	-2,714 1,525	1,097 0,226	-5,159 0,905	9,659 1,669	-7,638 1,548	6,008 1,477	-4,573 1,498	-0,976 2,051	-0,947 1,349	9,053 1,863	-5,545 1,995	1,604 1,656

Tableau 4.8 Caractéristiques et estimations des paramètres des modèles ajustés sur les valeurs de densité moyenne de cerne.

L'indice A désigne le niveau « arbre » de variation aléatoire. Par exemple : $\sigma_{b,A}$ est l'écart-type aléatoire associé au paramètre b. ¹ Les corrélations entre effets aléatoires sont estimées après centrage des différents effets du modèle (ajustement par un modèle linéaire). ² TRV : Test du ratio des vraisemblances. La probabilité critique indiquée (Pc) est celle du test comparant un modèle et le précédent, sauf pour le modèle M3.2-L où il s'agit de la comparaison avec le modèle M2-L, ³ erreurs-standard pour les variances des effets aléatoires.

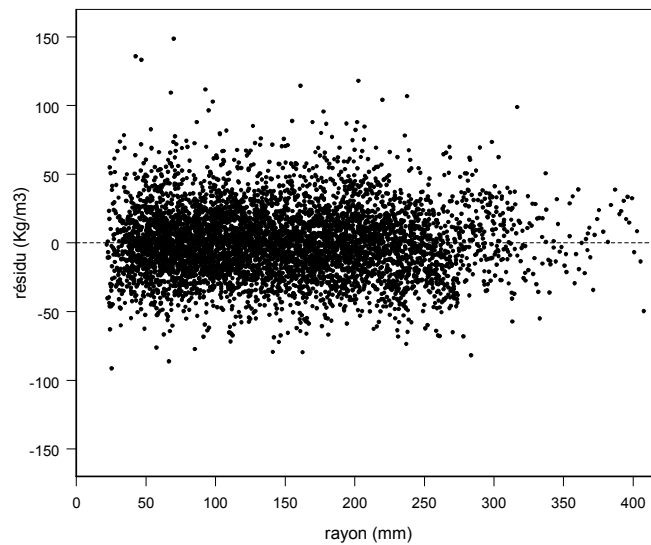


Figure 4.21 Résidus du modèle M3.1-L en fonction du rayon.

2.2.4 Effet de la largeur de cerne

2.2.4.1 Forme de l'effet de la largeur de cerne

Lors de la présentation des données, nous avons signalé la concavité décelable sur l'effet « largeur de cerne » (figure 4.15). Quoique légère, cette courbure est perceptible sur les résidus des modèles ajustés jusqu'alors, examinés en fonction de la largeur de cerne (données non présentées). Ici encore, l'introduction d'une courbure peut avoir de l'importance pour l'évaluation de la dérive historique que la densité a pu connaître, cette fois avec un risque de surestimation en cas de non prise en compte.

Les formes suivantes, avec par degré de courbure de moins en moins marqué : $1/LC$, $\ln LC$ et \sqrt{LC} , ont été ajustées, correspondant respectivement aux modèles M4.1-L, M4.2-L et M4.3-L. Sauf dans le second cas, nous avons eu à nouveau recours à un ajustement manuel du paramètre c , arrondi à l'unité. Les estimations obtenues sont $c = 43$ mm (M4.1-L), $c = 73$ mm (M4.2-L) et $c = 62$ mm (M4.3-L). Les caractéristiques des ajustements sont indiquées au tableau 4.8.

Les formes en $1/LC$ et $\ln LC$ n'apportent pas d'amélioration, la première conduisant même à une augmentation de l'AIC d'un peu plus de 150 points. La forme en \sqrt{LC} est par contre meilleure, l'AIC diminuant d'un peu plus de 200 points. Comme attendu, l'estimation de l'effet de la date est à chaque fois plus faible en valeur absolue.

Les effets fixes du paramètre f perdent pour la première fois beaucoup de leur significativité, tandis que le paramètre e connaît une situation inverse. Ces éléments nous conduisent donc à rechercher une simplification de la forme de l'effet de la largeur de cerne.

2.2.4.2 L'effet de la largeur de cerne dépend-il du rayon ?

Dans les modèles précédemment ajustés, les effets fixes des paramètres e et f n'ont jamais été simultanément significatifs, ce qui est probablement un signe de surparamétrisation du modèle. D'après la figure 4.15, l'effet simple de la largeur de cerne n'est peut-être pas nécessaire en présence d'une interaction rayon - largeur de cerne. Mais nous avons également évoqué la possibilité que l'apparent effet de l'âge ou du rayon sur la largeur de cerne soit en grande partie dû à l'effet de la date sur la densité et la largeur de cerne. Une première façon de le vérifier consiste à corriger la densité de l'effet de la date estimé, puis renouveler la représentation de la figure 4.15. On a utilisé l'effet de la date estimé dans le modèle M4.3-L pour calculer une densité corrigée : $D_{0it} - d t$. Ces valeurs sont représentées en fonction de la largeur de cerne et par classe de rayon sur la figure 4.22.

L'hypothèse initiale selon laquelle l'effet de la date écraserait la relation densité - largeur de cerne pour de faibles rayons se trouve visuellement confirmée. Malgré tout, un effet du rayon est toujours perceptible ; on note une baisse de la densité moyenne du cerne quand le rayon augmente, essentiellement pour les cerne de largeur inférieure à 2 mm, ce qui se traduit par une accentuation de la courbure de l'effet de la largeur de cerne.

Deux modèles ont été réajustés, dans lesquels l'effet de la largeur de cerne est simple (modèle M5.1-L) ou sous forme d'interaction multiplicative avec le rayon (M5.2-L), ce qui revient en pratique à supprimer l'un ou l'autre des paramètres e et f et ses effets aléatoires. Les éléments de comparaison de ces modèles avec le modèle M4.3-L sont indiqués dans le tableau 4.9 ci-après.

L'ajustement obtenu avec une interaction rayon - largeur de cerne (M5.2-L) conduit à un AIC plus faible de 185 points par rapport au modèle M5.1-L. Pour ces deux modèles l'AIC est bien supérieur à celui du précédent modèle M4.3-L. On constate cependant que les écarts-types aléatoires des paramètres e et f sont considérables au regard de leur niveau moyen (tableau 4.8), ce qui est en accord avec la variabilité individuelle des effets rayon et largeur de cerne (figure 4.18). Dans une telle situation, le gain observé sur la qualité de l'ajustement s'explique par une absorption, sans doute optimiste, de la variabilité individuelle dans les effets aléatoires introduits sur les paramètres, plutôt que leur effet fixe dont le niveau n'a pas grande signification.

Ces modèles ont également été réajustés en ne conservant que la partie fixe des paramètres e et f (modèles désignés par -f dans le tableau 4.9). Leurs caractéristiques sont indiquées dans la suite du tableau 4.9. Dans cette nouvelle situation, une interaction rayon - largeur de cerne semble à nouveau plus appropriée que le seul effet de la largeur de cerne, avec un effet net sur l'AIC, d'environ 350 points plus faible. En revanche, l'ajout de l'effet de la largeur de cerne n'apporte pas d'amélioration quand l'effet du rayon est déjà introduit (diminution de 3 points d'AIC, $P_c = 0,03$). L'effet fixe du paramètre e n'est par ailleurs pas significatif (données non présentées). Ce n'est pas le cas quand l'effet de la largeur de cerne est d'abord introduit ($P_c < 10^{-4}$).

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

modèle	M4.3-L	M5.1-L	M5.2-L	M4.3-L-f	M5.1-L-f	M5.2-L-f
effet largeur de cerne ¹	$(e + f R) \sqrt{LC}$	$e \sqrt{LC}$	$f R \sqrt{LC}$	$([e] + [f] R) \sqrt{LC}$	$[e] \sqrt{LC}$	$[f] R \sqrt{LC}$
AIC	54313,8	54828,6	54643,7	54900,9	55249,1	54903,7
p	17	12	12	10	9	9
e (kg / m ³ / mm)	25,3	32,6	-	-3,3	39,5	-
σ_{e, A} (kg / m ³ / mm)	48,0	32,0	-	-	-	-
f (kg / m ³ / mm ²)	0,07	-	0,24	0,31	-	0,29
σ_{f, A} (kg / m ³ / mm ²)	0,23	-	0,20	-	-	-
Pc TRV ²	-	/ M4.3-L <10 ⁻⁴	/ M4.3-L <10 ⁻⁴	-	/ M4.3-L-f <10 ⁻⁴	/ M4.3-L-f 0,03

Tableau 4.9 Caractéristiques des modèles ajustés avec différentes formes de l'effet largeur de cerne.

¹ Les paramètres placés entre crochets sont dépourvus d'effets aléatoires.

² Le modèle de référence comparé par le test du rapport des vraisemblances est indiqué dans chaque cas.

Ces éléments confirment qu'il y a bien une dépendance de la relation « densité - largeur de cerne » au stade de développement, cet effet étant préférable au seul effet de la largeur de cerne. Pour simplifier le modèle, l'effet simple de la largeur de cerne, dont l'intérêt n'est pas évident, a été supprimé. Les formes testées initialement pour l'effet de la largeur de cerne ont été réajustées, et conduisent à nouveau à conserver la forme en \sqrt{LC} (modèle M5.2-L, caractéristiques détaillées au tableau 4.8). Les paramètres sont tous très significatifs. L'effet date est estimé à un niveau de - 0,55 kg/m³/an.

2.2.5 Effet de la date

Les résidus du modèle M5.2-L observés en fonction de la date laissent apparaître une forte structuration historique (figure 4.23). A une échelle pluri-décennale, on perçoit essentiellement une dépression dont le maximum paraît atteint au début des années 1950. La tendance s'inverse ensuite, et culmine vers le début des années 1980, date à partir de laquelle une nouvelle diminution s'engage sur l'ensemble des années 1990. A une échelle de temps plus fine, on observe une succession d'épisodes favorables ou défavorables. C'est par exemple le cas des crises qui surviennent au voisinage des années 1890, 1910, 1930, 1940-1950, ou des événements particulièrement favorables de la décennie 1910, du début des années 1940 ou 1960.

Il est remarquable que ces fluctuations pluri-annuelles, et celles que nous avons identifiées sur la croissance radiale pour le même échantillon soient synchrones (voir figure 4.8), et ceci d'autant plus, si on considère que les tendances de fond qui affectent chacune de ces grandeurs sont de signe opposé.

Afin de tenir compte de ces fluctuations historiques de la densité, l'effet de la date a été représenté par une fonction spline cubique, avec un inter-nœud de 15 ans et une date de référence fixée à 1900, le premier nœud étant fixé en 1870 et le dernier en 1990 (modèle M6-

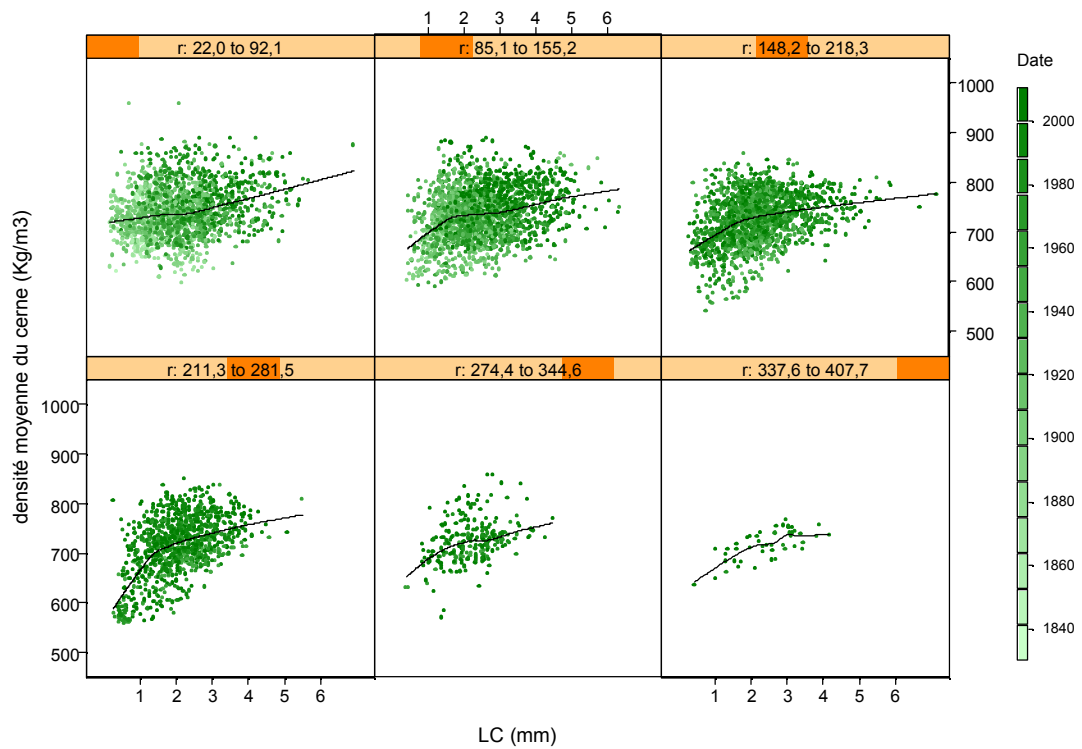


Figure 4.22 Densité moyenne du cerne corrigée de l'effet de la date estimé dans le modèle M4.3-L en fonction de la largeur de cerne (LC), par classes de rayon de largeur identique (chevauchement de 10%). La date de formation des cerne apparaît en niveaux de couleur.

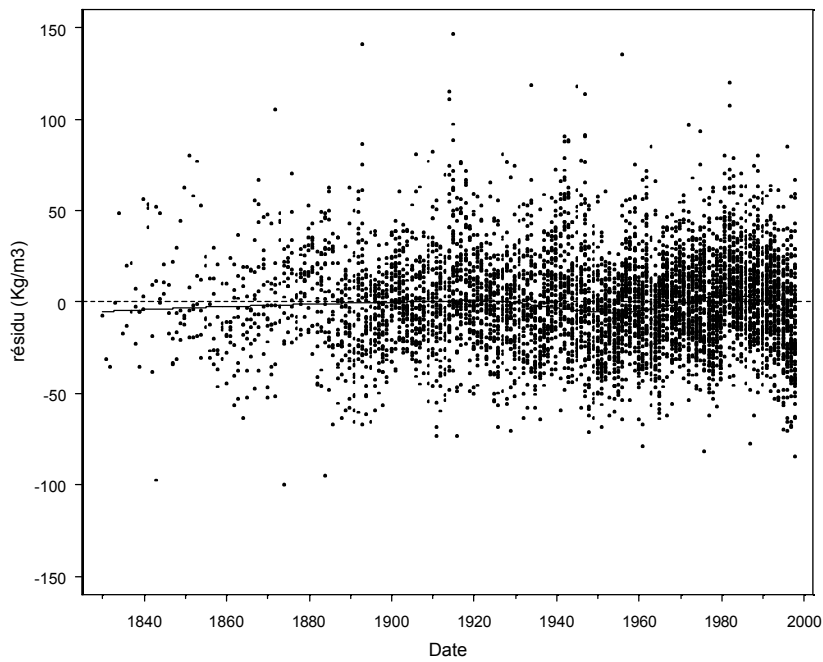


Figure 4.23 Résidus du modèle M5.2-L en fonction de la date.

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

SP15). Le modèle étant de structure additive, l'effet date doit s'annuler en 1900. Sa forme est la suivante :

$$g(t) = d_1 t + d_2 t^2 + d_3 t^3 + \sum_{k=1}^{k_1} p_k \max(t - nk, 0)^3 + \sum_{k=0}^{k_2} pm_k \min(t + nk, 0)^3$$

avec $n = 15$, $k_1 = 2$ et $k_2 = 6$.

L'introduction de ce dernier effet entraîne une baisse de 152 points d'AIC. Les caractéristiques du modèle ajusté sont reportées au tableau 4.8.

On a par ailleurs cherché à simplifier la structure de la matrice de variance-covariance des effets aléatoires, en annulant les corrélations entre les paramètres a/e et a/f, qui paraissaient assez faibles, après centrage des effets introduits dans le modèle (ajustement avec un modèle linéaire mixte, non présenté). L'ajustement obtenu étant moins favorable, ce modèle n'a pas été retenu, et on a conservé la structure symétrique de la matrice de variance-covariance, dont les paramètres sont reportés au tableau 4.8.

L'effet date estimé dans le modèle M6-SP15 vaut à largeur de cerne et rayon fixés. Les accroissements radiaux ayant augmenté au cours des dernières décennies, un même rayon est atteint à des âges cambiaux progressivement plus faibles quand on avance dans le temps, et les cernes récents auxquels sont comparés les cernes de l'ancienne génération ont donc été formés plus tôt dans la vie de l'arbre. A des fins comparatives, le modèle a donc été réajusté en substituant l'âge au rayon, à la fois dans l'effet simple du rayon, et dans le terme d'interaction rayon - largeur de cerne (M6-SP15-2). A nouveau, la qualité d'ajustement reste un peu moins favorable avec un effet de l'âge, la différence de critère AIC, qui est de 14 points, restant modeste (AIC = 54505,8 , $\sigma = 25,8 \text{ kg/m}^3$).

2.2.6 Analyse des résidus du modèle M6-SP15

On s'intéresse aux résidus standardisés du modèle M6-SP15. L'alignement des quantiles de ces résidus avec ceux d'une distribution normale centrée réduite révèle une asymétrie gauche relativement nette de leur distribution (figure 4.24). Le coefficient d'asymétrie est de 0,43. Une analyse par génération de peuplements montre que cette asymétrie est essentiellement attribuable à une accumulation de résidus positifs importants dans l'ancienne génération.

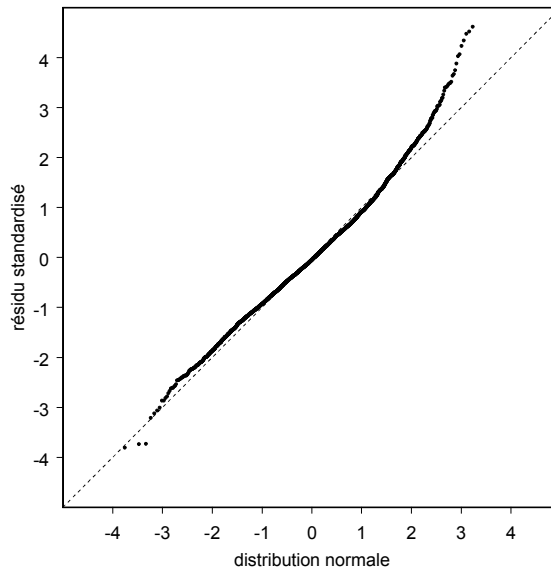


Figure 4.24 Alignement quantile-quantile des résidus standardisés du modèle M6-SP15 avec une distribution normale centrée réduite.

Ces mêmes résidus sont représentés sur la figure 4.25 en fonction des prédictions de densité moyenne du cerne. Le nuage des résidus ne présente pas de défaut particulier. Cette représentation confirme que l'excès de grandes déviations positives concerne principalement des cernes de l'ancienne génération. Si on excepte la partie gauche du nuage des résidus où le nombre d'observations reste faible par comparaison à l'effectif total (gamme de densité 550-650 kg/m³), on n'observe pas d'effet d'hétérogénéité de variance. Au contraire, la forme du nuage paraît relativement ovoïde.

Pour préciser l'origine de l'asymétrie constatée, ces résidus ont enfin été représentés en fonction de la date sur la figure 4.26. Les grands résidus positifs se concentrent de façon privilégiée sur quelques années bien individualisées, dont une grande part se situe à la période antérieure à la plus jeune génération. A titre d'illustration, on peut citer les années 1893, 1947, 1982, où les résidus dépassant les 3 écarts-types sont fréquents. Les résidus négatifs semblent aussi se concentrer sur certaines années ou périodes, mais la limite de 3 écarts-types n'est qu'exceptionnellement dépassée. Ce schéma sous-tend une origine climatique aux déviations observées. Il semble ici inversé par rapport aux comportements généralement observés sur des résidus de croissance, par exemple en hauteur, où les grandes déviations sont plutôt négatives et correspondent à des années climatiques défavorables. S'agissant d'un caractère comme la densité du bois, on peut imaginer qu'elle admette un seuil inférieur, lié par exemple à des contraintes anatomiques et/ou mécaniques.

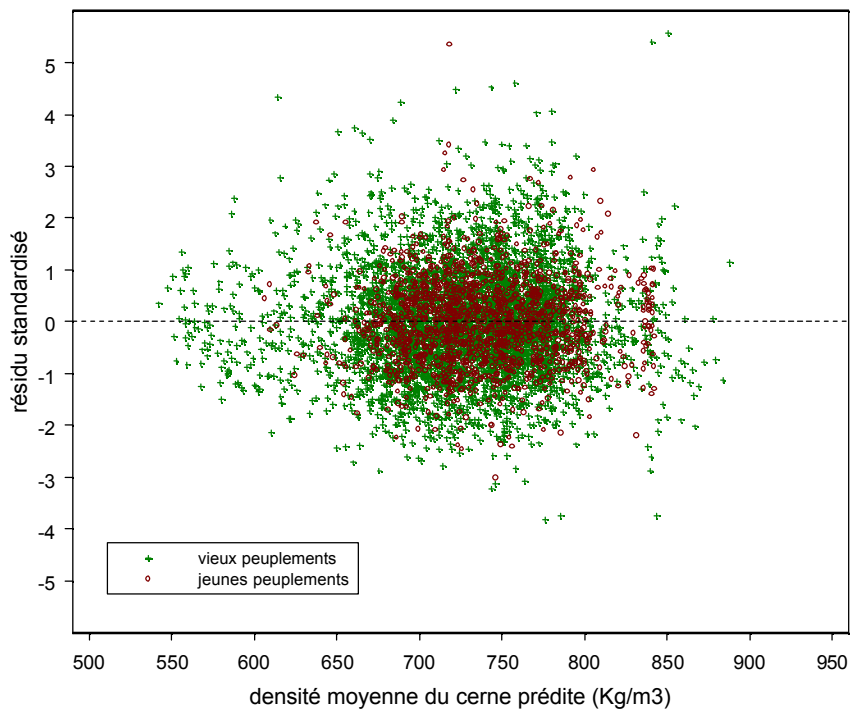


Figure 4.25 Résidus standardisés du modèle M6-SP15 en fonction de la densité moyenne du cerne prédite.

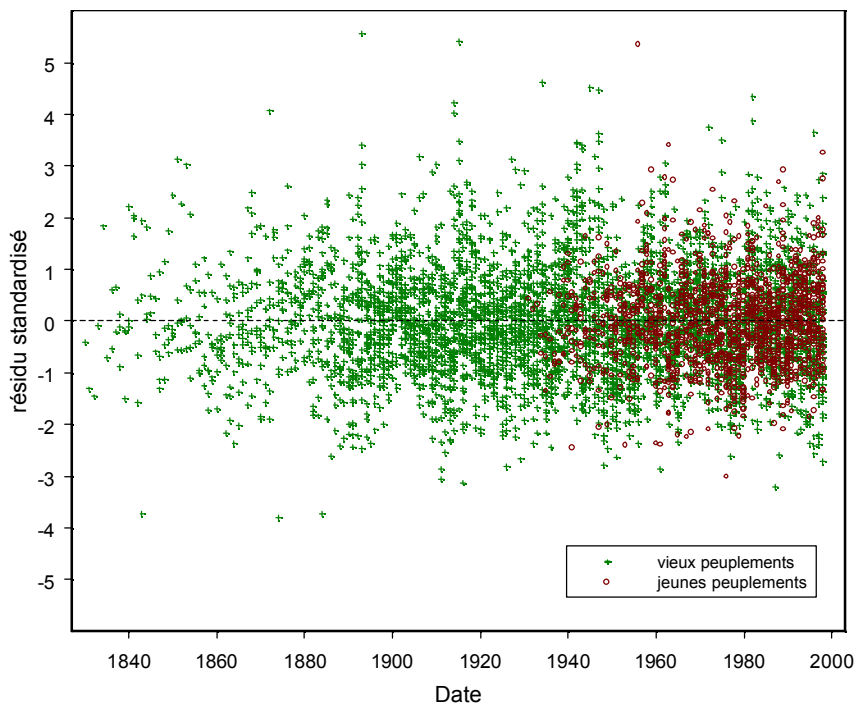


Figure 4.26 Résidus standardisés du modèle M6-SP15 en fonction de la date.

2.2.7 Décomposition de la variation totale de densité

2.2.7.1 Principe

L'objectif est ici de cerner la part de la variation de la densité qui est attribuable aux effets fixes (part de variabilité expliquée) ou aléatoires, et comment elle se décompose entre ces derniers. On s'intéresse aux modèles M5.2-L et M6-SP15.

On rappelle l'expression du modèle de densité :

$$D_{0it} = a_i + b_i \exp[-R_{it}/c] + f_i R_{it} \sqrt{LC_{it}} + g(t) + \varepsilon_{it}$$

où a_i , b_i et f_i sont les réalisations individuelles des paramètres, et $g(t)$ la fonction spline cubique de la date ajustée.

On considère maintenant c comme une constante, ce qui est le cas lorsque le modèle est réajusté dans un cadre linéaire. Pour simplifier la présentation, on suppose que l'effet de la date est linéaire : $g(t) = d t$. Chaque paramètre est décomposé selon ses composantes, fixe et aléatoire. Par exemple : $a = a_0 + a_A$ où a_0 est la composante fixe et a_A la composante aléatoire, ici associée au facteur « arbre », avec $a_A \sim N(0, \sigma_{a,A})$, et de même pour les autres paramètres, à l'exception de d qui n'admet qu'une composante fixe. Ces effets aléatoires admettent par ailleurs des covariances, regroupées dans la matrice de variance-covariance des effets aléatoires (G). L'interprétation des effets aléatoires du paramètre a d'une part, et des paramètres b et f d'autre part, diffère : le premier correspond à un effet pur du facteur aléatoire « arbre » sur la densité, tandis que les autres définissent une interaction entre le facteur « arbre » et les variables quantitatives.

On considère maintenant D_0 comme une variable aléatoire dont la loi de variation est donnée par le modèle, qu'on réécrit sous la forme plus générale :

$$D_0 = {}^t\theta_0 X_0 + {}^t\theta_A X_A + \varepsilon$$

où :

- θ_0 désigne le vecteur des composantes fixes des paramètres du modèle : ${}^t\theta_0 = (a_0, b_0, f_0, d_0)$,
- θ_A celui des composantes aléatoires : ${}^t\theta_A = (a_A, b_A, f_A)$,
- X_0 désigne le vecteur des variables associées aux effets fixes : ${}^tX_0 = (1, \exp[-R/c], R\sqrt{LC}, t)$,
- X_A celui des variables associées aux effets aléatoires : ${}^tX_A = (1, \exp[-R/c], R\sqrt{LC})$
- $\varepsilon \sim N(0, \sigma^2)$

La variation de la variable D_0 selon le modèle se décompose selon la formule suivante (Hervé, 1999) :

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

$$V(D_0) = {}^t\theta_0 V(X_0)\theta_0 + \text{trace}(V(X_A)G) + {}^t\bar{X}_A G \bar{X}_A + \sigma^2$$

où $V(D_0)$ est la variance de la variable D_0 , $V(X_0)$ et $V(X_A)$ sont respectivement les matrices de variance-covariance empiriques des vecteurs de variables X_0 et X_A , G est la matrice de variance-covariance des effets aléatoires des paramètres, \bar{X}_A est le vecteur des moyennes empiriques de X_A , et σ^2 est l'écart-type résiduel du modèle. Pour le calcul, θ_0 , G et σ^2 sont remplacés par leurs estimations, issues de l'ajustement du modèle.

Le premier terme de la décomposition correspond à la part de variation expliquée par les effets fixes. Il ne peut être décomposé plus finement que si $V(X_0)$ est diagonale, ce qui n'est ici pas le cas. Le second s'interprète comme la contribution des interactions du facteur aléatoire (ici le facteur « arbre ») avec les variables quantitatives. Il peut lui-même être décomposé en une somme de contributions associées à chaque variable. Le troisième terme représente la contribution propre du facteur aléatoire. S'ajoute finalement la variance résiduelle du modèle.

2.2.7.2 Décomposition de la variation de densité dans les modèles M5.2-L et M6-SP15

Le calcul de cette décomposition a été implémenté sous S-Plus. Le tableau 4.10 montre la décomposition de la variance pour les modèles M5.2-L et M6-SP15. Ces décompositions sont très similaires. **La plus grande part de la variation (60%) se situe au niveau des effets aléatoires, dont 50% sont attribuables à l'effet arbre pur, c'est à dire liés au seul fait que l'individu considéré change. La proportion de variation expliquée par les effets fixes (équivalent du R^2), approche les 20% avec le modèle M6-SP15, ce qui reste faible.**

Modèle	M5.2-L		M6-SP15	
	[kg/m ³] ²	%	[kg/m ³] ²	%
effets fixes * (R^2)	618	18,9	668	19,3
effets aléatoires	1970	60,2	2137	61,7
effet « arbre » pur	1622	49,6	1746	50,4
interactions	349	10,6	391	11,3
arbre × Exp(-R/c)	286	8,7	331	9,6
arbre × R√LC	62	1,9	60	1,7
variance résiduelle	684	20,9	661	19,1
variation totale	3273	100	3467	100

Tableau 4.10 Décomposition de la variation totale pour les modèles M5.2-L et M6-SP15, exprimée en quantités absolues et en pourcentages. Les parts de variance sont arrondies à l'entier le plus proche. * Prédicteurs de X_0 (voir texte).

2.3 Evolution historique de la densité moyenne du cerne à rayon et largeur de cerne fixés

Sur la figure 4.27, on a représenté l'effet de la date ajusté par le modèle M6-SP15. On y a également superposé les observations, qui ont été transformées de façon à éliminer les effets autres que celui de la date. La structure du modèle étant additive, cette transformation est immédiate. En notant $T(D_{0it})$ la transformation des valeurs de densité, on a ainsi :

$$T(D_{0it}) = D_{0it} - a_i - b_i \exp[-R_{it}/c] - f_i R_{it} \sqrt{LC_{it}}$$

où a_i , b_i et f_i sont les estimations par arbre des paramètres a , b et f .

Les nuages de points des deux générations sont correctement superposés. Les variations de moyen terme sont nettement perceptibles. Sur le XX^e siècle, on voit ressortir les périodes favorables des décennies 1910 et 1940, et les deux dépressions liées aux crises des décennies 1920 et 1930 d'une part, et de celles assez rapprochées des décennies 1950, 1960 et 1970. L'événement des années 1890 apparaît également.

Si on excepte ces variations de moyen terme, la progression de l'effet date paraît assez régulière, comme en atteste l'effet linéaire de la date ajusté dans le modèle M5.2-L, également superposée à cette représentation. L'effet de la date atteint en fin de siècle le niveau de -75 kg/m³ par rapport à 1900. Rapportée au niveau moyen de la densité moyenne du cerne sur l'échantillon (730 kg/m³, tableau 4.6), cette variation représente donc une baisse de l'ordre de 10%, à rayon et largeur de cerne fixés.

Sur la figure 4.28, on a par ailleurs superposé les effets de la date estimés à rayon et à âge cambial constants (M6-SP15 et M6-SP15-2). Elle permet de conclure que le fait de comparer la densité moyenne du cerne à rayon ou âge cambial constant ne modifie pas l'estimation de l'effet date.

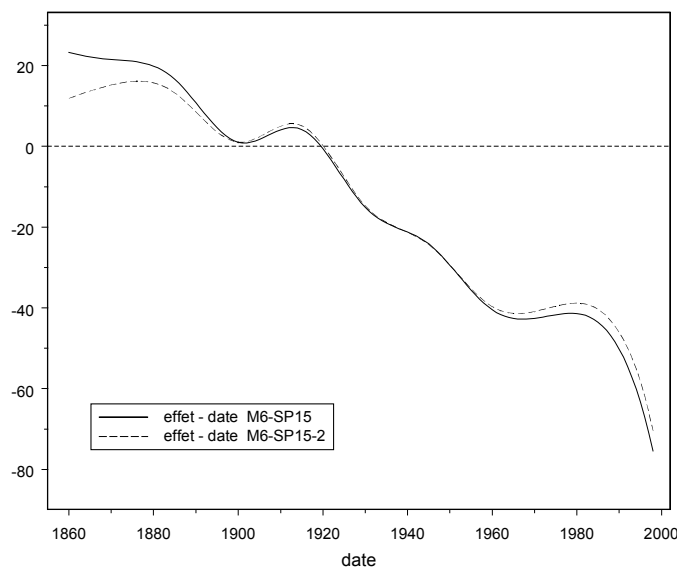


Figure 4.28 Comparaison de l'effet de la date estimé à rayon constant (modèle M6-SP15) ou à âge cambial constant (modèle M6-SP15-2).

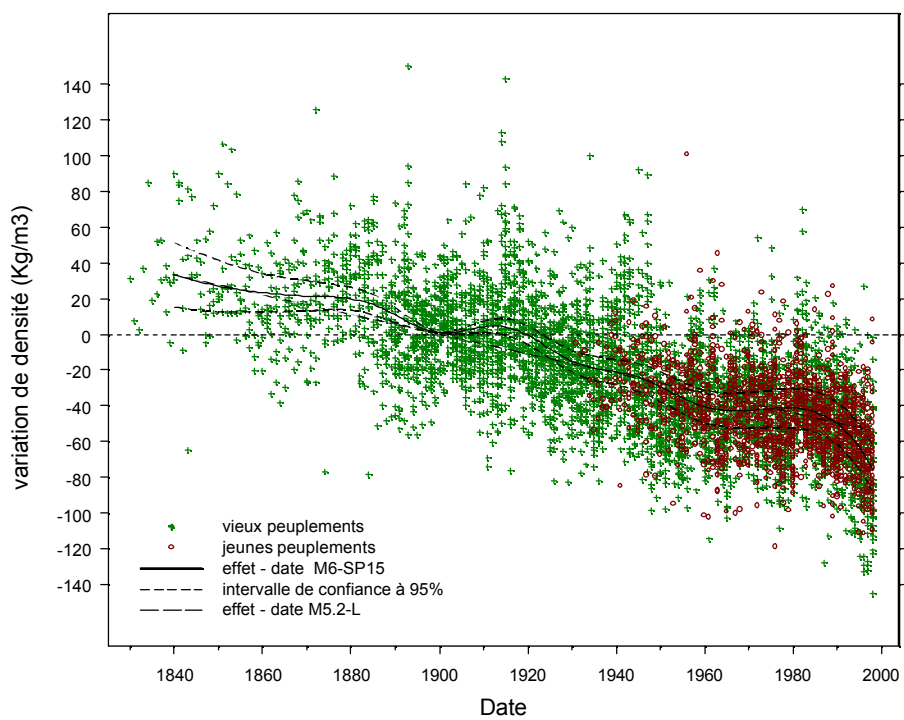


Figure 4.27 Evolution historique de la densité moyenne du cerne (modèle M6-SP15).

Les valeurs de densité ont été transformées selon la procédure indiquée dans le texte. L'intervalle de confiance à 95% pour l'estimation de l'effet date est conditionnel à la date courante (voir annexe 3). L'effet date linéaire estimé dans le modèle M5.2-L a été superposé à la représentation.

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

Nous rappelons à ce stade que cet effet de la date ne doit pas être interprété dans la seule perspective des modifications historiques de l'environnement. Comme exposé dans la partie Méthodologie (paragraphe 1.4.2), l'effet de la duraminisation du bois, dans la mesure où celle-ci existe chez le hêtre, serait de fait totalement confondu dans l'effet de la date, et jouerait de surcroît dans le même sens (les cernes les plus récents n'étant pas duraminisés, donc moins denses).

Les variations historiques de moyen terme qui ont affecté la largeur et la densité du cerne ont ensuite été représentées de façon conjointe. Pour cela, les effets de la date du modèle M7, ajusté sur la croissance radiale (figure 4.8 et tableau 4.1), et du modèle M6-SP15 ont été détendancés en ajustant à chacun un polynôme de degré 3. Leur amplitude verticale a été standardisée par leur écart-type, calculé sur la période 1850-2000. La représentation conjointe de ces fluctuations est donnée sur la figure 4.29.

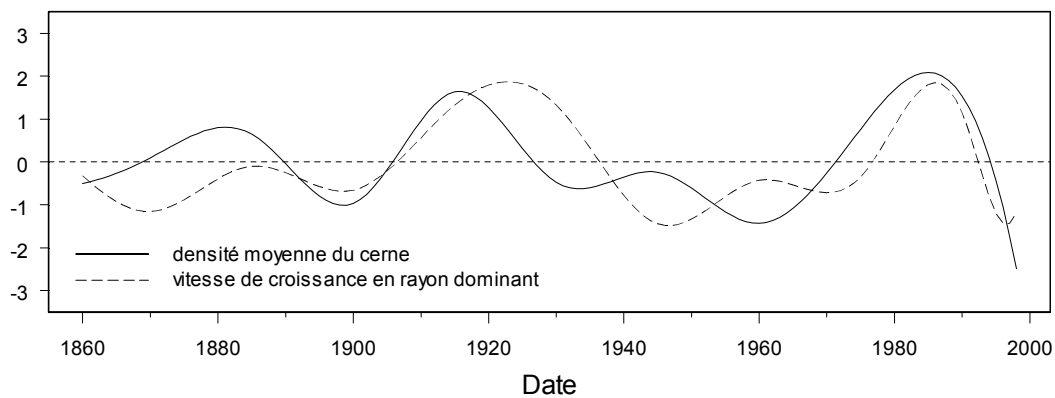


Figure 4.29 Fluctuations historiques de l'accroissement radial annuel et de densité du cerne.

Cette figure confirme le caractère remarquablement synchrone des variations majeures marquant la densité et la largeur du cerne, en particulier pour les fluctuations de forte amplitude dont on peut identifier l'origine vers les décennies 1890, 1910-1920 ou 1980. Entre les années 1940 et 1970, les variations observées, de plus faible ampleur, paraissent moins synchrones.

Nous avons vu au paragraphe 1.4 de la présente partie que les fluctuations historiques de moyen terme de la croissance radiale du hêtre pouvaient être qualitativement expliquées par certains effets climatiques (voir tableau 4.6). Le présent constat incite donc à penser que des facteurs similaires pourraient participer au déterminisme de la densité du bois. Le modèle de densité ajusté fait cependant intervenir la largeur de cerne de l'année courante, ce qui signifie que la part des fluctuations inter-annuelles qui sont communes à la densité et la largeur du cerne, par exemple d'origine climatique, peut déjà en partie être comprise dans cet effet. Pour rendre compte de ce constat, il faut donc invoquer de possibles arrière-effets climatiques de même nature. Cet aspect est examiné au paragraphe suivant.

2.4 Effet des variations dans le temps de facteurs du milieu sur la densité

2.4.1 Principe

L'évolution à long-terme de la densité ayant un caractère plutôt linéaire, cela laisse peu de chance aux descripteurs mis en œuvre jusqu'alors dans ce type d'approche de l'expliquer. Le but de la démarche est plutôt d'essayer de confirmer que le déterminisme climatique de la densité rejoint celui de la croissance radiale. Pour cette raison, des liaisons avec les descripteurs climatiques ont été recherchées sur les résidus standardisés d'un modèle de densité comprenant un effet linéaire de la date, c'est à dire dégagés de la tendance identifiée. Pour éviter qu'une partie des effets climatiques soit par ailleurs absorbée dans l'effet de la largeur de cerne du modèle, cet effet a été supprimé. On a donc considéré les résidus standardisés d'un modèle de densité réajusté pour l'occasion, dont l'expression est la suivante :

$$D_{0\ it} = a_i + b_i \exp [-R_{it} / c] + d t + \varepsilon_{it}$$

On a recherché des corrélations avec les descripteurs annuels puis mensuels du climat. Des arrière-effets relatifs aux deux années précédant la formation du cerne ont de plus été recherchés. Les séries climatiques utilisées sont identiques à celles mises en œuvre lors de l'étude de la croissance radiale :

- les descripteurs annuels sont issus des séries climatiques homogénéisées indiquées au tableau 3.31 : précipitations (P), températures minimales et maximales moyennes annuelles (Tmin et Tmax), leur moyenne (Tmoy), et l'indice de De Martonne annuel (DM),
- à l'échelle mensuelle, on a utilisé les séries non homogénéisées de précipitations et températures moyennes du poste de Nancy-Essey.

Les cernes pour lesquels on ne disposait pas d'information climatique ont été écartés de l'analyse.

2.4.2 Liaisons observées avec les descripteurs du climat

Les corrélations qui sont ressorties comme étant significatives sont généralement très faibles (voir tableau 4.11). Avec l'année courante, on observe une tendance positive avec les précipitations annuelles et l'indice de De Martonne. Aucune liaison n'est observée avec les températures. La corrélation avec les précipitations ressort à nouveau avec les deux années précédant la formation du cerne, mais avec une intensité cette fois plus marquée. Des arrière-effets négatifs des températures moyennes et maximales apparaissent également. Pour chaque descripteur, les corrélations obtenues avec l'année n-1 sont par ailleurs toujours supérieures à celles calculées avec l'année n-2. A cette échelle annuelle, on retrouve les mêmes liaisons que celles mises en évidence sur la croissance radiale (voir tableau 4.5).

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

Descripteur	Tmin	Tmoy	Tmax	P	DM
année courante				0,042	0,044
année n-1		-0,093	-0,115	0,107	0,119
année n-2		-0,073	-0,084	0,081	0,091

Tableau 4.11 Corrélations observées entre résidus standardisés et descripteurs annuels historiques du climat. Les corrélations indiquées sont significatives au seuil de 10^{-3} . Celles indiquées en gras sont significatives au seuil de 10^{-4} ($n > 5300$).

Pour préciser ces influences, les corrélations avec les descripteurs mensuels du climat ont été recherchées, sur l'année courante et les deux années précédentes. Concernant les températures, on ne dispose cette fois que des moyennes mensuelles, et pas des maximales ni des minimales. Ces corrélations sont indiquées au tableau 4.12. Celles obtenues avec l'indice de De Martonne et les précipitations étant semblables, on n'a reporté que ces dernières.

Les corrélations qui ressortent sont à nouveau très faibles. De même qu'on l'a observé au tableau 4.11, on remarque la prépondérance des effets du climat des années précédant la formation du cerne, plutôt que de l'année courante. Concernant l'année courante, des corrélations positives apparaissent avec les précipitations de début de saison de végétation et d'octobre, et la température moyenne de septembre. Les liaisons observées avec les précipitations se transportent à l'année précédente, en s'étendant jusqu'au mois de juillet. On observe à nouveau une liaison avec les précipitations de septembre et octobre. Sur l'année n-2, il ne ressort que des précipitations de saison de végétation. Enfin, une influence négative des températures moyennes se manifeste pendant la saison de végétation des deux années précédant la formation du cerne.

Ces liaisons restent par ailleurs proches des influences respectivement positives et négatives des précipitations et températures estivales, mises en évidence sur la croissance radiale avec l'année courante (voir tableau 4.6).

Mois	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2
P	0,059	0,040						0,058				
P n-1	0,059		0,080	0,073	0,044		0,049	0,111				
P n-2	0,051	0,055	0,075	0,046								
Tmoy					0,035		0,062					
Tmoy n-1		-0,048	-0,063	-0,080	-0,095							
Tmoy n-2		-0,102			-0,056	-0,047						

Tableau 4.12 Corrélations observées entre résidus standardisés et descripteurs historiques du climat à une résolution mensuelle (poste de Nancy-Essey).

Les corrélations indiquées en gras sont significatives au seuil de 10^{-4} . Les autres corrélations le sont au seuil de 10^{-3} .

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

2.4.3 Modèle de régression

Les effets mis en évidence ont été introduits simultanément dans un modèle de régression, en testant les effets ou sommes d'effets mensuels suivants (les mois sont désignés par leur rang dans l'année :

- P3-4, P10,
- P5-7_{n-1} ou P3-7_{n-1}, P10_{n-1} ou P9-10_{n-1}
- P3-6_{n-2}
- Tmoy7, Tmoy9
- Tmoy4-7_{n-1}, Tm6-7_{n-1}
- Tm4_{n-2}, Tm7_{n-2} ou Tm7-8_{n-2}, Tm4-8_{n-2}

Sur l'échantillon dont on dispose, les corrélations entre ces différents descripteurs restent faibles. Le modèle a été construit progressivement, en introduisant d'abord les effets climatiques de l'année courante, puis les arrières effets des années n-1 et n-2. Quand les descripteurs candidats étaient redondants, on a retenu celui aboutissant à l'écart-type résiduel le plus faible. Enfin, les températures maximales annuelles ont été introduites en complément des moyennes saisonnières si elles étaient significatives. Les caractéristiques du modèle sont indiquées au tableau 4.13.

Paramètre	Estimation
Ordonnée à l'origine	0,4683 (p = 0,2)
P3-4	0,0016 (p < 10 ⁻⁴)
P10	0,0011 (p = 8 10 ⁻⁴)
P3-7 _{n-1}	0,0011 (p < 10 ⁻⁴)
P9-10 _{n-1}	0,0021 (p < 10 ⁻⁴)
P3-6 _{n-2}	0,0013 (p < 10 ⁻⁴)
Tmoy9	0,0262 (p = 0,007)
Tmoy6-7 _{n-1}	-0,0177 (p = 0,005)
Tmax _{n-1}	-0,0497 (p = 4 10 ⁻⁴)
Tmoy4-8 _{n-2}	-0,0080 (p < 0,01)

n = 5267, σ = 0,95, R² = 0,057

Tableau 4.13 Régression des résidus standardisés sur les descripteurs climatiques mensuels et annuels.

Ce modèle conduit à conserver l'ensemble des influences détectées, qui comprend pour résumer : un effet positif des précipitations de première partie et de fin de saison de végétation des années courante et antérieures, un effet positif des températures de septembre de l'année courante, un effet négatif des températures de saison de végétation des années antérieures.

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

La faible intensité des effets mis en évidence conduit à un coefficient de détermination plus que modeste, qui atteint à peine 6%.

Pour terminer, on a représenté sur la figure 4.30 ci-après les prédictions de ce modèle en fonction de la date, à confronter aux figures 4.23 ou 4.27.

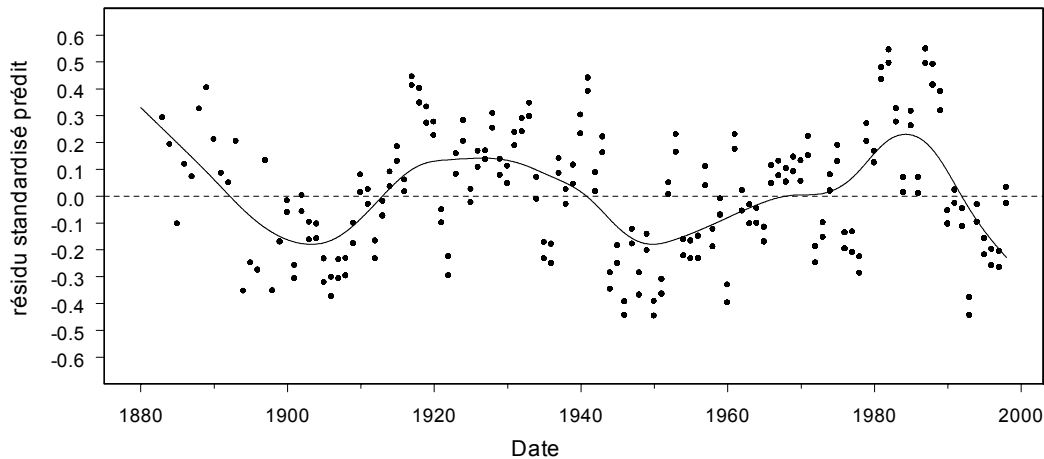


Figure 4.30 Prédictions des résidus standardisés à partir des descripteurs mensuels et annuels du climat (voir texte et tableau 4.12). Les prédictions ont été lissées par une fonction spline cubique.

Le modèle climatique permet de reproduire à grands traits la structuration historique perçue sur les résidus de la figure 4.23. Au plan de leur intensité, les événements situés de part et d'autre de 1900, de la fin de la décennie 1940 et de la décennie 1990 ressortent particulièrement, de même que les épisodes favorables et relativement brefs du voisinage des décennies 1910, 1930 et 1980.

Si le modèle climatique n'explique qu'une faible part de la variabilité des résidus modélisés, on peut donc accorder un degré de confiance raisonnable à l'hypothèse climatique pour rendre compte des fluctuations non tendanciennes de la densité moyenne du cerne.

2.5 Discussion

Comme l'analyse de la densité du bois présente une spécificité propre par rapport à l'analyse de la croissance, la discussion qui lui est relative est abordée à la suite. On discute les différents effets identifiés dans le modèle de densité moyenne du cerne, et l'importance de la variabilité de ce caractère entre individus.

2.5.1 Effets fixes du modèle

2.5.1.1 Effet de la largeur de cerne

Un effet positif significatif de la largeur de cerne sur la densité a été mis en évidence. Cet effet augmente avec le rayon de l'arbre. Un tel effet du rayon sur la relation largeur - densité du cerne a été mis en évidence sur le Douglas par Rozenberg *et al.* (2001). En supposant un rayon d'un ordre de grandeur de 200 mm (il est de 400 mm au maximum dans notre échantillon), la variation de densité induite par le doublement d'une largeur de cerne (notée LC) vaut environ $18,5 \sqrt{LC}$

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

kg/m³ dans le modèle final (M6-SP15), soit 23 kg/m³ avec une largeur de cerne initiale de 1,5 mm. Cet ordre de grandeur est plus faible que celui mis en évidence chez le chêne sessile, ce qui paraît cohérent avec la nature respective de leur bois, à pores diffus et à zone initiale poreuse. Le modèle de Guilley *et al.* (1999) suggère ainsi qu'un même doublement de la largeur de cerne, s'écrivant pour une largeur initiale LC : 46 LC kg/m³, conduit à une différence de 70 kg/m³.

La littérature n'est pas unanime quant à l'existence d'un tel effet chez le hêtre. Les premières études corrélatives où on considérait des mesures de gravimétriques de densité sur des échantillons de bois sur quelques cernes ne l'ont pas détecté (Polge, 1973 ; Keller *et al.*, 1976, dans les hêtraies du Nord-Est du pays). Nepveu (1981a) a identifié une faible corrélation positive. Récemment, Bouriaud *et al.* (2004) ont conclu à l'absence d'un tel effet. Dans cette dernière étude, l'échantillon se compose cependant de jeunes arbres (45 à 70 ans) aux accroissements élevés (2,9 mm de largeur de cerne en moyenne contre 2,2 mm dans notre échantillon, voir tableau 4.7). Or les figures 4.15 et 4.22 suggèrent que l'effet de la largeur de cerne serait fortement atténué au delà de 3 mm, rendant sa perception difficile. Une seconde difficulté tient à la variabilité qu'on observe entre individus (figure 4.18). Ce même phénomène est également rapporté par Nepveu dans l'étude citée plus haut. Il pourrait être dans ce cas à l'origine de l'affaiblissement de la corrélation étudiée. Enfin, quelques travaux menés sur l'anatomie du bois de hêtre apportent des éléments en faveur d'un effet de la largeur de cerne : Süß et Müller-Stoll (1970, cités par Torelli, 1994, référence non explicitée) et Gasson (1987) rapportent une diminution du diamètre et de la proportion des vaisseaux conducteurs avec la largeur de cerne, tandis que la proportion des fibres augmente. Sass et Eckstein (1995) observent que le nombre de vaisseaux par unité de surface est constant, mais les vaisseaux de gros diamètre disparaissent en revanche dans la partie finale du cerne.

2.5.1.2 Effet du stade de développement

L'effet simple du stade de développement a été pris en compte par une fonction exponentielle décroissante du rayon. Le modèle a été établi pour des cernes d'âge supérieur à 20 ans, âge auquel le rayon moyen des arbres de notre échantillon est de 4,7 cm. Dans le tableau 4.14, on a indiqué, relativement à ce stade, l'intensité de cet effet.

Rayon (cm)	10	20	30	40
Effet sur la densité du cerne (kg/m ³)	-27,6	-58,2	-73,2	-80,5

Tableau 4.14 Effet du rayon sur la densité moyenne du cerne

Pour un diamètre de 60 cm, voisin du diamètre d'exploitabilité, il se traduit donc par une baisse d'environ 10% relativement à la densité de cerne moyenne de notre échantillon (730 kg/m³).

Bouriaud *et al.* (2004) ont également identifié un tel effet. Dans le modèle proposé, il est représenté par un effet linéaire de l'âge, estimé à environ -1 kg/m³/an. La comparaison avec notre estimation n'est pas immédiate, puisque au delà de la différence de variable, les arbres de

l'étude de Bouriaud *et al.* ont entre 45 et 70 ans (âge moyen de 57 ans), pour des rayons allant de 13 à 19 cm. Dans le présent jeu de données, les arbres dont l'âge est compris entre 45 et 70 ans (âge moyen 58 ans) ont un rayon moyen de 13,2 cm, pour des valeurs comprises entre 11,5 cm et 23 cm. Avec notre modèle, l'effet du rayon entre 21 et 58 ans est de $-47,7 \text{ kg/m}^3$, soit finalement un ordre de grandeur fort voisin de $-1,25 \text{ kg/m}^3/\text{an}$.

La littérature est plutôt consensuelle sur cet effet du stade de développement chez le hêtre. Il a ainsi été observé par Keller *et al.* (1976) sur 120 peuplements du Nord-Est, sous la forme d'une corrélation négative entre le diamètre des tiges et l'infradensité mesurée dans les derniers 5 cm, à raison de 30 arbres par peuplement. Dans certaines placettes, la corrélation était positive, et correspond peut-être à la liaison positive observée sur certains arbres de l'échantillon (figure 4.18). Sur la base d'une comparaison de valeurs de microdensité entre des cernes de cœur et proches de l'écorce, Nepveu (1981a) rapporte le même effet négatif de l'âge, et mentionne l'effet possible du processus de duraminisation, qui tendrait à faire augmenter la densité des cernes proches de la moelle. Plus récemment, Govorčín *et al.* (1998) ont trouvé un effet négatif de l'âge, dont la forme est également convexe. Son ordre de grandeur de $-1,3 \text{ kg/m}^3/\text{an}$ est proche de celui de Bouriaud *et al.* et du nôtre.

Sur le plan anatomique, un élément d'interprétation pourrait être apporté par Gasson (1987), qui observe une augmentation du diamètre des vaisseaux jusqu'à plus de 80 ans chez le hêtre.

2.5.1.3 Effet de la date

La relation positive mise en évidence dans le modèle entre largeur et densité du cerne impliquerait, si elle demeurait stable au cours du temps, que la dérive historique qui a affecté la croissance radiale au siècle passé (paragraphe 1.) devrait se propager à la densité du bois. Cette augmentation « mécanique » de la densité se traduirait par conséquent par une augmentation de la productivité en biomasse encore plus élevée. Cela ne semble pas réaliste, et n'est en fait pas observé. Comparée sur la même classe d'âge des deux générations de l'échantillon, la densité ne semble d'ailleurs pas avoir connu de hausse, mais plutôt une faible baisse (figure 4.14). Par conséquent, il faut peut-être interpréter l'effet de la date estimé dans le modèle comme une « régulation négative » qui s'est exercée sur la relation largeur de cerne - densité, simultanément à l'augmentation de la vitesse de croissance radiale.

L'effet de la date a été estimé à un niveau de $-0,55 \text{ kg/m}^3/\text{an}$ (modèle M5.2-L, effet date linéaire). En tenant compte de la forte inflexion de la dernière décennie, la baisse est de -76 kg/m^3 sur le siècle (modèle M6-SP15, effet date décrit par une spline cubique). Ce résultat signifie qu'à largeur de cerne constante, la densité du cerne a diminué, en d'autres termes que le modèle donnant la densité du bois de hêtre en fonction de la croissance radiale est affecté par un effet « date ».

S'agissant de densité du bois, l'interprétation de cet effet doit être conduite avec prudence. Une fois formés, les cernes sont progressivement soumis au processus de duraminisation, dont une des conséquences est de faire augmenter la densité du cerne (les vaisseaux étant alors obstrués par des éléments solubles et insolubles). Mais de fait, cet effet est totalement confondu, dans l'effet date, avec la dérive historique que l'on cherche à mettre en évidence (confusion de la date et de

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

l'âge depuis le cambium). L'effet finalement détecté étant négatif, les deux processus joueraient de surcroît dans le même sens. **Il est donc possible que la dérive que nous recherchions soit amplifiée par un effet de la duraminisation.**

On pourrait aussi se demander si l'interaction détectée entre effets du rayon et de la largeur de cerne n'est pas en partie explicable par cet effet. Nous avons observé au paragraphe 2.2.4.2 que l'effet de la largeur de cerne paraissait plus prononcé pour des valeurs de rayon élevées, essentiellement du fait des faibles densités des cernes de largeur inférieure à 2 mm. A des rayons élevés, il s'agit donc de cernes formés récemment. Or, nous avons aussi indiqué que l'effet de la largeur de cerne pourrait s'expliquer par une diminution progressive du diamètre et/ou de la proportion de vaisseaux du xylème au cours de la formation du cerne. La plus faible densité dans les cernes étroits serait liée à ce qu'une proportion plus grande de leur volume est occupée par ces vaisseaux. **Ces cernes sont donc précisément ceux dont la densité est susceptible d'augmenter le plus fortement au cours du temps, des suites d'un phénomène de duraminisation, qui repose sur l'obstruction des vaisseaux par des composés solubles et insolubles. C'est ce qui pourrait expliquer que les cernes inférieurs à 2 mm, mais correspondant à de faibles rayons, donc plus anciens, présentent des valeurs de densité plus élevées.**

Le processus de duraminisation semble toutefois atténué chez le hêtre. Un premier indice est que l'aubier et le duramen ne se distinguent visuellement pas l'un de l'autre. De façon plus probante, les tests chimiques réalisés par Bartelink (1997) sur son échantillon de jeunes hêtres (d'un âge de 60 ans au maximum) pour distinguer aubier et duramen, se sont révélés négatifs. Les travaux de physiologie de Nečesaný (1958) montrent nettement que le parenchyme ne connaît pas de diminution de vitalité avant 50-70 ans. Ces résultats sont cohérents avec les observations rapportées par Hillis (1987), selon lesquelles le duramen ne se formerait qu'au delà de 80-100 ans chez le hêtre, et parfois jusqu'à 120-150 ans (Nečesaný, même référence). Les mesures réalisées par Schäfer *et al.* (2000) montrent encore que, si la moitié du flux de sève s'effectue dans les 2 cm extérieurs du xylème, l'autre moitié du flux se répartit de façon réduite mais constante dans l'intérieur du xylème jusqu'à la moelle. Un même résultat était déjà rapporté par Möller et Müller (1938, cité par Hillis, 1987), d'après leurs analyses sur des rondelles de hêtres de 40 cm de diamètre. La distinction des deux types de bois est donc également délicate sur le plan fonctionnel. D'autre part, l'influence de ce processus a été quantifiée chez le chêne, l'aubier étant moins dense d'environ 40 kg/m³ que le duramen (pour des cernes de même largeur et d'âge voisin, résultat obtenu par Klumpers, 1994). Cet effet semble se cantonner à l'aubier, sans variation additionnelle de densité interne au duramen et attribuable aux variations d'extraits présents dans les vaisseaux (Peng *et al.*, 1991, cités par Guilley et Nepveu, 2003, Klumpers, 1994). Ce chiffre de 40 kg/m³, qu'on imagine mal pouvoir être dépassé voire même atteint chez le hêtre, conforte par ailleurs l'idée que l'effet de la date ne pourrait être attribuable en totalité à la duraminisation.

Dans la phase d'élaboration du modèle, nous avons par ailleurs suggéré et vérifié que le choix d'une forme inadaptée pour le stade de développement, en l'occurrence un effet simplement linéaire, pouvait conduire à une sous-estimation de l'effet date. Lors de l'introduction d'une

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

courbure dans l'effet du rayon, l'effet date a doublé. Dans leur très grande majorité, les études publiées sur la modélisation de la densité du bois ont recours à un effet linéaire de l'âge (voir par exemple la revue bibliographique faite par Guilley, 2000, sur le chêne). Il est donc essentiel de porter une attention particulière à la forme de l'effet du vieillissement si l'on veut estimer correctement un effet de la date.

Les deux éléments évoqués – duraminisation et forme de l'effet vieillissement – confèrent donc un caractère de maximum à notre estimation de l'effet date. Son niveau est assez semblable à celui rapporté par Bergès *et al.* (2000) sur le chêne sessile dans le Nord de la France, avec une baisse rapportée de 5% entre 1891 et 1981. Selon cet auteur, la relation densité moyenne - largeur de cerne a conservé une forme semblable par le passé (pas d'interaction date - largeur de cerne) ; en l'absence d'interaction date - age cambial, la densité a donc bien connu une inflexion d'ensemble de son niveau.

Pour avoir une idée de l'évolution historique de la densité du cerne au cours du siècle dernier, il faut tenir compte de la tendance à l'augmentation de l'accroissement radial, simultanément à la baisse de densité constatée à accroissement constant. On peut donc combiner les deux tendances, identifiées sur la croissance radiale et ici sur la densité du même échantillon. On s'intéresse à la densité moyenne du cerne formé à la date courante, à taille de l'arbre constante. En reprenant les notations du modèle de densité, la variation de densité relativement à un environnement stationnaire (et sans effet éventuel de la duraminisation) s'écrit alors :

$$\Delta D_0 = D_{0,date} - D_0 = g_{D_0}(\text{date}) + f R_0 (\sqrt{LC_{0,date}} - \sqrt{LC_0})$$

où $D_{0,date}$ désigne par hypothèse la densité des arbres dominants soumise à des modifications historiques, $g_{D_0}(\text{date})$ correspond à l'effet de la date estimé avec le modèle de densité, $LC_{0,date}$ et LC_0 sont les largeurs de cerne avec et sans évolution historique sur la croissance radiale, et R est le rayon de l'arbre, maintenu constant. L'accroissement radial est déterminé par la taille de l'arbre, et on introduit alors le modèle d'accroissement radial de la section précédente :

$$LC_{0,date} = BP1(R_0) \cdot g_{R_0}(\text{date})$$

où BP1 est l'équation de croissance qui a été utilisée pour décrire l'effet du stade de développement sur l'accroissement radial, et $g_{R_0}(\text{date})$ est l'effet de la date estimé conjointement. On a donc :

$$\Delta D_0 = g_{D_0}(\text{date}) + f R_0 \sqrt{BP1(R_0)} (\sqrt{g_{R_0}(\text{date})} - 1)$$

Cette quantité représente la variation de densité que l'on peut attendre dans le cerne courant à une date donnée, par rapport à 1900, connaissant la taille de l'arbre (et donc aussi la largeur de ce cerne hors changements historiques). Elle a été calculée à la fois avec un effet linéaire et une fonction spline cubique de la date (modèles M5.2-L et M6-SP15 pour la densité, modèles M5 et M7 pour la croissance radiale), avec un rayon variant de 5 à 40 cm. Les surfaces de réponse de la densité en fonction de la date et du rayon sont présentées sur la figure 4.31. Dans la situation où les deux effets de la date sont linéaires, la variation sur le siècle a une allure quasiment linéaire à

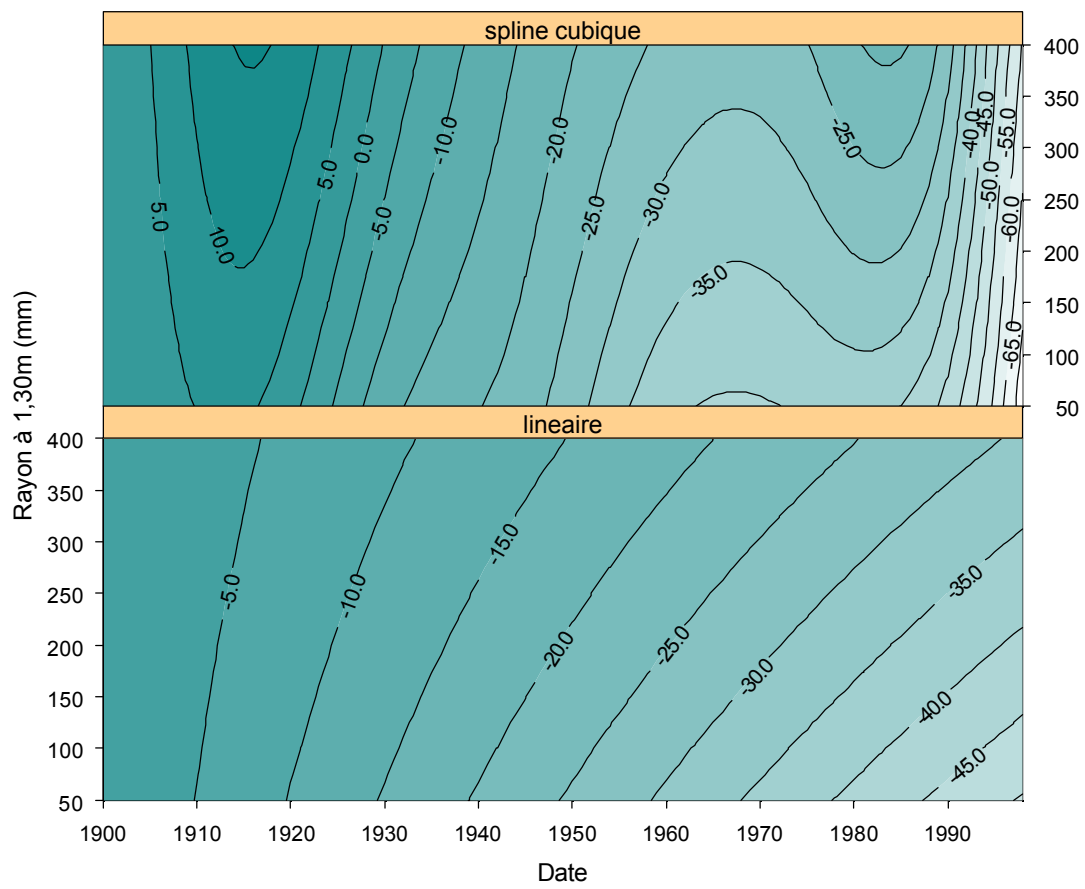


Figure 4.31 Variation historique de la densité moyenne du cerne courant à rayon fixé par rapport à l'année 1900. Le rayon a été autorisé à varier dans l'intervalle [5 cm ; 40 cm]

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

rayon fixé, et s'étend de -50 kg/m^3 pour un rayon de 5 cm à -31 kg/m^3 pour un rayon de 40 cm. **L'effet de l'augmentation de la vitesse de croissance radiale sur la densité est donc très modéré pour des rayons faibles et prend de l'importance quand le rayon augmente** (la tendance est presque réduite de moitié pour un rayon de 40 cm). **Toutefois, il ne compense pas la tendance négative estimée sur la densité.** Exprimée relativement à densité moyenne de notre échantillon, la variation séculaire de densité représente une baisse allant de -4% à -7% . Quand l'effet de la date est représenté par une spline, nous avons observé que les fluctuations historiques de la densité étaient synchrones de celles des accroissements radiaux. Il en ressort que la combinaison des deux tendances va dans le sens d'une accentuation de ces variations. La baisse de densité sur le siècle est dans ce cas de -73 kg/m^3 pour un rayon de 5 cm à -60 kg/m^3 pour un rayon de 40 cm, soit une baisse relative plus importante de $-8,2$ à -10% . Il faut de plus remarquer que cette variation est positive vers les années 1910-1915, et admet des valeurs de $+5$ à $+15 \text{ kg/m}^3$ à ces dates. La baisse de la décennie 1990 est à considérer avec prudence cependant : un éventuel effet « aubier », tel que celui que nous évoquons plus haut chez le chêne, n'est pas non plus impossible. Il serait alors compris dans l'effet récent de la date.

Malgré la forte évolution du rythme de la croissance, la densité du hêtre, affectée par une faible diminution, est restée relativement stable au cours du siècle. En conséquence, l'évolution de la productivité en biomasse des hêtraies du Nord-Est français a pu suivre d'assez près celle de la productivité en volume si on suppose que le présent résultat s'applique également aux autres statuts sociaux du peuplement. La densité du bois étant un des critères de mesure de la qualité du matériau, ce constat constitue aussi un premier indice selon lequel les changements de l'environnement ayant eu lieu au siècle dernier n'ont pas spécialement modifié le matériau. La faible diminution constatée incite toutefois à la prudence et gagnerait à être précisée : est-elle le signe d'un effet de duraminisation, encore hypothétique chez le hêtre, où a-t-on affaire à de véritables modifications anatomiques (effet « d'éponge ») ? Un même phénomène de diminution de la densité a été mis en évidence à l'échelle mondiale (latitudes élevées de l'ensemble de l'hémisphère Nord sur des résineux) par Briffa *et al.* (1998). La période concernée est cependant plus restreinte, et correspond pour cette étude à la seconde moitié du XX^e siècle. Conkey (1988) fait le même constat sur des épicéas aux Etats-Unis. Dans leur étude sur le chêne sessile, Bergès *et al.* (2000) relatent quant à eux de rares travaux expérimentaux visant à démontrer l'effet de changements de l'environnement sur la densité du bois, mais sans résultats univoques.

Pour cerner l'origine de cette évolution, il pourrait être intéressant de retourner aux profils primitifs de microdensité de chaque cerne, constitués de mesures à raison d'une tous les 25 micromètres, afin de les segmenter et essayer de repérer si la densité est affectée de façon homogène dans tout le cerne, ou au contraire si certaines zones particulières témoignent d'une évolution dans le temps.

2.5.2 Part de variation aléatoire et variabilité de la densité entre arbres

Le pourcentage de variabilité expliquée par les effets fixes du modèle – environ 20% – reste très faible, les effets aléatoires au niveau arbre représentant 60% de cette variabilité. Bouriaud *et al.*

IV. Évolution d'indicateurs complémentaires de la productivité du hêtre

(2004) annoncent un R^2 similaire sur le hêtre, allant de 10% jusqu'à 15% quand les facteurs climatiques sont introduits, mais la contribution des effets aléatoires n'excède pas 45%. La capacité de prédiction de la densité moyenne du cerne de hêtre au moyen des caractères de la croissance reste bien inférieure à celle que l'on peut atteindre chez le chêne sessile : Guilley *et al.* (1999) font état d'un R^2 de 45%, la part de variabilité due à l'effet « arbre » étant de 25%.

Ce fort effet individuel sur la densité est usuellement attribué à l'existence d'une variabilité génétique. Chez les espèces ligneuses, les valeurs d'héritabilité sont couramment plus élevées pour des caractères liés à la structure de l'arbre qu'à sa vigueur (hauteur, diamètre). La densité du bois est en particulier le caractère dont l'héritabilité présente systématiquement les valeurs les plus élevées, et souvent supérieures à 50%, quelle que soit l'espèce (Kremer *et al.*, 1994). Dans une étude consacrée à l'examen de cette hypothèse sur le Douglas, Rozenberg *et al.* (2001) ont obtenu une augmentation significative de la part de variance expliquée par le modèle en y introduisant explicitement le facteur génétique, sous forme pure et en interaction avec les variables de croissance. Cet effet concernait trois niveaux de parenté génétique différents : la provenance, la fratrie (descendants maternels de parent mâle de même provenance) et le clone, avec un gain sur le R^2 allant respectivement de 6% avec un effet « provenance » jusqu'à 33% dans le cas d'un effet « clone ». Au cours du travail, un effet « placette » aléatoire a également été testé pour mettre en évidence une éventuelle proximité entre individus issus du même peuplement, et en maintenant un effet « arbre » (essai non rapporté). L'essentiel de la variabilité est cependant demeuré au niveau « arbre », ce qui rejoint les résultats de Le Moguedec *et al.* (2002) sur le chêne sessile.

Résumé des principaux résultats

La croissance radiale de la strate dominante des hêtraies du Nord-Est a connu une évolution positive au siècle dernier, dont la chronique concorde avec celle mise en évidence sur la croissance en hauteur dominante, avec des crises de croissance climatiques semblables au plan historique. Cette évolution atteint un niveau voisin de +50% en fin de siècle. Au cours des dernières décennies, on observe une différenciation du rythme de croissance entre vieux et jeunes peuplements, en faveur de ces derniers, suggérant qu'ils ont pu être l'objet d'une intensification récente de leur gestion.

Dans le contexte de ces évolutions, la densité du bois de hêtre est restée relativement stable. On observe une diminution de l'ordre de 5% sur le siècle, mais qui pourrait être attribuable à un effet de la duraminisation du bois au cours du temps. Les fluctuations de moyen terme de la densité sont synchrones avec celles observées sur la croissance radiale, fait qui est attribué à un déterminisme climatique proche.

Combinés avec ceux de la partie précédente, ces résultats accréditent l'idée qu'une évolution d'un ordre de +50% sur le siècle s'applique à la productivité en biomasse des hêtraies du Nord-Est.

V. Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

1. Présentation des échantillons	225
1.1 Caractéristiques générales des échantillons	226
1.2 Caractérisation climatique des échantillons	230
1.3 Caractérisation pédologique et nutritive des échantillons	231
1.4 Vérification de la qualité des appariements	233
1.4.1 Vérifications ponctuelles	233
1.4.2 Vérification systématique des appariements dans le secteur Nord-Est	234
2. Présentation et analyse des données de croissance en hauteur dominante	235
2.1 Allure des courbes de croissance et variabilité inter-régionale	235
2.2 Comparaison des courbes entre générations	243
2.2.1 Evolution de la vitesse de croissance	243
2.2.2 Anomalies de croissance des vieux peuplements	243
2.3 Essai d'interprétation de la morphologie des courbes de croissance des vieux peuplements	245
2.3.1 Notion de « futaie sur souches », identification <i>in situ</i>	245
2.3.2 Analyse bibliographique	246
2.3.2.1 Aptitude du chêne à rejeter de souche, régimes d'aménagement des forêts en taillis simples ou composés	246
2.3.2.2 Régénération des futaies feuillues	247
2.3.2.3 Conversion des taillis sous futaie en futaie feuillue	249
2.3.2.4 Compatibilité historique	253
2.3.3 Eléments d'interprétation du fléchissement de courbes de croissance de peuplements sur souches	254
2.3.3.1 Eléments généraux	254
2.3.3.2 Eléments relatifs au Nord-Est du pays	255
2.3.3.3 Variabilité inter-régionale de la forme des courbes	256
2.3.4 Tentative d'identification de l'origine des peuplements	257
2.4 Conséquences pour la modélisation de la croissance, identification des peuplements sur souches	257
2.4.1 Conséquences pour la modélisation	257
2.4.2 Repérage d'après la croissance en hauteur dominante	258
2.4.3 Utilisation du facteur d'élancement de la strate dominante	258

3. Définition et adaptation du cadre de modélisation de la croissance en hauteur dominante	267
3.1 Accroissements retenus pour la modélisation	267
3.2 Prise en compte d'un effet « souche », structure générale du modèle de croissance	270
3.2.1 Hypothèses adoptées	270
3.2.2 Modélisation de l'effet « souche »	271
3.2.2.1 Intervention de l'effet « souche » dans le modèle de croissance	271
3.2.2.2 Forme fonctionnelle	271
3.2.2.3 Localisation, nature et ajustement des paramètres p_s et H_0s	273
3.3 Equations de croissance	275
3.3.1 Allure des courbes et évolution de la croissance	275
3.3.2 Equations testées	276
3.4 Relation entre effet « souche » et effet « date »	278
3.5 Procédure d'ajustement, intégration numérique du modèle	281
4. Ajustements réalisés et résultats, évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante	282
4.1 Démarche générale	282
4.2 Ajustement des équations de croissance à l'ensemble du jeu de données	282
4.3 Ajustements par secteur	284
4.3.1 Premiers ajustements, variabilité locale de la forme des courbes	284
4.3.2 Introduction de l'effet souche	286
4.3.3 Introduction d'un effet de la date	287
4.3.4 Modélisation de la variance et modèle final	291
4.3.5 Allure et niveau de l'évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante	298
4.3.5.1 Représentation de l'évolution de vitesse de croissance en hauteur dominante	298
4.3.5.2 Examen des séries climatiques	303
4.3.5.3 Comparaison inter-régionale des tendances	306
4.3.5.4 Comparaison avec les tendances observées sur le hêtre	307
4.3.5.5 Effet du modèle de croissance et de l'introduction de l'effet souche sur l'estimation de la tendance	307
5. Etude de la relation entre croissance et facteurs du milieu	310
5.1 Variabilité du paramètre R – relation avec les descripteurs du milieu	310
5.1.1 Ajustement du modèle BP2 sur les jeunes peuplements	310
5.1.2 Liaisons observées par secteur	312
5.1.3 Liaisons observées sur l'ensemble de l'échantillon	313
5.2 Effet des variations dans le temps de facteurs du milieu sur la croissance	318

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

5.2.1	Démarche	318
5.2.2	Rôle possible du climat dans l'évolution constatée de la productivité	319
5.2.3	Recherche de liaisons entre descripteurs et résidus des modèles de croissance	320
5.3	Relation croissance – milieu : synthèse	325
6.	Eléments d'analyse de la croissance radiale dominante – conséquences	327
6.1	Mise en évidence d'une évolution positive de la vitesse de croissance radiale	327
6.2	Relation avec l'évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante	327
	Résumé des principaux résultats	332

1. Présentation des échantillons

1.1 Caractéristiques générales des échantillons

Un ensemble de 39 couples a été constitué, dont la localisation et l'âge des peuplements sont indiqués par secteur dans les tableaux 5.1 à 5.4. Ils sont également cartographiés sur la figure 5.1. De nouveaux massifs sont venus compléter la base d'échantillonnage de chaque secteur, dont l'extension est maintenant plus satisfaisante, et repose au minimum sur 4 massifs. Dans le val de Loire, les nouveaux massifs échantillonnés (Blois, Russy et Boulogne) se positionnent avantageusement par rapport à la ressource (voir figure 2.3). Excepté dans le secteur Lorraine-Alsace (qu'on désignera parfois par secteur Nord-Est puisqu'il n'y a pas d'ambiguïté), ces ensembles restent relativement compacts, au regard de ce qu'ils étaient pour le hêtre, et sont homogènes au plan géomorphologique. Le Nord-Est est défini par un premier ensemble de peuplements situés sur le plateau Lorrain, et un second dans les Vosges du Nord. Un dernier couple, en forêt de Haguenau, se situe dans la plaine d'Alsace.

L'appariement de vieux peuplements de 1993, dont il avait été envisagé qu'il concerne la moitié de l'effectif, a été plus restreint que prévu (peuplements dont l'âge est désigné par une astérisque dans les tableaux 5.1 à 5.4). Dans l'Allier, l'objectif de 10 couples n'a pu être atteint, car il s'est avéré qu'un couple candidat, établi en forêt de Dreuille, comportait un peuplement formé d'un mélange de chêne sessile et pédonculé. La petite taille de ce massif n'a pas permis de le remplacer par un autre couple.

Du point de vue de la structure en âge de l'échantillon, l'écart d'âge entre générations, de l'ordre de 75 ans en moyenne, est remarquablement proche entre secteurs. Il correspond à des âges moyens un peu différents cependant, les peuplements étant plus jeunes dans le Perche et le Nord-Est que dans le val de Loire et l'Allier. L'âge moyen des jeunes peuplements est ainsi compris entre 70 ans dans le Nord-Est et un peu moins de 100 ans dans l'Allier. Les vieux peuplements ne dépassent pas 170 ans en moyenne, avec des âges extrêmes autour de 200 ans en 1993 dans l'Allier et le val de Loire. A trois exceptions près, l'écart d'âge intra-couple est toujours supérieur à 50 ans (deux couples en forêts de Mouterhouse et Bride dans le secteur Nord-Est, et un couple à Blois). Il ne descend pas en dessous de 45 ans.

Le fait que les peuplements d'une majorité de couples aient été choisis simultanément s'apprécie en pratique sur la distance intra-couple, ici beaucoup plus faible que sur l'échantillon hêtre atlantique. Elle est en moyenne de 200 à 400 m selon les régions. La procédure d'appariement de vieux peuplements échantillonnés en 1993 conduit à des éloignements plus conséquents. **Sur le plan du contrôle des conditions de milieu intra-couple, la situation est donc *a priori* très favorable.** Elle explique qu'il n'ait pas été effectué d'analyses de sol systématiques dans les deux peuplements de chaque couple, mais seulement en cas de doute sur la qualité de l'appariement, et de même en Lorraine-Alsace, secteur où on a rencontré des conditions de milieu plus variées. Ce dernier a servi de test de vérification des appariements sur lequel nous reviendrons plus loin.

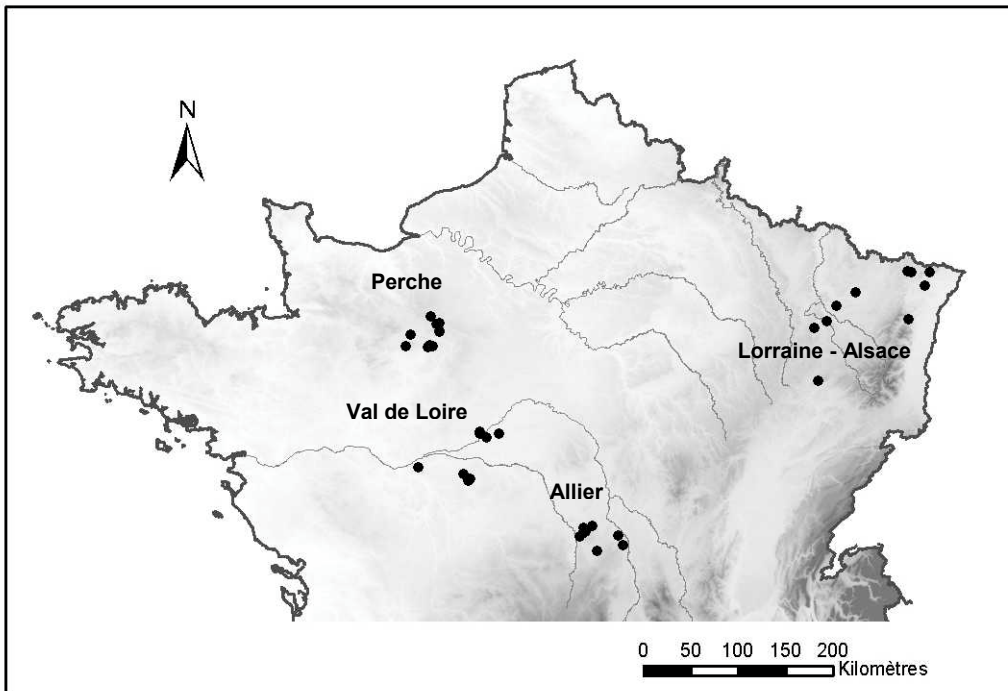


Figure 5.1 Cartographie des couples de l'échantillon chêne.

Couple	Forêt	Département	Localisation ¹	Altitude ²	Distance entre peuplements ³	Age [*]		Ecart d'âge
						Jeune	Vieux	
1	Bourse	61	0°15' E, 48°30' N	150	210	92	159	67
2	Perseigne	72	0°12' E, 48°23' N	225	80	56	126	70
3	Bellême	61	0°32' E, 48°24' N	230	7070	45	134*	89
4	"	61	0°34' E, 48°24' N	230	480	117	182	65
5	"	61	0°31' E, 48°23' N	220	940	68	168	100
6	Réno-Valdieu	61	0°40' E, 48°32' N	240	290	54	113	59
7	"	61	0°40' E, 48°32' N	240	130	96	178	82
8	Perche-Trappe	61	0°39' E, 48°37' N	290	210	78	158	80
9	"	61	0°37' E, 48°36' N	305	260	104	161	57
10	Moulins -Bonsmoulins	61	0°32' E, 48°41' N	285	730	83	149*	66
Moyenne				240	370	79,8	152,8	73,5
Ecart-type				40	290	22,3	22,4	13,8

Tableau 5.1 Echantillon « collines du Perche » .

* Age du peuplement (années) atteint en 2003, peuplements échantillonnés en 1993 dont l'âge est ramené à 2003.

Couple	Forêt	Département	Localisation ¹	Altitude ²	Distance entre peuplements ³	Age [*]		Ecart d'âge
						Jeune	Vieux	
11	Moladier	03	3°15' E, 46°61' N	275	120	102	182	80
12	Bagnolet	03	3°11' E, 46°36' N	255	690	73	150	77
13	Dreuille	03	2°54' E, 46°28' N	295	110	120	178	58
14	Tronçais	03	2°42' E, 46°41' N	240	480	104	193*	59
15	"	03	2°43' E, 46°40' N	255	400	74	126*	52
16	"	03	2°45' E, 46°38' N	260	900	90-98	157*	59
17	"	03	2°42' E, 46°38' N	255	600	87	190*	103
18	"	03	2°40' E, 46°36' N	295	90	121	192	71
19	"	03	2°50' E, 46°42' N	245	160	111*	177	66
Moyenne				265	390	98,9	171,7	72,8
Ecart-type				20	290	17,8	22,8	16,3

Tableau 5.2 Echantillon « plaine d'Allier » .

* Age du peuplement (années) atteint en 2003, peuplements échantillonnés en 1993 dont l'âge est ramené à 2003.

Tableaux 5.1 à 5.4 Localisation et âge des peuplements de l'échantillon chêne.

¹ Coordonnées géographiques du point à mi-distance des peuplements dans le système ED 50, calculées à partir des coordonnées Lambert II étendu, ² moyenne des altitudes des deux peuplement (en m), ³ en m.

Couple	Forêt	Département	Localisation ¹	Altitude ²	Distance entre peuplements ³	Age [*]		Ecart d'âge
						Jeune	Vieux	
21	Chinon	37	0°25' E, 47°14' N	105	60	79	136	57
22	Loches	37	1°03' E, 47°11' N	115	800	94	160*	66
23	"	37	1°07' E, 47°08' N	140	480	64	190*	126
24	"	37	1°07' E, 47°08' N	140	740	71	216*	145
25	"	37	1°08' E, 47°08' N	135	180	147	226*	79
26	Blois	41	1°15' E, 47°35' N	130	100	59	104	45
27	"	41	1°16' E, 47°35' N	130	625	67	133	66
28	"	41	1°16' E, 47°34' N	120	380	116	167	51
29	Russy	41	1°21' E, 47°32' N	100	160	100	168	68
30	Boulogne	41	1°32' E, 47°34' N	100	230	100	169	69
Moyenne				120	375	89,7	166,9	77,2
Ecart-type				15	270	27,5	37,3	32,5

Tableau 5.3 Echantillon « val de Loire » .

^{*} Age du peuplement (années) atteint en 2004, peuplements échantillonnés en 1993 dont l'âge est ramené à 2004.

Couple	Forêt	Département	Localisation ¹	Altitude ²	Distance entre peuplements ³	Age [*]		Ecart d'âge
						Jeune	Vieux	
31	Darney	88	6°03' E, 48°01' N	345	110	75*	170**	95
32	Goviller	54	6°02' E, 48°31' N	305	150	77*	147**	70
33	Flavigny	54	6°13' E, 48°35' N	315	60	49*	99*	50
34	Champenois	54	6°21' E, 48°43' N	255	1120	49*	140*	91
35	Bride	57	6°39' E, 48°50' N	295	130	50*	96*	46
36	Mouterhouse	57	7°27' E, 49°00' N	345	60	125	184	59
37	"	57	7°25' E, 49°01' N	420	40	82	127	45
38	Nonnenhardt	67	7°44' E, 48°59' N	280	360	84	166**	82
39	Haguenau	67	7°39' E, 48°52' N	200	80	47	155	108
40	Haslach	67	7°22' E, 48°33' N	275	80	77	182	105
Moyenne				305	210	71,5	146,6	75,1
Ecart-type				60	310	24,2	31,4	24,4

Tableau 5.4 Echantillon « Lorraine-Alsace » .

^{*} Age du peuplement (années) atteint en 2004, peuplements échantillonnés en 2003 dont l'âge est ramené à 2004,
^{**} peuplements échantillonnés en 1993.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

1.2 Caractérisation climatique des échantillons

Dans le tableau 5.5 sont indiquées les valeurs des principaux paramètres du climat moyen, annuels et saisonniers, en procédant de façon analogue à celle employée pour les échantillons de hêtre (voir paragraphe 1.1 de la partie III).

Descripteur	P	Tm	Tn	Tx	Jours de gel	Amplitude thermique	DM
<i>Perche</i>	807	10,0	5,7	14,3	66	14,5	40,3
	33	0,2	0,3	0,2	5,4	0,2	1,2
<i>Val de Loire</i>	684	10,8	5,9	15,8	53	14,9	32,9
	24	0,3	0,3	0,3	10,3	0,2	0,9
<i>Plaine d'Allier</i>	790	10,5	5,3	15,6	71	16,2	38,5
	22	0,1	0,2	0,2	4,7	0,2	1,9
<i>Lorraine-Alsace</i>	850	9,3	4,8	13,8	89	17,4	44,0
	87	0,3	0,4	0,3	12,4	0,5	4,9

Descripteur	P ₄₋₉	Tm ₄₋₉	P ₆₋₈	Tx ₆₋₈	DM ₆₋₈	Tm ₁₀₋₃	Tn ₁₂₋₂	Tn ₃	Tn ₄
<i>Perche</i>	338	14,3	151	22,3	22,6	5,7	0,7	2,1	3,9
<i>Val de Loire</i>	312	15,3	144	24,0	20,7	6,4	1,0	2,2	4,3
<i>Plaine d'Allier</i>	404	15,3	188	24,4	26,9	5,6	-0,2	1,3	3,6
<i>Lorraine-Alsace</i>	413	14,6	211	23,0	31,1	4,0	-1,6	0,7	3,4

Tableau 5.5 Normales climatiques annuelles et saisonnières de l'échantillon chêne (période 1961-1990, modèle climatique AURELHY).

P = précipitations annuelles (mm), Tm, Tn et Tx : moyennes annuelles des températures moyennes, minimales et maximales mensuelles (°C), DM : indice de De Martonne. Indices x – y : rang des mois dans l'année des périodes concernées pour le calcul des normales saisonnières. La seconde ligne correspond aux écarts-types.

L'échantillon Nord-Est, plus étendu, présente une variabilité climatique plus marquée que dans les autres secteurs. De façon générale, les différents échantillons se structurent par rapport au gradients de continentalité et latitudinal, qui interviennent respectivement en période de repos et d'activité de la végétation (Gilbert et Franc, 1997).

Au plan des températures moyennes annuelles, les trois échantillons les plus à l'Ouest, fort proches, se distinguent d'un Nord-Est plus froid. L'Allier subit déjà cependant une influence continentale qui le rapproche du secteur Nord-Est, comme le montrent les amplitudes thermiques, le nombre de jours de gel et les températures minimales hivernales et printanières. Le val de Loire, qui cumule une proximité à l'océan et une position latitudinale déjà favorable par rapport au Perche, ressort comme le secteur le plus doux, au plan des températures tant annuelles que saisonnières, avec le nombre de jours de gel le plus faible. Si on ne considère que les températures de période de végétation, les secteurs se rapprochent selon une logique latitudinale, Perche et Nord-Est d'une part, val de Loire et Allier d'autre part.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

L'examen du niveau des précipitations isole le val de Loire, dont le niveau annuel est plus de 100 mm inférieur aux autres secteurs. Ce constat est à nouveau cohérent avec les observations de Gilbert et Franc concernant le caractère sec d'une vaste zone couvrant les bassins de la Seine et de la Loire. Le niveau des précipitations est le plus élevé dans le Nord-Est, où une partie des peuplements se trouve à faible altitude sur massif vosgien. Les précipitations se répartissent par ailleurs différemment sur l'année selon un degré de continentalité. Les précipitations d'avril à septembre représentent ainsi 40% du niveau annuel dans le Perche, contre 45% en val de Loire et environ 50% en Allier et Lorraine-Alsace. Ce gradient se conserve quand on ne considère que la période estivale, ce qui joue donc en défaveur du val de Loire, dont le niveau des précipitations est déjà modéré.

Pour résumer les caractéristiques thermiques et pluviométriques de ces secteurs, nous avons enfin calculé l'indice de De Martonne annuel, et son équivalent pour la saison estivale (mois de juin à août). Au niveau annuel, le val de Loire ressort logiquement comme un secteur plus sec. Si on ne considère que la période estivale, le Perche s'en rapproche, le niveau relatif des pluies y étant plutôt faible à cette période. De ce point de vue, l'Allier et le Nord-Est paraissent être les secteurs les plus favorables. On note enfin qu'à niveau de précipitations estivales semblable, l'Allier bénéficie d'un été plus chaud que le Nord-Est.

1.3 Caractérisation pédologique et nutritive des échantillons

Le Nord-Est mis à part, l'homogénéité des échantillons se confirme également au plan pédologique. On a généralement affaire à des sols acides profonds et hydromorphes, mais sans contrainte excessive, sauf dans quelques situations particulières. On observe des différences entre secteurs, dont on résume les types pédologiques :

- dans le Nord-Est, on distingue deux ensembles : sur le plateau Lorrain et les massifs de Haslach et Haguenau (plaine d'Alsace), on trouve des limons bruns devenant plus ou moins rapidement argileux, avec une hydromorphie marquée à partir de 40 cm, et des humus de type eumull à dysmull. Dans le nord des Vosges, les sols sont limoneux à sablo-limoneux, avec une charge plus ou moins forte en grès rouge, et des signes de podzolisation, qu'on trouve aussi en forêt de Haguenau. Les humus y sont moins favorables, avec un type dysmull ou hémimoder,
- dans l'Allier, on trouve généralement des limons sableux profonds, laissant place à des horizons argileux de profondeur. L'hydromorphie, quasi-systématique, se manifeste à partir de 30 à 40 cm. Les humus sont essentiellement de type oligomull à dysmull,
- dans le val de Loire, on observe des sols bruns profonds, de texture limoneuse devenant progressivement argileuse. L'hydromorphie se retrouve à nouveau vers 30 à 40 cm et traduit un engorgement hivernal probable au dessus de l'horizon argileux. Les humus sont pour moitié de type oligomull, et pour une autre de type hémimoder à dysmoder, indiquant une minéralisation difficile de la matière organique, et qui s'accompagnent d'un faciès de podzolisation, confirmé par les analyses de sol (essentiellement massifs de Loches et Chinon),

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

- dans le Perche enfin, les sols sont des limons profonds (limons bruns sur le massif de Bellême), dans lesquels une composante argileuse apparaît en profondeur, mais bien moins prononcée que dans le val de Loire. On observe souvent l'apparition d'une charge en silex d'environ 20% entre 10 et 40 cm. L'hydromorphie est encore très fréquente à partir de 30 à 40 cm, et pour plusieurs peuplements dès 10 cm. Les humus sont de type oligomull à dysmoder, et dans un cas de type mor. On retrouve un très discret faciès de podzolisation accompagnant les humus de type moder, qui ne se traduit pas spécialement dans les analyses de sol.

Dans le tableau 5.6 ci-après, on a indiqué les caractéristiques principales du niveau trophique moyen des échantillons, que nous commentons à nouveau d'après Jabiol (2001).

Ces indications confirment un contexte général de milieux acides, avec des nuances. Le taux de saturation en bases reste modeste, particulièrement dans le Perche où le pH moyen est également le plus faible. La CEC est la plus faible dans l'Allier, ce qui paraît dû à une plus faible acidité d'échange (comme on le voit par exemple avec la concentration en aluminium). La teneur en aluminium représente une part importante de la CEC, mais les rapports Mg/Al et Ca/Al moyens et individuels indiquent que la quasi-totalité des peuplements ne semblent pas dans des conditions de toxicité aluminique.

Dans l'Ouest du pays, le rapport C/N dépasse 20 unités, ce qui est relativement défavorable, et confirme l'impression suggérée par les humus. **Dans le Perche, la faiblesse de la nutrition azotée se conjugue donc à celle de la nutrition minérale.** Le rapport C/N, déjà plus favorable dans l'Allier, l'est encore plus dans le Nord-Est. **On remarque qu'un gradient d'acidité Est-Ouest semble se dessiner, ce qu'on observe sur les niveaux de C/N, sur les types d'humus, sur les niveaux de pH, et dans une mesure moindre sur le rapport S/T et la teneur en aluminium.** S'il n'est pas impossible que ce fait soit imputable aux aléas de l'échantillonnage, il se peut aussi qu'il corresponde à une réalité plus générale ; les travaux de cartographie de descripteurs trophiques, calculés à partir des valeurs indicatrices de la flore sur les relevés floristiques de la base de données Ecoplant (Gégout *et al.*, 2005) montrent une nette tendance à un partage Ouest-Est du territoire, l'Est étant de niveau trophique supérieur (Gégout, *comm. pers.*).

Au plan de la nutrition phosphorée, les sols semblent plutôt bien pourvus, exception faite de l'Allier. Enfin, les niveaux de réserve utile à 50 cm sont plutôt bons, mais la composante sableuse des sols de l'Allier et des Vosges joue en leur défaveur. Le niveau des précipitations plus élevé dans ces deux derniers secteurs, et avec une répartition annuelle plus à l'avantage de la saison estivale, amène à modérer ce constat.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

Descripteur	Humus	C/N		pH		S/T (%)	
		H1	30cm	H1	30cm	H1	30cm
Perche	oligomull/dysmoder majoritaires	22,8	21,4	4,1	4,3	22	14
	mésomull à mor	5,7	5,3	0,25	0,15	17	11
Val de Loire	oligomull majoritaire	21,2	20,8	4,3	4,5	35	19
	eumull à dysmoder	3,5	3,3	0,30	0,15	20	9
Plaine d'Allier	oligomull majoritaire	18,6	17,8	4,5	4,6	33	26
	oligomull à hémimoder	1,0	2,1	0,45	0,30	27	23
Lorraine-Alsace	mésomull majoritaire	16,5	15,8	4,5	4,6	36	23
	eumull à hémimoder	3,1	3,9	0,35	0,20	20	11

Descripteur	CEC (méq./100g)		Al (méq./100g)		Mg/Al	Ca/Al	P205 Duchaufour (g/kg)		RU50 (mm)
	H1	30cm	H1	30cm	H1	H1	H1	30cm	
Perche	6,3	4,8	3,7	3,6	0,19	0,25	0,13	0,08	84
	1,8	2,0	0,9	0,9			0,07	0,04	5
Val de Loire	6,3	5,1	2,5	3,1	0,32	0,99	0,10	0,09	75
	3,9	2,1	0,6	1,2			0,07	0,08	13
Plaine d'Allier	3,9	2,3	1,5	1,2	0,20*	0,58*	0,06	0,04	61
	2,5	1,6	0,8	0,5			0,02	0,02	13
Lorraine-Alsace	5,9	4,5	2,4	2,8	0,28	0,79	0,18	0,12	69
	2,0	1,9	0,8	1,0			0,08	0,06	25

Tableau 5.6 Conditions trophiques des peuplements de l'échantillon chêne.

Les écarts-types par secteur sont indiqués sur la seconde ligne. Pour les couples où deux séries d'analyses de sol ont été réalisées, on a calculé la valeur moyenne du descripteur.

H1 : valeur du descripteur pour l'horizon 1, 30 cm : descripteur dont la valeur est rapportée à un niveau de profondeur de 30 cm.

1.4 Vérification de la qualité des appariements

1.4.1 Vérifications ponctuelles

Des analyses de sol ont ponctuellement été réalisées dans les deux peuplements de chaque couple, quand il y avait un doute éventuel sur la similarité des conditions stationnelles. Ces vérifications concernent 4 couples :

- le couple 8 en forêt du Perche et de la Trappe (distance intra-couple : 210 m), dont le jeune peuplement présentait un humus d'une classe moins favorable,
- le couple 29 en forêt de Russy (distance 160 m) : le sol du jeune peuplement présentait une arène calcaire plus superficielle que dans le vieux peuplement,

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

- le couple 16 en forêt de Tronçais, qui est en réalité un triplet (distance de 900 m entre les peuplements les plus éloignés), dont un des peuplements à la topographie perturbée a révélé des traces probables d'occupation humaine ancienne (murets et dépressions),
- le couple 18 en forêt de Tronçais (distance 90 m).

Pour les couples 8 et 18, la comparaison des descripteurs trophiques n'a pas permis de mettre en évidence de différence qui mérite d'être considérée.

Dans le triplet 16, on observe une différence sur deux descripteurs : le rapport C/N de l'horizon 1 (17,5 pour le peuplement évoqué contre plus de 20 pour les deux autres) et le pH du même horizon (4,45 contre 4,20). Aucune différence n'a par ailleurs été identifiée sur la nutrition minérale ou phosphorée.

Le couple 29 a révélé une différence de nutrition minérale en faveur du jeune peuplement dans lequel l'horizon calcaire était plus superficiel : le pH et le rapport S/T du premier horizon y sont de 5,3 et de 0,85, contre 4,7 et 0,30 dans l'autre peuplement. L'acidité d'échange y est en revanche proche, de même que la teneur en phosphore et le rapport C/N (18,7 contre 19,4). Les humus sont identiques. Il n'est donc pas évident qu'on puisse parler de mésappariement pour ce couple.

1.4.2 Vérification systématique des appariements dans le secteur Nord-Est

A l'exception du couple 37 dont les deux placettes sont voisines et n'ont pas justifié deux séries d'analyses de sol, elles ont été systématiques pour les autres couples.

Un premier examen par couple des descripteurs trophiques n'a pas fait ressortir de différence intra-couple spécialement élevée. On a ensuite recherché une éventuelle différence systématique entre générations pour ces descripteurs, au moyen d'un test *t* apparié. Aucune différence significative n'est ressortie.

2. Présentation et analyse des données de croissance en hauteur dominante

Sur la figure 5.2 nous avons représenté les courbes de croissance en hauteur dominante des peuplements échantillonnés, par couple et par secteur. Ces courbes sont rassemblées en faisceaux régionaux sur la figure 5.3. Nous rappelons que la croissance en hauteur dominante du chêne dans ces mêmes secteurs a été l'objet de l'étude de Duplat et Tran-Ha (1997), dont une partie des courbes a été intégrée au présent travail, et sur laquelle on s'appuie également pour les commenter.

2.1 Allure des courbes de croissance et variabilité inter-régionale

On remarque tout d'abord le caractère très tendu des courbes. Les peuplements les plus hauts atteignent près de 40 m, dans les massifs de Bellême et Réno-Valdieu (Perche), de Loches (val de Loire) et Tronçais (Allier). Les courbes des vieux peuplements montrent que le niveau de la croissance reste très soutenu jusqu'à des âges avancés, et même ne semble pas diminuer. Le cas des peuplements dont l'âge est voisin de 200 ans, dans le val de Loire et l'Allier, est emblématique. De même, sur les jeunes peuplements, on peine à voir s'infléchir le niveau de croissance juvénile dans de nombreux cas. Ce caractère, qu'on a déjà observé sur le hêtre dans le Nord-Est, peut être interprété comme une propriété à part entière de la croissance du chêne et plus généralement des essences ligneuses, comme l'ont d'ailleurs exprimé les auteurs précédemment cités. Mais le présent dispositif nous permet aussi d'affirmer qu'il a pu être renforcé par une évolution historique positive de la croissance, comme le suggère un premier examen de la figure 5.3, et sur lequel nous revenons plus loin. On note également que le point d'inflexion des courbes, quand elles en comportent un, ce qui est loin d'être systématique, est discret, et occupe une position assez basse.

Une comparaison des courbes par secteur (figure 5.3) montre par ailleurs des différences régionales dans la forme des courbes, déjà décrites par Duplat et Tran-Ha. Pour préciser ces différences, une seconde représentation, donnée en figure 5.4, combine les courbes des vieux peuplements des 39 couples, et celles des vieux peuplements non appariés de l'étude Duplat. Les formes les plus tendues s'observent dans le val de Loire, puis dans l'Allier. Dans le Perche, elles présentent une courbure nettement plus marquée à partir d'un âge d'environ 70 ans, mais c'est dans le Nord-Est que cette courbure semble la plus prononcée, et en tout cas la plus précoce. Ce dernier secteur avait à l'origine été séparé en deux sous ensembles : le plateau Lorrain d'une part, le nord des Vosges et l'Alsace d'autre part. Les courbes pouvaient sembler moins tendues dans ce dernier, mais le secteur lorrain souffrait d'un déficit de courbes âgées, et d'un éventail de fertilité réduit. L'ensemble des courbes de vieux peuplements maintenant disponibles sur ces deux sous-ensembles ont été superposées sur la figure 5.5, et ne confirment pas spécialement l'existence d'une forme propre à chacun. Sur la figure 5.4, l'étagement des courbes du Nord-Est n'est d'ailleurs pas moins net que dans les autres secteurs.

a- Echantillon Perche

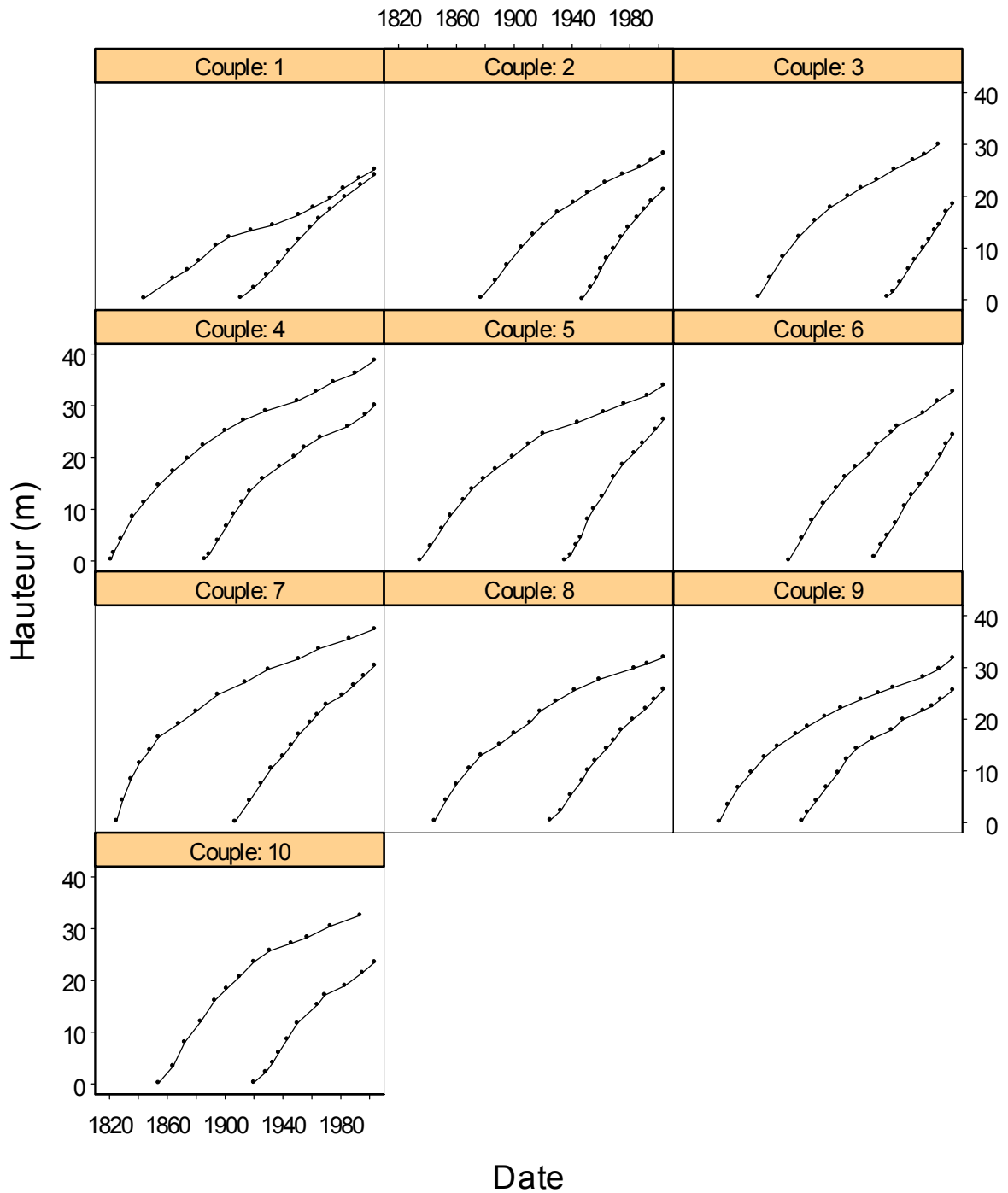


Figure 5.2 Courbes de croissance en hauteur dominante des peuplements de l'échantillon chêne, représentées par couple.

b- Echantillon val de Loire

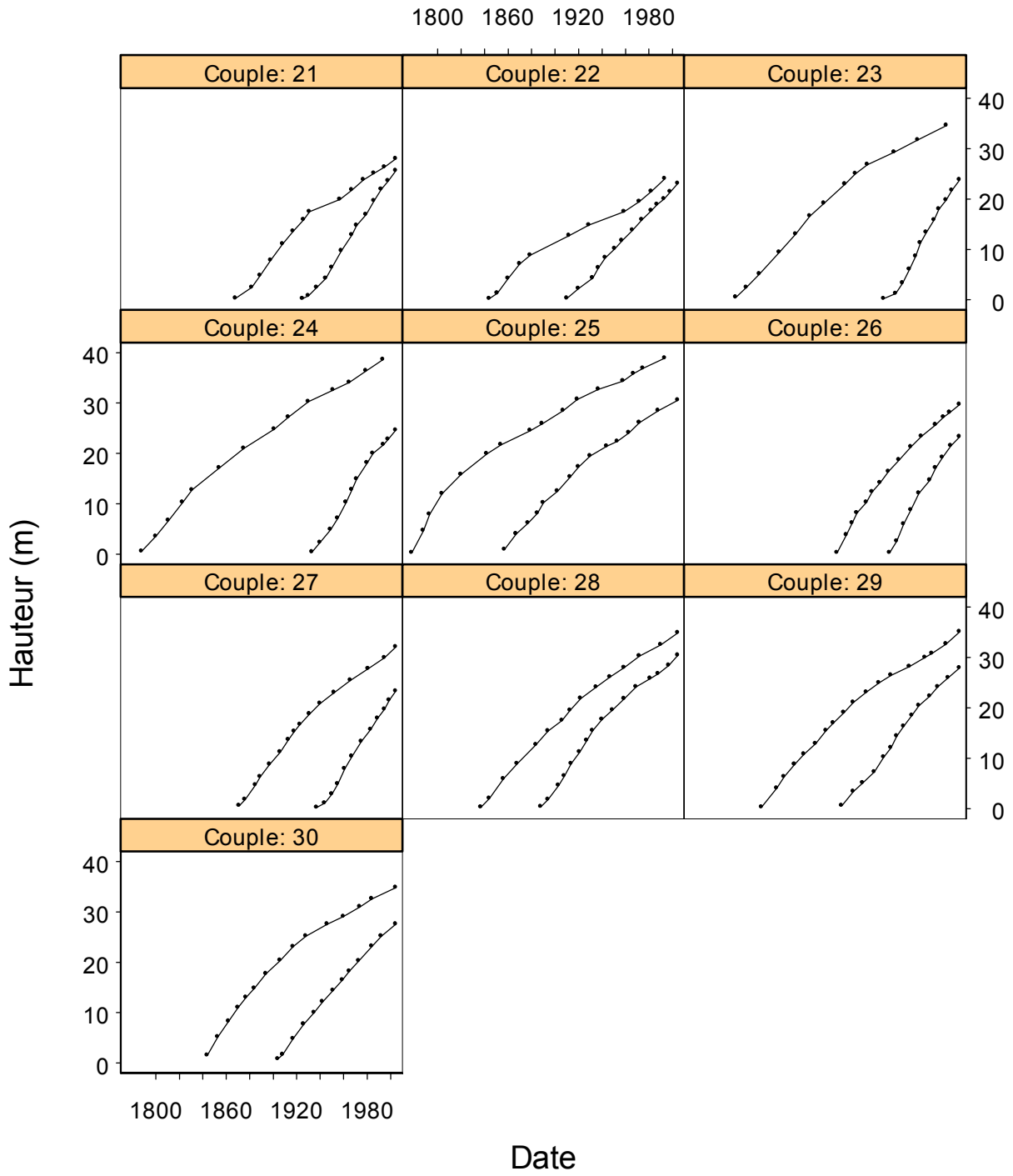


Figure 5.2 (suite)

c- Echantillon Allier

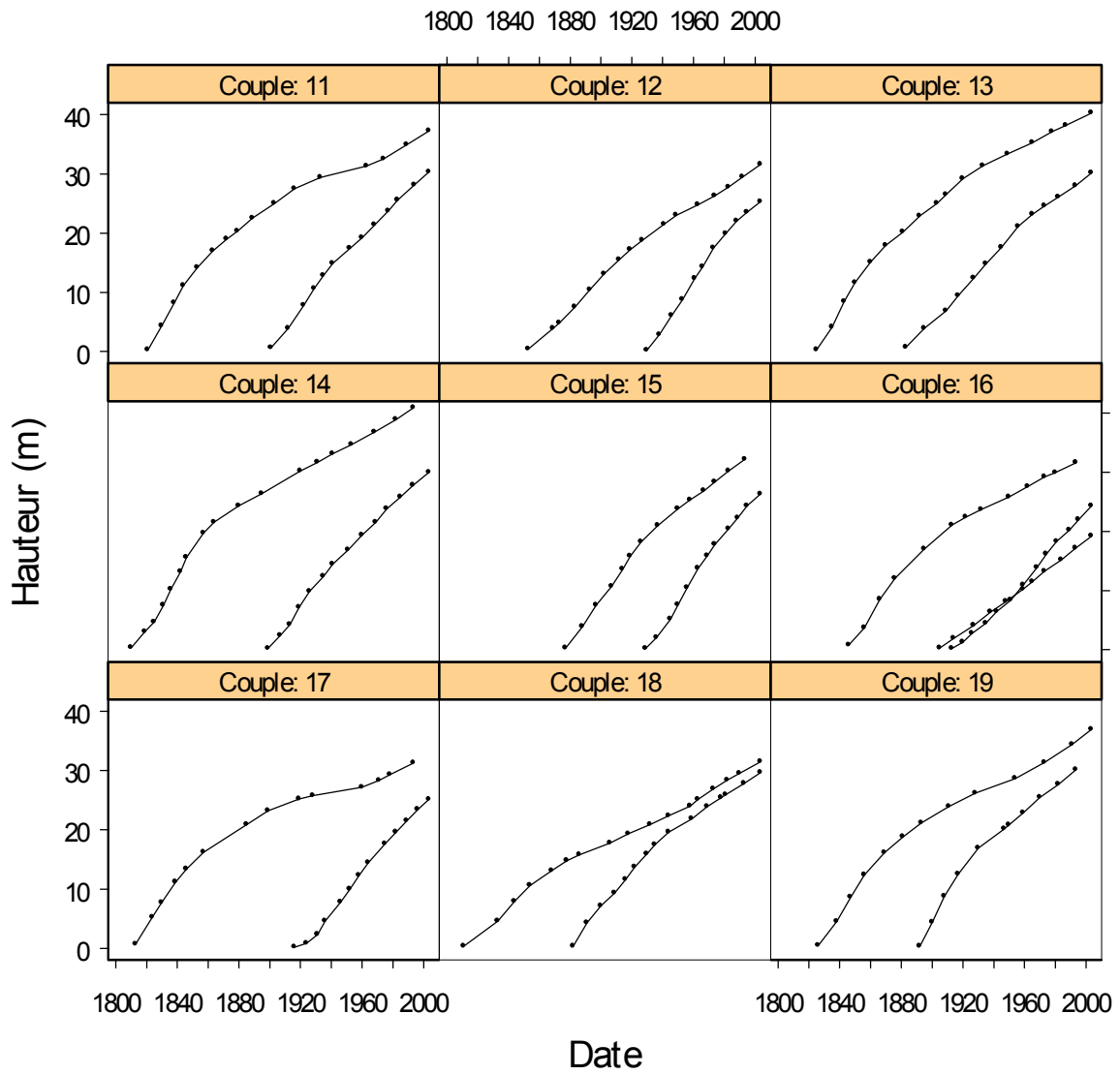


Figure 5.2 (suite)

d- Echantillon Lorraine-Alsace

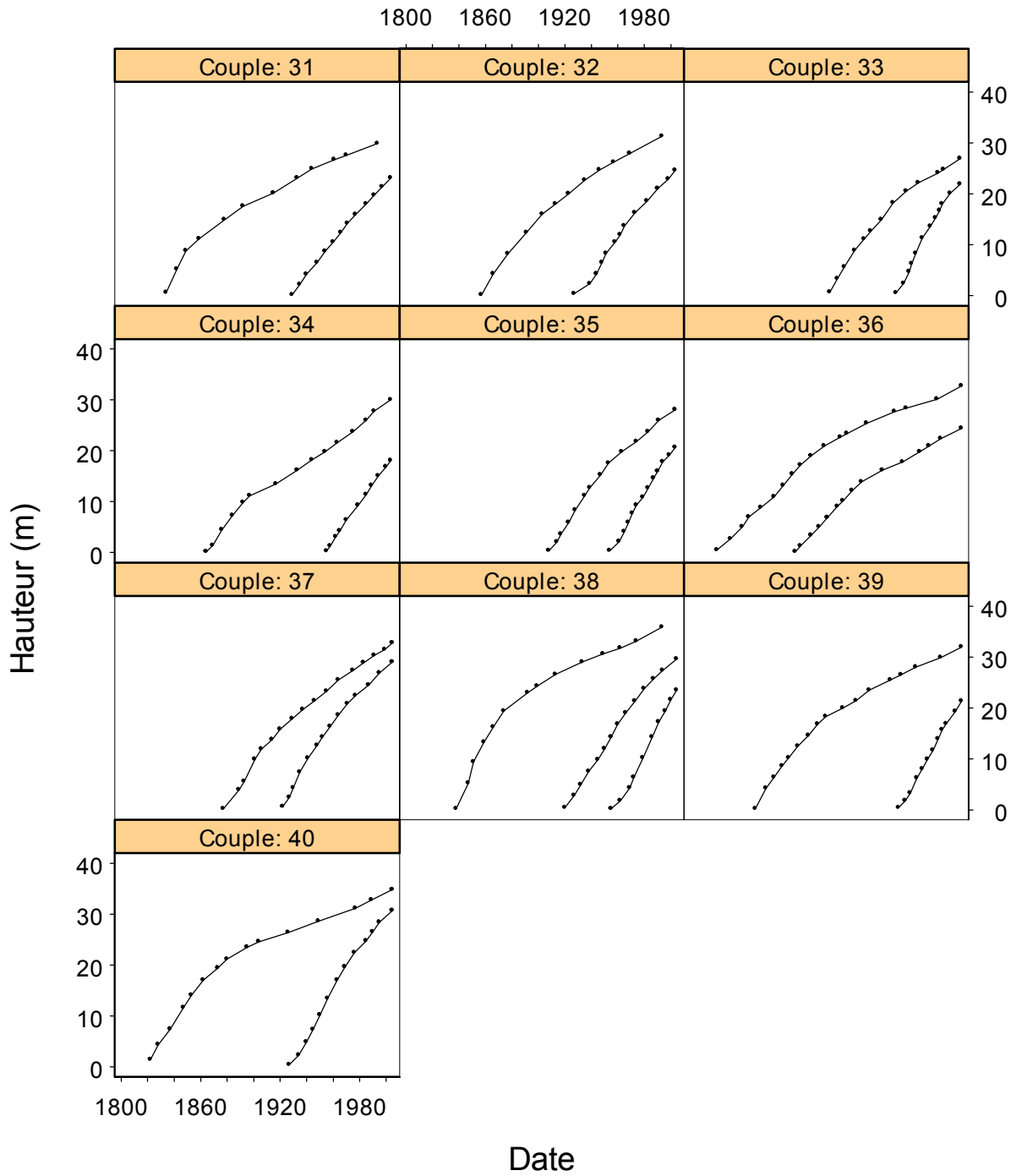


Figure 5.2 (suite)

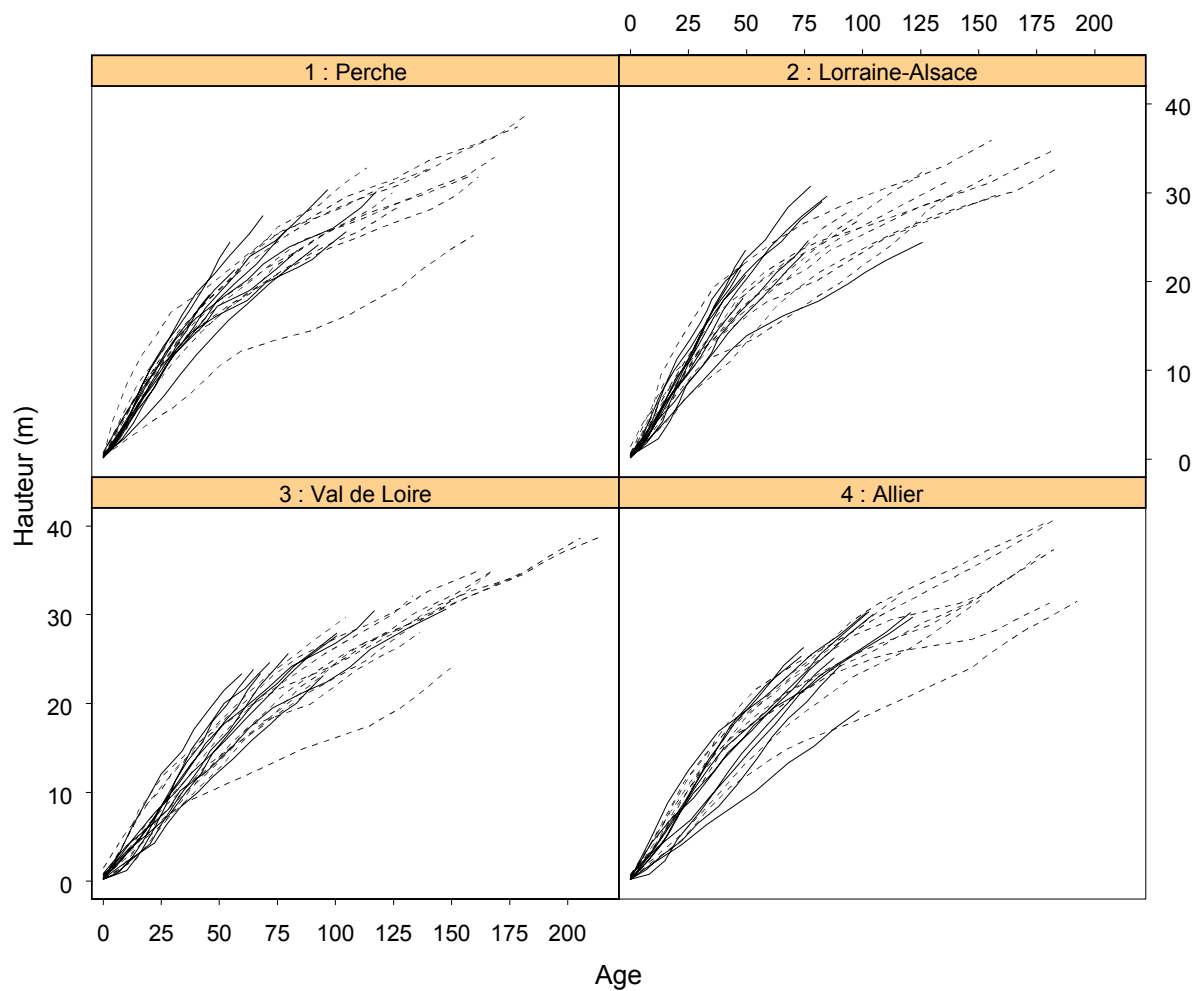


Figure 5.3 Courbes de croissance en hauteur dominante de l'échantillon chêne, rassemblées par secteur (39 couples). ----- vieux peuplements, — jeunes peuplements

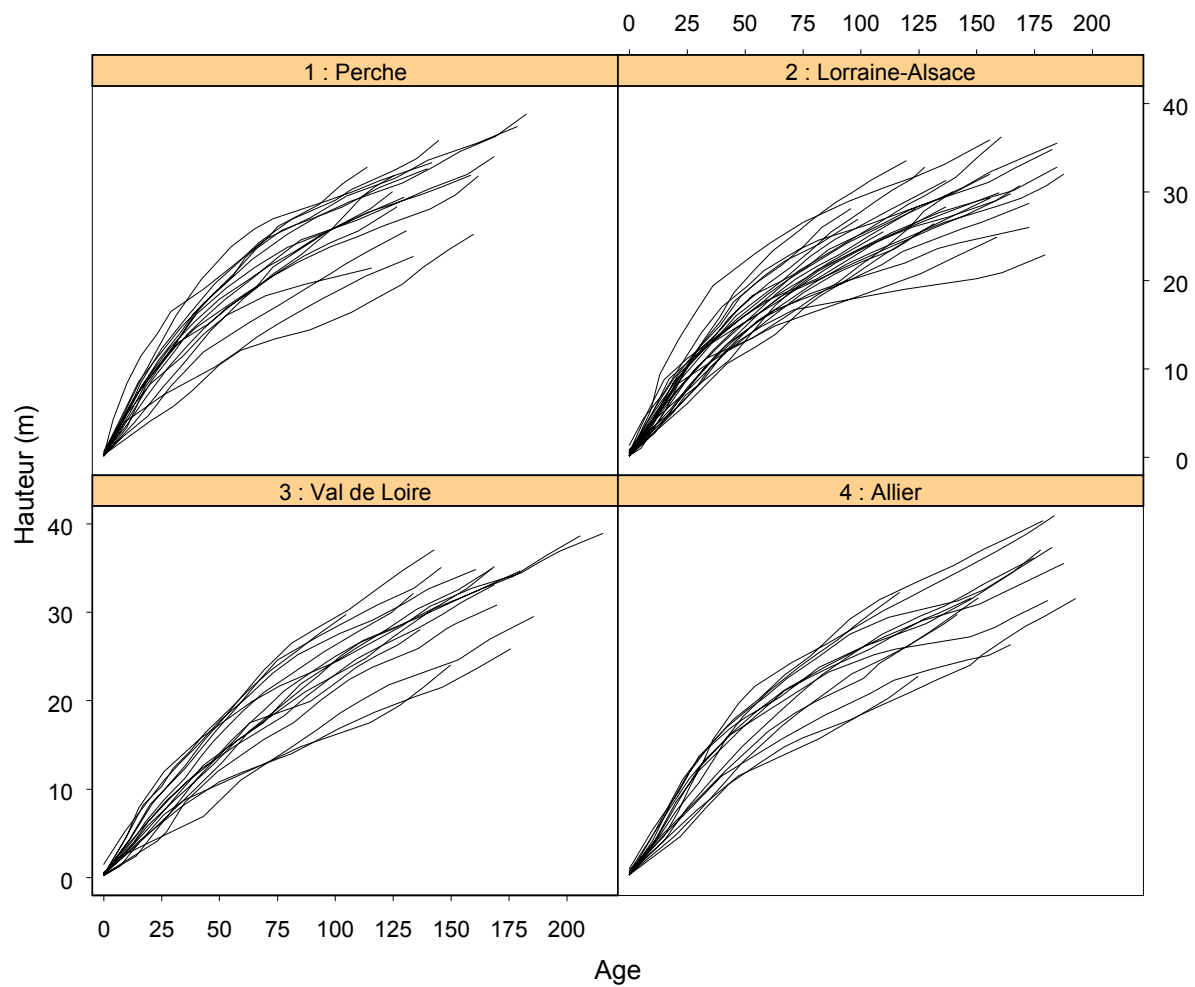


Figure 5.4 Courbes de croissance en hauteur dominante des vieux peuplements de l'échantillon chêne et des peuplements ONF non appariés, rassemblées par secteur.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

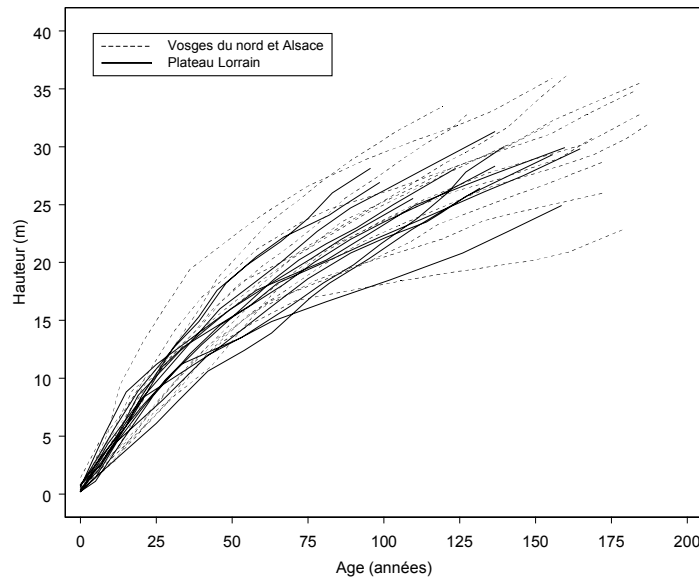


Figure 5.5 Superposition des courbes de croissance en hauteur des deux sous-ensembles géographiques du Nord-Est définis par Duplat et Tran-Ha, 1997.

Il est difficile de repérer une logique géographique immédiate dans cette variabilité, qui par ailleurs ne rejoint pas le schéma constaté sur le hêtre, avec des courbes progressivement plus tendues d'Ouest en Est (paragraphe 3.1.1 de la partie III). Le secteur Nord-Est montre cette fois un ralentissement plus précoce de la croissance. Il n'est cependant pas impossible d'accorder un minimum de cohérence à la structure observée, à condition de faire intervenir les deux gradients, latitudinal et continental, qui structurent l'échantillon. Tout d'abord, on observe que les secteurs aux comportements les plus contrastés s'opposent dans une direction Nord-Sud. Les secteurs Perche et Nord-Est, qui sont les plus septentrionaux, présentent en effet les courbes les moins tendues. Ensuite, on constate qu'à niveau de latitude donné selon cette première opposition, les différences entre secteurs peuvent se lire sous l'angle d'une opposition Ouest-Est : le degré de courbure est plus prononcé dans le Nord-Est que le Perche, et de même dans l'Allier, dont nous avons souligné le caractère déjà continental, que dans le val de Loire. Sous un angle thermique, ces deux progressions sont d'ailleurs en cohérence. **Si on ordonne les quatre secteurs selon un degré de courbure croissant des courbes, on s'aperçoit qu'ils le sont aussi selon un gradient de températures minimales et maximales moyennes annuelles.** D'autres hypothèses pourraient être avancées pour rendre compte de ces différences de forme (par exemple sylvicole, comme on le verra plus loin), et ce constat ne se veut pas catégorique. Mais il semble suffisamment intéressant pour être mentionné.

2.2 Comparaison des courbes entre générations

2.2.1 Evolution de la vitesse de croissance

L'examen de la figure 5.3 montre tout d'abord que les courbes de la jeune génération sont dans tous les secteurs plus tendues que ne l'étaient celles des vieux peuplements au même stade, ce qu'on identifie par un croisement des faisceaux des deux classes d'âges, et une tendance des jeunes peuplements à émerger au delà de la limite supérieure du faisceau défini par les vieux peuplements. **Ces observations se prêtent donc à l'idée que la croissance en hauteur dominante du chêne a également été affectée par une évolution positive.**

On observe par ailleurs **un phénomène de redressement de certaines courbes de croissance dans leur partie terminale**, déjà noté par Duplat et Tran-Ha (1997). Ce comportement est assez général dans le Perche, et se manifeste sur les vieux peuplements comme sur les plus jeunes (voir aussi figure 5.2). De façon plus anecdotique, on en retrouve la marque sur quelques couples du val de Loire, et quelques vieux peuplements du Nord-Est et de l'Allier. **Il n'est pas impossible qu'il traduise un effet de la période récente, qui contrasterait dans ce cas avec les observations faites sur le hêtre, et signifierait pour les vieux peuplements une capacité de réaction encore importante.** Dans plusieurs secteurs, le constat souffre cependant d'un caractère trop peu systématique.

2.2.2 Anomalies de croissance des vieux peuplements

Une inspection plus attentive de la figure 5.3 révèle également que les faisceaux de courbes de la jeune génération ont tendance à être plus étroits dans la phase initiale de croissance que leur contreparties anciennes. En particulier, on note que certaines courbes anciennes émergent au dessus des faisceaux avant l'âge de 50 ans, avant de croiser les courbes de la nouvelle génération. Ce polymorphisme des courbes de croissance des vieux peuplements dans leur partie juvénile s'observe aussi sur la figure 5.4, où les croisements de courbes existent jusqu'à environ 60 ans. **Si on en revient à un examen par couple des courbes de croissance (figure 5.2), on constate effectivement une tendance plutôt générale au rapprochement des deux courbes. Cette appréciation est cependant perturbée, pour un nombre non négligeable de couples, par le phénomène que nous venons de mentionner, à savoir un niveau de croissance particulièrement élevé de vieux peuplements dans la première partie des courbes, et qui s'accompagne de la disparition du point d'inflexion ordinairement observé.**

Parmi les exemples les plus démonstratifs, citons les couples 7 et 8 dans le Perche, 25 dans le val de Loire, 13, 14 et 16 dans l'Allier, 31 et 38 dans le Nord-Est. Pour ces couples, la croissance de la jeune génération est effectivement supérieure à celle de la précédente, mais ce n'est que dans un second temps, et on observe au contraire une situation inverse quand on compare les premiers accroissements. En dehors de ces situations extrêmes, le même syndrome se décline parfois de façon plus discrète, par exemple sur les couples 3 et 9 dans le Perche, le couple 30 dans le val de Loire, les couples 11 et 17 dans l'Allier, ou encore 32 et 39 dans le Nord-Est. **A noter que le val de Loire paraît un peu plus épargné par ce phénomène.** Parmi les couples cités pour le caractère

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

prononcé de l'anomalie, et tout spécialement dans le Perche (couples 4, 7, 8 et 31), nous avons pu constater que les trois arbres échantillonnés n'avaient pas tous un âge identique ou proche, mais qu'on retrouvait souvent un ou deux préexistants, séparés du(des) suivant(s) par une vingtaine d'années environ, et présentant chacun une courbe sans point d'inflexion. Nous reviendrons ultérieurement sur ces observations, en remarquant à ce stade qu'il s'agit très probablement d'arbres préexistants par rapport au peuplement, et non le contraire ; le Chêne est en effet une essence de demi-ombre, et il paraît en conséquence difficile qu'un comportement de type opportuniste soit observé si « souvent » dans un même secteur, avec un écart d'âge semblable. Il nous semble au contraire que ce fait constitue un indice de perturbations d'ordre sylvicole. **Pour le calcul de la courbe de croissance en hauteur dominante, nous avons dans ces situations d'écart d'âge été amenés à ne considérer que le ou les individu(s) les plus récents.**

Une anomalie d'un autre type, quoique beaucoup plus rare, s'observe encore sur les vieux peuplements des couples 1, 18 et 22. Dans ces situations, la croissance débute normalement, mais elle s'infléchit fortement au delà de 10 m et pendant plusieurs décennies, avant de connaître une reprise. Un faciès aussi spécifique suggère une histoire sylvicole particulière. Signalons également que les couples 1 et 22 se trouvent dans des conditions de milieu spécialement défavorables. La courbe du peuplement 14 présente des similitudes avec celles qu'on vient de mentionner, mais le niveau de croissance est à tout instant plus favorable, et on n'observe pas de phénomène de reprise de croissance.

Sur les courbes des peuplements mentionnés pour leur croissance initiale soutenue, on relève encore une tendance à un fléchissement à un stade de développement plus avancé, et qui paraît dans certains cas intense au regard du comportement des jeunes peuplements associés, même si une évolution de productivité peut avoir joué dans ce sens pour ces derniers. La différence se manifeste en effet également si on compare ces courbes avec celles des autres vieux peuplements dans un même secteur. Ce type de comportement concerne par exemple les vieux peuplements des couples 7 à 9 dans le Perche, 11 et 17 dans l'Allier, 31, 38 ou 40 en Lorraine-Alsace. Pour imaginer l'impression suggérée par l'examen d'ensemble de telles courbes, on leur prêterait volontiers le qualificatif de courbes « bossues », qui pourrait résumer le fait de cumuler un avantage initial de croissance et un ralentissement ensuite marqué. **L'échantillon du val de Loire, dont on a mentionné qu'il était plutôt épargné par des anomalies de croissance initiale, semble à nouveau exempt de ce caractère.** Il n'est par exemple pas si net sur le vieux peuplement du couple 25 qui avait été mentionné comme atypique. Une nouvelle inspection de la figure 5.4 montre que **les croisements de courbes au delà de 100 ans ne sont pas rares dans les différents secteurs, à l'exception du val de Loire, où les courbes s'étagent de façon plus évidente.**

Le premier phénomène mis en évidence concerne la partie initiale des courbes de croissance de vieux peuplements. Or c'est principalement la comparaison de cette phase entre générations qui permet de reconstituer l'évolution des rythmes de croissance. Dans le cas présent, cette comparaison peut donc être perturbée, avec un risque de sous-estimation de la tendance historique recherchée. A l'inverse le plafonnement qui paraît lui être associé, et qui se manifeste plus tardivement, risquerait d'accentuer la tendance, étant entendu que cette assertion n'a de

sens que dans la mesure où ce comportement a bien une cause indépendante de modifications environnementales.

Nous avons cherché à comprendre l'origine de ce polymorphisme, en observant que ces anomalies, puisque elles se manifestent dès la naissance des peuplements, sont probablement liées à leur origine. Comme la procédure d'échantillonnage garantit que les peuplements appariés sont très proches du point de vue des conditions du milieu, il est improbable qu'elles soient en cause. Une différence de fertilité s'accorderait d'ailleurs mal avec une telle déformation des courbes. **Nous avons donc été amenés à rechercher une explication historique d'ordre sylvicole**, qu'on développe à la suite, avant d'aborder la question de la modélisation de la croissance.

2.3 Essai d'interprétation de la morphologie des courbes de croissance des vieux peuplements

2.3.1 Notion de « futaie sur souches », identification *in situ*

La variabilité de la morphologie initiale des courbes de croissance avait été remarquée par Duplat et Tran-Ha (1997). Lors de la préparation de ces échantillonnages, nous avons par ailleurs été informés de l'existence de futaies dont l'origine n'était pas la régénération naturelle, mais le rejet de souche (Duplat, *comm. pers.*). Ces futaies sont désignées par le terme de « futaies sur souches ». Dans cette situation, on peut penser qu'un rejet doit bénéficier de l'enracinement et des apports de la souche porteuse, avec pour conséquence une croissance supérieure à celle d'un semis dans le jeune âge. Cette éventualité ne concerne pas le hêtre, qui rejette mal de souche. De fait, nous ne retrouvons pas semblable morphologie sur les courbes de croissance du hêtre présentées dans la section correspondante.

Ce type de peuplement peut être identifié en pratique par la morphologie des tiges : elles présentent une base incurvée, avec un empattement asymétrique presque absent sur une portion de la tige, qui témoigne de son développement en périphérie de souche (Duplat, *id.*). Les tiges peuvent être observées sous forme de jumelles ou parfois de triplettes quand elles sont issues d'une même souche. Elles peuvent de plus avoir un caractère sinueux sur les premiers mètres. De tels peuplements ont été observés lors des campagnes d'échantillonnage, par exemple dans l'Allier, où la quasi-totalité des tiges de certaines parcelles pouvait présenter ce type de morphologie. Ces peuplements ont été évités. Dans d'autres situations, ce caractère n'était pas systématique, ou fort discret, et il a pu arriver que de tels peuplements soient retenus.

Nous attirons l'attention sur le fait que le diagnostic *in situ* de tels peuplements n'a rien de systématique ni de sûr, et que certains d'entre eux ont sans doute aujourd'hui une allure normale, en dépit de leur origine. A titre d'illustration, les vieux peuplements des couples 14, 16, 22, 31 et 38, dont la croissance initiale est soutenue et sans point d'inflexion, avaient été échantillonnés en 1993, c'est à dire précisément dans un contexte où la nécessité de rechercher des peuplements issus de régénération naturelle avait été explicitée. De même, le vieux peuplement du couple 4 en forêt de Bellême, âgé de 182 ans, correspond à une placette permanente du réseau chêne suivi par

l'INRA (installée en 1934). Dans ce dernier, les trois courbes présentent un faciès de croissance initiale soutenue, et un des arbres est préexistant.

2.3.2 Analyse bibliographique

Nous avons été amenés à rechercher une explication d'ordre historique à la morphologie des courbes des vieux peuplements, liée à la conduite sylvicole des peuplements de chêne. L'exploration s'appuie en particulier sur le « Traité de sylviculture » de Boppe (1889), et l'étude historique de Hüffel (1926) sur « Les méthodes de l'aménagement forestier en France », qui seront largement cités.

2.3.2.1 Aptitude du chêne à rejeter de souche, régimes d'aménagement des forêts en taillis simples ou composés

Pour commencer, nous revenons sur la capacité du chêne à rejeter de souche, et l'usage qui a été fait de cette aptitude depuis des temps anciens. Nous livrons d'abord quelques éléments fournis par Boppe. D'après cet auteur, le chêne « repousse abondamment de souche et conserve cette faculté jusqu'à des âges avancés ». Ces rejets proviennent de bourgeons adventifs situés sous l'écorce, qui forment de nouveaux axes à la suite d'une exploitation ou du recépage d'une souche. Le rejet peut émettre des racines propres qui conduisent alors à son isolement de la souche d'origine. Hartig (cité par Boppe) a également observé le développement d'un tissu cicatriciel en périphérie du rejet, interceptant progressivement toute communication avec la souche. Il est enfin indiqué qu'en raison de cette autonomisation, les rejets émancipés d'âge avancé peuvent ne plus montrer de trace d'altération à leur pied. Concernant le hêtre, l'auteur précise cette fois qu'il « conserve trop peu de temps la faculté de rejeter de souches pour être avantageusement traité en taillis. Dans cette forme, le peuplement ne se maintient [...] qu'à condition d'être exploité très jeune ».

Cette aptitude du chêne explique son adaptation à un traitement en taillis simple régulièrement recépage, qui a été une source privilégiée en bois de chauffage pendant de nombreux siècles. Mais cette propension a été également exploitée pour assurer le recrutement des baliveaux destinés à former les arbres de réserve des taillis composés ou taillis sous futaie, rendu obligatoire dans les forêts domaniales et privées à partir du milieu du XVI^e siècle (Hüffel, 1926). Boppe explique ainsi que ce sont les « rejets provenant du premier recépage d'un jeune brin [...] qui fournissent la majeure partie des bons baliveaux, car il est rare qu'un brin soit assez fort pour être isolé à la fin de la révolution [de taillis] au début de laquelle il est né ; c'est seulement après avoir été recépage qu'il s'élance assez vigoureusement pour marcher avec le taillis ». On trouve donc là l'idée qu'un rejet est non seulement à même de fournir une tige adulte et viable, mais qu'il bénéficie d'un rythme de croissance supérieur à celui d'un brin issu de germination. L'auteur précise que ces brins seront « toujours dominés par les rejets, [...] au point d'avoir disparu dans les taillis âgés de près de 20 ans ». On lit plus loin que « le développement de brins de semence ne devient rapide qu'après la première jeunesse [...] tandis que, au début, les rejets de souche s'élancent assez vite en hauteur pour dépasser de beaucoup les semis de même âge ». En complément de ces

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

affirmations, la seule étude de croissance que nous ayons trouvée sur la question est celle de Hibon dans le Nord de la France (Hibon, 1978), dans laquelle est comparée la croissance initiale en hauteur de rejets de taillis et de plants feuillus introduits artificiellement dans des recépages de taillis. L'auteur constate la supériorité générale de croissance initiale des rejets de souche, dont le niveau annuel peut atteindre 0,5 à 1 m. Boppe livre une autre information, à prendre avec prudence, mais qui peut orienter la compréhension des processus historiques à l'origine du phénomène étudié, en expliquant qu'il n'y a « aucun compte à tenir des rejets éventuels que peuvent donner les souches des réserves exploitées [...] qui se carient généralement d'assez bonne heure ». Si l'on en croit l'auteur, cela signifie que les futaies sur souches ne sont pas issues de la régénération par rejet de souche d'une coupe finale de futaie de la révolution précédente, en tout cas pas directement. Le recépage a par ailleurs joué un rôle historique dans la régénération des futaies feuillues, que nous exposons ci-après.

2.3.2.2 Régénération des futaies feuillues

S'agissant du régime de la futaie, l'histoire qu'en dresse l'ouvrage de Hüffel est assez tourmentée. Elle contient cependant des éléments de contexte que nous avons essayé de résumer, car ils permettent aussi d'éclairer ce qui selon nous constitue un premier mécanisme d'explication des observations faites sur notre échantillon.

2.3.2.2.1 Contexte historique

A la période située entre les premiers règlements forestiers et l'Ordonnance de Colbert (entre le milieu du XVI^e siècle et 1669), l'aménagement par contenance de la futaie était, d'après Hüffel, le plus courant. La futaie était donc exploitée comme le taillis, « à tire et à aire », c'est à dire de proche en proche dans une direction privilégiée, la coupe étant définie par son assiette, couvrant une étendue égale chaque année, de façon à revenir sur une même coupe au terme de durée de révolution retenue, et qui était de 100 ans minimum (Ordonnance de 1573).

La coupe à blanc n'y était apparemment pas pratiquée. Une action de balivage préalable devant permettre la formation d'un jeune peuplement épargné, complété par la régénération et éventuellement par un ensemencement artificiel. Des coupes de dégagement et d'amélioration du peuplement intervenaient dans le jeune âge, ce qui fait dire à Hüffel que « nos prédécesseurs étaient en possession de méthodes de régénération très précises et très complètes ».

En dehors de ce schéma général et optimiste, la période qui précéda l'Ordonnance de 1669, fut marquée d'abus et d'une surexploitation des futaies ayant conduit à leur régression en taillis de coupe réglée. Avec l'Ordonnance et le retour d'une certaine autorité, les futaies furent l'objet d'une mise en défens stricte, et quand elles restèrent exploitées, tout dégagement ou coupe de nettoyage furent interdits, de crainte de nouveaux excès. Cette mesure ne porta apparemment pas préjudice aux futaies de chêne de la Normandie ou du bassin de Loire, où les régénérations étaient réputées abondantes et fréquentes, mais ce ne fut pas le cas partout. Hüffel écrit ainsi que « dans les forêts de l'ouest [...] et du centre de notre pays, la réserve d'un petit nombre de

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

semenciers suffit ordinairement, le sol étant couvert de semis provenant des glandées qui se reproduisent à de courts intervalles. De plus dans ces régions, le chêne rejette encore bien de souche jusque vers 150 ans [...] et les rejets, surtout lorsqu'ils ont été recépés, forment des peuplements d'avenir. Il n'en est plus de même lorsqu'on s'avance vers le nord-est, [...] qu'on dépasse les environs de Paris ou la région de l'Ile de France ». Au passage, l'auteur suggère donc ici que les futaies ont pu, au moins pour le chêne, être régénérées par recépages de rejets pour le coup issus de vieilles souches, ce qui lève en la complétant l'objection de Boppe à une régénération à partir de souches adultes. Dans le Nord-Est au contraire, mais aussi en Normandie, la rigidité de l'Ordonnance amena au constat, qui se généralisa rapidement au début du XVII^e siècle, que les coupes trop claires étaient envahies de bois blanc et de bouleaux, et compromettaient rapidement le renouvellement des peuplements de futaie. Cette situation fut encore aggravée par un raccourcissement des durées de révolutions à 50 - 100 ans, et qui eut pour conséquence une nouvelle régression vers des taillis. A la fin du XVIII^e siècle on déplorait toujours l'échec des régénérations, et la disparition de la futaie.

2.3.2.2.2 Réapparition du recépage, méthode des coupes successives

C'est dans ce contexte que « les recépages reparaissent dans les aménagements dès le milieu du XVIII^e siècle comme un moyen d'assurer la prédominance des bonnes essences dans les renaissances de futaie » (Hüffel), et dont la portée coïncide, au plan historique, avec l'âge des vieux peuplements de l'échantillon.

Dans les coupes qui se salissaient, il avait en effet été observé qu'avec le temps, les essences feuillues dont le chêne finissaient par s'introduire en sous-étage. « **Si on venait alors à recéper le tout à blanc-étoc, ces essences précieuses se développaient rapidement et prenaient le dessus. De même les rejets nés de la coupe de futaie, recépés à 25 ou 30 ans, donnaient naissance à de nouveaux recrues capables de croître en futaie [...]. La pratique se répandit de plus en plus et devint presque générale vers la fin du régime des maîtrises** » (Hüffel, note : maîtrises des Eaux et Forêts, supprimées à la fin de l'Ancien Régime).

Nous reprenons l'exposé de la méthode par Hüffel : « une forêt qu'on voulait aménager à 100 ans était divisée en 125 coupes annuelles [par contenance], chacune de celles-ci étant exploitée [...] une première fois en recépage à 25 ans, une seconde fois en coupe principale à 100 ans ». **La coupe de recépage n'était cependant pas toujours systématique. Il pouvait être ainsi préconisé de réserver des baliveaux de chêne. Dralet (1812, « Traité du régime forestier », cité par Hüffel) distingue « deux manières d'exécuter [les recépages] : soit à blanc-étoc de la totalité du peuplement, soit – ce qu'il appelle le recépage ordinaire – en ne coupant que les morts-bois et bois blancs et réservant les brins les plus sains et les mieux venants** ». Concernant la portée temporelle de la méthode, Hüffel indique que « les coupes systématiques et réglées de recépage [...] restèrent dans la pratique forestière pendant plus d'un siècle, et ce n'est que dans la seconde moitié du XIX^e siècle qu'elles disparurent très généralement ».

Il est par ailleurs saisissant de voir cités, dans l'ouvrage de Hüffel, certains des massifs que nous avons échantillonnés dans le Perche, car cette méthode de régénération s'accorde avec des

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

comportements de croissance constatés dans ce secteur (voir annexe 6). On y apprend ainsi que les « forêts de Bourse, de Perseigne, Bellême, Réno-Valdieu, la Trappe, Bonsmoulins et bien d'autres [se virent] appliquer le même système » à la fin du XVIII^e siècle, par Urbain Chaillou, aménagiste-arpenteur du secteur. Ce dernier était apparemment adepte d'un recépage plus sélectif, puisqu'il déclarait que « pour remédier à cet inconvénient fréquent [des bois blancs], il suffit de recéper lesdits bois blancs au plus tard 30 ans après ». Plus loin sont encore mentionnées les forêts de Blois et Chinon, signe que le bassin de la Loire n'échappait finalement pas aux difficultés de régénération.

La méthode de régénération par recépage nous paraît donc constituer une première explication à la morphologie des courbes de croissance observées sur les vieux peuplements, à la fois parce qu'elle fut généralisée sur le territoire, et parce qu'elle a été appliquée jusqu'à des temps postérieurs aux dates d'origine des vieux peuplements.

2.3.2.3 Conversion des taillis sous futaie en futaie feuillue

2.3.2.3.1 Contexte historique

Les développements précédents, bien que rapportant une méthode qui n'était pas dépourvue de généralité, ont trait à la régénération de peuplements qui étaient déjà conduits en futaie à la fin du XVIII^e siècle. Ils ne doivent pas masquer cette autre réalité qu'au début du XIX^e siècle, plus de 50% des forêts feuillues du pays étaient traitées en taillis composés ou taillis sous futaie (désignés par « TSF » dans la suite). Avec l'avènement du Code Forestier en 1827, se mit en place un vaste mouvement de conversion des taillis sous futaie domaniaux en futaie, fondé sur la conviction que « le rôle des forêts de l'Etat [était] de produire des bois d'œuvre de forte dimension, et non pas du combustible et des revenus en argent » (Hüffel). Ce mouvement fut initié par Lorentz, alors premier directeur de l'Ecole Forestière, qui proposa la première méthode de conversion. **Plusieurs méthodes se sont succédées, mais à chaque fois que l'essence objectif de la futaie était le chêne, leurs mécanismes ont fait appel à sa capacité à rejeter de souche. Cohérente au point de vue de la date de son apparition, la conversion constitue donc une seconde explication de l'origine de certains de nos peuplements.** Nous reprenons maintenant quelques éléments donnés par Hüffel sur ces méthodes.

2.3.2.3.2 Méthode dite de « conversion immédiate »

Par conversion, on entend le fait d'amener un peuplement de TSF à un stade tel qu'il puisse permettre l'obtention d'une régénération naturelle, laquelle sera alors conduite en futaie régulière. Hüffel estime qu'à l'époque où les conversions ont commencé, une révolution de taillis était couramment de l'ordre de 25 ans, et pouvait monter jusqu'à 40 ans.

L'auteur de la méthode (Lorentz, « Cours de culture », 1837, par Lorentz et Parade, cité par Hüffel) estimait impossible d'obtenir une régénération naturelle à partir de tels peuplements de taillis. Dans cette méthode, la conversion à proprement parler est donc précédée d'une révolution dite révolution de conversion, destinée à les faire vieillir. L'ensemble des TSF d'un massif est dès

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

le départ affecté en conversion. Cette dernière commence par une phase d'attente d'environ 40 ans, divisée en deux révolutions de 20 ans à l'issue desquelles interviennent des coupes destinées à extraire les bois blancs ou morts, et les perches surabondantes du taillis, mais qui doivent maintenir les peuplements denses. Les 100 années qui suivent définissent une seconde phase qui donne lieu à des coupes de futaie, sombres, claires et définitive à l'acquisition de la régénération. La méthode n'avait donc d'immédiat que l'affectation, dès le départ, de la totalité du TSF dans un régime de conversion. Mais la durée même de cette révolution de conversion (140 ans minimum !), si elle était réaliste du strict point de vue de l'aménagement, laisse songeur quant à la réalisation de la régénération de conversion. **En particulier, elle a pu laisser tout le loisir de considérer ultérieurement comme futaies à part entière, les peuplements de transition issus de taillis, qui furent engagés dans la seconde phase voulue par la méthode, et qui constituent des futaies sur souches.**

Boppe écrit à propos de la régénération de conversion par la semence « qu'[elle] ne peut être provoquée avec succès que dans les peuplements assez âgés pour qu'on n'ait plus à se préoccuper outre mesure de l'embarras provenant de l'évolution des rejets. C'est encore en faisant vieillir les taillis qu'on tourne la difficulté », puis au sujet des coupes de conversion, que « l'idée première que l'on poursuit n'est plus le baliveau, mais la mise du peuplement à l'état d'ensemencement ; il faut donc façonner certaines perches du taillis pour le rôle d'abri qu'elles seront appelées à remplir. **On peut ainsi, en donnant aux tiges principales un espacement convenable, rapprocher autant que possible la forme du perchis sur souches de celle d'une futaie de même âge.** »

Outre le sacrifice d'exploitation qu'elle imposait (aucune coupe de taillis pendant 40 ans), la méthode, et avec elle les conversions, furent dénoncées par les grands consommateurs de charbon de bois qu'étaient les industriels, maîtres de forges, verriers,... pour la menace qu'elles constituaient quant à leur approvisionnement, peu avant son remplacement par le charbon d'origine minérale. C'est ce qui a conduit à leur interruption générale en 1839.

2.3.2.3.3 *Méthode dite de « conversion directe »*

Dans ce contexte, la méthode de conversion directe fut proposée en 1843 pour remédier au sacrifice d'exploitation des taillis imposé par la précédente (probablement publiée par un agent forestier sous le pseudonyme de XZY, Annales Forestières, 1843, cité par Hüffel). **Bien qu'elle ait, dans son fondement, constitué une alternative à la constitution de peuplements sur souches transitoires, elle en a cependant souvent été à l'origine.**

La méthode est dite directe parce qu'elle se propose de supprimer la révolution de conversion, et d'y substituer une exploitation totale du TSF suivie d'un repeuplement artificiel. Pour équilibrer la future futaie dont l'âge d'exploitabilité est fixé par avance, le TSF est divisé en quatre affectations, converties tous les quarts de révolution. Elle est donc graduelle. « Pendant la première période [...] qui commencera immédiatement [...], on exploitera à blanc-étoc tout le peuplement, taillis et futaie, de la première affectation : on arrachera **au besoin** les souches et on reboisera le terrain au moyen de plantations ou de semis. Dans les trois autres affectations, on continuera la pratique du

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

taillis sous futaie... » (Hüffel). Ce dernier mentionne que ce système de conversion connut un succès immédiat, en dépit des dépenses considérables qu'il devait occasionner.

Cette méthode a eu en réalité un résultat désastreux, car « après la coupe les rejets de souche se produisirent en masse [...] sur le sol entièrement découvert et anéantissaient sous leur pression les semis ou les plants, nécessairement peu nombreux, qu'on avait installés à très grands frais [...], une renaissance en rejets se substituait à l'ancien TSF [...]. **Cette conséquence déplorable se produit dans un très grand nombre de forêts et l'on peut voir, aujourd'hui encore, des surfaces trop souvent notables peuplées de perchis sur souches** » (Hüffel, en 1926). La méthode fut probablement arrêtée dans les années 1870.

2.3.2.3.4 Méthode dite de conversion « graduelle »

Cette méthode, qu'on peut voir comme une synthèse des avantages des deux précédentes, fut proposée en 1867 (« Cours de culture », 5^e édition, par Lorentz et Nanquette, cité par Hüffel), et prit sa forme définitive en 1873. Elle combine une révolution de conversion voulue la plus courte possible, et une mise en œuvre progressive, le TSF étant initialement réparti en plusieurs affectations, dont les moins riches en réserves perdurent plus longtemps en TSF productifs. Dans sa version définitive, elle compte quatre affectations, avec le retour d'une phase d'attente de 30 à 40 ans, et une pratique de balivage aussi intensif que possible au terme de chaque rotation dans des TSF restants, dont l'exploitation était forcément modérée. D'après Lafouge (1964), cette méthode a pu cependant être étalée sur 4 à 6 affectations plus courtes.

La méthode est illustrée dans le tableau 5.7. A compter de l'aménagement en conversion du TSF, la régénération est donc acquise au plus tôt après la première rotation pour la première affectation, soit après 60 à 80 ans. **Cette dernière méthode a donc pu également conduire à des peuplements sur souches. A supposer que l'aménagement en conversion ait pu être mené à son terme, en respectant la logique exposée au tableau 5.7, il en résulte cependant que les peuplements qui ont perduré le plus longtemps en conversion ont subi deux à trois cycles de coupes modérées de taillis et de balivage intensif. Ils doivent donc comporter plusieurs cohortes d'individus, ce qui les éloigne en structure d'un peuplement régulier.** Si l'on excepte la méthode de régénération par coupes successives, cette méthode de conversion a donc cette différence, par rapport aux précédentes, que tout en étant issus de rejets, la plupart des arbres du peuplements peuvent être d'âges fort distincts.

Après Hüffel, les documents d'enseignement de Lafouge (1964) et de Vannière (1983) relatifs à l'aménagement des TSF montrent encore que les fondements de la méthode de conversion qu'on vient d'évoquer ont, à quelques variantes près, demeuré (notamment avec l'introduction d'un relais de production par des plantations de peuplements résineux). **L'obtention de futaies sur souches est mentionnée par ces auteurs. Elle y est même envisagée comme un procédé de conversion directe à part entière, dans la mesure où on ne passe plus par le stade de la régénération naturelle, et que le procédé offre l'avantage de constituer d'emblée une ou plusieurs classes d'âge productives (les plus avancées) de la future futaie régulière.**

Affectation	Période d'attente 30 à 40 ans	Rotation 1 R/4	Rotation 2 R/4	Rotation 3 R/4	Rotation 4 R/4
<i>1^{ère} affectation</i> <i>TSF riches en arbres de réserve</i>	vieillissement + éclaircies préparatoires	régénération progressive	futaie 0 – 40 ans	futaie 40 – 80 ans	futaie 80 – 120 ans
<i>2^e affectation</i>	coupe de TSF modérée + balivage intensif	vieillissement + éclaircies préparatoires	régénération progressive	futaie 0 – 40 ans	futaie 40 – 80 ans
<i>3^e affectation</i>	coupe de TSF modérée + balivage intensif	coupe de TSF modérée + balivage intensif	vieillissement + éclaircies préparatoires	régénération progressive	futaie 0 – 40 ans
<i>4^e affectation</i>	coupe de TSF modérée + balivage intensif	coupe de TSF modérée + balivage intensif	coupe de TSF modérée + balivage intensif	vieillissement + éclaircies préparatoires	régénération progressive

Tableau 5.7 Méthode de conversion graduelle des TSF en futaie régulière dans sa forme définitive (1873, d'après Hüffel, 1926).

R = durée de la révolution de conversion.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

Bien que la méthode de conversion graduelle constitue la plus aboutie des méthodes de conversion, il ne faut pas surestimer l'usage qui a pu en être fait sur le territoire. D'après Degron (1998), le choix technique de la conversion immédiate était prédominant dans la moitié Nord de la France, et « en 1876, les 2/3 de la surface forestière aménagée en conversion relèvent de cette méthode ». D'après l'auteur, l'essentiel de l'œuvre de conversion a par ailleurs été engagé avant 1870.

2.3.2.4 Compatibilité historique

Les périodes auxquelles ont été appliquées ces méthodes sont toutes compatibles avec l'âge des vieux peuplements de l'échantillon qui présentent une morphologie particulière.

La méthode de régénération des futaies par coupes successives ayant disparu dans la seconde moitié du XIX^e siècle, on peut par exemple faire l'hypothèse que les derniers cycles de recépage ont été acquis avant 1850. En supposant de plus que tous les arbres de la placette sont issus du recépage, cela situe l'âge de ces peuplements à un minimum de 150 ans.

Les conversions de TSF ont été mises en œuvre à partir de 1830, sur des TSF âgés de 20 à 40 ans, ce qui donne des peuplements d'âge maximal inférieur à 200 ans aujourd'hui pour ceux qui n'ont pas été régénérés. La méthode de conversion directe a été appliquée dès sa mise au point. Comme elle commence par une coupe à blanc, les peuplements sur souche qui en sont issus sont donc au plus âgés de 160 ans aujourd'hui. La méthode de conversion graduelle enfin, lancée vers 1870 a été appliquée à des TSF en place qu'on a laissés vieillir, ce qui mène à un âge maximal similaire de 160 ans. Avec cette dernière, les balivages successifs ont pu conduire à l'accumulation de plusieurs cohortes de rejets dans les peuplements. Ce fait la rapproche de la méthode de régénération par coupes successives, dont elle est également voisine du point de vue de l'âge des peuplements actuels.

L'analyse précédente fournit donc un cadre d'explication général à la morphologie initiale des courbes de croissance de certains vieux peuplements. Il repose sur le fait que la régénération des peuplements s'est pendant très longtemps largement appuyée sur le procédé technique consistant à favoriser le rejet de souche, dont la croissance en hauteur est initialement plus soutenue que celle de brins de semis.

Pour rendre compte du plafonnement assez prononcé des courbes de croissance de certains de ces peuplements, qui survient à la suite des comportements juvéniles observés, une hypothèse complémentaire serait d'envisager que les peuplements sur souches expriment ensuite une croissance en hauteur au contraire plus modérée que des peuplements issus de régénération naturelle, soit du fait de leur nature même, soit parce qu'ils évolueraient à des niveaux de densité plus faibles que des peuplements obtenus par régénération naturelle. Dans ce dernier cas, il faut imaginer que les conditions de concurrence entre peuplements aient pu être spécialement réduites, puisqu'il est généralement admis que la croissance en hauteur dominante est relativement insensible aux conditions sylvicoles quand elles ne sont pas excessives.

2.3.3 Éléments d'interprétation du fléchissement de courbes de croissance de peuplements sur souches

2.3.3.1 Éléments généraux

La confirmation de ce jeu d'hypothèses n'est pas aussi immédiate que la précédente. Les ouvrages de Boppe et Hüffel ne fournissent pas d'éléments tendant à indiquer un épuisement progressif des rejets de souche. La seule indication à ce sujet, déjà mentionnée, est relative à l'idée que les rejets issus de souches adultes sont à écarter, ces dernières se dépréciant rapidement. L'hypothèse de l'épuisement est encore affaiblie par le constat que les rejets peuvent s'individualiser progressivement de la souche mère en formant leur propre appareil racinaire. Au sujet du balivage des TSF, Lafouge (1964) écrit d'ailleurs qu'« on doit faire appel à des [...] rejets de souches jeunes, les plus isolés à la périphérie de celles-ci, afin qu'ils puissent s'en affranchir ».

S'agissant des conditions de densité de ces peuplements, nous sommes amenés à distinguer les futaies régénérées par recépage des peuplements de transition engendrés par les conversions de TSF. Concernant les premières, les nombreux témoignages et références donnés par Hüffel dans sa présentation de la méthode ne sont pas plus diserts quant aux niveaux de densité qu'elle permet d'atteindre. Si on admet, comme on l'a exposé, que le recépage intervient sur une régénération naturelle complétée des rejets des souches de la coupe finale, il n'y a pas en réalité de raison de considérer que la densité du peuplement qui en résulte puisse être moindre. A moins de supposer que la méthode ait été précisément appliquée dans des contextes où la régénération naturelle était insuffisante. Comme mentionné dans le paragraphe relatif à la régénération des futaies feuillues, c'est bien en effet, d'après Hüffel, le constat que les régénérations trop claires de certains secteurs (Nord-Est, Normandie) étaient envahies de bois blanc qui a justifié la réintroduction des recépages. On pourrait objecter que la méthode a connu un succès tel qu'elle est vraisemblablement devenue une mode, sans que son application ait été spécialement restreinte aux situations critiques. Hüffel relate ainsi plusieurs cas où elle fut mise en œuvre pour lutter contre les rejets de souche de la coupe finale, bien que la régénération fût complète, y compris dans les secteurs du Centre et de l'Ouest du pays.

La question est également délicate pour les peuplements issus de TSF, mais on dispose peut-être d'éléments plus nombreux pour confirmer l'hypothèse. La révolution de conversion est généralement caractérisée par une phase de vieillissement du taillis, accompagnée pour les méthodes de conversion immédiate et graduelle par un balivage intensif sur une ou plusieurs révolutions de taillis, avec l'objectif affiché de constituer des peuplements les plus denses possibles. Un propos déjà cité de Boppe au sujet de la méthode de conversion immédiate est encore qu'« on peut [...] en donnant aux tiges principales un espacement convenable, rapprocher autant que possible la forme du perchis sur souches de celle d'une futaie de même âge ».

Toutefois, ces affirmations traduisent peut-être davantage une volonté d'aménagiste ou de sylviculteur que la réalité d'application de la méthode, et l'état de densité de la strate censée assurer la future régénération dans ces TSF vieillis pose précisément question. Les indications les

plus détaillées dont nous disposons sont issues de Lafouge (1964). Cointat (cité par Lafouge) suggère que le minimum acceptable pour obtenir une régénération complète est de l'ordre de 50 à 80 tiges/ha. Dans un commentaire sur la pratique du balivage intensif, le chiffre de 300 brins/ha de taillis balivés est avancé (Aubert, cité par Lafouge) pour constituer « une futaie sur souches assez claire [...] qu'il sera possible de régénérer par la suite ». Ces chiffres sont donc plutôt modestes au regard des densités couramment rencontrées dans une futaie d'âge comparable (de 40 à 80 ans, si on retient l'âge de 40 ans pour le taillis, suivi d'une période d'attente et de balivage de 40 ans, avec la méthode de conversion immédiate). **Ils suggèrent que les futaies sur souches obtenues à la révolution de conversion ont parfois pu évoluer dans des conditions de densité telles qu'un effet dépressif sur la croissance en hauteur n'est pas à exclure.**

Le phénomène a pu être spécialement accru pour la population d'individus concernés par la procédure d'échantillonnage. Si, comme nous l'avons mentionné au sujet de la méthode de conversion graduelle, plusieurs cycles de balivage se sont succédés dans la vie du peuplement, ce dernier peut comporter plusieurs cohortes d'individus qui contribuent à son irrégularisation. Dans pareille situation, la population des 100 plus gros arbres à l'hectare, cible de l'échantillonnage, correspond moins tant à une population d'arbres dominants qui devient théorique, qu'aux individus du peuplement final dont le balivage est le plus ancien. Ces mêmes individus sont susceptibles d'avoir connu des conditions de densité plus modestes encore, avec la conséquence qu'on a évoqué sur leur croissance en hauteur.

2.3.3.2 *Éléments relatifs au Nord-Est du pays*

Nous livrons un indice supplémentaire issu de l'ouvrage de Hüffel, qui nous paraît étayer indirectement l'hypothèse selon laquelle les peuplements de transition de la conversion auraient pu évoluer à faible densité, au moins dans certains secteurs, et qui fait précisément écho aux mêmes difficultés qui ont justifié la méthode de recépage des régénérations de futaie. Un chapitre est en effet consacré à ce que l'auteur appelle la « futaie claire », proposée comme régime objectif de la conversion alternatif à la futaie pleine dans le Nord-Est. La justification invoquée réside dans « la difficulté à convertir les forêts de chêne en futaie pleine [où] les insuccès ont été graves et complets dans la plupart des cas ». La rareté des glandées complètes et la difficulté à « obtenir la régénération naturelle du chêne dans le nord-est de la France, surtout à l'ouest des Vosges » sont mentionnées. Si on admet comme on l'a vu que le balivage des taillis en conversion reposait sur des brins de semis recépés, il n'est pas impossible qu'il ait été difficile de constituer les peuplements denses désirés par les concepteurs des méthodes de conversion. Sans entrer dans le détail de la méthode de la futaie claire, on précise qu'elle est envisagée comme « un peuplement principal [...] comportant des arbres de toute dimension [...] [dont] les cimes ne forment pas un massif clos, continu, [mais] où se trouvent des intervalles entre les plus grands » et parcouru de coupes régulières. « Les arbres aux cimes baignées de lumière et de chaleur seront naturellement beaucoup plus féconds en graines que dans les futaies pleines [...]. Toutes les glandées [...] seront utilisées pour la régénération du chêne [...]. Le retour fréquent des coupes assurera le maintien des semis une fois formés ».

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

D'un point de vue historique, ce secteur présente de plus la particularité d'avoir été géré par le service forestier allemand entre 1871 et 1918 en Alsace-Moselle, et qui n'est peut être pas exempt de conséquences. D'après Hüffel, l'aménagement en conversion fut maintenu selon une méthode proche de la méthode graduelle, mais avec des spécificités. D'abord, les affectations de TSF les plus avancées virent le commencement immédiat des coupes de régénération sans phase d'attente. Dans les autres affectations, il fut « prescrit la coupe systématique immédiate de toutes les réserves qui s'y trouvaient. Cette fâcheuse mesure (motivée sans doute par des considérations d'ordre financier) [...] a eu pour effet de ruiner totalement certains cantons pour lesquels toute possibilité d'une conversion prochaine est maintenant exclue ». Le caractère visiblement plus dynamique des coupes a pu contribuer à appauvrir le capital des peuplements, et avec lui réduire les conditions de concurrence entre individus.

En résumé, s'il est impossible d'apporter la preuve formelle que les peuplements sur souches aient pu évoluer dans des conditions de densité faible, ayant de surcroît un effet dépressif pour la croissance en hauteur dominante, on ne peut l'exclure, à la fois pour les futaies régénérées par recépage, et pour les peuplements de transition des conversions. Dans le Nord-Est, on dispose d'indices favorables à l'hypothèse.

2.3.3.3 Variabilité inter-régionale de la forme des courbes

Vu sous l'angle de la difficulté à régénérer le chêne par voie naturelle dans certains secteurs, le constat de la variabilité inter-régionale de la forme des courbes (paragraphe 2.1) et de sa structuration climatique doit être revisité. **En particulier, on pourrait imaginer que cette variabilité est peut-être essentiellement attribuable aux conditions de densité qu'ont connues les vieux peuplements, c'est à dire au fait sylvicole.** Le fait que les courbes les plus tendues s'observent dans le val de Loire, dont on a remarqué qu'il était justement le plus épargné par des anomalies de croissance initiale, donc que les peuplements ont plus sûrement été régénérés par voie naturelle, est à souligner. Dans ce secteur, la tradition de conduite en futaie est d'ailleurs certainement plus ancienne que dans les autres secteurs échantillonnés, et peut trouver une explication dans l'ancienneté de son appartenance au domaine royal. A l'inverse, c'est dans le secteur Nord-Est, évoqué au paragraphe précédent, que les courbes fléchissent le plus nettement. Enfin, un dernier argument étayant l'hypothèse sylvicole est qu'il ne semble pas s'esquisser de différence de forme sur les faisceaux des seules courbes jeunes aux hauteurs actuellement atteintes (voir figure 5.3).

La logique climatique repérée au sujet de la morphologie des courbes incite tout de même à se demander si elle ne serait pas en partie conciliable avec l'hypothèse sylvicole, en émettant le postulat que leur degré de fléchissement est bien directement lié à un faible niveau de concurrence dans les peuplements, mais que ce dernier serait lui-même conditionné par la difficulté à obtenir des semis naturels, sous contrôle climatique. La principale opposition géographique dans la forme des faisceaux de courbes est latitudinale, et elle isole justement val de Loire et Allier de la Normandie et du Nord-Est, qui ont été signalés comme des contrées où la régénération est plus délicate. Or on a vu que cette opposition concerne directement les

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

températures de la saison de végétation, à laquelle se produit la fructification des essences. Dans le val de Loire où les courbes sont les plus tendues, le contexte climatique est spécialement doux. Les futaies ont pu être aisément régénérées par semis naturels, plutôt que par recépage. A l'inverse, on a vu que la régénération naturelle est plus difficile dans le Nord-Est, du fait de la rareté des glandées abondantes, et qu'elle avait pu être à l'origine de la difficulté des conversions. Ce postulat peut paraître audacieux, mais n'est pas invraisemblable.

2.3.4 Tentative d'identification de l'origine des peuplements

En complément du repérage d'un avantage initial sur la courbe de croissance en hauteur, il peut être suggéré d'identifier une signature propre à certaines méthodes de régénération ou de conversion des TSF en faisant intervenir la croissance radiale mesurée à 4,30 m, qui est ordinairement sensible aux interventions sylvicoles. La méthode de régénération par recépage et celle de la conversion immédiate ont en commun d'annuler le niveau de compétition entre arbres au moment de la coupe, ce qui doit induire des niveaux de croissance radiale particulièrement élevés dans les années qui la suivent, pour les arbres ou rejets qui lui ont survécu ou en ont résulté. Les autres méthodes de conversion n'autorisent au contraire que des coupes modérées de taillis, accompagnées d'un balivage intensif.

A l'inverse un même peuplement, situé dans un massif classé en conversion, a pu se voir appliquer successivement les différentes méthodes, dont on a vu que les évolutions avaient été rapides, ce qui peut compliquer la compréhension de l'histoire du peuplement. De même, des variantes régionales dans l'application des méthodes sont possibles. Enfin, les signaux observables sur quelques courbes de croissance individuelles ne reflètent pas nécessairement les conditions moyennes dans lesquelles ont évolué les peuplements.

Cette exploration a été menée pour chaque placette, avec les courbes de croissance individuelles en hauteur et rayon, mais n'a pas permis de rattacher systématiquement chaque peuplement à quelques comportements modèles clairs. Dans certains cas, l'approche s'est cependant révélée assez fructueuse. Pour un examen plus détaillé de ces situations, en relation avec les méthodes de régénération ou de conversion des peuplements, nous renvoyons à l'annexe 6.

2.4 Conséquences pour la modélisation de la croissance, identification des peuplements sur souches

2.4.1 Conséquences pour la modélisation

L'origine sylvicole avérée de la forme initiale de certaines courbes de croissance, non liée à la variation des conditions du milieu, justifie d'en tenir compte dans la procédure de modélisation de la croissance en hauteur dominante.

Dans ce contexte, la croissance radiale risque de s'être déroulée dans des conditions sylvicoles trop peu constantes pour tenter la recherche d'une tendance à long terme, sans une analyse préalable approfondie. C'est pourquoi la modélisation de la croissance radiale n'a pas été

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

effectuée dans le cadre de ce travail. Une première analyse graphique est cependant proposée en fin de cette partie au paragraphe 6.

Comme les courbes de croissance en hauteur dominante peuvent être affectées à un degré variable, qui renvoie à une diversité potentielle d'origine des peuplements sur souches, il est nécessaire de systématiser le diagnostic de tels peuplements dans l'échantillon, par exemple pour leur appliquer un traitement spécifique dans la modélisation.

2.4.2 Repérage d'après la croissance en hauteur dominante

Dans cette perspective, nous avons réalisé un premier inventaire, rassemblant les peuplements qui vérifient le critère suivant : présenter une courbe de croissance en hauteur dominante concave dans sa partie initiale (sans point d'inflexion) ou à défaut un niveau de croissance supérieur à celui du jeune peuplement.

L'application de ce critère, qu'on a voulu sévère à ce stade, quitte à ce que des déclassements soient opérés ultérieurement, conduit à la liste indiquée dans le tableau 5.8, qu'on pourra confronter aux courbes de la figure 5.2. Les peuplements dont les courbes paraissent les plus affectées y sont repérés de façon spécifique. Les vieux peuplements des couples 1, 14, 18 et 22 dont la morphologie est de toute façon trop particulière pour qu'ils soient conservés pour l'analyse, ne sont pas repris dans ce tableau. Leurs courbes sont commentées dans l'annexe 6.

Secteur	Peuplements supposés sur souches
Perche	couples 3, 4, 7*, 8, 9, 10 : vieux peuplements
Val de Loire	couples 25*, 26, 30 : vieux peuplements
Allier	couples 11, 13*, 16*, 17 : vieux peuplements couple 19 : jeune peuplement
Lorraine – Alsace	couples 31*, 32, 38*, 39 et 40 : vieux peuplements

Tableau 5.8 Liste par secteur des peuplements présentant une anomalie de croissance initiale.

* Peuplements paraissant spécialement affectés par un avantage de croissance initiale

2.4.3 Utilisation du facteur d'élancement de la strate dominante

Pour vérifier le diagnostic, un facteur d'élancement de la strate dominante a été calculé pour chaque peuplement, à toute date où une valeur de hauteur dominante était disponible. Le facteur d'élancement étant défini à l'échelle d'un individu comme le rapport h/d_{130} , où h est la hauteur totale de l'arbre et d_{130} son diamètre à 1,30 m (Pardé et Bouchon, 1988), on l'atteint de façon quasi-équivalente à l'échelle de la strate dominante en calculant ici le rapport $(H_0 - 3)/D_{0.430}$. La procédure de calcul des courbes de croissance en rayon dominant est celle du paragraphe 2.5.2 de la partie Méthodologie.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

Si les peuplements sont issus de rejets, les individus doivent être spécialement élancés au départ, ce qui doit se traduire par une valeur anormalement élevée du facteur d'élancement. De même, on doit pouvoir apprécier les situations où les peuplements ont évolué à faible densité. La croissance radiale doit dans ce cas être plus soutenue, et dans les situations les plus critiques, la croissance en hauteur peut avoir subi un effet dépressif. En conséquence, le facteur d'élancement doit être faible.

Le facteur d'élancement est représenté en fonction de la hauteur sur la figure 5.6 pour l'ensemble des peuplements, rassemblés par couple :

- i- Si on s'en tient aux seuls jeunes peuplements, qui ne montrent pas d'anomalie de croissance en hauteur et qui sont très probablement issus de régénération naturelle étant donné leur âge, on constate que le facteur d'élancement a tendance à diminuer au cours du temps, avec une convexité fréquente au départ. Il dépasse rarement un niveau initial de 150 (à partir de la hauteur de 4,30 m), et reste au delà d'un niveau d'environ 75.
- ii- La croissance initiale soutenue de vieux peuplements supposés issus de rejets se lit à nouveau ici dans les fortes valeurs prises par le facteur d'élancement, parfois jusqu'à des hauteurs d'environ 20 m. **On observe une bonne concordance entre les peuplements qui ont été repérés comme étant fortement affectés par une anomalie de croissance initiale (tableau 5.8) et ceux qu'on remarque sur la figure 5.6.** Citons les vieux peuplements des couples 7, 25, 13, 16, 31, 38 et le jeune peuplement du couple 19. Le niveau du facteur d'élancement se maintient pour certains beaucoup plus longtemps que pour d'autres, à l'image des peuplements des couples 25, 16, 19 et 38 qu'on vient de citer, et qui suggèrent des conditions de concurrence plus élevée.
- iii- **Concernant les peuplements dont la croissance initiale est affectée à un degré moindre, on ne retrouve pas systématiquement une signature sur le facteur d'élancement, signe que le classement a pu être sévère.** C'est le cas pour les couples 3, 9, 10, 26, 30, 32 et 39.
- iv- A l'inverse, on remarque que certains peuplements qui n'avaient pas attiré l'attention à l'étape précédente présentent un faciès semblable à celui rapporté au point ii-. Il s'agit des vieux peuplements des couples 12 et 19 dans l'Allier, et du couple 34 dans le Nord-Est (dans ce dernier, le vieux peuplement est une placette permanente du réseau chêne suivi par l'INRA. La rupture observée sur la courbe concerne les trois arbres du peuplement, et intervient à une période qui renvoie à la première guerre, et pourrait laisser penser à un bris).
- v- S'agissant des vieux peuplements des couples 1, 14, 18 et 22, dont nous pensons qu'ils correspondent à des peuplements de transition issus de TSF, l'examen est tout à fait révélateur : soit le facteur d'élancement du vieux peuplement est assez élevé au départ et diminue fortement pour croiser la trajectoire du jeune peuplement, et avoisiner dans certains cas un niveau de 50 (couples 1, 22), soit il est à tout instant sous la trajectoire du jeune (14, 18), preuve que les conditions de concurrence ont été anormalement faibles.

a- Echantillon Perche

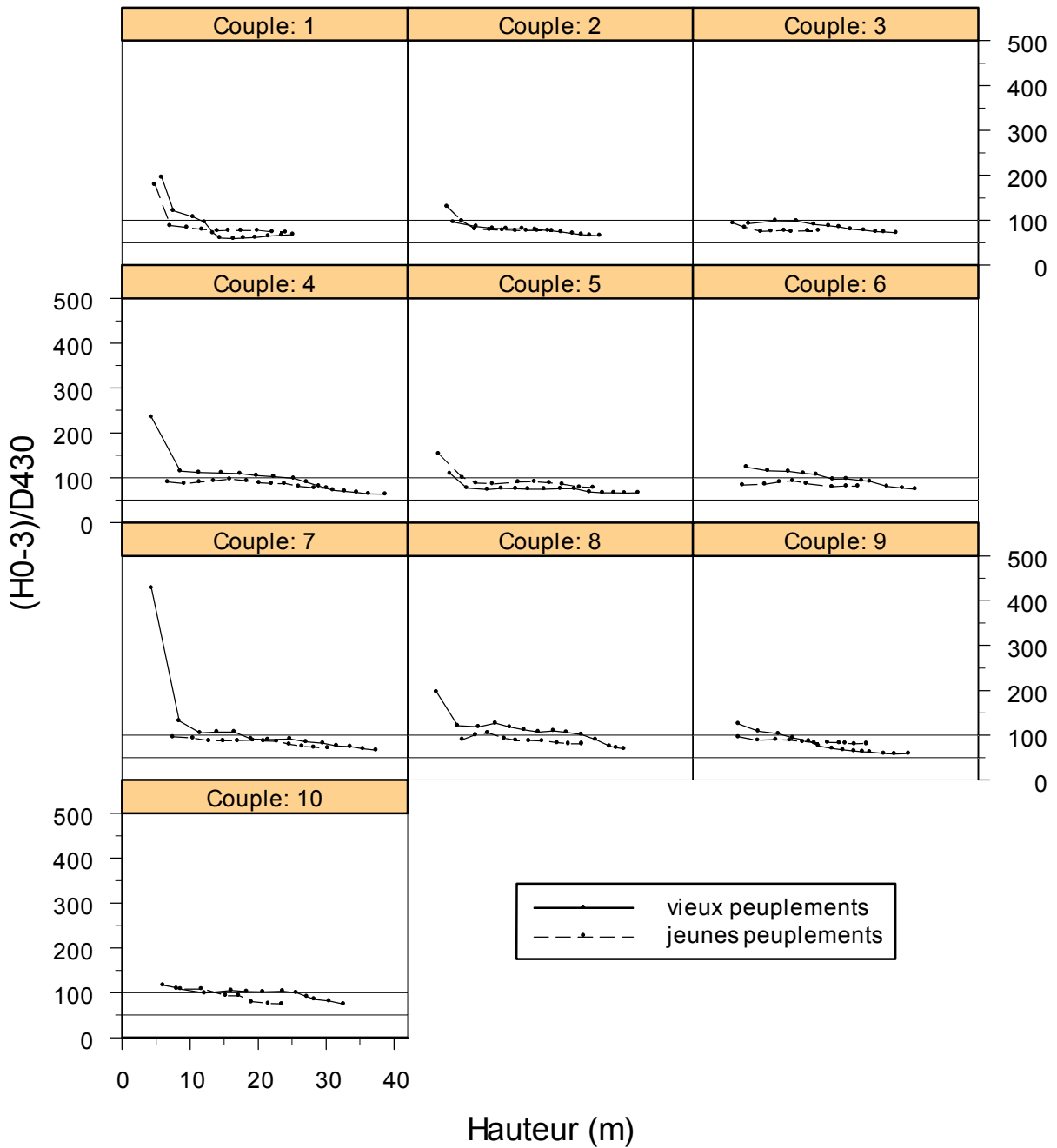


Figure 5.6 Facteur d'élanement de la strate dominante des peuplements en fonction de la hauteur dominante.

b- Echantillon val de Loire

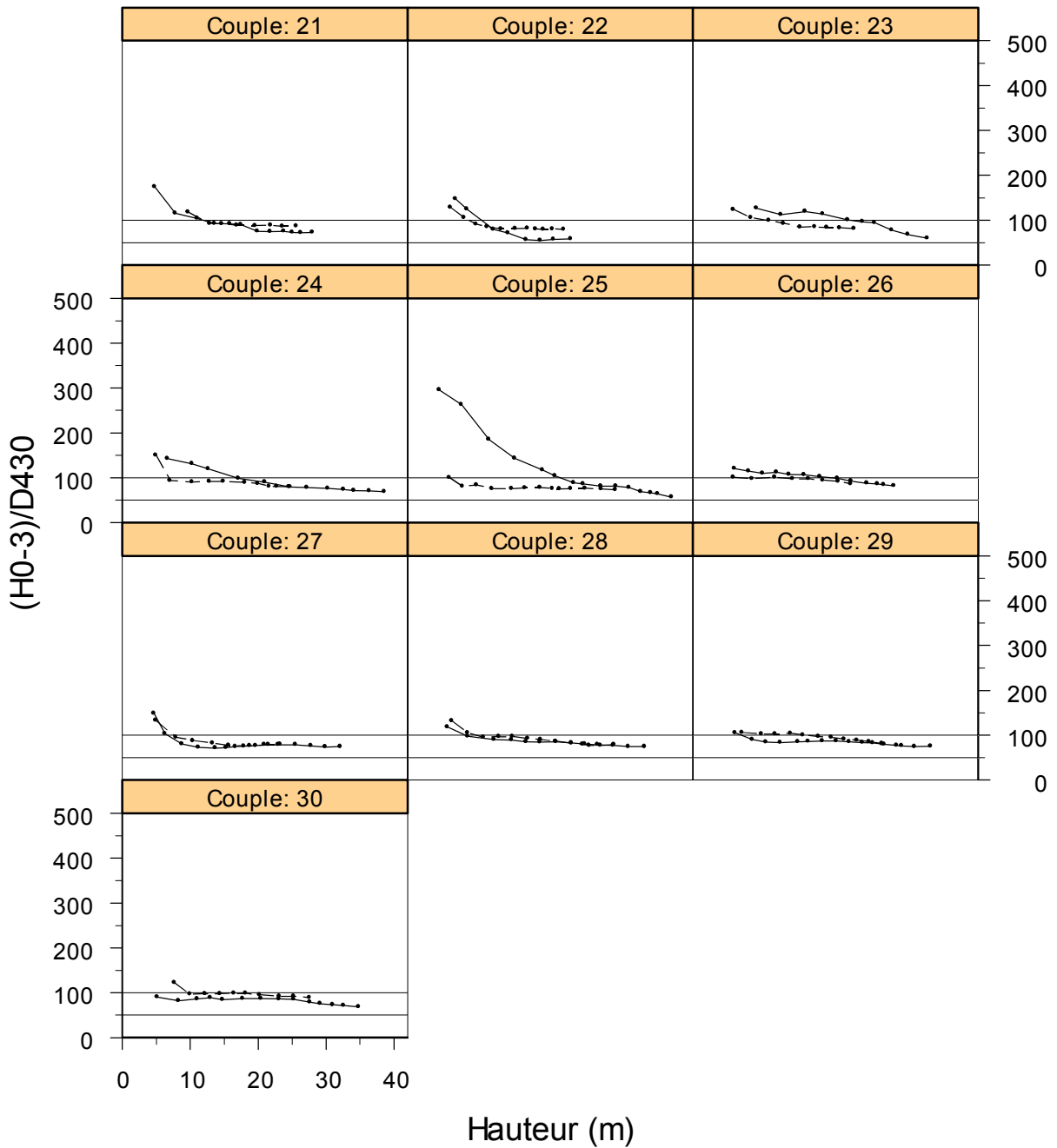


Figure 5.6 (suite)

c- Echantillon Allier

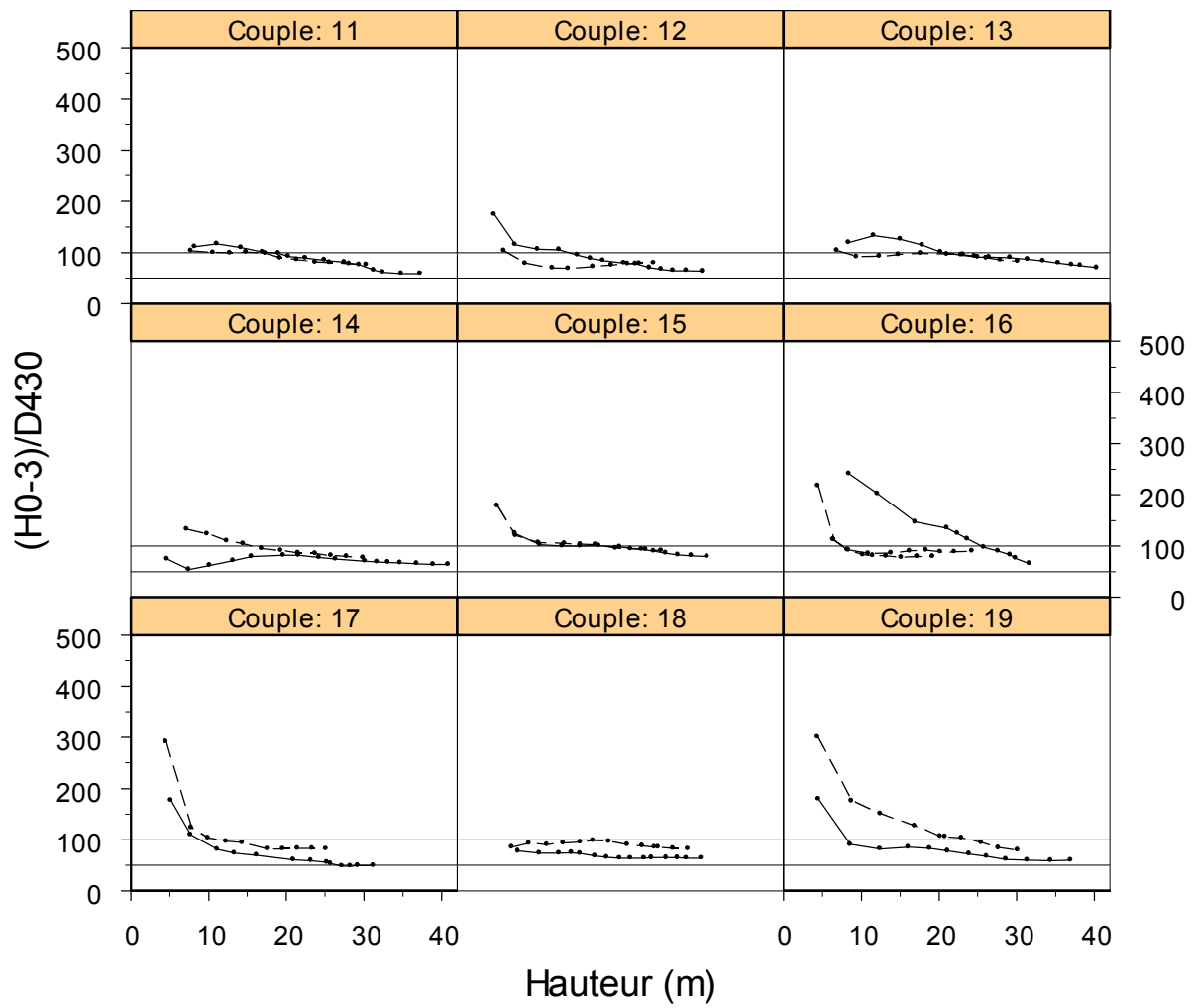


Figure 5.6 (suite)

d- Echantillon Lorraine-Alsace

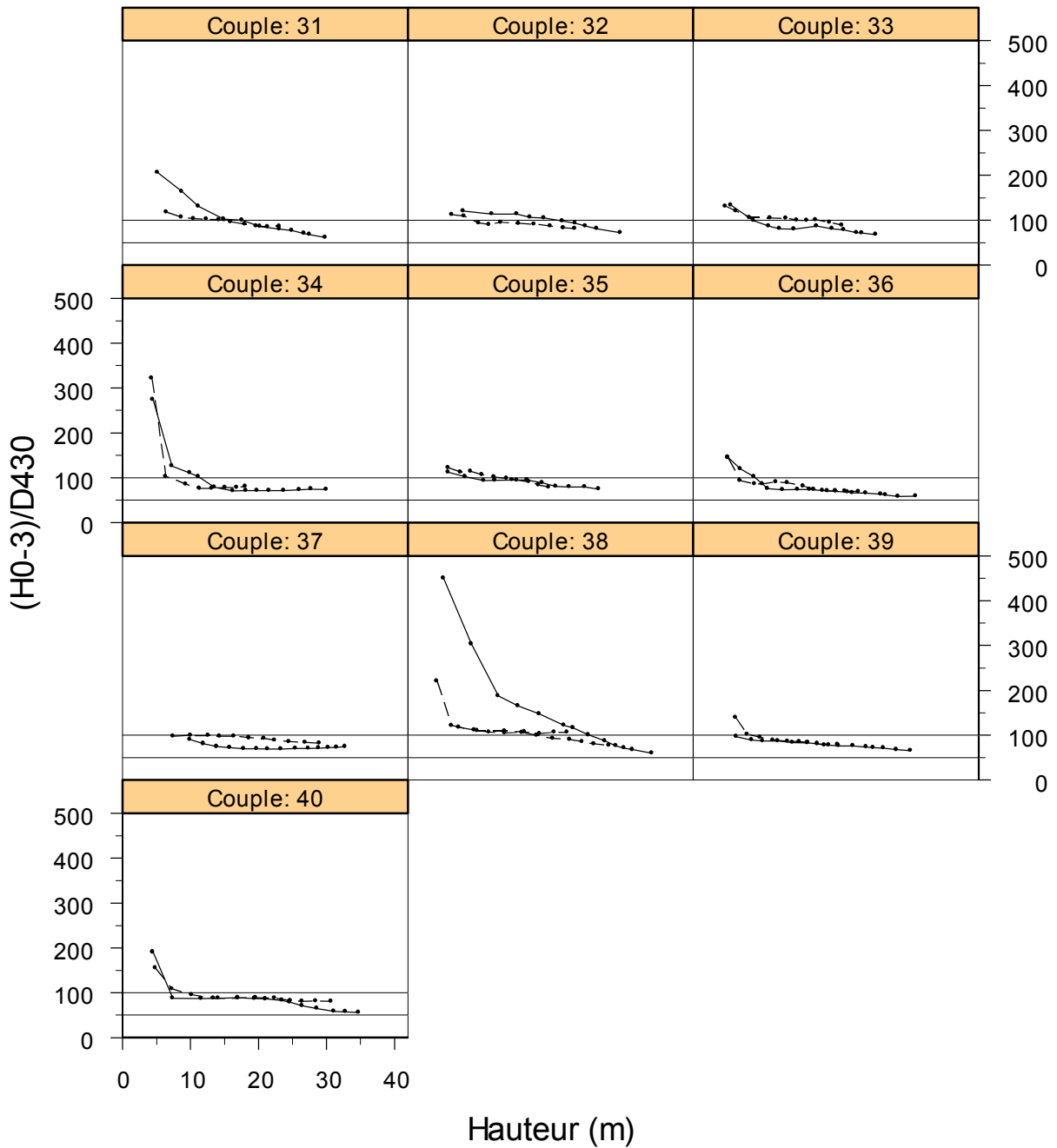


Figure 5.6 (suite)

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

- vi- Au plan régional, **c'est à nouveau le val de Loire qui montre la plus grande stabilité des trajectoires entre jeunes et vieux peuplements.** Si on excepte les peuplements anormaux déjà repérés, le Nord-Est vient ensuite. L'Allier ressort comme le secteur où les conditions sont les plus variables (voir historique du massif de Tronçais dans l'annexe 6).
- vii- Nous revenons maintenant sur l'hypothèse selon laquelle les peuplements sur souches auraient pu évoluer dans des conditions de concurrences faibles. En pareille situation, on doit s'attendre à ce que le facteur d'élancement soit modeste, et en particulier que la trajectoire du vieux peuplement se situe sous, ou traverse, celle de son homologue jeune. Si on excepte les peuplements du point v- déjà évoqués, une telle configuration est observée pour les vieux peuplements des couples 5 et 9 dans le Perche, 30 dans le val de Loire, 17 et 19 dans l'Allier, et 31, 33, 37, 38 et 40 en Lorraine-Alsace. **L'hypothèse de faibles densités historiques des peuplements pourrait donc se vérifier dans le Nord-Est, où elle paraissait plausible d'après les analyses historiques. Le val de Loire est logiquement indemne. Pour l'Allier et le Perche cependant, elle ne l'est que partiellement.**

Un indice supplémentaire en faveur de l'hypothèse est fourni par l'analyse des courbes des vieux peuplements appartenant au réseau chêne de placettes permanentes (couples 4, 5, 27, 28, 15, 34), et dont l'installation remonte à la période 1925-1935. Ces placettes ont probablement été installées dans des peuplements pleins, et ont depuis été conduites dans des conditions relativement denses et constantes. D'après Dhôte et Hervé (2000), l'indice de densité RDI (Relative Density Index, fondé sur l'idée de Reineke, 1933, qui est une mesure de la proximité du peuplement aux conditions d'auto-éclaircie) est toujours supérieur à 0,5 et confirme le caractère fermé des peuplements. Or ces courbes ne montrent pas, à l'exception de celle du couple 5, de fléchissement de la croissance en hauteur dominante. En conclusion, l'hypothèse d'un effet climatique direct structurant la morphologie des courbes est à relativiser.

Du point de vue de la modélisation de la croissance en hauteur dominante, **il n'est donc pas impossible que l'effet de la date puisse être contaminé par un phénomène sylvicole, allant dans le sens d'une surestimation à un stade de développement cette fois plus avancé.** Simultanément, l'estimation des paramètres du modèle de croissance qui déterminent la forme des courbes dans leur partie terminale risque d'être biaisée, dans le sens où elle ne permettrait pas de rendre compte des comportements de croissance de peuplements pleins de futaie régulière issue de régénération naturelle.

A l'inverse de l'avantage initial de croissance conféré par une origine sur souche des sujets, nous n'avons pas cherché à rendre compte de cet effet dépressif supposé dans la modélisation, pour plusieurs raisons :

- ce phénomène est plausible, mais la certitude à son sujet demeure moindre, y compris au plan des écrits historiques,

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

- nous avons vu qu'il ne concerne pas tous les peuplements supposés sur souche. Dans l'Allier et le Perche, il est loin d'être systématique,
- d'un point de vue technique enfin, la circonscription du phénomène à une portion quelconque de la courbe de croissance et sa prise en compte dans le modèle paraissent hasardeuses

3. Définition et adaptation du cadre de modélisation de la croissance en hauteur dominante

3.1 Accroissements retenus pour la modélisation

Afin de réduire l'impact de l'origine de certains peuplements sur la modélisation de la croissance, une partie des accroissements des échantillons a été écartée.

Comme indiqué en annexe 6, les vieux peuplements des couples 1, 14, 18 et 22 ont été exclus de l'analyse, parce que leurs courbes de croissance trop particulières rendent peu probable leur conduite en futaie depuis l'origine, et parce que le plafonnement qu'elles comportent risque de plus de jouer dans le sens d'une surestimation de la tendance recherchée. Les courbes des jeunes peuplements de ces couples ont été conservées. S'agissant du triplet constitué en forêt de Nonnenhardt (couple 38), on a tiré parti de l'écart d'âge existant entre les deux plus jeunes peuplements pour éliminer la courbe relative au vieux peuplement, dont l'avantage de croissance initiale se manifeste sur une partie déjà importante de la courbe. A l'exception de ce dernier cas, autant de couples que de vieux peuplements éliminés se retrouvent neutralisés. Cette élimination intervient dans un contexte où la taille des échantillons est déjà réduite par rapport au hêtre, et s'avère spécialement sévère pour l'échantillon de l'Allier où on ne disposait initialement que de 9 couples. L'objectif prioritaire étant la recherche d'un effet de la date attribuable aux seules conditions de milieu, il nous a cependant semblé difficile d'en faire l'économie.

D'autre part, les accroissements de chaque courbe moyenne définis au voisinage de l'intervalle de hauteur 0,30 m – 4,30 m ont été supprimés du jeu de données final. Cela représente généralement un accroissement, pour les vieux peuplements, et parfois deux accroissements pour la jeune génération, dont la résolution des analyses de tige a parfois été plus fine. En procédant de cette façon, on élimine la portion des courbes sur laquelle la différence de croissance entre peuplements sur souches et issus de régénération naturelle est la plus marquée. Dans certaines situations où l'avantage de croissance du vieux peuplement est beaucoup plus discret, cette suppression efface même la différence constatée. Au plan de la modélisation, elle permet de plus de contourner l'inconvénient du lent démarrage des courbes générées par les équations de croissance classiques.

Au total, 165 accroissements ont été écartés à travers ces deux procédures. Les caractéristiques des 845 accroissements finalement conservés sont indiquées au tableau 5.9.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

	Vieux peuplements			Jeunes peuplements		
	Effectif	Durée moyenne	Durée maximale	Effectif	Durée moyenne	Durée maximale
<i>Perche</i>	114	11,3 (4,1)	24	98	7,1 (2,8)	19
<i>Val de Loire</i>	118	11,7 (5,0)	26	106	7,5 (2,4)	16,5
<i>Plaine d'Allier</i>	89	11,9 (5,2)	32	100	8,4 (2,3)	17
<i>Lorraine-Alsace</i>	124	10,3 (4,9)	28	96	5,9 (2,6)	16
Total	445	11,2 (4,8)		400	7,2 (2,6)	

Tableau 5.9 Répartition et durée des accroissements, par secteur et par génération.

Les durées sont en années. Les écarts-types sont donnés entre parenthèses.

A partir des courbes de croissance en hauteur dominante tronquées au voisinage de 4,30 m, certaines courbes ont été écartées de la catégorie des peuplements sur souches du tableau 5.8, non que leur origine soit remise en question, mais plutôt parce qu'il ne subsiste plus d'avantage initial de croissance. C'est le cas des vieux peuplements des couples 32, 39 et 40. Le vieux peuplement du couple 38 a par ailleurs été éliminé de l'échantillon. D'autres auraient pu être écartés (couples 26 et 30), mais le déclassement s'est voulu prudent. Les peuplements qui restent classés dans cette catégorie au strict plan de la morphologie des courbes à l'issue de leur troncature à 4,30 m sont indiqués au tableau 5.10.

Secteur	Peuplements avec anomalie initiale de croissance
Perche	couples 3, 4, 7, 8, 9, 10 : vieux peuplements
Val de Loire	couples 25, 26, 30 : vieux peuplements
Allier	couples 11, 13, 16, 17 : vieux peuplements couple 19 : jeune peuplement
Lorraine – Alsace	couple 31 : vieux peuplement

Tableau 5.10 Peuplements du tableau 5.8 conservant un avantage initial de croissance sur les courbes de croissance en hauteur dominante tronquées au voisinage de 4,30 m.

Sur la figure 5.7, on a représenté les accroissements en hauteur à partir de 4,30 m rapportés à l'année en fonction de la hauteur, selon les deux catégories de courbes définies à partir du tableau 5.10, et dont on désigne maintenant pour simplifier les peuplements par les termes de peuplements « sur souches » ou « régénérés naturellement », bien qu'on ait mentionné que cette distinction est fondée sur la morphologie des courbes de croissance en hauteur dominante définies à partir de 4,30 m, plutôt que leur véritable origine. L'avantage de croissance des peuplements de la première catégorie reste perceptible, même si le fait d'avoir tronqué les courbes réduit fortement l'écart entre catégories et rend ce classement peut-être excessif pour

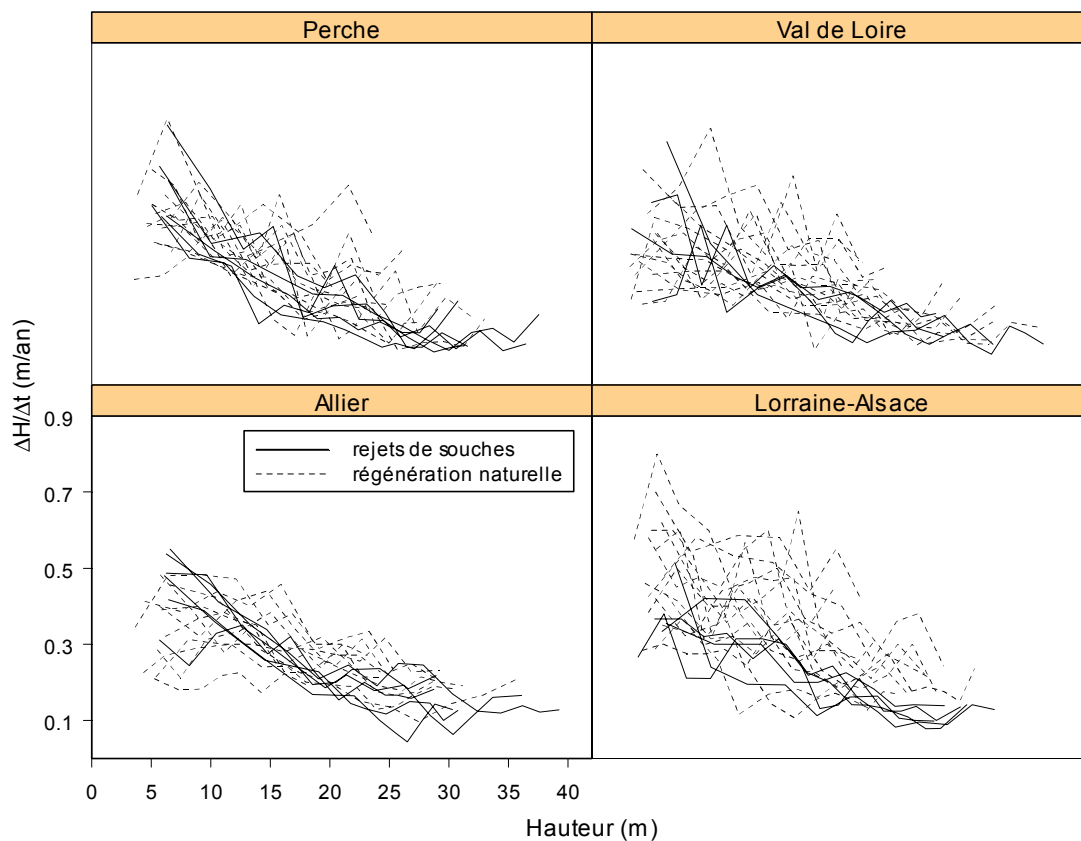


Figure 5.7 Accroissements en hauteur dominante des peuplements en fonction de la hauteur dominante*, par secteur et selon l'origine supposée des peuplements (tableau 5.10).

* hauteur médiane de l'accroissement.

certains. C'est particulièrement le cas pour le secteur Nord-Est, où seul le vieux peuplement du couple 31 (forêt de Darney) se singularise véritablement. On constate enfin que le phénomène semble s'effacer assez rapidement avec la hauteur.

3.2 Prise en compte d'un effet « souche », structure générale du modèle de croissance

3.2.1 Hypothèses adoptées

L'analyse rapportée dans le paragraphe 2.3 nous amène à retenir trois hypothèses :

- i- **Le fait d'être issu de rejets de souches confère au peuplement un avantage initial de croissance en hauteur** par rapport à un peuplement issu de régénération naturelle, et qu'on désigne par « effet souche ». Cet avantage peut se comprendre comme l'exploitation par les rejets de l'appareil racinaire de la souche, qui préexiste à leur apparition.
- ii- **Cet avantage est maximal à l'apparition des rejets, et s'estompe progressivement jusqu'à disparaître.** Trois raisons peuvent le justifier. D'abord, il est possible que ces rejets s'autonomisent progressivement de la souche mère en produisant leur propre appareil racinaire. Ensuite, un phénomène de concurrence aérienne entre rejets doit progressivement apparaître. Enfin, le ou les rejets conservés finissent nécessairement par atteindre un stade de développement semblable à celui du premier individu dont la souche est exploitée, auquel cas l'avantage initial doit s'annuler.

Au vu des méthodes évoquées plus haut, il est possible que l'effet s'estompe plutôt rapidement. Si le peuplement provient d'une régénération de futaie par recépage, et à condition que les individus échantillonnés soient précisément issus du recépage de brins apparus dans la coupe finale de futaie, l'« âge » de la souche porteuse peut être voisin d'une trentaine d'année. Quand le peuplement résulte d'une conversion de TSF, se pose la question de l'origine des souches à l'origine de la strate du taillis. D'après l'analyse de la dynamique du TSF par Lafouge (1964), un renouvellement efficace de ces souches ne peut se faire qu'à partir d'arbres jeunes, souvent issus d'un balivage datant d'une à plusieurs rotations de taillis. L'exploitation de tels arbres est prévue par les plans de balivages des TSF. La variabilité de l'effet « souche » sur les courbes présentées a cependant été pointée, et des situations de départ variées de nos peuplements ne sont pas à exclure.

- iii- En supposant que l'état de la souche porteuse de rejets – et avec elle sa capacité absolue d'apports – ne varient pas dans les premières années de leur développement, l'intensité de l'effet « souche » doit être une fonction des besoins des rejets. Un raisonnement analogue dans l'esprit à celui indiqué au paragraphe 3.1.3 de la partie Méthodologie conduit à voir ces besoins comme une fonction des dimensions de l'individu. **Nous réduisons le problème, en posant que la hauteur elle-même fournit un support approprié à l'expression de l'effet « souche ».**

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

3.2.2 Modélisation de l'effet « souche »

3.2.2.1 Intervention de l'effet « souche » dans le modèle de croissance

Le modèle de croissance peut être réécrit sous sa forme différentielle en faisant intervenir de façon d'abord générale l'effet « souche », désigné par S :

$$\frac{dH_0}{dt} = f_H(H_0, S)$$

D'après la troisième hypothèse, cet effet est lui-même mesuré par la hauteur, et on écrit :

$$\frac{dH_0}{dt} = f_{H,S}(H_0)$$

Rappelons que pour être ajusté à des accroissements par nature pluri-annuels, le modèle de croissance doit être intégré, ce qui suppose la connaissance de la primitive $T(H_0) = \int \frac{dH_0}{f_{H,S}(H_0)}$,

et son inverse $T^{-1}(H_0)$ (voir paragraphe 3.5.2 de la partie Méthodologie). Dans le contexte du hêtre, les équations de croissance utilisées étaient telles que T et T^{-1} étaient explicites. Dans le cas présent, la prise en compte de l'effet « souche » implique *a priori* un degré de complication plus élevé de la forme fonctionnelle du modèle. L'absence possible de forme explicite pour T et T^{-1} nécessite alors le recours à une méthode d'intégration numérique. A cette contrainte technique s'ajoute celle de devoir estimer des paramètres supplémentaires, liés à l'effet « souche », et qui ne sont pas nécessairement globaux. Ces éléments ont rendu la procédure d'ajustement plus délicate, ce qui a justifié des simplifications à certains stades de la modélisation.

Au cours du travail, deux directions ont été envisagées pour exprimer $f_{H,S}$. La première consiste à adapter l'expression d'une équation de croissance pour modifier son comportement initial, par exemple en prévoyant un déplacement ou une suppression du point d'inflexion. Cette approche n'a pas donné de résultats suffisamment concluants pour être rapportés.

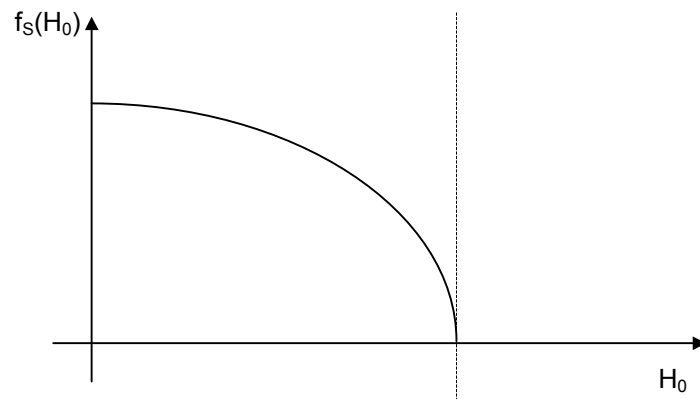
La seconde consiste à analyser l'accroissement comme l'addition de deux composantes : l'une, représentant un effet « ordinaire » du stade de développement par une équation de croissance classique, plus exactement ce qui aurait été l'effet supposé du stade de développement sur la croissance du même peuplement issu de régénération naturelle, la seconde étant la contribution de l'effet « souche » à l'accroissement. En réintroduisant le paramètre de fertilité p_f , on a :

$$\frac{dH_0}{dt} = p_f f_H(H_0) + f_S(H_0)$$

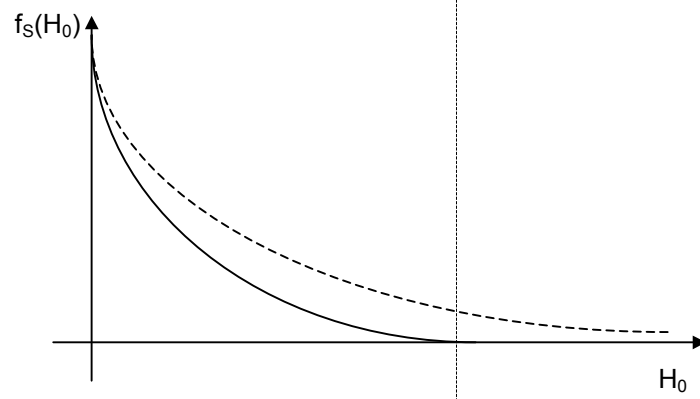
3.2.2.2 Forme fonctionnelle

D'après la seconde hypothèse, f_S décroît progressivement et s'annule. Quelques comportements schématiques peuvent être envisagés pour cet effet, avec des interprétations distinctes. Ils sont représentés sur la figure 5.8 :

a-



b-



c-

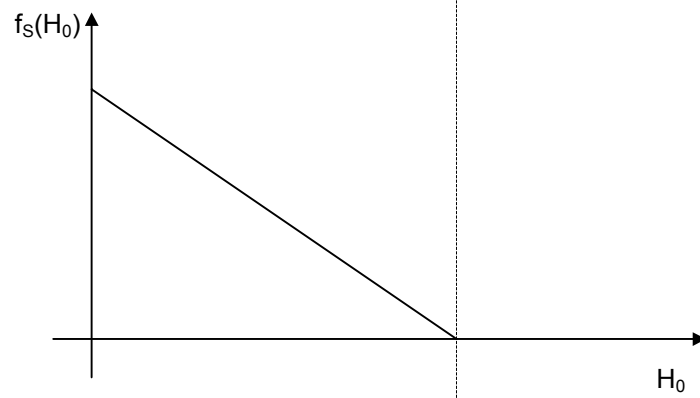


Figure 5.8 Allures hypothétiques de l'effet « souche » sur la croissance en hauteur dominante du peuplement (voir texte).

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

- *situation a* : l'effet « souche » est relativement constant tant que le rejet est de dimension modérée par rapport à la souche. Il s'effondre à l'approche d'une taille critique, par exemple si le rejet est de la stature de l'arbre auquel correspondait initialement cette souche (troisième dimension de l'hypothèse 2).
- *situation b* : l'effet « souche » n'est important que dans les tous premiers mètres, et décroît rapidement, par exemple sous l'influence de contraintes qui se manifestent précocement : concurrence entre rejets, affaiblissement de la souche dans les années suivant le recépage, ... Une variante consiste à supposer que l'effet ne disparaît que très tardivement, par exemple parce que les rejets d'une même souche peuvent être progressivement supprimés au profit du brin le plus prometteur.
- *situation c* : sous forme d'hypothèse neutre, l'effet « souche » décroît linéairement jusqu'à une hauteur seuil.

Des essais préliminaires nous ont convaincus qu'il n'était pas souhaitable de décrire l'effet « souche » par une forme fonctionnelle dont l'influence se prolonge trop longtemps sur le profil de hauteur, par exemple en représentant f_s par une exponentielle décroissante. De telles formes peuvent générer un accroissement résiduel bien au delà du niveau où les accroissements sont perturbés, avec pour conséquence un effet de compensation sur l'estimation des paramètres de l'équation de croissance (f_H). Si ces derniers sont généralement communs aux peuplements d'un même secteur, l'effet « souche » ne s'applique en revanche qu'à une partie des vieux peuplements, ce qui conduit à des ajustements individuels biaisés. **Dans ce cas, la solution la plus simple est d'imposer un seuil à l'effet « souche », comme suggéré par la figure 5.7, tout en observant la difficulté qu'il peut y avoir à l'ajuster.** Cet effet introduit une discontinuité de l'accélération de croissance (la vitesse de croissance restant continue), sans aucune conséquence pratique, étant donné la résolution des accroissements. Nous avons considéré la forme fonctionnelle suivante :

$$f_s(H_0) = p_s \left[1 - \frac{H_0}{H_{0s}} \right]^\alpha \quad \text{si } H_0 < H_{0s} \quad (f_s = 0 \text{ sinon})$$

où H_{0s} désigne le seuil de hauteur à partir duquel l'effet « souche » s'annule, et p_s est un paramètre d'intensité de l'effet souche. Le paramètre α est introduit pour décrire les situations représentées sur la figure 5.8. Le comportement de cette forme fonctionnelle est illustré sur la figure 5.9. Du point de vue statistique, l'identification de l'effet repose sur un faible nombre d'accroissements (les premiers accroissements des courbes ayant un faciès suspect), et le degré de finesse descriptive de la forme proposée a sans doute un caractère optimiste.

3.2.2.3 Localisation, nature et ajustement des paramètres p_s et H_{0s}

Ces deux paramètres sont *a priori* susceptibles de varier entre peuplements concernés par l'effet « souche ». Du point de vue de l'ajustement du modèle, il ne paraît pas judicieux d'envisager une

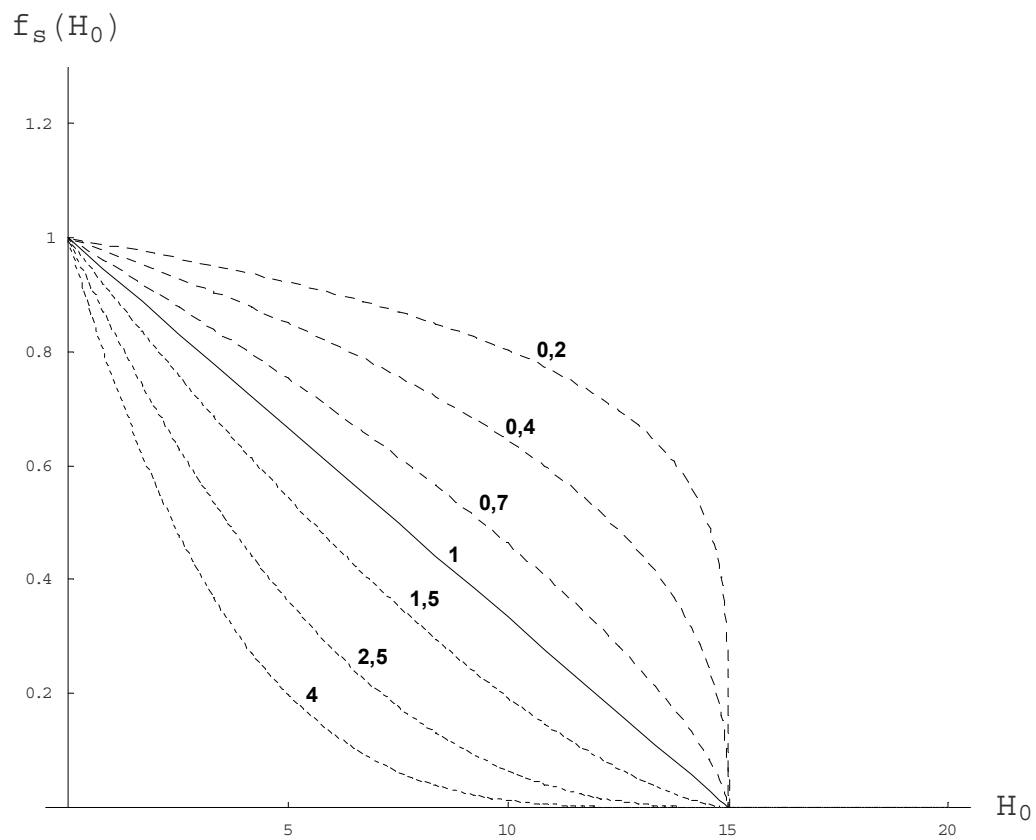


Figure 5.9 Illustration des comportements de la forme fonctionnelle représentant l'effet « souche » pour différents niveaux du paramètre α (voir texte).

Valeurs des paramètres : ----- $\alpha = (4, 2.5, 1.5)$, - - - $\alpha = (0.7, 0.4, 0.2)$, — $\alpha = 1$, $H_{0s} = 15$ m, $p_s = 1$ m/an

variation du niveau du seuil avec le peuplement, sachant qu'on risque déjà de devoir l'ajuster comme une constante, par une procédure d'essais itératifs.

D'après la figure 5.7, la variabilité des accroissements initiaux des peuplements « sur souches » se prête à l'idée qu'une variation individuelle du paramètre p_s pourrait être nécessaire. Cet avantage se maintient en revanche sur des gammes de hauteur telles qu'elles ne contredisent pas le caractère commun du seuil. Ce n'est d'ailleurs pas aberrant d'un point de vue sylvicole : dans un secteur donné, on peut en effet espérer que les situations de départ et les méthodes de régénération ou de conversion employées présentaient un minimum d'homogénéité.

Au plan de l'ajustement statistique du paramètre p_s , la première idée qui vient à l'esprit serait de le considérer comme un paramètre aléatoire, avec une variation inter-peuplement. Mais l'articulation entre niveaux de variation aléatoires des paramètres p_f et p_s n'est pas évidente. Pour le paramètre p_f , une variation inter-couple s'impose, tandis qu'on songerait à un effet « placette » ou « peuplement » pour le paramètre p_s . Comme la fonction *n/m* ne permet pas d'introduire des effets aléatoires ayant une structure croisée, il faudrait décomposer cet effet « peuplement » selon les niveaux hiérarchiques « couple » et « peuplement dans couple ». D'autre part, on laisserait la procédure d'ajustement « décider » du repérage des peuplements « sur souche », au prix de l'estimation de nombreux effets aléatoires dont la plupart n'aurait qu'un intérêt limité, alors qu'on est à même de les repérer par une inspection graphique des profils de hauteur. Il n'est d'ailleurs pas garanti qu'on parvienne à ajuster un tel modèle.

Il a donc été décidé de désigner ces peuplements par une variable indicatrice comptant autant de modalités que de peuplements « sur souches » (tableau 5.10), et annulant l'effet pour les peuplements de la seconde catégorie. Chaque modalité est alors associée à l'estimation d'un effet fixe. Au besoin, des reclassements ou regroupements de peuplements pourront être envisagés.

3.3 Equations de croissance

3.3.1 Allure des courbes et évolution de la croissance

L'aspect remarquablement linéaire et relativement parallèle des courbes de croissance au delà de la période juvénile avait amené Duplat et Tran-Ha (1997) à recourir à un modèle de croissance à asymptote oblique. Sur la figure 5.3, on n'observe pas en effet de rétrécissement apparent des faisceaux de courbes avec le temps, qui pourrait être un indice de la convergence des courbes vers une hauteur commune. Ce constat est particulièrement évident dans le val de Loire et l'Allier.

Ce modèle à asymptote oblique comporte cependant des inconvénients qui ont été évoqués au paragraphe 3.1.4 de la partie Méthodologie (nombre élevé de paramètres, pas d'expression différentielle explicite où l'accroissement ne dépende que de la taille). Les figures 5.3 et 5.7 nous permettent de plus d'affirmer que le niveau de croissance en hauteur dominante du chêne a augmenté au siècle dernier, de sorte que le caractère linéaire des courbes relève peut-être moins de la propriété intrinsèque de croissance que de la conjugaison d'une tendance naturelle à un déclin déjà lent des accroissements, et d'une évolution historique de la productivité. Le redressement final constaté sur certaines courbes, qu'il est cette fois difficile de considérer

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

comme un comportement « naturel » de croissance, et qui est peut-être aussi attribuable à cette évolution, incite de même à considérer avec prudence l'hypothèse de l'asymptote oblique.

Pour autant, les présentes courbes de croissance orientent vers le choix de modèles dont les courbes intégrées ne plafonnent pas trop rapidement. D'une part, on s'exposerait au risque de surestimer l'effet date, en même temps que serait sous-estimée la part constante de l'accroissement, attribuable aux effets endogènes. D'autre part, ce constat ne serait pas sans une dimension contradictoire : on supposerait à la fois que l'accroissement a une tendance naturelle à décliner avec l'âge, déclin dont les causes probables ont un caractère permanent (développement de contraintes mécaniques, hydrauliques ou physiologiques), et que ces contraintes peuvent être contournées par une tendance à long-terme, d'origine environnementale (conditions trophiques, climatiques, ...).

3.3.2 Equations testées

Parmi les modèles à asymptote horizontale, nous n'avons donc testé que le modèle de Lundqvist-Matérn, dont nous rappelons l'expression dans la paramétrisation utilisée dans la partie III :

$$\frac{dH}{dt} = R C_m \frac{H}{K} \left[\ln \frac{K}{H} \right]^{1+m} \quad \text{avec } C_m = \exp [(1+m) (1 - \ln (1+m))]$$

où K est l'asymptote horizontale (en m), R la vitesse de croissance au point d'inflexion (en m/an) avec un statut de paramètre de fertilité, et m le paramètre de forme (positif et sans unité). Le point d'inflexion est atteint en $H = K \exp [-(1+m)]$.

On rappelle l'expression asymptotique de ce modèle sous sa forme intégrée :

$$H_t \sim K [1 - (C \Delta t)^{-1/m}] \quad \text{avec } C = R m C_m / K$$

Le contexte précédent nous a par ailleurs incités à rechercher d'autres formes fonctionnelles à convergence lente. La prise en compte d'un effet « souche » fait que le modèle de croissance ne s'intègre pas forcément de façon explicite. Les équations de croissance sans solution analytique n'ont donc pas été écartées de la démarche. **Dans le prolongement de l'analyse de la croissance radiale du hêtre, nous avons privilégié la direction des modèles à branche parabolique comportant un point d'inflexion, et qui constituent au plan conceptuel une famille de modèles intermédiaires entre des modèles à asymptote horizontale et à asymptote oblique.**

On rappelle l'expression du modèle BP1, appliqué à la hauteur H (voir paragraphe 1.3.2 de la partie IV) :

$$\frac{dH}{dt} = r \frac{H^m}{k + H} \quad \text{avec } m < 1$$

Deux généralisations à 4 paramètres de ce modèle ont été envisagées :

$$\frac{dH}{dt} = r \frac{H^{m_a}}{k + H^{m_b}} \quad \text{avec } m_a < m_b \quad (\text{modèle BP2})$$

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

$$\frac{dH}{dt} = r \frac{H^{m_a}}{(k + H)^{m_b}} \quad \text{avec } m_a < m_b \quad (\text{modèle BP3})$$

où r et k sont les paramètres d'échelle verticale et horizontale, et m_a et m_b deux paramètres de forme. Ces modèles admettent par ailleurs une demi-tangente verticale en 0 si $m_a < 1$.

La différence entre ces deux modèles se manifeste sur le terme de freinage, dont la décroissance est plus lente pour le modèle BP3. Ce dernier génère donc des courbes en général plus tendues que le précédent.

Ils ont été reparamétrés de façon à faire intervenir la hauteur du point d'inflexion comme paramètre d'échelle horizontale et la vitesse en ce point – qui tient lieu de paramètre de fertilité – comme paramètre d'échelle verticale. On a enfin cherché à décorréliser les deux paramètres de forme. On aboutit finalement aux expressions :

$$\frac{dH}{dt} = \frac{R \left[\frac{H}{K_R} \right]^{m_1 m_2}}{1 - m_1 + m_1 \left[\frac{H}{K_R} \right]^{m_2}} \quad \text{avec } m_1 < 1 \quad (\text{BP2})$$

$$\frac{dH}{dt} = \frac{R \left[\frac{H}{K_R} \right]^{m_1 m_2}}{\left[1 - m_1 + m_1 \frac{H}{K_R} \right]^{m_2}} \quad \text{avec } m_1 < 1 \quad (\text{BP3})$$

où K_R est la hauteur du point d'inflexion, R la vitesse de croissance en ce point, m_1 et m_2 étant les paramètres de forme.

Le fait de faire intervenir un second paramètre de forme a l'avantage de décorréliser la hauteur du point d'inflexion et le comportement du modèle à un stade de développement plus avancé. Dans le modèle de Lundqvist-Matérn au contraire, la hauteur du point d'inflexion est directement proportionnelle à la valeur de l'asymptote.

Ces équations n'admettent pas de solution analytique. Si on se place dans des conditions où $H \gg K_R$, en prenant l'exemple du modèle BP2, on a :

$$\frac{dH}{dt} \sim \frac{R}{m_1} \left[\frac{H}{K_R} \right]^{m_2(m_1-1)}$$

Après intégration entre t_0 et t , et en notant : $\lambda = 1 + m_2(1-m_1)$ on a :

$$H_t \sim \left[\frac{R \lambda K_R^{\lambda-1}}{m_1} (t - t_0) + H_{t_0}^\lambda \right]^{\frac{1}{\lambda}}$$

Si $t \gg t_0$, de sorte que le second terme devient négligeable, on a plus simplement :

$$H_t \sim R^{\frac{1}{\lambda}} \left[\frac{\lambda K_R^{\lambda-1}}{m_1} (t-t_0) \right]^{\frac{1}{\lambda}}$$

D'après cette dernière expression, similaire pour le modèle BP3, le paramètre R intervient dans une forme multiplicative de la trajectoire asymptotique de la hauteur. Cela signifie que les courbes générées par ces modèles sont asymptotiquement proportionnelles. Ce cas de figure est tout à fait cohérent avec l'allure des faisceaux de courbes de la figure 5.3.

Illustration du comportement des modèles BP2 et BP3

Sur la figure 5.10, le modèle de Lundqvist-Matérn est successivement confronté aux modèles BP2 et BP3, avec le jeu de contraintes suivant : même hauteur et vitesse de croissance au point d'inflexion, et même vitesse à la hauteur $K/2$. Les modèles BP2 et BP3 sont représentés avec plusieurs jeux de paramètres (m_1, m_2) pour illustrer leur comportement.

Assez tôt après le point d'inflexion de ces courbes, l'accroissement décline plus lentement avec les modèles BP2 et BP3 qu'avec celui de Lundqvist-Matérn, avec en conséquence des courbes de croissance généralement plus tendues. Le modèle BP2 paraît plus souple que le modèle BP3. En particulier, il semble également à même de générer des courbes moins tendues que le modèle de Lundqvist-Matérn dans les gammes de hauteur qu'on observe généralement. Par rapport aux deux autres modèles, il comporte enfin l'avantage d'une augmentation rapide du niveau de l'accroissement dans les premiers mètres, malgré une demi-tangente verticale en $H = 0$.

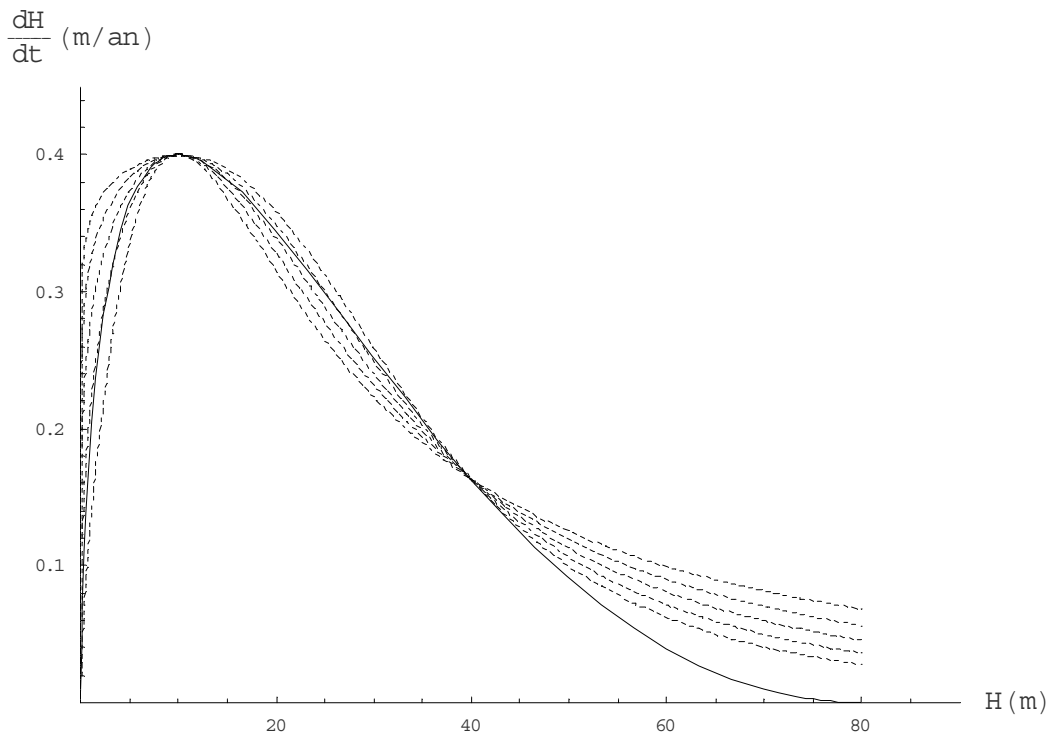
L'allure des courbes générées par le modèle BP2 en faisant varier le paramètre de fertilité R est illustrée sur la figure 5.11, à confronter à la figure 5.4.

3.4 Relation entre effet « souche » et effet « date »

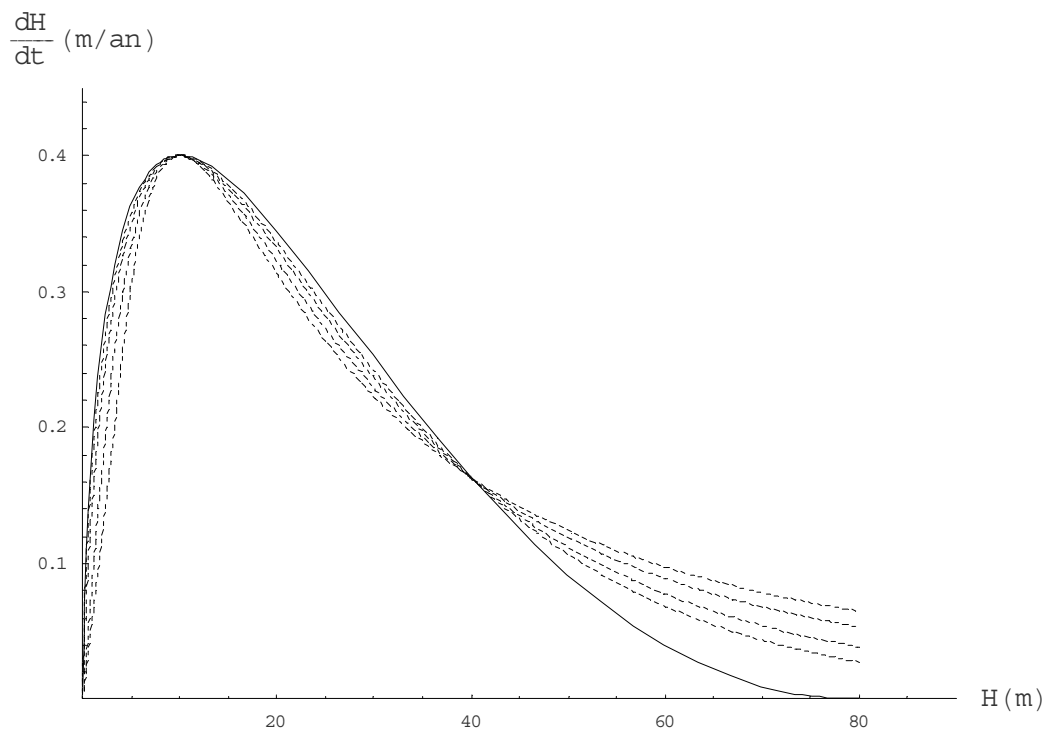
L'effet souche affecte la croissance initiale de vieux peuplements, souvent apparus avant dans la première moitié du XIX^e siècle, c'est à dire à une époque *a priori* peu concernée par le phénomène d'augmentation de la productivité auquel on s'intéresse. La question de la relation entre effet « date » et effet « souche » ne se pose donc pas en pratique, ce qui conduit à faire intervenir l'effet date sur la composante ordinaire de l'accroissement. En reprenant la forme de la relation [24] (partie Méthodologie), on écrit donc :

$$\frac{dH_0}{dt} = g(\text{date}) \cdot f_H(H_0) + f_S(H_0)$$

Afin de faciliter l'identification de l'effet souche et celui de la fertilité, il a été décidé de ne pas introduire de variation aléatoire du paramètre de fertilité au niveau intra-couple. Avec cette contrainte, on fait donc l'hypothèse que les peuplements d'un couple sont dans des conditions de fertilité identique. On pourra regretter que le diagnostic du niveau trophique des milieux n'ait pas été systématisé. A l'inverse, les distances intra-couple entre peuplements sont très favorables à



a- modèle BP2, $m_1 = (0.02, 0.04, 0.08, 0.16, 0.32)$



b- modèle BP3, $m_1 = (0.01, 0.1, 0.3, 0.6)$

Figure 5.10 Représentation différentielle des modèles BP2 (a-) et BP3 (b-) comparée avec celle du modèle de Lundqvist-Matérn.

$R = 0,4$ m/an, $K = 80$ m, $K_R = 10$ m. Pour les modèles de type BP, m_2 est choisi tel que la vitesse de croissance en $K/2$ soit identique.

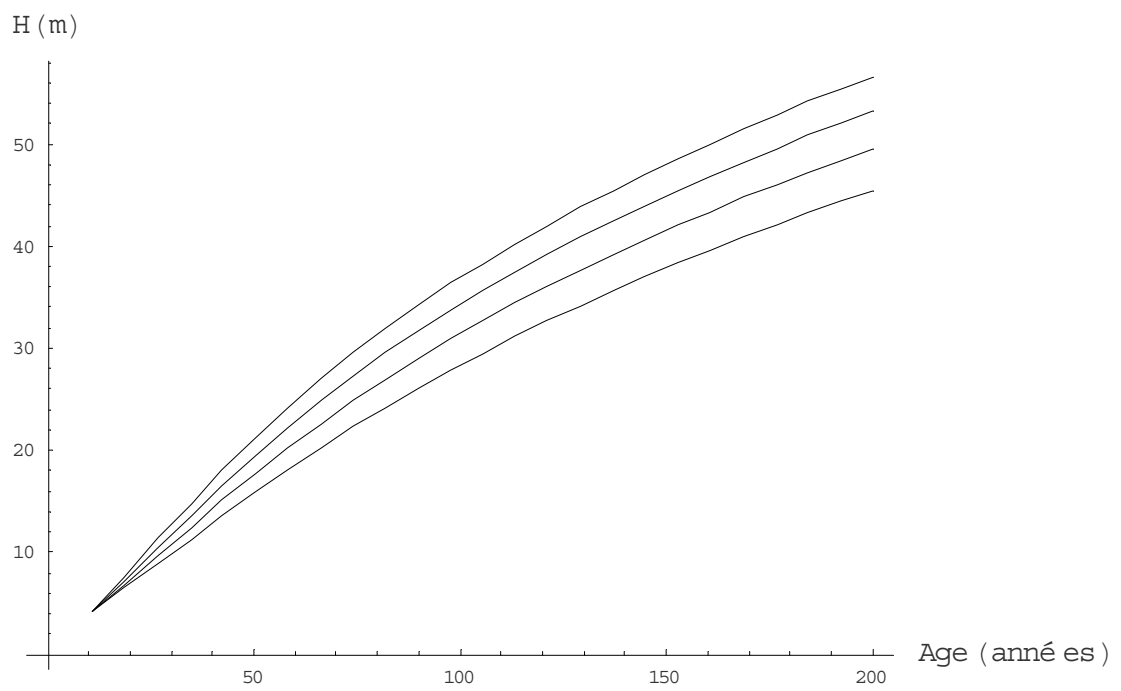


Figure 5.11 Allure des courbes de croissance en hauteur générées par le modèle BP2.

Valeurs des paramètres utilisées : $R = (0.30, 0.35, 0.40, 0.45)$ m/an , $K_R = 10$ m , $m_1 = 0.1$, $m_2 = 2$.

l'hypothèse. L'examen des situations où le diagnostic était possible va également dans ce sens (voir paragraphe 1.4 de la présente partie).

3.5 Procédure d'ajustement, intégration numérique du modèle

La structure du modèle et les formes fonctionnelles testées pour les différents effets font qu'il ne peut être intégré explicitement. On a donc eu recours à une procédure d'intégration numérique. Le modèle se présente comme une équation différentielle du premier degré (autonome quand n'intervient pas l'effet de la date), à partir de laquelle on cherche à atteindre la hauteur $H_0(t)$, en fonction des conditions initiales $\{t_0, H_0(t_0)\}$, l'intervalle de temps $[t_0, t]$ étant la période de formation de l'accroissement. On est donc dans le cadre de la résolution numérique d'une équation différentielle munie d'une condition initiale.

Nous avons mis en œuvre la méthode fondée sur l'algorithme de Runge-Kutta à l'ordre 4 (Burden et Faires, 2001). Cette étape a été programmée sous S-Plus dans une fonction appellable par la fonction *nlme*, avec une organisation modulaire qui permette de mettre en œuvre de façon souple les différentes équations de croissance et formes d'effet date envisagées, et l'effet « souche ».

Cette procédure d'ajustement a été testée avec le modèle de Lundqvist-Matérn, par comparaison à un ajustement obtenu à partir de l'expression formelle de l'accroissement (voir expression [35], paragraphe 2.3.2 de la partie III). Deux tests ont été réalisés : avec le modèle seul où faisant intervenir un effet date représenté par une fonction spline avec un inter-nœud de 20 ans. On a pu constater que les estimations des paramètres convergeaient rapidement à partir d'un nombre limité d'itérations de la méthode de Runge-Kutta, qu'on a en pratique fixé à 10 pour l'ensemble des ajustements réalisés. Ce constat est logique, étant donné la lenteur de variation de la vitesse de croissance en hauteur sur la durée de l'accroissement (voir par exemple figure 5.10), et également celle de l'effet date.

4. Ajustements réalisés et résultats, évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante

4.1 Démarche générale

Dans un premier temps, le comportement des différentes équations de croissance a été comparé à partir d'un ajustement à l'ensemble du jeu de données. En second lieu, un effet « souche » a été introduit dans le modèle pour les peuplements désignés au paragraphe 3.1 (tableau 5.10). La possibilité de comportements régionaux et le caractère délicat des ajustements a conduit à décliner ces derniers par secteur. Un effet de la date a ensuite été incorporé au modèle, sous forme quadratique puis sous forme d'une spline cubique. Il a enfin été tenu compte de l'hétérogénéité de la variance résiduelle. L'influence de l'effet « souche » sur l'estimation de l'effet date a été testée en réajustant les modèles sans effet souche.

4.2 Ajustement des équations de croissance à l'ensemble du jeu de données

Les modèles de Lundqvist-Matérn (noté LM), BP2 et BP3 ont d'abord été ajustés à l'ensemble des accroissements de façon globale, avec un effet aléatoire au niveau « peuplement » sur le paramètre de fertilité R. Pour tenir compte des comportements régionaux identifiés sur les figures 5.2 et 5.3, on a ensuite autorisé une variation par secteur de certains paramètres des équations de croissance. Les paramètres candidats à cette variation sont : i- l'asymptote seule ou avec le paramètre de forme dans le cas du modèle de Lundqvist-Matérn (modèles LM-K et LM-K/m), ii- le paramètre m_2 seul ou avec le paramètre m_1 pour les modèles BP2 et BP3 (modèles BP2/BP3- m_2 et $-m_2/m_1$). Comme le paramètre m_1 est estimé à des valeurs bien inférieures à celles de m_2 , c'est en effet ce dernier qui contrôle prioritairement le comportement des courbes dans leur partie finale (on rappelle l'expression de la puissance de la branche parabolique de la courbe intégrée générée par le modèle BP2 : $1/\lambda = 1/[1 + m_2(1-m_1)]$). Les modalités régionales de ces paramètres ont été estimées comme des effets fixes (R restant aléatoire). Le jeu de données a enfin été restreint aux peuplements dont l'origine supposée est la régénération naturelle (modèles indexés par « r »), l'objectif étant de vérifier un éventuel effet du comportement initial de croissance sur la sélection d'une équation. Les résultats des ajustements sont présentés au tableau 5.11 ci-après.

Les modèles BP2 et BP3 conduisent à des ajustements de qualité très semblable, et un peu supérieure à celle du modèle de Lundqvist-Matérn ($P_c < 5 \cdot 10^{-4}$ dans chaque cas). Avec ce dernier modèle, l'asymptote est estimée à un niveau voisin de 100 m qui souligne le caractère tendu des courbes.

Le point d'inflexion intervient à une faible hauteur, estimée à environ 5 m avec le modèle de Lundqvist-Matérn, et 6 m avec les modèles BP2 et BP3. Les courbes ayant été tronquées au voisinage de 4,30 m, on est donc ici en limite de perception de l'inflexion, ce qui confirme une première impression visuelle.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

Modèle	Paramètres					Qualité d'ajustement				
	R (m/an)	K (m)	m	$\sigma_{R,P}$ (m/an)	σ (m)	p	ln L	AIC	Pc TRV	
LM	0,395	93,7	2,000	0,081	0,535	5	-763,6	1537,2		
LM – K	0,400	94,3	2,004	0,090	0,519	8	-746,4	1508,8	<10 ⁻⁴	
LM – K/m	0,400	104,4	2,072	0,088	0,519	11	-744,4	1510,8	0,26	
LM – K (r)	0,388	113,8	2,072	0,092	0,473	8	-457,4	930,8		
	R (m/an)	K _R (m)	m ₁	m ₂	$\sigma_{R,P}$ (m/an)	σ (m)	p	ln L	AIC	Pc TRV
BP2	0,392	6,0	0,152	1,988	0,080	0,531	6	-757,8	1527,5	
BP2 – m ₂	0,395	5,8	0,128	1,998	0,087	0,517	9	-740,2	1498,5	<10 ⁻⁴
BP2 – m ₂ /m ₁	0,395	5,8	0,134	2,040	0,086	0,516	12	-738,8	1501,6	0,40
BP2 – m ₂ (r)	0,389	6,2	0,227	1,722	0,090	0,470	9	-453,6	925,2	
BP3	0,396	5,9	0,215	3,711	0,081	0,531	6	-757,8	1527,5	
BP3 – m ₂	0,399	5,8	0,189	3,854	0,088	0,517	9	-740,4	1498,9	<10 ⁻⁴
BP3 – m ₂ /m ₁	0,399	5,8	0,188	6,944	0,087	0,516	12	-739,2	1502,3	0,47
BP3 – m ₂ (r)	0,391	6,1	0,292	2,764	0,090	0,470	9	-453,8	925,7	
	Perche	Val de Loire	Allier	Lorraine-Alsace						
K (m), modèle LM – K	83,2	109,0	94,7	90,3						
1/λ, modèle BP2 – m ₂	0,345	0,391	0,366	0,360						
1/λ, modèle BP3 – m ₂	0,200	0,290	0,246	0,234						

Tableau 5.11 Caractéristiques des ajustements réalisés sur l'ensemble de l'échantillon chêne.

Les paramètres estimés par secteur sont indiqués dans le nom du modèle. Les estimations indiquées pour ces paramètres correspondent à leur niveau moyen sur l'ensemble de l'échantillon. (r) : ajustements restreints aux accroissements dont l'origine supposée est la régénération naturelle.

σ_R : écart-type aléatoire associé au paramètre R, P : niveau de variation aléatoire « peuplement », σ : écart-type résiduel, p : nombre de paramètres du modèle, ln L : log-vraisemblance, Pc TRV : probabilité critique associée au test du rapport des vraisemblances, effectué pour chaque équation de croissance entre le modèle d'un niveau donné dans le tableau et celui du niveau précédent.

Une estimation à l'échelle du secteur des paramètres contrôlant la forme des courbes améliore significativement les ajustements. La variation d'un seul paramètre semble en revanche suffisante. La hiérarchie des ajustements n'est pas modifiée. Dans le val de Loire où les courbes sont les plus tendues, l'asymptote est estimée à 109 m. Son niveau le plus faible est observé dans le Perche avec 83,2 m. On lit encore le degré de courbure sur la puissance de la branche parabolique des modèles BP2 et BP3, reportée à la suite du tableau 5.11, qui conduit à une même hiérarchie régionale. On retrouve la logique esquissée au paragraphe 2.1, sachant qu'il n'est pas tenu compte à ce stade de l'effet de la date.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

Les ajustements réalisés sur les peuplements supposés issus de régénération naturelle ne modifient pas le comportement relatif des modèles, et conduisent à une légère diminution, logique, du niveau du paramètre de fertilité.

Sur la figure 5.12 sont représentés les résidus d'ajustement (hauteurs observées – prédites) des trois modèles testés en fonction de la hauteur prédite. Bien que ces modèles soient très proches, on perçoit un léger défaut de courbure avec le modèle de Lundqvist-Matérn, visible dans la gamme de 25 à 40 m, avec un excès de résidus positifs à cette extrémité. **La courbure des modèles BP2 et BP3 paraît plus satisfaisante.** Les quelques résidus positifs particulièrement élevés pour les hauteurs les plus faibles correspondent aux accroissements initiaux des peuplements supposés issus de rejets.

Pour les ajustements par secteur, les résultats seront exposés en privilégiant l'équation de croissance BP2. L'ensemble de la démarche a été conduit en parallèle avec le modèle de Lundqvist-Matérn, dont les ajustements ne seront mentionnés qu'au terme de la modélisation, à des fins comparatives.

4.3 Ajustements par secteur

Les caractéristiques des ajustements exposés dans les deux paragraphes suivants sont indiquées dans le tableau 5.12 ci-dessous.

4.3.1 Premiers ajustements, variabilité locale de la forme des courbes

Le modèle BP2 a été ajusté par secteur, sans effet date ni effet souche, et avec un effet aléatoire au niveau « couple » sur le paramètre de fertilité. Cet effet a dans un second temps été étendu au paramètre m_2 , pour tester la variabilité inter-couple de la forme des courbes. D'après la figure 5.3, son existence n'a rien d'évident, et sa détection est fragilisée par le faible nombre de vieux peuplements dans chaque secteur (entre 7 et 9).

Dans le Perche, le val de Loire et en Lorraine-Alsace, la variabilité du paramètre m_2 n'est pas significative. Les paramètres R et m_2 ne sont par ailleurs que faiblement ou pas corrélés, de sorte que la corrélation entre ces deux paramètres a été contrainte à être nulle (modèles BP2- m_2). Dans l'Allier, la variabilité du paramètre m_2 paraît significative, avec un gain de 9 points d'AIC. La situation est cependant délicate dans ce secteur, puisqu'on ne dispose que de 7 vieux peuplements, dont ceux des couples 12 et 15 sont de surcroît encore jeunes.

Un examen plus approfondi de cette variabilité pourrait être mené en incluant les courbes des vieux peuplements non appariés, représentées sur la figure 5.4. Sur cette dernière figure, on n'observe pas plus de croisements de courbes au stade adulte dans l'Allier que dans les autres secteurs, ni de forme particulière du faisceau de courbes (tendance à l'ouverture ou à la fermeture du faisceau). Ce constat nous a conduits à considérer le paramètre m_2 comme étant commun à un secteur pour la suite des ajustements.

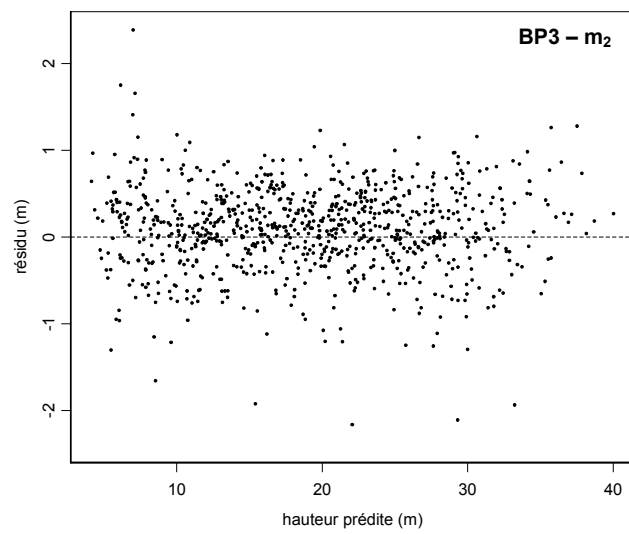
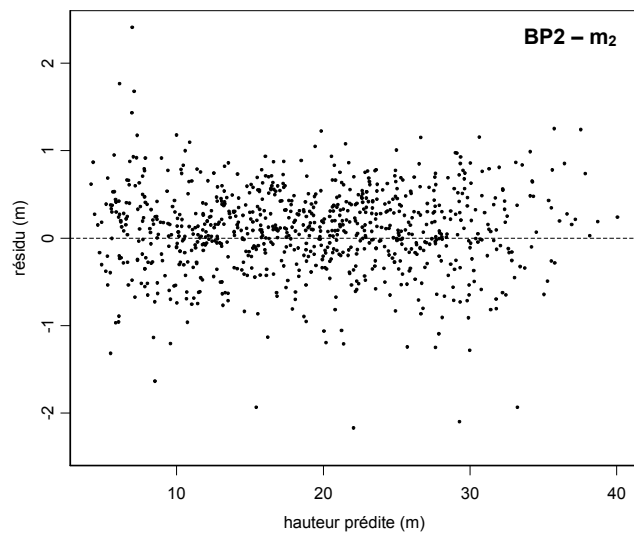
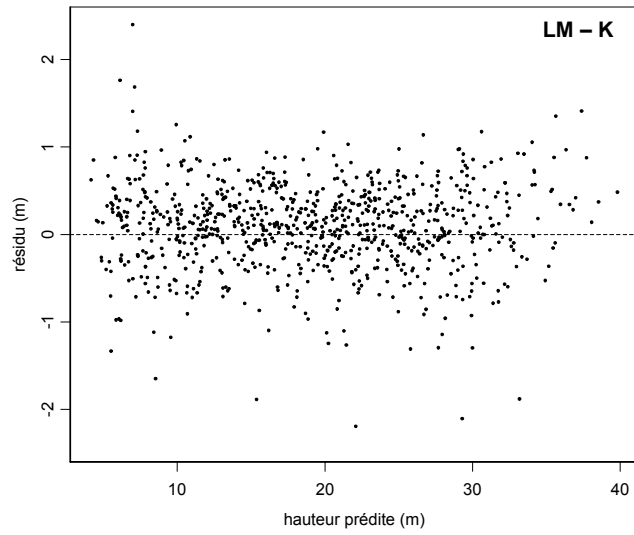


Figure 5.12 Résidus des modèles ajustés sur l'ensemble de l'échantillon chêne avec une estimation par secteur des paramètres K (LM) et m_2 (BP).

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

Modèle	Paramètres									Qualité d'ajustement			
	R (m/an)	K _R (m)	m ₁	m ₂	H ₀ s ¹ (m)	p _s (m/an)	σ _{R, c} (m/an)	σ _{m₂, c} (m/an)	σ (m)	p ²	ln L	AIC ²	Pc TRV ³
<i>Perche</i>													
BP2	0,447	5,7	0,28	2,08	-	-	0,047	-	0,534	6	-175,7	363,5	-
BP2-m ₂	0,447	5,2	0,19	2,00	-	-	0,045	0,055	0,532	7	-175,7	365,5	0,85
BP2-S	0,417	6,5	0,29	2,19	8	0,49	0,046	-	0,519	8	-169,7	355,4	5 10 ⁻⁴
BP2-Si	0,418	6,5	0,30	2,20	7	0,27-3,49	0,044	-	0,515	13	-167,8	361,6	0,58
<i>Val de Loire</i>													
BP2	0,335	5,1	0,08	1,84	-	-	0,029	-	0,580	6	-201,8	415,6	-
BP2-m ₂	0,335	5,1	0,08	1,84	-	-	0,029	<10 ⁻⁵	0,580	7	-201,8	417,6	0,99
BP2-S	0,324	5,8	0,11	1,86	13	0,18	0,026	-	0,572	8	-198,1	412,3	7 10 ⁻³
BP2-Si	0,324	5,5	0,09	1,88	12	0,11-0,78	0,030	-	0,558	9	-194,0	406,1	4 10 ⁻³
<i>Allier</i>													
BP2	0,363	6,6	0,12	2,17	-	-	0,040	-	0,626	6	-186,2	384,5	-
BP2-m ₂	0,367	6,6	0,12	2,15	-	-	0,038	0,25	0,586	7	-179,8	373,5	3 10 ⁻⁴
BP2-S	0,329	7,6	0,13	2,27	16	0,32	0,045	-	0,559	8	-167,0	349,9	<10 ⁻⁴
BP2-Si	0,329	7,9	0,13	2,28	16	0,27-0,36	0,044	-	0,559	12	-166,8	357,5	0,98
<i>Lorraine-Alsace</i>													
BP2	0,422	3,9	0,03	2,20	-	-	0,090	-	0,590	6	-208,9	429,7	-
BP2-m ₂	0,424	3,9	0,04	2,10	-	-	0,088	0,12	0,578	7	-207,6	429,1	0,11
BP2-Si	0,415	3,8	0,03	2,85	8	2,85	0,09	-	0,581	8	-205,9	427,8	10 ⁻²

Tableau 5.12 Caractéristiques des ajustements réalisés par secteur avec le modèle BP2.

σ_R et σ_{m₂} : écarts-types aléatoires associés aux paramètres R et m₂. C : niveau de variation aléatoire inter-couple.
¹ Paramètre ajusté de façon semi-automatique à une résolution de 1 m (voir texte). ² Le nombre de paramètres indiqués tient compte du paramètre H₀s. Le critère AIC a été majoré de deux points pour tenir compte de l'estimation du paramètre H₀s. ³ Comparaisons successives des modèles BP2/BP2-m₂, BP2/BP2-S, BP2-S/BP2-Si.

4.3.2 Introduction de l'effet souche

L'effet souche a été introduit pour les peuplements supposés issus de rejets, indiqués dans le tableau 5.10. Comme il a été indiqué plus haut, la distinction entre peuplements supposés issus de régénération naturelle et de rejets s'est voulue sévère, quitte à ce que des déclassements interviennent au cours de la modélisation.

On a procédé par étapes, d'abord en supposant une décroissance linéaire de l'effet souche avec la hauteur dominante ($\alpha = 1$) et en considérant le paramètre p_s comme étant commun aux peuplements d'un même secteur (modèle BP2-S). On a ensuite testé l'intérêt d'une déclinaison individuelle de ce paramètre (BP2-Si), avec des regroupements éventuels de peuplements pour lesquels cette estimation était proche. C'est à ce stade qu'ont été écartés les peuplements dont le niveau du paramètre p_s était faible à nul, et qui ne modifiaient pas la qualité de l'ajustement.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

L'estimation du paramètre de seuil de l'effet souche H_0s par la procédure d'ajustement n'a pas été possible. A chaque étape, nous avons donc été contraints à un ajustement manuel, le paramètre H_0s étant fixé à une valeur de départ, puis modifié itérativement à un pas de 1 m, jusqu'à identifier un maximum de la log-vraisemblance.

L'introduction d'un effet souche améliore la qualité de l'ajustement dans tous les secteurs (voir tableau 5.12). Le seuil commun est estimé à des niveaux plausibles, de 8 m dans le Perche et le Nord-Est, et de respectivement 13 et 16 m dans le val de Loire et l'Allier. L'intensité initiale de l'effet souche (paramètre p_s) se situe en moyenne entre 0,2 et 0,5 m/an selon les secteurs, et à 2,8 m/an pour le peuplement du Nord-Est. Comme l'effet de la date n'est pas pris en compte et que l'estimation du paramètre R est commune aux deux peuplements d'un couple donné, ce dernier doit être surestimé pour les vieux peuplements, et le paramètre d'intensité de l'effet souche est en conséquence peut-être sous-estimé.

Le fait d'estimer le paramètre p_s à un niveau individuel conduit en général à une amélioration faible et pas toujours significative de l'ajustement. On voit en revanche s'exprimer les différences qui ressortaient entre couples. A cette occasion, le niveau du seuil n'est quasiment pas modifié.

Enfin, la contrainte sur le paramètre α a été relâchée pour vérifier l'intérêt d'une courbure de l'effet souche. Ce paramètre a été considéré comme étant commun aux peuplements concernés par l'effet souche. Dans les secteurs où un effet souche individuel n'était pas nécessaire, on a appliqué la démarche au modèle BP2-S. Quand elle a abouti, cette étape n'a pas permis d'améliorer les ajustements : i- dans l'Allier et le Perche, le paramètre α reste voisin de 1 et la qualité de l'ajustement demeure insensible à cette modification, ii- dans le val de Loire, il n'a pas été possible de localiser le seuil H_0s : l'estimation de α augmente en parallèle à celle du seuil, avec une qualité d'ajustement qui reste stable, iii- dans le Perche enfin, il n'a pas été possible d'aboutir à un ajustement. **L'introduction d'une courbure sur l'effet souche a donc été abandonnée.**

4.3.3 Introduction d'un effet de la date

Les résidus du modèle BP2, ajusté sans et avec effet souche, sont représentés en fonction de la date sur la figure 5.13. Dans tous les secteurs, on observe une tendance à l'augmentation des résidus avec la date, qui se manifeste essentiellement au cours des cinquante dernières années, ainsi que des crises plus ponctuelles pendant lesquelles la croissance s'infléchit. Ces deux aspects présentent également des variations selon les régions.

C'est dans le Perche que le signal est le plus faible, et tend à s'individualiser : même si on remarque quelques accroissements élevés à partir de 1950, on ne décèle pas véritablement de tendance sur la majeure partie du siècle dernier. Ce n'est qu'à partir des environs de 1975 que le niveau des accroissements a augmenté, en revanche très rapidement. **Cette observation fait écho au relèvement terminal des courbes de croissance dont le caractère assez général avait été pointé auparavant.**

Dans le val de Loire, le caractère tendanciel de l'évolution des accroissements est beaucoup plus net : la période 1900-1930 avec des résidus majoritairement positifs, paraît favorable aux

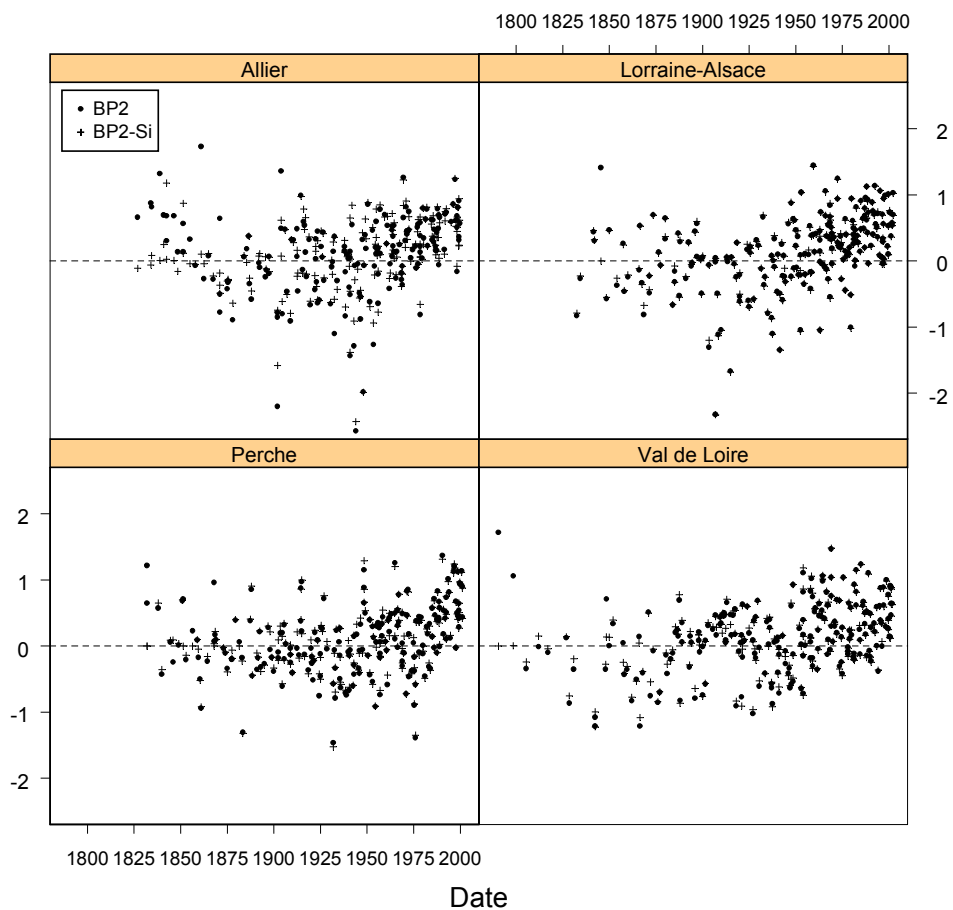


Figure 5.13 Résidus des ajustements par secteur des modèles BP2 et BP2-Si en fonction de la date médiane de l'accroissement.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

accroissements. La crise de la décennie 1940 est assez marquée bien que ne générant pas de résidus extrêmes, et précède une seconde moitié de siècle aux accroissements plus élevés. La crise des environs de 1975 n'est presque pas perceptible. La situation est assez proche dans l'Allier, avec toutefois une crise de la décennie 1940 qui paraît plus appuyée, et une tendance peut-être plus soutenue à la période récente.

On retrouve un schéma semblable dans le Nord-Est, mais l'évolution semble cette fois plus soutenue. Cette impression est en réalité accentuée par la conjugaison de deux épisodes. D'une part la crise des années 1900 ressort davantage dans ce secteur, en dépit d'un nombre d'accroissements qui reste assez faible à cette date, et d'autre part, les peuplements paraissent avoir été relativement épargnés par la crise de la décennie 1940. Ces deux événements donnent en conséquence un caractère monotone plus prononcé à l'évolution de la croissance.

S'agissant de l'avantage de croissance constaté sur une partie des vieux peuplements (effet souche), on l'identifie sur les résidus du modèle BP2, en début de période couverte par les accroissements de l'échantillon, l'Allier étant le secteur où le phénomène est le plus net. Après introduction de l'effet souche, il ne subsiste que peu ou pas d'accroissements élevés à cette période. Dans l'Allier et le Perche, où le phénomène est le plus général, la correction apportée paraît efficace. **Dans l'hypothèse où un effet souche subsisterait dans les accroissements, il faut remarquer que la période concernée ne permet pas de confusion avec la tendance à l'augmentation des accroissements, survenue dans les dernières décennies.** La signature d'un effet souche résiduel pourrait donc éventuellement se lire à la période ancienne, à condition que l'effet date ait une forme fonctionnelle suffisamment souple (par exemple la fonction spline).

L'effet date a d'abord été introduit dans le modèle sous forme quadratique (modèle BP2-Q). A cette étape, les deux formes d'effet souche, commune à un secteur et déclinée par peuplement ont à nouveau été testées (BP2-Q-S et BP2-Q-Si). L'effet date a enfin été représenté par une fonction spline cubique avec un inter-nœud de 20 ans, les premier et dernier nœuds étant positionnés en 1880 et 1980 (BP2-SP20-Si). Comme le nombre d'accroissements est par ailleurs relativement modéré à certaines périodes, l'inter-nœud n'a pas été réduit par la suite, pour ne pas générer de fluctuations trop arbitraires de l'effet date. Pour ces deux formes, la date de référence a été fixée à 1900, comme cela avait été le cas pour le hêtre. On précise à nouveau l'expression des formes testées pour l'effet date :

- effet quadratique : $1 + d_1 t + d_2 t^2$

- spline cubique : $1 + d_1 t + d_2 t^2 + d_3 t^3 + \sum_{k=1}^{k_1} p_k \max(t - n k, 0)^3 + \sum_{k=0}^{k_2} p_{m_k} \min(t + n k, 0)^3$

avec $t = (\text{date} - 1900)$, $k_1 = 4$, $k_2 = 1$ et $n = 20$ ans.

Les caractéristiques des ajustements réalisés sont reportées au tableau 5.13 ci-dessous.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

Modèle	Paramètres										Qualité d'ajustement			
	R (m/an)	K _R (m)	m ₁	m ₂	H _{0S} (m)	p _S (m/an)	d ₁ x10 ²	d ₂ x10 ⁴	σ _{R, C} (m/an)	σ (m)	p	ln L	AIC	Pc TRV ¹
<i>Perche</i>														
BP2-Q	0,401	5,4	0,15	2,17	-	-	-0,07	0,60	0,042	0,480	8	-153,7	323,4	-
BP2-Q-S	0,381	6,2	0,17	2,32	9	0,33	0,02	0,51	0,043	0,468	10	-149,0	318,0	2 10 ⁻³
BP2-Q-Si	0,380	6,2	0,17	2,32	10	0,13-0,52	0,03	0,50	0,042	0,465	15	-147,5	325,0	0,71
BP2-SP20-Si	0,417	6,2	0,17	2,35	10	0,16-0,49	0,20	0,09	0,050	0,410	21	-122,7	285,3	<10 ⁻⁴
<i>Loire</i>														
BP2-Q	0,311	4,8	0,04	2,34	-	-	0,29	0,41	0,018	0,500	8	-166,8	349,7	-
BP2-Q-S	0,300	5,9	0,06	2,37	13	0,23	0,33	0,37	0,018	0,480	10	-158,4	336,8	<10 ⁻⁴
BP2-Q-Si	0,304	5,8	0,06	2,38	12	0,20-0,74	0,34	0,32	0,020	0,472	11	-155,2	332,4	0,01
BP2-SP20-Si	0,336	5,5	0,05	2,37	13	0,06-0,63	1,00	0,21	0,021	0,429	19	-134,1	306,3	<10 ⁻⁴
<i>Allier</i>														
BP2-Q	0,325	6,5	0,09	2,39	-	-	-0,17	0,94	0,041	0,520	8	-153,5	323,0	-
BP2-Q-S	0,305	7,6	0,11	2,54	16	0,28	0,03	0,73	0,042	0,478	10	-138,7	297,4	<10 ⁻⁴
BP2-Q-Si	0,306	7,5	0,11	2,54	16	0,02-0,39	-0,07	0,95	0,044	0,463	14	-133,3	294,7	0,03
BP2-SP20-Si	0,299	6,8	0,07	2,56	16	0,14-0,38	0,81	0,88	0,041	0,442	19	-124,7	285,3	4 10 ⁻³
<i>Lorraine-Alsace</i>														
BP2-Q	0,352	3,0*	0,006	2,80	-	-	0,21	0,78	0,062	0,471	8	-159,6	333,3	-
BP2-Q-Si	0,349	3,0	0,005	2,85	8	2,95	0,25	0,73	0,062	0,460	10	-154,7	327,4	1,5 10 ⁻³
BP2-SP20-Si	0,356	3,0	0,007	2,80	8	3,80	-0,20	0,58	0,067	0,436	17	-144,1	320,2	3 10 ⁻³

Tableau 5.13 Caractéristiques des ajustements réalisés avec le modèle BP2 en introduisant un effet quadratique ou spline cubique de la date.

¹ Probabilité critique associée au test du rapport des vraisemblances effectué entre modèle successifs. * Hauteur du point d'inflexion fixée à une valeur constante.

L'introduction d'un effet quadratique de la date améliore significativement les ajustements (comparer les ajustements des tableaux 5.12 et 5.13). Dans le Nord-Est, il n'a pas été possible d'obtenir initialement de convergence de la procédure d'ajustement. On a donc fixé la hauteur du point d'inflexion – particulièrement faible dans ce secteur – à la hauteur de 3 m, c'est à dire au voisinage de ses estimations intermédiaires observées en cours d'ajustement.

L'effet souche reste significatif. A nouveau, le seuil H_{0S} a dû être ajusté manuellement. Dans l'ensemble des secteurs, on constate une bonne stabilité de son estimation. La déclinaison par peuplement du paramètre d'intensité de l'effet souche semble toujours profitable, sauf peut-être dans le Perche où la log-vraisemblance augmente faiblement, et au prix de l'estimation d'un nombre important de paramètres.

L'addition des paramètres d₁ et d₂ donnés au tableau 5.13 permet de situer le pourcentage d'évolution de la vitesse de croissance en 2000, par rapport à 1900. Elle conduit aux chiffres suivants :

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

- sans effet souche : Perche : +53% , val de Loire : +70% , Allier : +77% , Lorraine-Alsace : +99%
- avec effet souche : Perche : +53% , val de Loire : +66% , Allier : +88% , Lorraine-Alsace : +98%

On constate donc que l'évolution de la vitesse de croissance atteint dans tous les secteurs un niveau considérable en fin de siècle, et qui n'est que peu ou pas modifié par l'introduction de l'effet souche. **Il se dessine également un gradient géographique Ouest-Est dans le sens d'une augmentation de l'intensité d'évolution de la vitesse de croissance.** On confirme que les peuplements du Perche s'individualisent par un niveau d'évolution plus faible que dans les autres secteurs.

C'est finalement en représentant l'effet de la date par une fonction spline qu'on observe les meilleurs ajustements. Au cours de l'ajustement, le paramètre p_s qui était déjà faible pour les vieux peuplements des couples 7 (Perche), 11 et 17 (Allier) a pu être estimé à des niveaux négatifs. Ces peuplements ont donc été reclassés en peuplements ordinaires.

4.3.4 Modélisation de la variance et modèle final

Nous avons enfin cherché à tenir compte d'une éventuelle hétérogénéité de la variance résiduelle. Suivant la procédure appliquée dans le cas du hêtre, les résidus ont été examinés en fonction de la durée de l'accroissement, de la vitesse de croissance à la hauteur médiane de l'accroissement, et de l'accroissement prédit.

Avec l'accroissement prédit et la durée de l'accroissement, on perçoit une tendance à l'augmentation de la dispersion des résidus. Comme la vitesse de croissance courante ne semble pas intervenir (ce qui rejoint un constat déjà formulé sur le hêtre, données non présentées), c'est donc surtout la durée de l'accroissement qui conditionne l'hétérogénéité de variance. La tendance observée est en général assez nette (représentée avec la durée de l'accroissement sur la figure 5.14), mais elle reste malgré tout peu décelable dans le Perche et le val de Loire, et paraît par contre plus prononcée dans l'Allier et le Nord-Est. Cette perception est à nouveau gênée par l'effet de la technique d'analyse de tige, qui fait que les accroissements de longue durée sont spécialement faibles, et réciproquement.

Au plan de l'ajustement, le choix de la durée de l'accroissement plutôt que l'accroissement prédit facilite par ailleurs grandement la convergence de la procédure. Il a été décidé de réajuster les derniers modèles avec une fonction de variance où cette dernière est proportionnelle à une puissance de la durée de l'accroissement (BP2-SP20-Si-V) :

$$V[\varepsilon] = \sigma^2 \Delta t^{2\delta} \quad \text{avec en principe } \delta < 1.$$

Pour ces ajustements, le seuil de l'effet souche n'a pas été réajusté. A des fins comparatives, le modèle BP2 a également été réajusté en écartant l'effet souche (BP2-SP20-V). On a enfin substitué l'équation de croissance de Lundqvist-Matérn à l'équation BP2 dans ces deux modèles. Les caractéristiques des ajustements des modèles BP2-SP20-Si-V et LM-SP20-Si-V sont indiquées

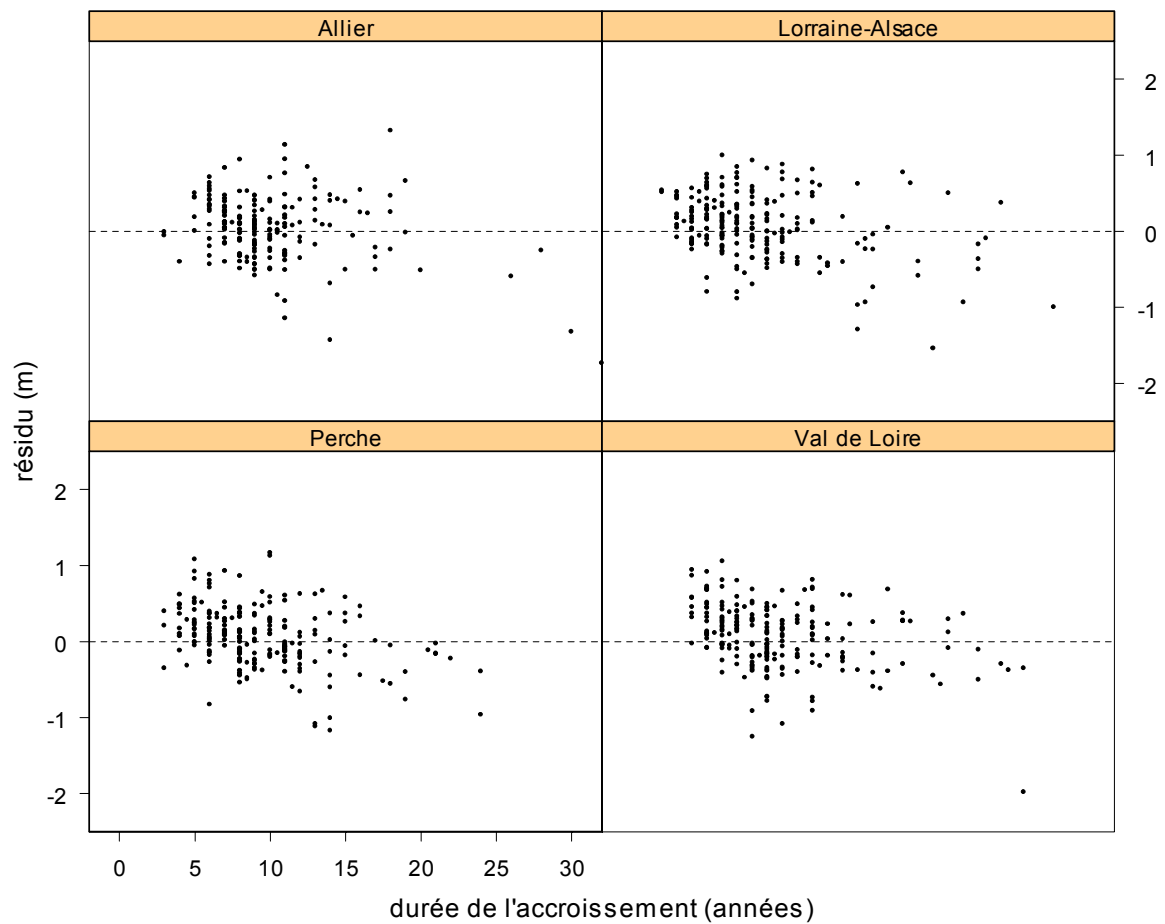


Figure 5.14 Résidus du modèle BP2 ajusté avec un effet souche et une fonction spline cubique de la date (BP2-SP20-Si), en fonction de la durée des accroissements.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

au tableau 5.14. La précision d'estimation des paramètres γ est également reportée. La structure détaillée de ces deux modèles est également précisée dans l'encadré 4.

Comme attendu, les estimations du paramètre δ restent très faibles dans le Perche et le val de Loire (0,24 et 0,18), et n'améliorent pas significativement la qualité de l'ajustement. Ce n'est pas le cas du Nord-Est et de l'Allier, où δ est estimé à des niveaux respectif de 0,5 et 0,8.

En termes de qualité d'ajustement, le modèle de Lundqvist-Matérn conduit à des ajustements qui restent très proches de ceux obtenus avec le modèle BP2. Les ajustements relatifs au val de Loire, à l'Allier et au Perche sont à l'avantage du modèle BP2, mais cette différence reste en limite de significativité. Dans le Nord-Est au contraire, l'ajustement du modèle de Lundqvist-Matérn conduit à une performance un peu meilleure, ce qui n'est pas illogique étant donné le degré de courbure plus prononcé des courbes dans ce secteur (voir les estimations des paramètres m_2 et K). La figure 5.15 donne une représentation de la courbe de croissance en hauteur dominante moyenne pour chaque secteur (le paramètre de fertilité est fixé à son niveau régional moyen), dégagée de l'évolution historique de la vitesse de croissance, et avec chacun des modèles BP2 et Lundqvist-Matérn. Elle permet de constater la forte proximité des courbes générées par chacune des deux équations de croissance. Les courbes du val de Loire et de l'Allier, qui sont les plus tendues, ont une forme très semblable (le terme puissance de la branche parabolique se situe à un niveau commun de 0,30). Celles du Perche et du Nord-Est présentent un degré de courbure plus marqué. Le niveau moyen du paramètre de fertilité étant le plus élevé dans le Perche, la courbe de croissance moyenne a un départ plus rapide, qui lui permet de rester à des niveaux de hauteur très semblables aux environs de 200 ans. C'est moins le cas du secteur Nord-Est, où le décrochage est assez franc à partir de 150 ans.

Analyse des résidus du modèle BP2-SP20-Si-V

On considère ici les résidus standardisés ϵ_{std} dont l'expression est la suivante :

$$\epsilon_{\text{std}} = \frac{H_t - \hat{H}_t}{\hat{\sigma} \Delta t^{\hat{\delta}}}$$

où \hat{H}_t désigne la hauteur prédite par le modèle et $\hat{\sigma}$ et $\hat{\delta}$ sont les estimations des paramètres correspondants, avec $\epsilon_{\text{std}} \sim N(0,1)$ par hypothèse.

Sur la figure 5.16, sont représentés par secteur les alignements quantile-quantile de ces résidus. L'alignement est en général correct, avec un écart-type des résidus proche de l'unité dans chaque secteur (0,98). On note cependant une tendance à la concentration des résidus autour de 0, particulièrement nette dans les cas du Perche et du val de Loire (coefficients d'aplatissement respectifs de 0,7 et 1,4). Dans certains secteurs, on remarque encore un excès de grandes déviations.

Sur la figure 5.17, les résidus standardisés ont été représentés par secteur en fonction de la hauteur prédite par le modèle. Si la forme des nuages est convenable, on confirme cependant une tendance à une accumulation de valeurs extrêmes, négatives ou positives, et particulièrement

Modèle	Paramètres									Qualité d'ajustement			
	R (m/an)	K _R (m)	m ₁	m ₂	H _{0S} (m)	p _S (m/an)	σ _{R, c} (m/an)	δ	σ (m/an ^δ)	p ¹	ln L	AIC ¹	Pc TRV ²
BP2-SP20-Si-V													
<i>Perche</i>	0,417 0,027	6,1 0,9	0,138 0,096	2,36 0,13	10 -	0,19-0,49	0,052	0,243 0,147	0,242 0,320	22	-121,4	286,9	0,12
<i>Val de Loire</i>	0,336 0,018	5,6 1,4	0,047 0,050	2,42 0,25	13 -	0,09-0,65	0,022	0,183 0,118	0,286 0,264	20	-133,0	306,0	0,13
<i>Allier</i>	0,313 0,022	6,9 0,05	0,087 0,076	2,45 0,24	16 -	0,17-0,40	0,041	0,810 0,137	0,065 0,311	20	-105,9	251,8	<10 ⁻⁴
<i>Lorraine-Alsace</i>	0,380 0,034	3,0 -	0,008 0,003	2,73 0,19	8 -	3,89	0,071	0,477 0,097	0,159 0,200	18	-132,3	300,5	<10 ⁻⁴
LM-SP20-Si-V													
<i>Perche</i>	0,436 0,032	73,8 9,6	1,967 0,256	-	12 -	0,17-0,38	0,057	0,332 0,150	0,202 0,327	21	-124,2	290,5	0,02
<i>Val de Loire</i>	0,345 0,018	78,9 10,3	1,763 0,224	-	13 -	0,08-0,65	0,021	0,178 0,120	0,293 0,266	19	-135,3	308,6	0,03
<i>Allier</i>	0,319 0,023	73,2 10,5	1,644 0,250	-	21 -	0,13-0,32	0,042	0,780 0,141	0,071 0,319	19	-108,0	254,1	0,04
<i>Lorraine-Alsace</i>	0,390 0,036	60,1 6,2	1,720 0,209	-	8 -	3,88	0,074	0,477 0,096	0,158 0,199	17	-130,5	295,0	0,06

paramètres de spline	d ₁ x10 ² (1/an)	d ₂ x10 ³ (1/an ²)	d ₃ x10 ⁴ (1/an ³)	p ₁ x10 ⁴ (1/an ³)	p ₂	p ₃	p ₄	pm ₀	pm ₁
BP2-SP20-Si-V									
<i>Perche</i>	0,201 0,263	0,027 0,347	-0,063 0,115	0,284 0,233	-0,622 0,254	1,076 0,317	-1,545 0,687	0,084 0,208	-0,076 0,150
<i>Val de Loire</i>	0,913 0,254	0,162 0,291	-0,197 0,109	0,647 0,230	-0,938 0,257	0,813 0,317	-0,291 0,667	0,212 0,173	-0,013 0,081
<i>Allier</i>	0,954 0,305	0,478 0,398	-0,239 0,131	0,585 0,260	-0,647 0,283	0,554 0,374	-0,770 0,895	0,284 0,231	-0,029 0,153
<i>Lorraine-Alsace</i>	-0,027 0,340	0,553 0,449	-0,176 0,158	0,444 0,310	-0,673 0,318	1,009 0,380	-1,706 0,765	0,329 0,289	-0,183 0,201
LM-SP20-Si-V									
<i>Perche</i>	0,495 0,295	-0,008 0,365	-0,070 0,121	0,315 0,244	-0,672 0,265	1,135 0,329	-1,646 0,701	0,055 0,218	0,012 0,154
<i>Val de Loire</i>	0,912 0,256	0,169 0,290	-0,201 0,108	0,658 0,230	-0,943 0,256	0,794 0,317	-0,259 0,666	0,218 0,172	-0,015 0,080
<i>Allier</i>	1,149 0,304	0,431 0,400	-0,249 0,133	0,645 0,264	-0,761 0,281	0,672 0,368	-0,881 0,893	0,261 0,233	0,033 0,152
<i>Lorraine-Alsace</i>	-0,023 0,337	0,528 0,485	-0,167 0,157	0,425 0,307	-0,655 0,315	1,009 0,375	-1,796 0,755	0,310 0,286	-0,163 0,200

Tableau 5.14 Caractéristiques des ajustements des modèles BP2- et LM-SP20-Si-V.

¹ Le nombre de paramètres indiqués tient compte du paramètre H_{0S}, et le critère AIC a été majoré de 2 points.

² Test effectué par comparaison au modèle BP2-SP20-Si, ³ Test effectué par comparaison au modèle BP2-SP20-Si-V. Les erreurs standard des paramètres sont indiquées en dessous de leurs estimations.

Expression et caractéristiques des modèles LM-SP20-Si-V et BP2-SP20-Si-V

On considère un secteur donné avec N couples de peuplements, indexés par i : $1 \leq i \leq N$. Dans un couple, chaque peuplement est indexé par j : $1 \leq j \leq 2$. Chaque peuplement est donc désigné par le double indice ij . A chaque peuplement correspond une collection de n_{ij} accroissements indexés par k , avec $1 \leq k \leq n_{ij}$. On désigne par $[t_{ij(k-1)}, t_{ijk}]$ les intervalles de temps successifs sur lesquels on observe les accroissements en hauteur dominante $[H_0(t_{ij(k-1)}), H_0(t_{ijk})]$. E_S est l'ensemble des peuplements ij pour lesquels un effet « souche » est introduit.

On désigne ensuite par $R f_H(H_0)$ l'expression du taux de croissance (forme différentielle de l'équation de croissance), et $g(t)$ l'expression de l'effet de la date.

Le modèle a la structure suivante :

$$H_0(t_{ijk}) = H_0(t_{ij(k-1)}) + g \left[\frac{t_{ijk} + t_{ij(k-1)}}{2} \right] (R + R_i) \left[\int_{t_{ij(k-1)}}^{t_{ijk}} f_H(H_0(u)) du \right]_{RK4} + p_S \left[\int_{t_{ij(k-1)}}^{t_{ijk}} \max \left(1 - \frac{H_0(u)}{H_{0S}}, 0 \right) du \right]_{RK4} + \varepsilon_{ijk}$$

avec : $R_i \sim N(0, \sigma_e)$, $\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma(t_{ijk} - t_{ij(k-1)}))^\delta$

$p_S = p_{S,ij}$ si $ij \in E_S$ sinon $p_S = 0$

et :

$$g(t) = 1 + d_1 t + d_2 t^2 + d_3 t^3 + \sum_{k=1}^{k_1} p_k \max(t - n_k, 0)^3 + \sum_{k=0}^{k_2} p_{m_k} \min(t + n_k, 0)^3$$

où $t = (\text{date} - 1900)$, $k_1 = 4$, $k_2 = 1$ et $n = 20$.

$$R f_{H_S}(H_0) = \left\{ \begin{array}{l} R C_m \frac{H}{K} \left[\ln \frac{K}{H} \right]^{1+m} C_m = \exp[(1+m)(1 - \ln(1+m))] \quad (\text{modèle LM}) \\ R \frac{\left[\frac{H_u}{K_R} \right]^{m_1 m_2}}{\left[1 - m_1 + m_1 \left[\frac{H_u}{K_R} \right]^{m_2} \right]} \quad (\text{modèle BP2}) \end{array} \right.$$

RK4 désigne la méthode d'intégration numérique de Runge-Kutta à l'ordre 4 (10 itérations par accroissement).

Les valeurs des différents paramètres sont indiqués au tableau 5.14.

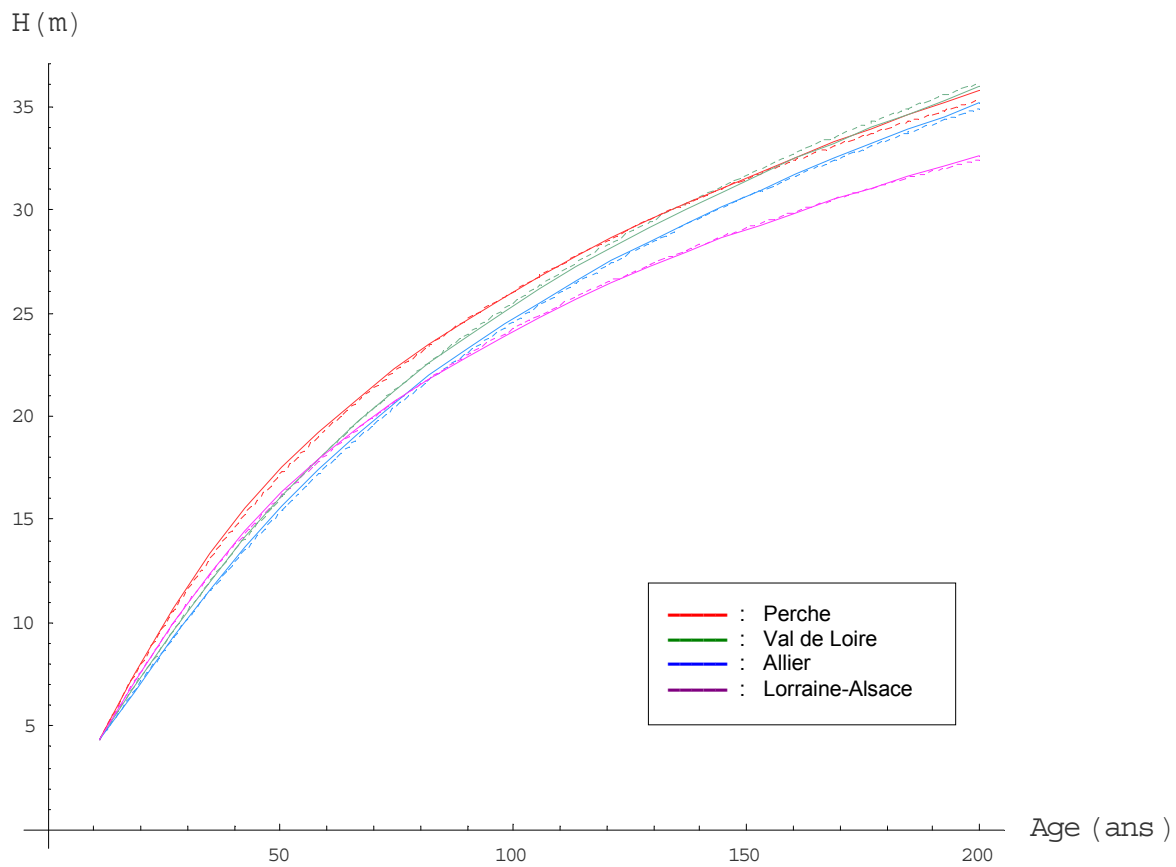


Figure 5.15 Représentation des courbes de croissance en hauteur dominante moyennes par secteur obtenues à partir des estimations des modèles BP2-SP20-Si-V et LM-SP20-Si-V

— : modèle BP2, - - - - : modèle de Lundqvist-Matérn

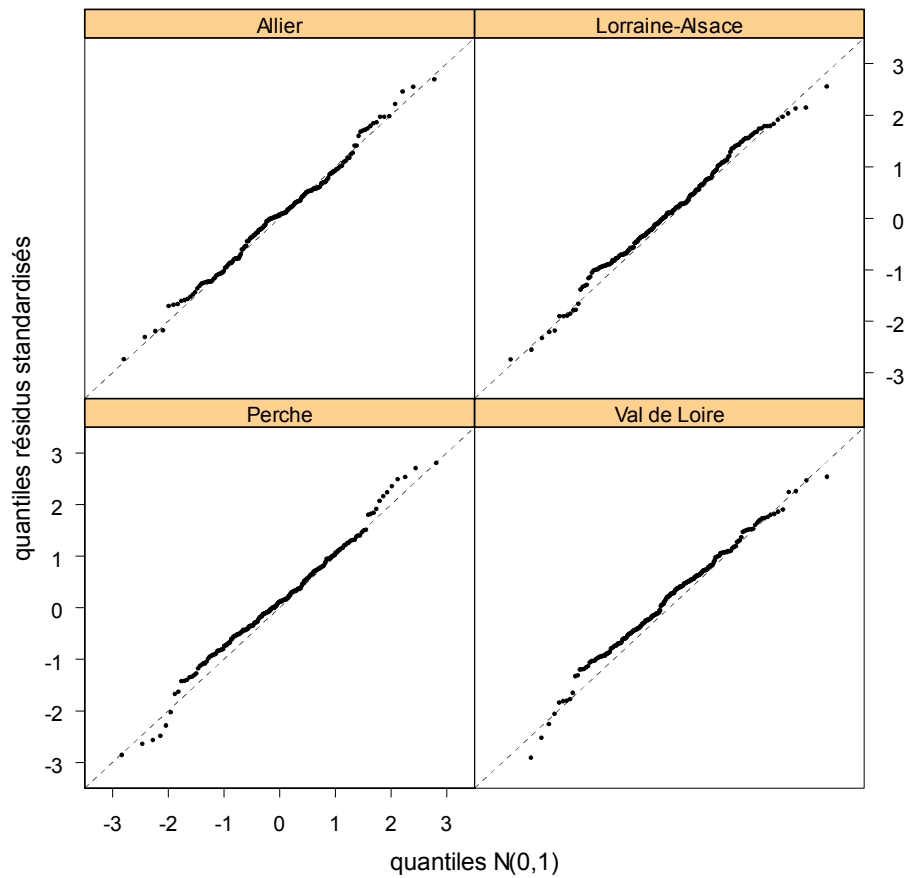


Figure 5.16 Alignements par quantiles des résidus standardisés du modèle BP2-SP20-Si-V avec une distribution normale centrée réduite.

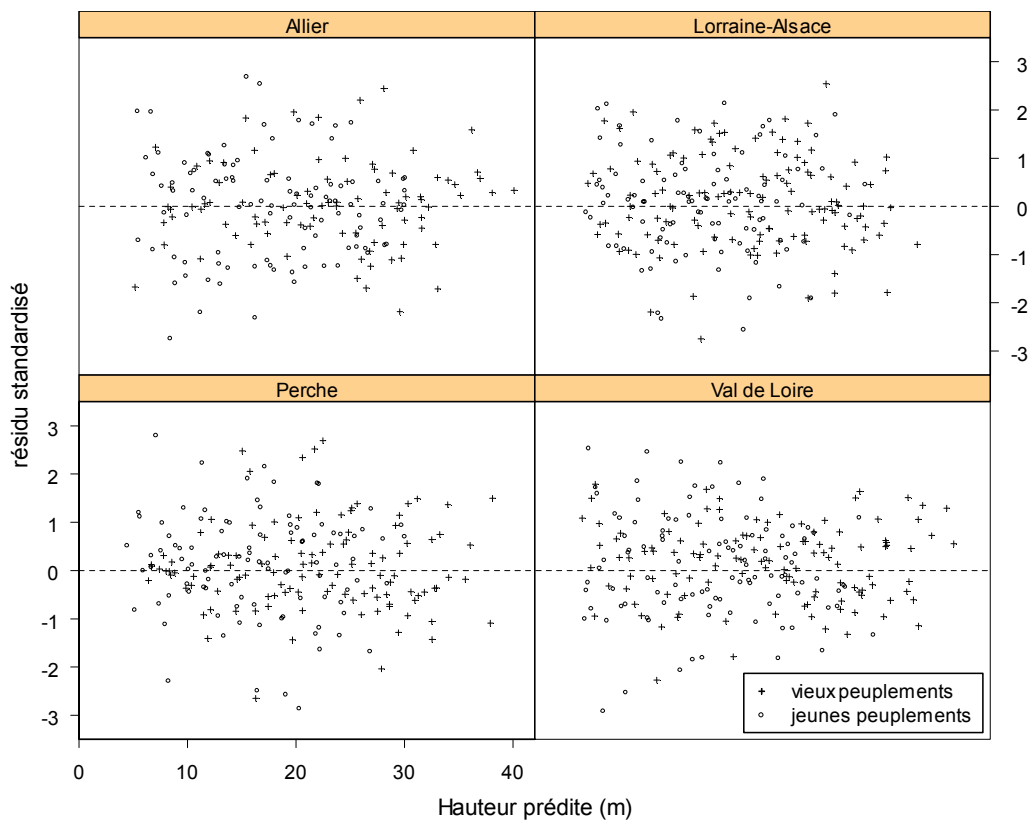


Figure 5.17 Résidus standardisés du modèle BP2-SP20-Si-V en fonction de la hauteur prédite.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

marquées sur les accroissements de la jeune génération (cas du val de Loire ou de l'Allier). Les résidus de la vieille génération se concentrent au contraire en deçà d'un intervalle de deux écarts-types. A part dans le secteur Nord-Est, les écarts-types des résidus standardisés calculés par génération confirment cette impression (autour de 0,9 pour la vieille génération, et 1,07 pour la plus jeune). Par ailleurs, on n'observe plus spécialement d'accumulation de résidus positifs aux hauteurs initiales, signe que l'avantage de croissance des peuplements sur souche a été absorbé par l'effet souche, et éventuellement par l'effet date, qui est représenté par une fonction spline. A ces hauteurs, les résidus des vieux peuplements du Perche et de l'Allier qui sont les secteurs les plus touchés par le phénomène, s'accumulent au contraire à des valeurs très proches de 0. Dans des gammes de hauteur de l'ordre de 25 à 30 m, on remarque que ce sont plutôt les résidus des vieux peuplements qui montrent une tendance à une forte dispersion.

Les résidus ont été également examinés en fonction de la date (données non présentées). Il n'apparaît pas de comportement différentiel entre les deux générations d'accroissements. Sur les dernières décennies, on fait le même constat d'une plus grande dispersion des résidus de la jeune génération, quel que soit leur signe.

Comme les accroissements de la jeune génération couvrent à cette période des durées généralement plus courtes que ceux de la vieille génération (effet de la technique de l'analyse de tige qu'on a déjà évoqué), on pourrait avancer l'hypothèse qu'ils marquent davantage les années de croissance favorables ou défavorables au plan climatique. Cette hypothèse n'est pas incompatible avec les grands écarts qu'on peut remarquer aux faibles durées d'accroissement sur la figure 5.14, ce qui n'est pas spécialement traduit dans la fonction de variance introduite dans le modèle.

4.3.5 Allure et niveau de l'évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante

4.3.5.1 Représentation de l'évolution de vitesse de croissance en hauteur dominante

On représente graphiquement l'effet date ajusté dans chaque secteur par le modèle BP2-SP20-Si-V. Dans la partie relative au hêtre, on y a superposé les accroissements, transformés de façon à les dégager de l'effet du stade de développement estimé dans le modèle (voir 2.3.3.4 de la partie III pour la justification de la transformation).

Du fait que l'expression différentielle du modèle de croissance ne s'intègre pas explicitement, l'obtention d'une semblable transformation est ici plus délicate. On rappelle l'expression du modèle :

$$\frac{dH_0}{dt} = g(t) \cdot f_H(H_0) + f_S(H_0)$$

où $g(t)$ est l'effet de la date, $f_H(H_0)$ correspond à l'équation de croissance BP2, et $f_S(H_0)$ est l'effet souche.

Comme pour une majorité d'accroissements l'effet souche est nul, le modèle se simplifie et la transformation des accroissements est définie de la même façon que dans la partie III par :

$$\frac{T(H_0(t)) - T(H_0(t_0))}{\Delta t} = \frac{1}{\Delta t} \int_{t_0}^t \frac{dH_0}{f_H(H_0)}$$

avec $\Delta t = t - t_0$, $[t_0, t]$ étant l'intervalle de temps relatif à l'accroissement.

Il reste alors à calculer numériquement l'intégrale de $1/f_H$ sur l'intervalle $[t_0, t]$.

Tel qu'il a été estimé, l'effet souche concerne au total 44 accroissements qui se répartissent sur les 4 secteurs échantillonnés. Pour ces derniers, on peut réécrire le modèle de la façon suivante :

$$\frac{dH_0}{dt} = g(t) [f_H(H_0) + f_S(H_0)] + [1 - g(t)] f_S(H_0)$$

L'effet date étant peu différent de son niveau d'indice 1 aux périodes où se sont formés ces accroissements, on suppose alors pour simplifier que le terme $1 - g(t)$ est voisin de 0, ce qui permet alors de définir la transformation des accroissements comme suit :

$$\frac{1}{\Delta t} \int_{t_0}^t \frac{dH_0}{f_H(H_0) + f_S(H_0)}$$

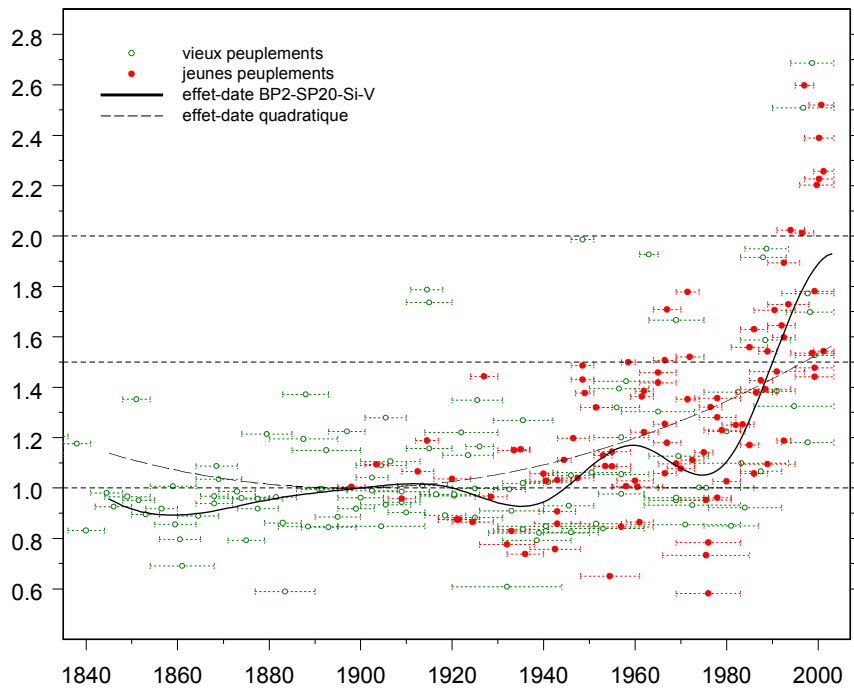
Les intégrales de $1/f_H$ et $1/(f_H + f_S)$ sur l'intervalle $[t_0, t]$ ont été calculées numériquement pour chaque accroissement par une implémentation de la méthode de Simpson (Burden et Faires, 2001), à partir des estimations des paramètres de l'équation de croissance et de l'effet souche (tableau 5.14).

Les évolutions historiques de la vitesse de croissance estimées pour chaque secteur sont représentées sur la figure 5.18. On y a superposé l'estimation de l'effet quadratique de la date (modèle BP2-Q-Si, tableau 5.13).

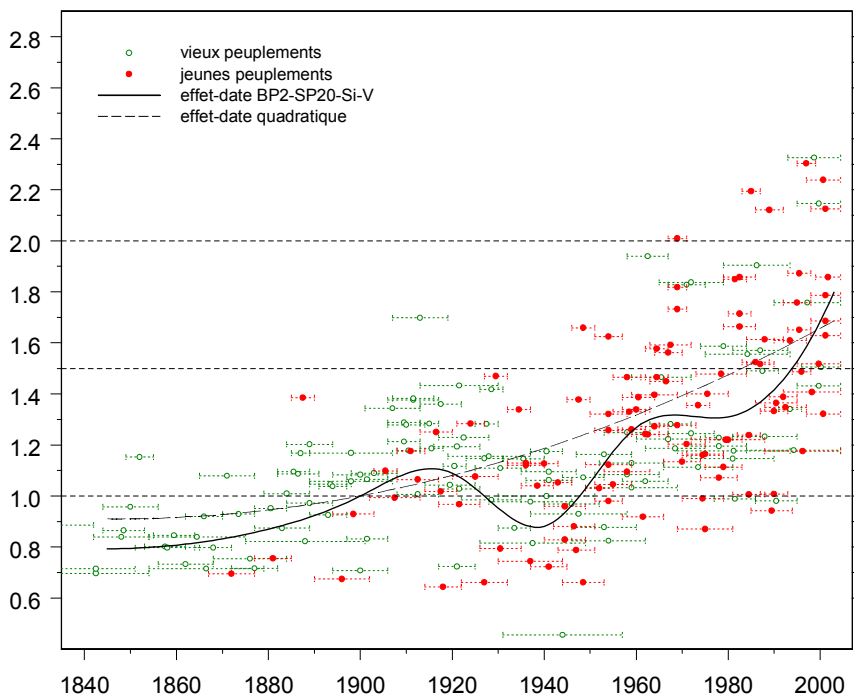
Le nombre d'accroissements disponibles pour chaque secteur est évidemment plus modeste que ce qu'il était pour le hêtre. Malgré tout, cela ne remet pas en cause la réalité que **les quatre secteurs échantillonnés ont tous été affectés par une augmentation positive de la vitesse de croissance, dont un des aspects les plus immédiats est la grande cohérence spatio-temporelle qui la caractérise.**

On observe en effet que cette augmentation n'a pas été monotone, mais a été affectée par des crises qui interviennent à des périodes synchrones, bien qu'étant plus ou moins prononcées selon les secteurs, et dont on vérifiera qu'elles sont là encore d'origine climatique. A nouveau, la plus marquée d'entre elles est l'épisode relatif à la décennie 1940. De ce point de vue, l'extrémum localisé par la fonction spline paraît un peu en avance sur la crise. Il peut s'agir d'un artéfact lié à la position du nœud courant en 1940. Vient ensuite l'accident de la décennie 1970, mais qui reste parfois discret. Second point commun, **l'évolution rapportée s'est essentiellement développée dans la seconde moitié du siècle, et semble même s'être accélérée dans les toutes dernières décennies.** Avant l'événement de la décennie 1940, on remarque un premier sursaut du rythme de croissance aux environs de 1910-1920, qui est resté de faible amplitude dans le Perche et le Nord-Est.

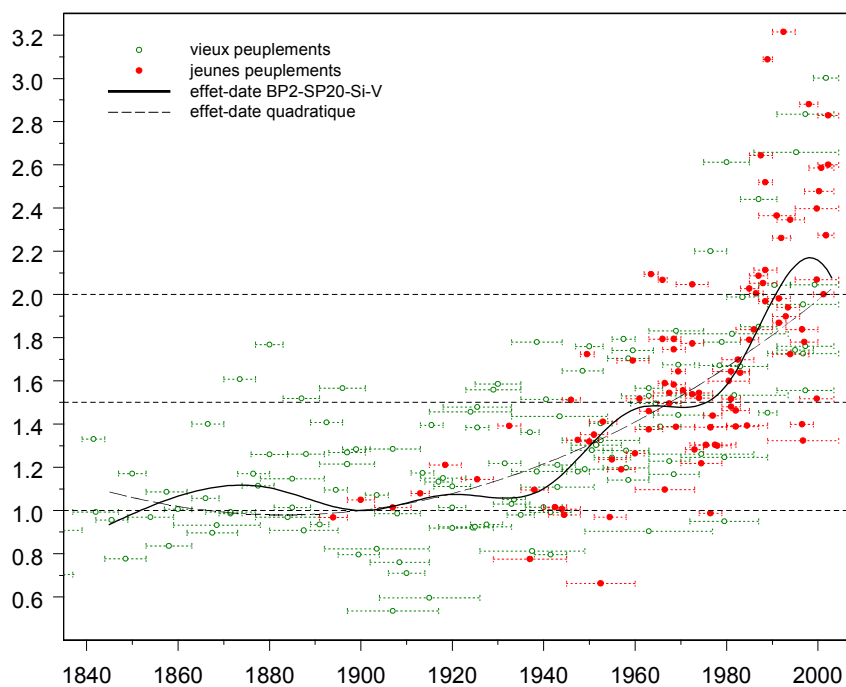
a- Perche



b- val de Loire



c- Lorraine-Alsace



d- Allier

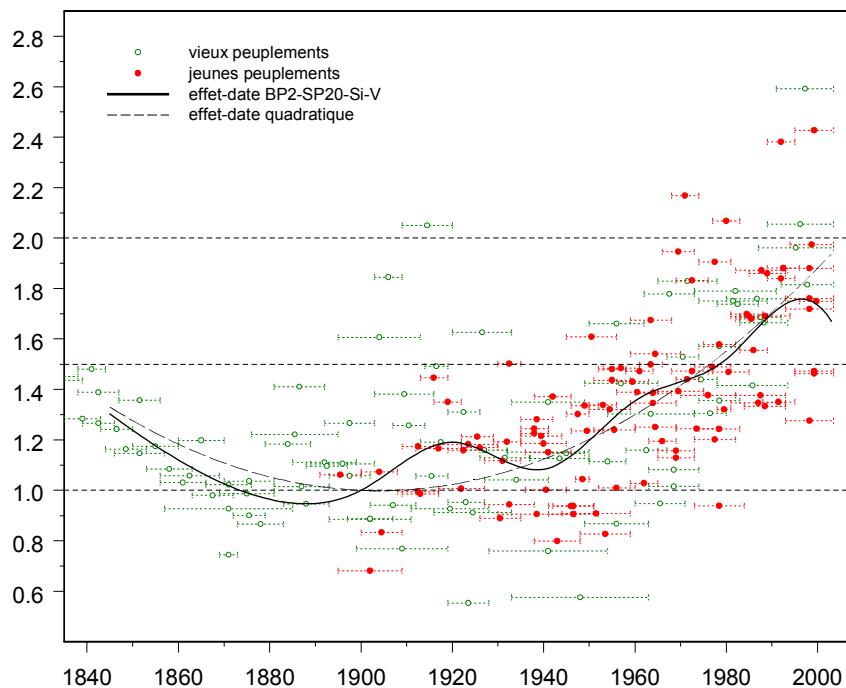


Figure 5.18 Evolution historique de la vitesse de croissance en hauteur dominante, déclinée par secteur.

Les accroissements ont été transformés selon la procédure indiquée dans le texte. Chaque accroissement transformé est représenté à sa date médiane. L'intervalle horizontal indiqué pour chaque accroissement correspond à sa durée.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

Des comportements régionaux se dégagent par ailleurs sur le plan de l'intensité des crises et de la tendance observée, et qu'on examine maintenant par secteur :

- l'évolution constatée dans le Perche est assez particulière. La hausse de vitesse de croissance observée à mi-siècle a été plus modeste que dans les autres secteurs, et a été suivie par une crise des années 1970 au contraire bien plus accentuée qu'ailleurs. Il en résulte que **la progression de vitesse de croissance a été quasi-nulle entre 1900 et 1980. Un sursaut tout à fait spectaculaire est ensuite survenu dans les deux dernières décennies, au point que la tendance culmine à un niveau terminal voisin de ceux du val de Loire et de l'Allier.** Comme on peut le constater, les accroissements des deux générations sont concernés. Ce comportement est en accord avec le constat initial d'un relèvement terminal des courbes de croissance dans ce secteur,
- dans le val de Loire, la progression semble plus régulière. La crise de la décennie 1940 y est plus marquée que dans le Perche, mais la situation est inverse pour la décennie 1970, époque à laquelle ce secteur capitalise une augmentation de vitesse de croissance d'un niveau de +30%. Elle augmente encore au delà, pour avoisiner un niveau de +60 à +70% en fin de siècle. Ce niveau d'évolution est très voisin de celui constaté dans l'Allier, où l'épisode de la décennie 1970 est encore plus discret, au point que la progression de la vitesse de croissance paraît avoir été assez constante à partir du milieu du siècle,
- **c'est sans conteste dans le Nord-Est que la progression du rythme de croissance a été la plus soutenue.** D'une part la crise de la décennie 1940 y reste peu intense, et elle a été suivie d'une première progression amenant au voisinage de 1960 à un niveau d'augmentation de +60%. Les dernières décennies ont été l'occasion d'une progression exceptionnelle, qui fait écho à celle observée dans le Perche, et qui culmine en fin de siècle au voisinage de +90% à +100%. Un nombre remarquable d'accroissements standardisés dépasse un indice seuil de +100% (indice 2), ce qu'on n'observe dans aucun autre secteur.
- l'ampleur de ces chiffres, spécialement dans le Nord-Est, incite à ne pas oublier l'hypothèse selon laquelle les peuplements sur souches ont pu connaître des conditions sylvicoles dépressives pour la croissance en hauteur dominante (paragraphe 2.3.3). **Pour autant, il faut constater que l'évolution constatée dans le val de Loire est également forte, alors que les conditions y sont sans doute été beaucoup plus stables.**

La comparaison des tendances séculaires entre secteurs est rendue malaisée par le comportement différentiel qu'on observe en début de siècle. Tandis que le signal reste assez plat dans le Perche et en Lorraine-Alsace, le niveau des accroissements est déjà fort autour de la décennie 1910-1920 dans les deux autres secteurs. On note dans certains cas l'existence d'accroissements relativement faibles au voisinage de 1900, qui pourraient indiquer une période potentiellement défavorable. Le niveau moyen du paramètre de fertilité dans le Perche et le val de Loire, où l'épisode est visible, est d'ailleurs plus faible que dans les autres secteurs (voir tableau 5.14). Il est donc possible que les différents secteurs aient été dans des situations climatiques diversement favorables à la date qui a été choisie comme référence temporelle pour l'estimation de la tendance.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

A des fins comparatives, il est donc préférable de reparamétrer l'effet date avec une date de référence postérieure à 1900, et située en tout cas en dehors de périodes climatiques difficiles. Pour le choix de cette date, et pour éclairer plus généralement l'origine des crises identifiées, les séries climatiques longues de précipitations et de températures ont été mises à contribution.

4.3.5.2 Examen des séries climatiques

La localisation des postes météorologiques couvrant l'échantillon est indiquée sur la figure 2.6. A quelques exceptions près, aucun poste ne se situe à proximité immédiate des massifs échantillonnés. Pour faciliter la comparaison des séries climatiques, une série moyenne par secteur a donc été calculée pour chaque paramètre (température moyenne annuelle, températures minimale et maximale moyennes annuelles, précipitations et indice de De Martonne annuels), avec une logique d'interpolation spatiale. Les éléments relatifs au calcul de ces séries moyennes et celles qui seront mises en œuvre dans l'approche longitudinale sont exposés dans l'annexe 7.

Ces séries climatiques régionales sont présentées sur la figure 5.19. Au plan des températures moyennes et maximales, les chronologies de l'Allier, du Perche et du val de Loire sont très proches. Sur les températures minimales, on note un décrochement de l'Allier. Le secteur Nord-Est apparaît nettement plus frais. Le niveau des précipitations est plus favorable dans l'Allier et le Nord-Est que dans le Perche et le val de Loire, ce dernier ressortant comme le secteur le plus sec. Au plan de l'indice de De Martonne, on retrouve logiquement la hiérarchie déjà perçue à partir des données de climat moyen (tableau 5.5), avec une disponibilité en eau croissante dans le val de Loire, le Perche, l'Allier, et le Nord-Est.

On remarque ensuite la très forte proximité des variations climatiques inter-annuelles entre secteurs, quel que soit le paramètre considéré. Cette proximité suggère un caractère généralisé sur le territoire des épisodes climatiques extrêmes qui peuvent être identifiés. La confrontation de ces séries climatiques et des tendances de la figure 5.18 révèle une bonne concordance entre des événements climatiques annuels ou pluri-annuels défavorables, et les crises observées sur la croissance :

- on retrouve à nouveau la succession exceptionnelle d'années chaudes et sèches de la décennie 1940 mais aussi de l'année 1953 et des suivantes, qui maintiennent l'indice de De Martonne sous le seuil des 30 points pendant plusieurs années. Le Nord-Est paraît un peu épargné, en raison de niveaux de pluviométrie supérieurs et de températures moyennes plus faibles. Au niveau de la croissance, c'est effectivement dans ce dernier secteur que l'épisode est le moins fort,
- dans la décennie 1970, l'année 1976 est caractérisée par un niveau de pluviométrie exceptionnellement faible, qui fait suite à des années déjà sèches. Dans l'Allier et le Nord-Est, ce constat est plus atténué. Dans le Perche et le val de Loire, l'indice De Martonne atteint ses niveaux des années 1940-1950. Ces observations nous paraissent cohérentes avec la crise identifiée sur la croissance, et qui a justement été plus appuyée dans l'Ouest du pays,

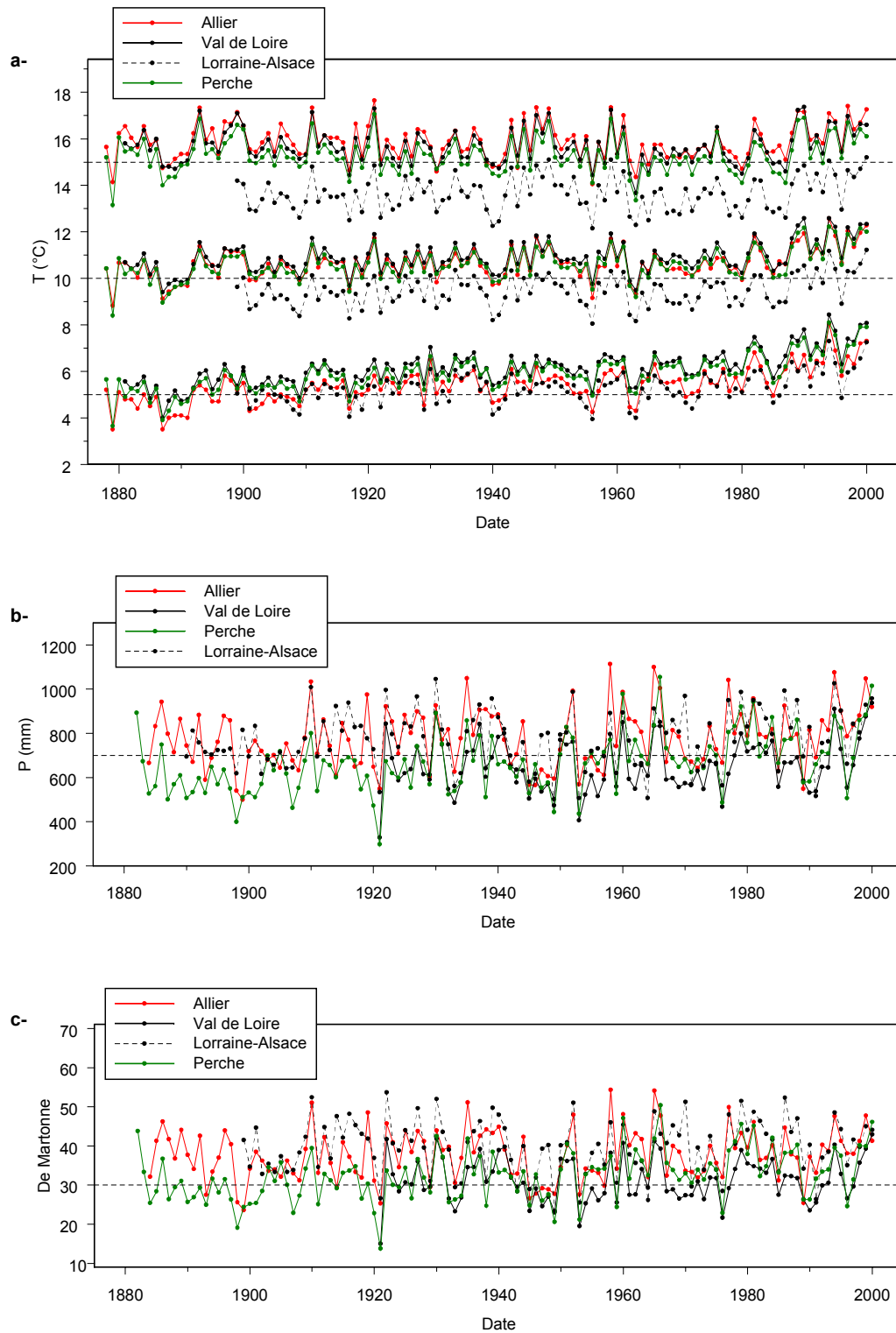


Figure 5.19 Séries climatiques régionales de températures (a-), précipitations (b-) et indice de De Martonne (c-) annuels.

Sur le premier graphique sont représentées les températures minimales, maximales et moyennes. Les éléments relatifs au calcul de ces séries sont exposés dans l'annexe 7.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

- les années de la décennie 1990 comptent parmi les plus chaudes du siècle (1988-90, 94, 99-2000). Les années sèches sont cependant plus rares (1991 et 96). Sauf en 1996, l'indice de De Martonne reste à des niveaux plus favorables qu'aux épisodes précédents. Au plan de la croissance, cette décennie semble avoir été plutôt favorable. **L'indice de De Martonne est à l'avantage des secteurs Nord-Est et Perche à cette période, et pourrait expliquer que cette décennie ait été spécialement bénéfique à ces secteurs,**
- si on en revient au début du siècle, on repère les années 1893-94, 1897-1900 dont les températures atteignent des niveaux semblables à la décennie 1940. Dans le Perche et l'Allier, où la pluviométrie est disponible à ces dates, on remarque de plus les années sèches 1898-99, qui dans le Perche succèdent à une série déjà longues d'années peu pluvieuses. Plus ponctuellement, l'année 1921 s'individualise par son caractère exceptionnellement chaud et sec. Dans le val de Loire et le Perche, elle ressort même comme l'année la plus sèche du siècle.

On fait enfin remarquer **la tendance au réchauffement du climat qui semble se manifester à la période récente, en particulier sur les minimales annuelles, et qui a pu jouer un rôle favorable dans l'augmentation de vitesse de croissance.**

D'un point de vue pratique, la décennie 1910-1920, dont les températures et précipitations ont été de bon niveau, paraît assez favorable pour y fixer une nouvelle date de référence. La nécessité de s'écarter de l'année 1921 fait qu'on a finalement retenu l'année 1915 comme date de référence pour l'estimation des tendances. D'après la figure 5.18, elle paraît être un bon compromis pour les différents secteurs.

4.3.5.3 Comparaison inter-régionale des tendances

Les modèles de type BP2-SP20-Si-V (tableau 5.14) ont donc été réajustés avec la nouvelle date de référence. En pratique, les ajustements sont identiques. Seules les estimations des paramètres de l'effet date et de fertilité sont modifiées. En l'occurrence, ce dernier remonte maintenant à des niveaux de 0,37 et 0,36 m/an dans le val de Loire et l'Allier, puisque la nouvelle date de référence se situe à une période plus favorable.

Sur la figure 5.20, on a représenté simultanément les tendances estimées dans les quatre secteurs avec la nouvelle date origine. Les tendances estimées dans le val de Loire et l'Allier restent assez voisines, et culminent à un niveau de +50% en 2000 par rapport à 1915, même si le val de Loire semble plus affecté par les crises climatiques. En 1960, elles atteignaient un niveau voisin de +20%. Le Nord-Est se détache du lot, avec une tendance qui représente à tout moment près du double de celles des secteurs précédents. Son niveau est de +40% en 1960, et atteint plus de +100% en 2000. Dans le Perche, la tendance observée reste voisine de celles observées dans les deux secteurs voisins jusqu'en 1960 environ, mais retombe pour atteindre un niveau quasi-nul dans les années 1970. Une forte augmentation le ramène à un niveau de +90%.

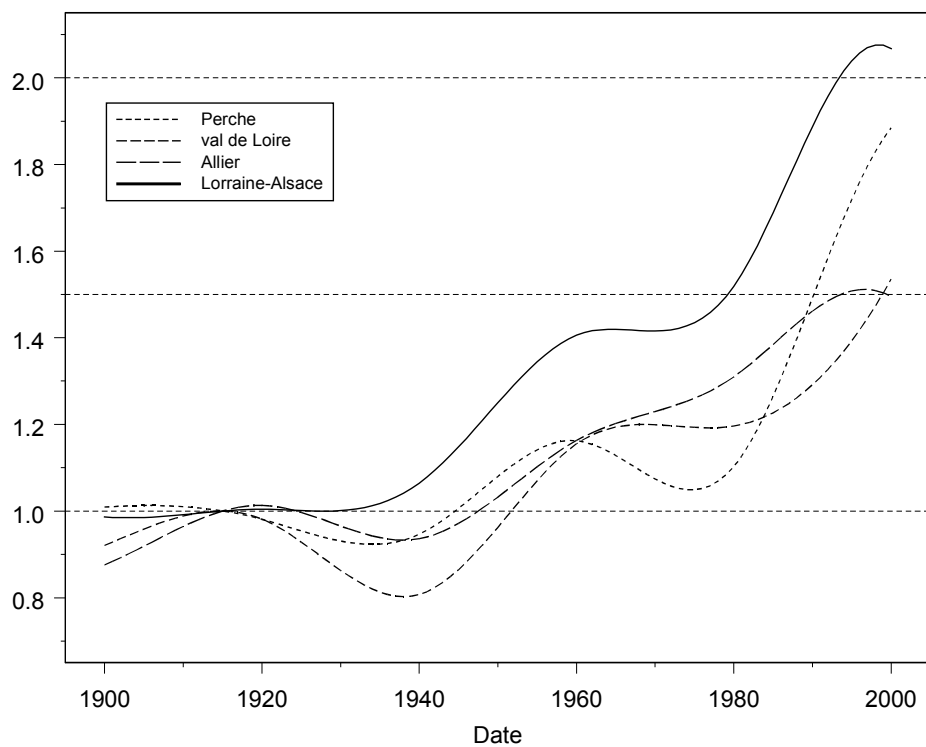


Figure 5.20 Effet-date estimé par le modèle BP2-SP20-Si-V avec une date de référence commune aux différents secteurs et fixée à 1915.

4.3.5.4 Comparaison avec les tendances observées sur le hêtre

La comparaison avec les tendances observées sur le hêtre (voir figure 3.21) appelle également deux commentaires.

La progression historique de l'évolution de vitesse de croissance présente de fortes similarités, avec un premier sursaut en début du siècle, puis une crise marquée en 1940 qui a précédé une seconde moitié de siècle où s'est formée la plus grande part de la tendance.

On note aussi des différences. **Au plan des épisodes climatiques défavorables, celui de la décennie 1970 reste peu perceptible sur le hêtre. En revanche, on avait observé une inflexion assez forte dans la décennie 1990 qu'on ne retrouve pas spécialement sur le chêne.** Bien qu'il s'agisse sans doute là de comportements spécifiques (en Normandie-Picardie, la décennie 1990 ressortait comme une période difficile), une explication partielle de cette différence pourrait aussi résider dans la différence de dates de réalisation des échantillons. Elles laissent peut-être au chêne une chance d'avoir évité les années les plus chaudes de cette décennie pour les vieux peuplements (exploitation en 1993), ou au contraire pour les jeunes peuplements de les avoir compensées par les toutes dernières années, qui paraissent très favorables au plan climatique (1998-2000, exploitation en 2003). **Du fait du comportement différentiel des essences à la période récente, les progressions ici rapportées culminent en fin de siècle à des niveaux qui surpassent de beaucoup celles qui ont affecté la croissance du hêtre. L'augmentation avoisinant +100% sur le siècle pour le chêne dans le Nord-Est, son niveau final représente près du double de celui constaté sur le hêtre, avec des échantillons qui se superposent pourtant très bien au plan géographique** (voir cartes des figures 3.1 et 5.1). Il en va de même pour les progressions constatées dans l'Allier et le val de Loire. Dans le Nord-Ouest du pays, où les crises de 1990 sur le hêtre et 1970 sur le chêne ont été accentuées, la comparaison est plus délicate.

4.3.5.5 Effet du modèle de croissance et de l'introduction de l'effet souche sur l'estimation de la tendance

Les tendances estimées avec le modèle de Lundqvist-Matérn pris comme équation de croissance sont superposées à celles de la figure 5.18 sur la figure 5.21. **On n'observe quasiment aucune différence, ni dans l'allure ni dans le niveau de la tendance, ce qui rejoint le constat déjà fait lors de la modélisation de la croissance en hauteur dominante du hêtre.**

Une même démarche est appliquée à l'effet souche, pour mesurer l'impact éventuel de son introduction dans le modèle sur l'estimation de la tendance. Les estimations issues des modèles BP2-SP20-Si-V et BP2-SP20-V sont représentées sur la figure 5.22. L'allure des tendances reste semblable. Sans pouvoir dire qu'elles se superposent, l'écart courant reste assez faible (de l'ordre de +5% à +10% au maximum). Dans le Nord-Est et l'Allier, la tendance est un peu supérieure quand un effet-souche est introduit. Dans le val de Loire, la différence est de façon un peu surprenante en sens opposé. Dans le Perche enfin, les courbes sont très proches.

Un examen de l'allure de l'effet date à la période ancienne 1830-1880 montre par ailleurs que l'effet date est toujours supérieur quand l'effet souche n'est pas introduit, ce qui se prête à l'idée qu'il doit absorber une part des forts accroissements initiaux des peuplements issus de rejets,

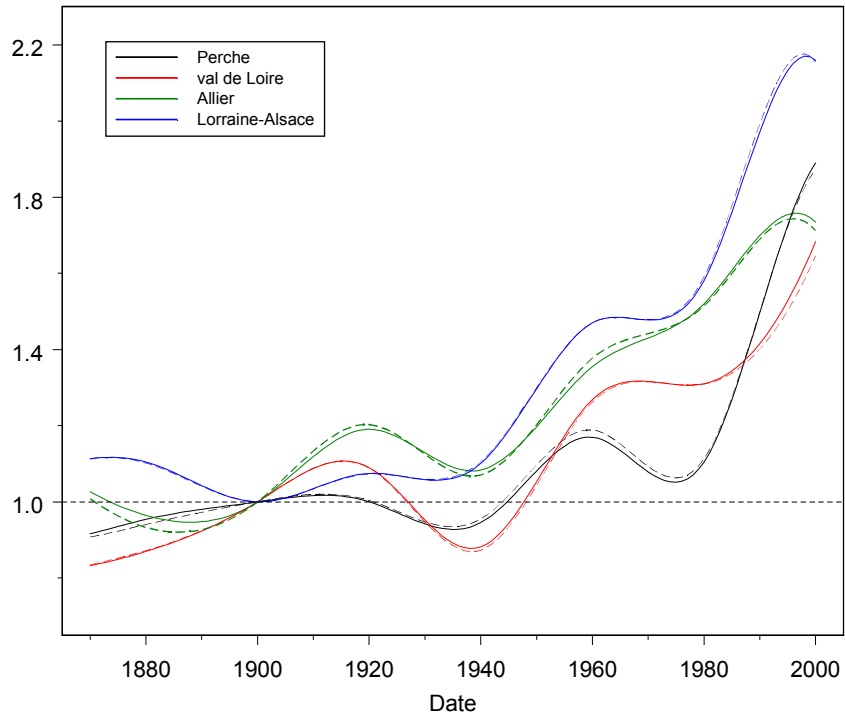


Figure 5.21 Comparaison de l'effet-date estimé par une fonction spline cubique avec les modèles de croissance BP2 et de Lundqvist-Matérn (modèles BP2-SP20-Si-V et LM-SP20-Si-V).

— modèle de croissance BP2, - - - - modèle de croissance de de Lundqvist-Matérn

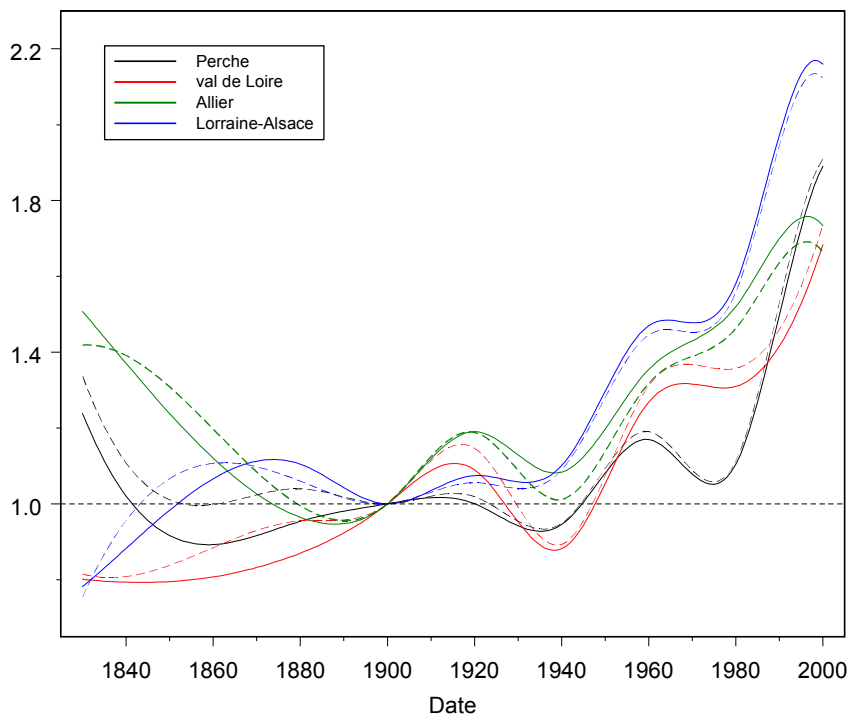


Figure 5.22 Comparaison de l'effet-date estimé par une fonction spline cubique avec ou sans introduction d'un effet souche (modèles BP2-SP20-Si-V et BP2-SP2-V). — : effet-souche, - - - - : sans effet-souche.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

dont le modèle de croissance ne rend pas compte. Dans l'Allier et le Perche, la tendance conserve une allure décroissante dans le temps à cette période et reste positive, malgré l'introduction de l'effet souche, ce qui incite à croire que ce dernier ne rend pas forcément compte de l'intégralité de l'avantage de croissance constaté initialement. Sur la figure 5.18 dans le secteur Allier, on perçoit ainsi à la période ancienne une série d'accroissements dont l'alignement est suspect. Pour cette raison, il est préférable de ne pas chercher à interpréter le comportement de l'effet date à la période ancienne en termes d'évolution de la vitesse de croissance.

5. Etude de la relation entre croissance et facteurs du milieu

La démarche a été exposée au paragraphe 3.6 de la partie Méthodologie. Comme on ne dispose que de 7 à 9 couples complets de peuplements par secteur, et que le temps de convergence de la procédure d'ajustement est par ailleurs élevé, la recherche d'une interaction entre facteurs du milieu et évolution de la vitesse de croissance a été laissée de côté pour cette essence.

On a par ailleurs constaté que s'il existait une variabilité inter-régionale de la forme des courbes, il n'était pas nécessaire d'autoriser une variation du paramètre du modèle de croissance qui contrôle la forme des courbes dans leur partie finale (paramètre m_2) au sein de chaque secteur (voir paragraphe 4.3.1 et tableau 5.12). Pour vérifier l'existence d'une variabilité intra-régionale, nous avons songé à compléter les échantillons relatifs à chaque secteur par les vieux peuplements non appariés issus de la campagne d'échantillonnage ONF de 1993, qui sont au nombre de 33. Cependant, les éléments d'analyse bibliographique rapportés au paragraphe 2 nous incitent à croire qu'une telle variabilité peut aussi avoir une origine sylvicole. Pour cette raison, il nous a semblé préférable de renoncer à approfondir la variabilité intra-régionale de la forme des courbes, et à rechercher ensuite un lien avec les facteurs du milieu, même s'il a pu être postulé qu'un déterminisme climatique indirect n'est pas impossible.

Nous relatons donc les résultats de l'approche synchronique visant à relier les facteurs du milieu et le paramètre de fertilité du modèle de croissance, et l'approche historique sur les résidus des modèles de croissance ajustés sans effet date.

5.1 Variabilité du paramètre R – relation avec les descripteurs du milieu

Les descripteurs du milieu disponibles comprennent les descripteurs du climat moyen, et les descripteurs relatifs au niveau trophique et à l'alimentation hydrique des peuplements, calculés pour ces derniers à partir des analyses de sol et des profils pédologiques. Sauf pour quelques couples et dans le Nord-Est, les descripteurs issus de ces analyses n'ont été acquis que sur un des deux peuplements de chaque couple (voir paragraphe 1.4). On a considéré qu'ils s'appliquaient à l'échelle du couple. Quand on disposait d'une mesure de ces descripteurs pour les deux peuplements, on a calculé leur moyenne.

Afin de permettre la convergence de la procédure d'ajustement du modèle de croissance, il n'a pas été autorisé de variation intra-couple du paramètre de fertilité (paramètre R). Avec cette contrainte, on pourrait cependant redouter que la variation inter-couple du paramètre de fertilité soit perturbée par des effets sylvicoles ayant concerné les vieux peuplements. **Par précaution, nous avons donc choisi de rechercher des liaisons sur des estimations du paramètre R issues d'ajustements restreints aux jeunes peuplements.**

5.1.1 Ajustement du modèle BP2 sur les jeunes peuplements

Le modèle BP2 a d'abord été ajusté sur l'ensemble des jeunes peuplements avec des effets fixes communs aux 4 secteurs, et un effet aléatoire au niveau « peuplement » sur le paramètre R. Il n'a

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

pas été introduit d'effet de la date. Une fonction de variance identique à celle des ajustements précédents a été introduite dans l'ajustement (modèle BP2-V). Il faut remarquer dans ce cas que les estimations du paramètre de fertilité ne sont pas rapportées à une date commune, au contraire des modèles faisant intervenir un effet date devenant unitaire à la date de référence imposée (par exemple 1915 dans le cas du chêne). Cela ne doit constituer en principe qu'une difficulté modérée : à l'exception de l'Allier où ils sont un peu plus âgés, les jeunes peuplements sont d'âge semblable entre secteurs (environ 80 ans, voir tableaux 5.1 à 5.4). De plus, ces âges renvoient à une période où les évolutions de la vitesse de croissance ont été relativement peu marquées au regard de ce qu'elles sont dans la seconde moitié de siècle.

Un second ajustement a été réalisé en autorisant une estimation par secteur du paramètre de forme m_2 (effet fixe, modèle BP2- m_2 -V). La variation de log-vraisemblance reste très modérée, et n'est pas significative ($P_c = 0,59$). **Ce résultat suggère qu'il n'y a pas, au stade atteint par les jeunes peuplements, de différence inter-régionale dans la forme des courbes.**

Un même test a été réalisé sur le paramètre de hauteur du point d'inflexion (BP2- K_R -V), avec une augmentation cette fois significative de la log-vraisemblance ($P_c = 10^{-3}$). La variation du paramètre n'est significative que dans le val de Loire (+1 m par rapport à un niveau moyen général de 6,7 m, $P_c = 0,02$). Nous avons donc considéré les estimations du paramètre R issues de ce dernier modèle, dont les caractéristiques sont reportées au tableau 5.15 ci-après. Son niveau moyen global est de 0,41 m/an, avec un écart-type aléatoire de 0,078 m/an, soit un coefficient de variation de près de 20%. On indique par ailleurs à la suite du tableau 5.15 les gammes de fertilité rencontrées dans chaque secteur.

Paramètres							Qualité d'ajustement		
R (m/an)	K_R^* (m)	m_1	m_2	$\sigma_{R,C}$ (m/an)	δ	σ (m/an ²)	p	$\ln L$	AIC
0,412	6,7 5,8 – 7,7	0,212	1,71	0,077	0,56	0,163	10	-371,1	762,2
Secteur	Perche		Val de Loire		Allier		Lorraine-Alsace		
valeurs de R estimées	0,33 – 0,52		0,29 – 0,48		0,27 – 0,45		0,27 – 0,54		

Tableau 5.15 Caractéristiques du modèle BP2- K_R -V et valeurs du paramètre R par secteur.

* On a indiqué les hauteurs extrêmes du point d'inflexion (minimum en Lorraine-Alsace, maximum dans le val de Loire).

Bien que le nombre de réalisations par secteur du paramètre de fertilité reste faible (de 9 à 10), les liaisons entre ce paramètre et descripteurs du milieu ont d'abord été recherchées à l'échelle

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

régionale, afin mettre en évidence d'éventuels comportements régionaux. Dans un second temps, on a recherché des liaisons portant sur l'ensemble de l'échantillon.

5.1.2 Liaisons observées par secteur

Les corrélations mises en évidence sont reportées dans les tableaux 5.16 et 5.17. Pour les commenter, on fait référence aux tableaux 5.5 et 5.6, indiquant les moyennes par secteur des descripteurs utilisés.

Au plan climatique, un premier schéma de corrélations ressort avec les températures. **Dans le Perche, l'Allier et le Nord-Est, se dessine une liaison positive avec les températures minimales et moyennes mensuelles de l'ensemble de l'année**, qui se restreint dans le Perche à la saison de végétation. Dans le val de Loire au contraire, on note des tendances faibles mais négatives avec les températures maximales. Ce comportement spécifique est à remarquer dans la mesure où le climat de ce secteur y est le plus doux (voir tableau 5.5).

Dans le val de Loire, qui combine les températures les plus élevées et les précipitations les plus faibles, il ressort une forte corrélation avec la réserve utile en eau du sol, et les bilans hydriques des mois de mai à septembre. A noter enfin les corrélations positives obtenues avec les ETP des mois de mai à septembre dans le Perche, dont l'été est le plus frais.

Sur le plan de la richesse trophique des milieux, **les corrélations les plus systématiques et les plus élevées sont négatives avec le type d'humus et le rapport C/N, donc dans le sens d'un effet défavorable des milieux plus acides ou à nutrition azotée plus faible.** Il existe aussi une tendance positive avec le pH. Ce schéma de corrélation se retrouve encore dans le Nord-Est, à un degré moins marqué. Ce constat nous paraît d'autant plus intéressant qu'on avait observé avec le tableau 5.6 qu'il se dessinait une différence d'acidité Ouest-Est sur les secteurs échantillonnés. **Les secteurs où les conditions de nutrition minérale sont les plus défavorables montrent un comportement spécifique** : dans le Perche, où le taux de saturation en bases est le plus faible (22%), on identifie quelques tendances positives, avec le rapport S/T, la CEC et les bases échangeables. **Des liaisons positives et très systématiques sont observées dans l'Allier avec les descripteurs de la nutrition minérale** (c'est dans l'Allier que la CEC est la plus faible). Dans le val de Loire et le Nord-Est, on ne remarque pas de corrélations avec ces descripteurs.

Enfin, **il ressort une liaison positive avec la teneur en phosphore**, et avec la teneur en manganèse. Cette dernière est cependant très corrélée avec les descripteurs d'acidité.

Du fait du faible nombre d'observations par secteur, une approche par régression linéaire multiple est ici rendue délicate, d'une part parce que les rares effets significatifs concernent les descripteurs dont les corrélations avec le paramètre R sont les plus élevées, et d'autre part parce que la précision de leur estimation reste médiocre. Au mieux, on aboutit à un modèle de régression comportant un effet trophique (descripteur d'acidité ou teneur en phosphore), ainsi qu'un descripteur traduisant l'influence climatique principale repérée dans le secteur, avec des effets tout juste significatifs au seuil de 5%. Les caractéristiques n'en sont donc pas rapportées.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

5.1.3 Liaisons observées sur l'ensemble de l'échantillon

Les corrélations ont été recherchées à partir des 39 observations disponibles. Les corrélations obtenues avec les descripteurs climatiques sont indiquées dans le tableau 5.18 ci-dessous. **On retrouve l'influence positive des températures minimales, mais elle paraît assez discrète, et se restreint à la saison de végétation. On voit aussi ressortir un effet négatif des températures maximales de la période de repos de végétation, qui n'est pas sans rappeler l'influence perçue sur le hêtre.** Enfin, on note la liaison positive avec des descripteurs de bilan hydrique de saison estivale.

Mois	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	Annuel
T _{min}		+	+		0,32								
T _{moy}							-	-	-	-	-	-	-
T _{max}	-		-	-	-	-0,34	-0,37	-0,36	-0,36	-0,36	-0,39	-0,34	-0,36
BC			+	+									
BSPC ¹			+	+									
BSPC ²			+	+	+								

Tableau 5.18 Corrélation entre paramètre de fertilité (R) et descripteurs mensuels du climat moyen. *n* = 39 peuplements.

Les corrélations désignées par +/- sont supérieures à 0,2 en valeur absolue mais ne sont pas significatives au seuil de 5% au contraire des corrélations chiffrées. ¹ et ² : voir légende du tableau 5.16.

Les corrélations obtenues avec les descripteurs trophiques sont reportées dans la dernière colonne du tableau 5.17. **On repère trois liaisons déjà remarquées à l'échelle régionale : négative avec le rapport C/N de divers horizons** (corrélation de -0,44 avec le rapport C/N à profondeur de 30 cm, *Pc* = 0,002) **et avec le type d'humus** (-0,38, *Pc* = 0,02), **qui caractérisent des milieux d'acidité croissante ou de nutrition azotée défavorable, positive avec la teneur en phosphore** (0,38, *Pc* = 0,02) **et en manganèse** (0,42, *Pc* = 0,007) **de l'horizon 1**. Les corrélations respectives entre les teneurs en phosphore et manganèse du premier horizon d'une part, et le rapport C/N à 30 cm d'autre part, sont de -0,42 et -0,78.

Modèle de régression

L'exploration de ces liaisons a été poursuivie à partir d'un modèle de régression construit progressivement.

On a d'abord testé de façon systématique les descripteurs trophiques relatifs au niveau d'acidité des milieux. Les meilleures performances ont été obtenues avec le rapport C/N à 30 cm ($R^2 = 22\%$). L'effet de la teneur en phosphore de premier horizon, ensuite introduit, est en limite de significativité. Celui de la teneur en manganèse du même horizon n'est pas significatif.

A partir de ce modèle (effet du C/N et du phosphore), les descripteurs du climat moyen ont été testés à leur tour. Un effet significatif des températures minimales de saison de végétation (mai à août) est ressorti, avec une significativité élevée pour ce descripteur. Il est de plus apparu un effet négatif des températures maximales d'automne et d'hiver (septembre à mars, significatif au seuil

Percche (n = 10 peuplements)

Mois	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	Annuel
T _{min}	+	0,50	0,47	+	0,47	0,56	+					+	+
T _{moy}	+	+	+	+	+	+							
T _{max}	+							+					
ETP	0,64	0,76	0,75	0,74	0,72	0,69	0,62	+				0,57	+

Val de Loire (n = 10 peuplements)

Mois	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	Annuel
T _{moy}										-	-		
T _{max}	-	-			-			-	-	-	-	-	-
BSPC ¹		0,78	0,78	0,67		0,73							
BSPC ²		0,78	0,78	0,74	0,71	0,76							

Allier (n = 9 peuplements)

Mois	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	Annuel
T _{min}	+	+	+	+	+	+	+	0,43			0,46	0,46	+
T _{moy}	+	+	+	+	+	+		0,68	+		0,73	0,71	0,41
T _{max}											+	+	

Lorraine-Alsace (n = 10 peuplements)

Mois	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	Annuel
T _{min}	0,54	0,56	0,53	0,56	0,62	0,58	0,59	0,48	0,41	0,46	0,52	0,59	0,59
T _{moy}	0,42	0,43	+	0,45	0,47	0,52	0,41	0,46	0,47	0,41	+	0,49	0,51
T _{max}									0,40			+	
Ngel ³								-0,53	-0,53	-0,48			-0,46

Tableau 5.16 Corrélations par secteur entre paramètre de fertilité (R) estimé à partir des jeunes peuplements et descripteurs mensuels du climat moyen.

Les mois sont ordonnés selon leur rang dans l'année, à compter du début de saison de végétation.

+, - : corrélation positive (+) ou négative (-) comprise entre 0,25 et 0,40 en valeur absolue. Les corrélations significatives au seuil de 5% sont notées en gras.

¹ bilan hydrique calculé avec la méthode de Lebourgeois (2002), avec RU = 2 x RU50 (voir paragraphe 2.6.5), ² bilan hydrique calculé suivant la méthode de l'annexe 1, avec RU = 2 x RU50. ³ Nombre de jours de gel.

Descripteur	Secteur				
	Perche	Val de Loire	Allier	Lorraine-Alsace	Tous secteurs
	(n = 10)	(n = 10)	(n = 9)	(n = 10)	(n = 39)
Amplitude thermique					0,22
Nombre de jours de gel					
Indice De Martonne			+		
Réserve Utile 50cm		0,80	+		0,24
Humus	-0,47	-0,47		-	-0,38
C/N H1	-0,56	-0,54	-0,63	-	-0,44
C/N H2		-0,72	-0,39	-	-0,37
C/N 30cm	-0,55	-0,71	-0,50	-	-0,47
pH H1		+	0,44		
pH H2	+		0,61		
pH 30cm	+	+	0,61		
S/T H1	+		0,40		
S/T H2			0,44		
S/T 30cm			0,40		
CEC H1	+		0,40		
CEC H2			0,42		
CEC 30cm			+		
S H1	+		0,40		
S H2			0,44		
S 30cm			0,40		
Ca H1	0,48		0,41		
K H1	+		0,40		
Mg H1			+		
Na H1	+		+		
Acidité d'échange H1					
Acidité d'échange 30 cm					
Mn H1	+	0,63		0,43	0,42
Fe H1	-	-0,52	-		
Al H1					
H H1	+	-0,74	-		
P2O5 H1	0,54		0,41	+	0,38
P2O5 H2			0,55		
P2O5 30cm	0,48		0,46		

Tableau 5.17 Corrélations entre paramètre de fertilité (R) estimé à partir des jeunes peuplements et descripteurs du climat moyen (suite) et descripteurs trophiques.

Conventions de notation :

Par secteur : +/- : corrélation positive (+) ou négative (-) comprise entre 0,25 et 0,40 en valeur absolue. Les corrélations significatives au seuil de 5% sont notées en gras.

Tous secteurs : les corrélations supérieures à 0,2 sont reportées et celles significatives au seuil de 5% sont notées en gras.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

de 5% pour les mois de septembre, janvier et février), moins significatif cependant que le précédent. Aucun effet des précipitations, des ETP, et des différents bilans hydriques n'est ressorti.

A partir de ce constat, les sommes de températures suivantes ont été calculées (les chiffres indiquant les rangs des mois dans l'année) :

- sommes de températures minimales pluri-mensuelles : T_{min5-6} et T_{min5-8} ,
- sommes de températures maximales : T_{max9-3} et $T_{max10-2}$,

Les sommes de températures minimales ont d'abord été testées. Les meilleures performances ont été obtenues avec T_{min5-8} , qui a été maintenue dans le modèle. En procédant de la même façon, on a conservé T_{max9-3} . A ce stade, l'effet de la teneur en phosphore a de nouveau été testé, mais reste toujours en limite de significativité et n'a pas été conservé.

Enfin, un effet « région » a été introduit pour rendre compte d'éventuelles différences régionales résiduelles, mais il n'est pas significatif (test F partiel). Le coefficient R^2 atteint 41%. Les caractéristiques du modèle final sont indiquées au tableau 5.19.

Paramètre	Estimation	Part de variance expliquée
Ordonnée à l'origine (m/an)	0,052 (p = 0,74)	
C/N 30cm (m/an/unité de C/N)	-0,006 (p = 0,009)	0,22
T_{min5-8} (m/an/°C)	0,016 (p = 0,013)	0,08
T_{max9-3} (m/an/°C)	-0,034 (p = 0,015)	0,11

n = 39 , $R^2 = 0,41$, $\sigma = 0,057$ (m/an)

Tableau 5.19 Modèle de régression établi pour le paramètre R à partir des jeunes peuplements. n = 39 peuplements.

Les liaisons mises en évidence dans le modèle de régression sont par ailleurs illustrées sur la figure 5.23.

A des fins comparatives, la démarche a été appliquée aux estimations du paramètre de fertilité issues des modèles BP2-SP20-Si-V (tableau 5.14). On a très généralement identifié les mêmes influences à l'échelle régionale ou sur l'ensemble de l'échantillon. Les deux différences principales sont les suivantes :

- l'effet du phosphore est ressorti de façon bien plus significative tandis que l'effet du manganèse n'est pas ressorti,
- après construction d'un modèle de régression, il a été nécessaire d'introduire un effet « région » qualitatif, pour tenir compte d'un plus faible niveau du paramètre de fertilité dans le secteur Lorraine-Alsace.

Le modèle d'analyse de covariance finalement obtenu est indiqué au tableau 5.20. On reconnaît les mêmes influences qu'au tableau 5.19, mais le type d'humus se substitue cette fois au rapport

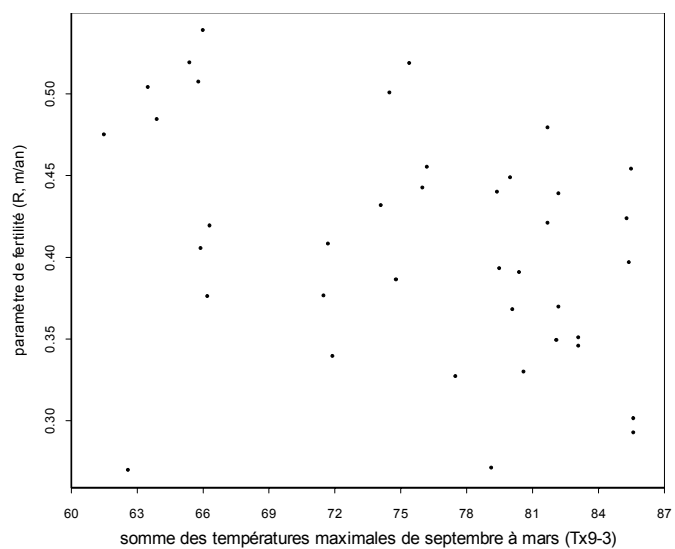
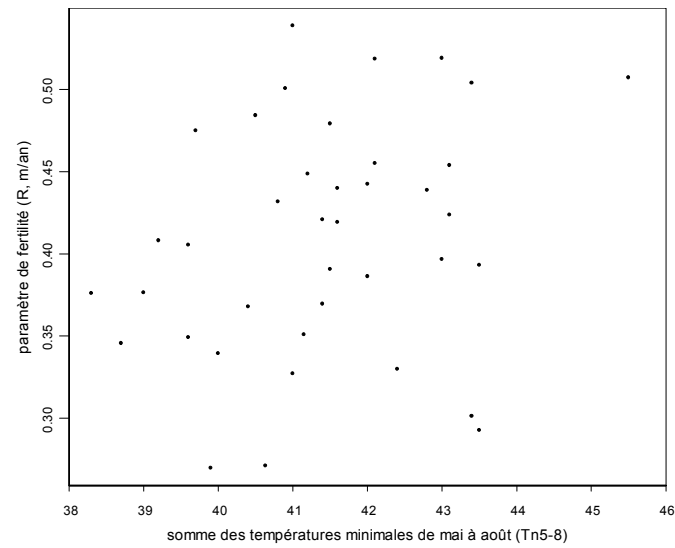
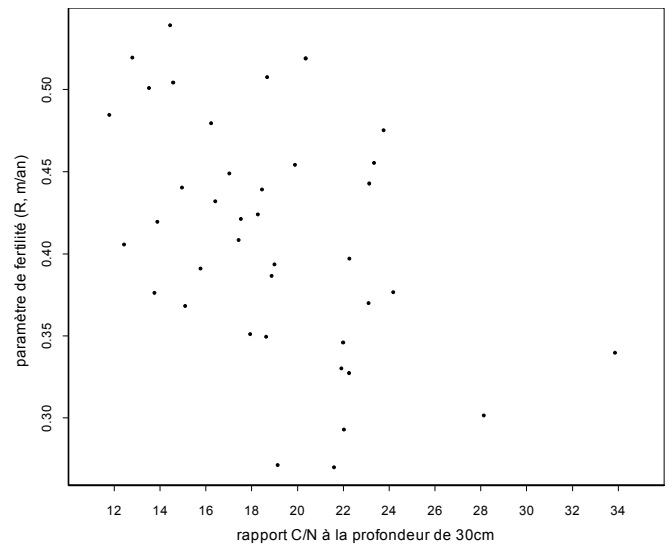


Figure 5.23 Relations entre paramètre de fertilité du modèle ajusté sur les jeunes peuplements (BP2-K_R-V) et les effets mis en évidence par régression (tableau 5.19).

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

C/N et la teneur en phosphore entre dans le modèle. L'influence des températures maximales de la période de repos se restreint aux seuls mois de janvier et février.

Paramètre	Estimation	Part de variance expliquée
Ordonnée à l'origine (m/an)	0,080 ($p = 0,66$)	
Secteur « Lorraine-Alsace »	-0,173 ($p = 10^{-4}$)	0,25
P2O5 H1 (m/an / (g/Kg terre fine)	0,333 ($p = 2 \cdot 10^{-3}$)	0,17
Humus (m/an / unité d'humus)	-0,008 ($p = 0,06$)	0,04
Tmin5-8 (m/an/°C)	0,017 ($p = 7 \cdot 10^{-4}$)	0,08
Tmax1-2 (m/an/°C)	-0,028 ($p = 2 \cdot 10^{-4}$)	0,01

$n = 39$, $R^2 = 0,55$, $\sigma = 0,04$ (m/an)

Tableau 5.20 Analyse de covariance pour le paramètre R. $n = 39$ peuplements.

5.2 Effet des variations dans le temps de facteurs du milieu sur la croissance

5.2.1 Démarche

La démarche est identique à celle menée sur le hêtre (paragraphe 3.3, partie III) : on examine les liaisons existant entre les descripteurs du milieu pour lesquels on dispose de séries historiques longues d'une part (précipitations, températures, taux de CO₂ atmosphérique), et les résidus des modèles de croissance.

Afin de conserver le signal lié à l'évolution historique de la productivité, les résidus qui ont été modélisés sont issus de l'ajustement par secteur du modèle de croissance BP2, sans effet de la date et avec un effet aléatoire sur le paramètre R au niveau « couple ». L'effet souche a été maintenu. Une fonction de variance dépendant de la durée de l'accroissement a par ailleurs été introduite. On considère finalement les résidus standardisés de ces modèles.

Une première présentation des séries climatiques relatives à l'échantillon chêne, calculées à une échelle régionale, a été effectuée au paragraphe 4.3.5 (voir aussi la figure 5.19 sur laquelle sont représentées ces séries). Pour le présent objectif, la correspondance entre séries climatiques et peuplements de l'échantillon a été affinée. On a utilisé plusieurs séries d'un même paramètre climatique dans chaque secteur, en relation avec la localisation des couples de peuplements. Les postes météorologiques couvrant les secteurs de l'échantillon chêne sont localisés sur la figure 2.6. Les paramètres acquis pour chacun d'eux sont par ailleurs indiqués dans l'annexe 7. L'élaboration des séries climatiques calculées pour l'occasion, et leur affectation aux différents couples de l'échantillon sont exposées dans cette même annexe, et sont rappelées au tableau 5.21.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

Secteur	Couples	Précipitations	Températures
<i>Perche</i>	1 – 10	Longny-au-Perche	Le Mans, Chartres (moyenne)
<i>Val de Loire</i>	21 – 25	Angers*	Le Mans, Châteauroux (moyenne)
	26 – 30	Le Mans*	Le Mans, Châteauroux, Orléans (moyenne)
<i>Allier</i>	11 – 19	La Souterraine (calibrée sur Nevers*)	Bourges, Vichy (moyenne)
<i>Lorraine-Alsace</i>	31 – 35	Nancy	Nancy
	36 – 38, 40	Phalsbourg	Phalsbourg
	39	Strasbourg*	Strasbourg* (Tmoy uniquement)

Tableau 5.21 Correspondance entre postes météorologiques et couples de l'échantillon chêne.

* Séries climatiques non homogénéisées.

Les paramètres climatiques considérés sont les suivants :

- le cumul annuel des précipitations : P
- les températures minimales et maximales moyennes annuelles : T_{min} et T_{max}
- la température moyenne annuelle, calculée comme la moyenne des précédentes ou issue de séries climatiques non homogénéisées : T_{moy}
- l'indice de De Martonne annuel :
$$DM = \frac{P}{T_{moy} + 10}$$

Le caractère pluri-annuel des accroissements auxquels correspondent les résidus modélisés nous a conduits – en procédant comme nous l'avons fait pour le hêtre – à calculer trois variables pour chaque paramètre climatique : i- la valeur moyenne du paramètre sur la période couverte par l'accroissement, qui est précisément daté, ii- les valeurs minimale et maximale prises par le paramètre sur la même période, afin d'appréhender un éventuel effet des années extrêmes.

La construction de la série relative à l'évolution historique du taux de CO₂ atmosphérique est par ailleurs indiquée dans l'annexe 4. Pour ce descripteur, on a considéré sa moyenne sur la durée de l'accroissement.

5.2.2 Rôle possible du climat dans l'évolution constatée de la productivité

Nous avons fait remarquer au paragraphe 4.3.5 qu'une augmentation des températures semblait se dessiner à la période récente, particulièrement sur les températures minimales. Elle pourrait avoir participé à la formation de la tendance. Afin de préciser cette impression, et de l'élargir aux autres paramètres climatiques, nous avons calculé pour chacun d'eux le coefficient de corrélation des rangs de Spearman entre les séries climatiques régionales et l'année calendaire. Au contraire

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

du coefficient de corrélation linéaire, ce coefficient présente l'intérêt de ne pas imposer quelconque forme fonctionnelle d'évolution dans le temps des paramètres étudiés. Ces corrélations sont indiquées au tableau 5.22.

Descripteur	Secteur			
	Perche	Val de Loire	Allier	Lorraine-Alsace
Tmin	0,70 **	0,69 **	0,63 **	0,37 **
Tmoy	0,38 **	0,39 **	0,34 **	0,26 *
Tmax	0,02 ns	0,01 ns	0,03 ns	0,15 ns
P	0,47 **	0,10 ns	0,19 *	0,20 *
DM	0,41 **	0,04 ns	0,11 ns	0,09 ns

Tableau 5.22 Coefficient de corrélation des rangs de Spearman calculé entre la date et les différents descripteurs du climat (séries climatiques régionales, voir figure 5.19 et annexe 7).

** $P_c < 10^{-4}$, * $P_c < 0,05$, ns : non significatif.

Nous retrouvons donc la tendance à une augmentation historique des températures minimales, plus marquée dans l'Ouest du pays, comme cela a pu être mis en évidence à l'échelle nationale par Moisselin *et al.* (2002). Par ailleurs, aucune tendance ne semble affecter les maximales. La température moyenne, définie comme la moyenne des maximales et minimales, connaît en conséquence une augmentation intermédiaire.

S'agissant des précipitations, il ne se dessine qu'une faible tendance à l'augmentation. Avec une corrélation des rangs de 0,47, le Perche fait exception. Sur la figure 5.19 on remarque en effet que le cumul des précipitations est particulièrement faible dans ce secteur à la période ancienne (1880-1920), et se rapproche par la suite de celui des autres secteurs. La période récente ne semble cependant pas davantage marquée par une augmentation des précipitations que dans les autres secteurs.

5.2.3 Recherche de liaisons entre descripteurs et résidus des modèles de croissance

La démarche a été menée à l'échelle du secteur, puis a été étendue à l'ensemble de l'échantillon. Les corrélations obtenues avec les différents descripteurs sont reportées au tableau 5.23 ci-après.

On observe un schéma de corrélations très similaire d'un secteur à l'autre. Au plan des températures, les corrélations les plus fortes sont observées avec les températures minimales, et à un degré moindre avec les températures moyennes. Elles sont généralement très voisines quand est considérée l'année la plus froide de chaque accroissement (nT_{min} , nT_{moy}), ou la moyenne de ces mêmes paramètres sur la durée de l'accroissement (mT_{min} , mT_{moy}). Avec les températures maximales, on observe encore une tendance positive avec nT_{max} , mais qui disparaît généralement avec mT_{max} et xT_{max} . Dans le Val de Loire, il apparaît à nouveau une corrélation

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

négative avec xT_{max} , l'année de température maximale annuelle la plus chaude de l'accroissement.

De même, il ressort une corrélation positive avec les précipitations, cette fois plus marquée avec le cumul de pluies de l'année la plus sèche de l'accroissement (nP), qu'avec le cumul moyen. L'indice de De Martonne montre des corrélations très semblables à celles obtenues avec les précipitations.

C'est avec le taux de CO_2 atmosphérique que sont observées les corrélations les plus fortes, ce qui paraît logique étant le caractère accéléré de son évolution historique, partagé par les tendances rapportées sur la croissance.

Descripteur	Secteur				
	Perche	Val de Loire	Allier	Lorraine-Alsace	Secteurs rassemblés
n	191	199	170	173	733
nT_{min}	0,45	0,26	0,35	0,43	0,34
mT_{min}	0,45	0,28	0,34	0,36	0,33
xT_{min}	0,36	0,20	0,28	0,22	0,26
n	191	199	170	194	754
nT_{moy}	0,43	0,22	0,29	0,37	0,25
mT_{moy}	0,46	0,20	0,25	0,28	0,21
xT_{moy}	0,25				0,09
n	191	199	170	173	733
nT_{max}	0,34		0,24	0,25	0,12
mT_{max}	0,37			+	
xT_{max}		-0,24			-
n	189	154	166	198	707
nP	0,39	0,30	0,33	0,18	0,23
mP	0,34		0,23		0,11
xP		-0,21			
n	189	154	166	194	703
nDM	0,38	0,30	0,33	0,19	0,22
mDM	0,27		+		
xDM		-0,26		-	
n	212	224	189	220	845
mCO_2	0,43	0,39	0,36	0,50	0,42

Tableau 5.23 Corrélations observées entre résidus standardisés et descripteurs du milieu.

Les corrélations indiquées sont significatives au seuil de 1%. Les corrélations désignées par +/- sont significatives au seuil de 5%. Les préfixes n, m et x apposés aux noms des variables désignent respectivement leurs valeurs minimale, moyenne et maximale sur la durée de l'accroissement.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

Modèle de régression

La généralité des corrélations identifiées dans chaque secteur nous a conduits à construire un modèle de régression commun à l'échantillon pour les résidus standardisés. Les corrélations entre descripteurs les plus fortement corrélés aux résidus sont indiquées au tableau ci-contre.

	nTmin	mTmin	xTmax	nP	nDM
nTmin					
mTmin	0,92				
xTmax	0,31	0,39			
nP	0,04	0,02	-0,35		
nDM	-0,07	-0,09	-0,48	0,98	
CO₂	0,61	0,73	0,02	0,34	0,29

Corrélations entre descripteurs

Parmi les corrélations élevées et non triviales, on note celle du taux de CO₂ atmosphérique avec les températures minimales, qui peut rendre délicate la séparation de ces deux facteurs. On note à nouveau la redondance entre précipitations et indice de De Martonne. Les variables nTmin et xTmax sont peu corrélées.

Les variables nTmin et xTmax ont d'abord été introduites dans le modèle et apparaissent toutes deux significatives. Elles conduisent à un R² de 0,15. On a ensuite testé tour à tour les deux paramètres nP et nDM, également significatifs, mais avec un intérêt assez faible du point de vue de l'augmentation du coefficient R². Le paramètre nDM améliore légèrement la qualité de l'ajustement obtenu avec nP, et a été retenu. Un effet du CO₂ a alors été ajouté au modèle. A ce stade, on a vérifié que l'ajustement obtenu était meilleur avec nTmin que mTmin.

Enfin, on a testé des interactions sous forme multiplicative entre les variables CO₂ et nTmin ou xTmax, et entre nDM et xTx. Aucune d'entre elles n'est apparue significative. Les caractéristiques du modèle de régression ajusté sont reportées dans le tableau 5.24.

Paramètre	Estimation	Part de variance expliquée
Ordonnée à l'origine	-3,48 (p < 10 ⁻⁴)	
nTmin (°C ⁻¹)	0,29 (p < 10 ⁻⁴)	0,11
xTmax (°C ⁻¹)	-0,11 (p = 0,004)	0,045
nDM (°C mm ⁻¹)	0,016 (p = 0,015)	0,025
CO ₂ (ppm ⁻¹)	0,01 (p < 10 ⁻⁴)	0,03
n = 682, R ² = 0,21, σ = 0,882		

Tableau 5.24 Régression des résidus standardisés.

Le coefficient R² reste relativement faible. Il est du même ordre de grandeur que celui atteint dans le cas du hêtre. Comme l'indice de De Martonne et les températures maximales n'ont pas connu d'évolution tendancielle marquée au cours du siècle, on en déduit que ces deux paramètres interviennent principalement dans le modèle pour rendre compte des crises ponctuelles observées sur la croissance, en caractérisant les années chaudes et/ou sèches. Les températures minimales

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

ayant eu tendance à augmenter, elles prennent également part à l'explication du caractère tendanciel de l'évolution des résidus dans le temps, de même que le taux de CO₂ atmosphérique. A souligner qu'en dépit de leur corrélation relativement forte (0,60) ces deux effets sont simultanément significatifs.

Les résidus standardisés prédits ont été représentés en fonction de la date pour les différents secteurs sur la figure 5.24. Un lissage de type spline cubique leur a été appliqué. La confrontation de ces prédictions aux évolutions constatées de la vitesse de croissance (figure 5.18) permet de dégager trois constats :

- **l'évolution tendancielle ainsi prédite, bien marquée dans la seconde moitié du siècle, n'est pas sans cohérence avec celles identifiées sur la croissance.** Cela rend plausible le rôle que peuvent avoir joué les températures minimales, qui ont eu tendance à augmenter à la période récente, et le taux de CO₂ atmosphérique dont l'élévation est allée en s'accéléralant, dans l'évolution des rythmes de croissance,
- **le modèle parvient à reproduire à grands traits les crises périodiques qui se sont succédées, notamment celles des décennies 1940-1950, et autour des années 1970-1980.** La crise de milieu de siècle paraît cependant centrée sur la décennie 1950 plutôt que la précédente, qui semblait avoir été plus déterminante sur la croissance. L'inflexion des années 1970 apparaît moins nettement qu'elle ne l'était sur la croissance. Pour expliquer ces différences, on peut invoquer le fait que les variables du modèle à même d'expliquer les crises, nDM et xTx, traduisent l'effet d'années climatiques extrêmes, mais sont incapables à rendre compte de l'effet cumulatif d'années climatiques difficiles et rapprochées sur la croissance, comme c'est par exemple le cas pour la décennie 1940 et pour la décennie 1970, où plusieurs années déjà défavorables ont précédé l'année 1976. De même, les hiérarchies régionales observées entre secteurs au sujet de ces crises climatiques sont mal reproduites. Par exemple dans le Perche, l'inflexion des années 1970 est à peine perceptible alors que c'est dans ce secteur qu'elle a été la plus sévère du point de vue de la croissance. Dans l'Allier où elle semblait au contraire discrète, elle est plus visible,
- **on remarque enfin que du point de vue de son amplitude, la tendance prédite par le modèle est très semblable dans les différents secteurs** (un peu moins de 1,5 sur l'échelle des résidus standardisés). Ce constat n'est pas spécialement étonnant, étant donnée la proximité qui a pu être constatée entre séries climatiques régionales. Mais il implique que **des effets autres que linéaires du climat, par exemple des effets de seuil, ou encore que d'autres facteurs opérant à une échelle régionale, doivent être invoqués pour rendre compte des différences de tendances constatées entre secteurs.**

Pour illustrer la première de ces hypothèses (effet de seuil du climat), on considère le Perche et le Nord-Est : il est établi que les températures minimales ont eu tendance à augmenter davantage dans l'Ouest du pays (Moisselin *et al.*, 2002), ce qu'on a également constaté sur l'échantillon chêne (voir tableau 5.22). Ce fait paraît donc à première vue en contradiction avec le constat que

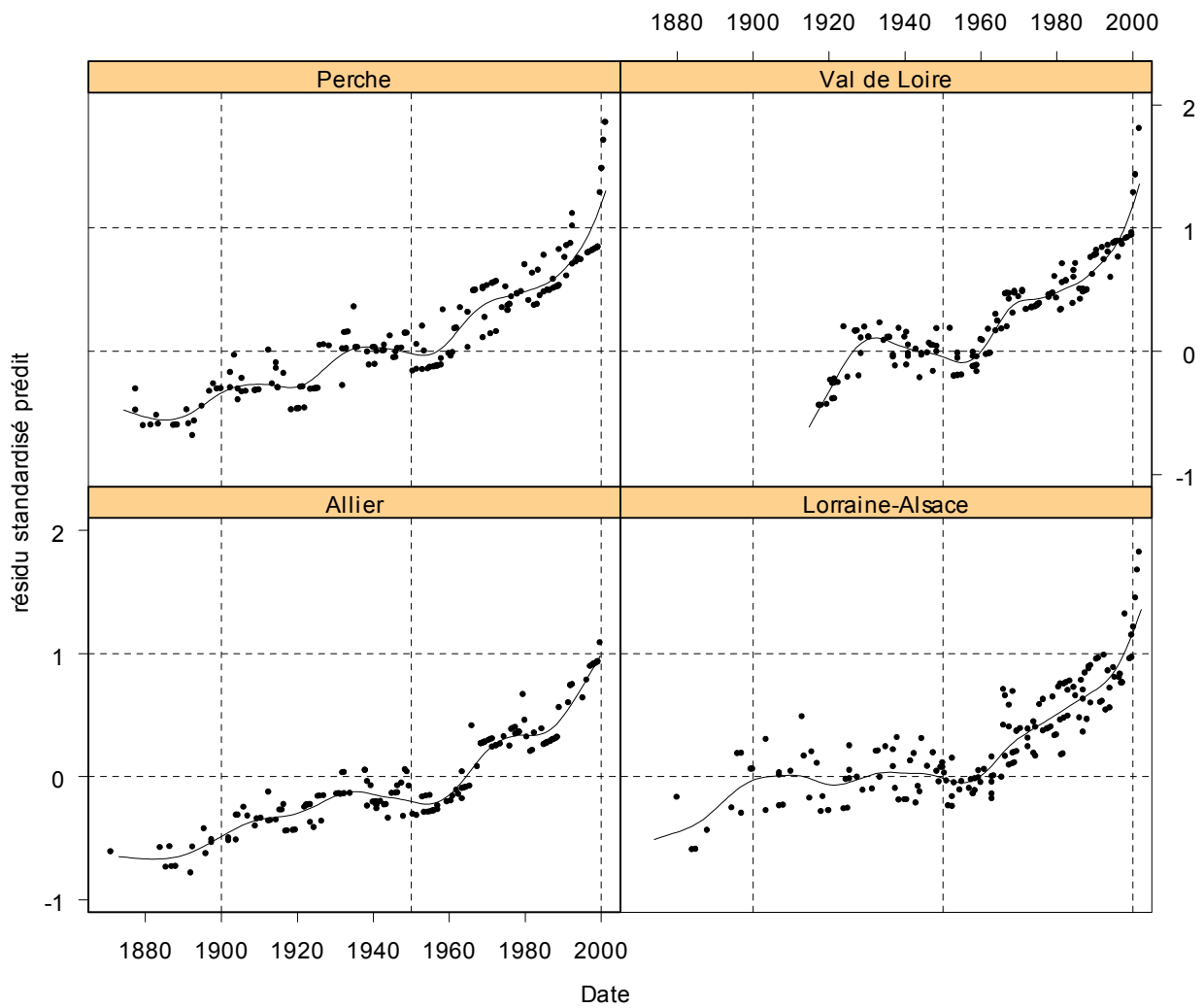


Figure 5.24 Résidus standardisés prédits par le modèle de régression linéaire du tableau 5.24 représentés par région en fonction de la date. Les prédictions ont été lissées par une fonction spline cubique.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

l'évolution de la vitesse de croissance a été plus marquée dans le Nord-Est. Le niveau des températures minimales y est cependant de près d'un degré en dessous de celui du Perche. Il pourrait expliquer qu'une contrainte de nature thermique, franchie depuis un certain temps dans le Perche, ne l'ait été que plus tardivement dans le Nord-Est.

A l'inverse, une telle hypothèse explique mal la différence d'évolution de croissance qu'on observe entre le Perche et le val de Loire, alors que les séries climatiques qui s'y rapportent sont particulièrement proches (figure 5.19). **Pour rendre compte de la tendance constatée dans le Perche, il faut peut-être imaginer qu'une contrainte d'une autre nature, par exemple trophique, ait pu peser sur la croissance jusqu'à une période assez récente où elle aurait été levée.**

5.3 Relation croissance – milieu : synthèse

Les liaisons qui ont été identifiées dans les approches synchroniques et historiques sont reportées dans le tableau 5.25. Par souci de simplicité, nous n'avons pas reproduit les schémas régionaux, lisibles par ailleurs sur les tableaux 5.16, 5.17 et 5.23, auxquels il est fait référence.

Descripteur de la croissance	Secteur et effectif	Descripteurs du milieu liés	Effet	Référence
approche synchronique : croissance « intrinsèque » – conditions de milieu actuelles				
paramètre R	tous secteurs (n = 39) <i>modèle de régression</i>	P2O5	(+)	tableau 5.17
		C/N 30cm	–	
		T _{max} 1-2	–	
		T _{min} 5-8	+	
approche historique : évolution temporelle de la croissance – conditions historiques du milieu				
résidu standardisé de l'ajustement d'un modèle de croissance sans effet date	tous secteurs (n ~ 700) <i>modèle de régression</i>	nT _{min}	+	tableau 5.24
		xT _{max}	–	
		nDM	+	
		CO ₂	+	

Tableau 5.25 Liaisons observées entre descripteurs de croissance et du milieu.

Au plan climatique, **l'effet positif des températures minimales ou moyennes sur la croissance constitue une influence assez générale, et suggère le caractère limitant des températures sur la croissance du chêne, dans les secteurs où il a été échantillonné.** Sur le paramètre de fertilité, cet effet concerne, selon les secteurs, l'ensemble des mois de l'année (Allier, Lorraine-Alsace) ou la saison de végétation (Perche). Sur l'ensemble de l'échantillon, ce sont les minimales de saison de végétation qui ressortent. L'effet positif des températures minimales annuelles ressort encore dans l'approche historique.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

Un effet de l'alimentation hydrique ressort également, mais paraît plus localisé. Dans le Val de Loire que nous avons déjà signalé comme étant le secteur de ce point de vue le plus défavorable, il ressort nettement un effet positif de la réserve utile et des bilans hydriques de saison de végétation. On ne note pas d'effet des précipitations. En revanche, on retrouve dans l'approche historique son rôle probable dans la formation des crises de croissance, à travers l'effet négatif des années où le niveau de l'indice de De Martonne est faible. De même, l'effet négatif des années de températures maximales annuelles les plus élevées pourrait traduire une même logique de déficit hydrique. Cette interprétation reste cependant délicate puisqu'une liaison négative avec les températures maximales de saison de végétation n'est observée que dans le Val de Loire, avec le paramètre de fertilité. **Sur l'ensemble de l'échantillon on observe un effet négatif des températures maximales hivernales sur le paramètre R, qui paraît sans lien immédiat, et qui n'est pas sans rappeler le constat opéré sur le hêtre.**

Au plan trophique, deux effets assez généraux ressortent sur le paramètre R, à l'échelle du secteur et de l'échantillon : **l'effet négatif du niveau d'acidité des sols, prioritairement marqué sur le rapport C/N et le type d'humus**, et dans une moindre mesure sur le pH. L'effet positif de la teneur des sols en phosphore paraît plus secondaire. Concernant l'effet du rapport C/N, on remarque qu'il est moins marqué dans le Nord-Est où les milieux sont généralement moins acides.

6. Éléments d'analyse de la croissance radiale dominante – conséquences

Nous avons indiqué au paragraphe 2.4 que les conditions sylvicoles rencontrées par les vieux peuplements de chêne risquaient d'avoir été trop peu stables entre générations, mais aussi d'un peuplement à l'autre, pour pouvoir interpréter de façon fiable les tendances qui pourraient être estimées à partir des données de croissance radiale dominante. Nous apportons néanmoins quelques éléments fondés sur une première analyse graphique.

6.1 Mise en évidence d'une évolution positive de la vitesse de croissance radiale

Sur la figure 5.25 sont comparés les accroissements annuels en rayon entre générations. Les accroissements sont généralement plus élevés dans le jeune âge. Ils diminuent ensuite pour se stabiliser à un niveau la plupart du temps compris entre 1 et 2 mm pour l'ancienne génération.

Dans tous les secteurs, on observe une tendance des accroissements de la jeune génération à être supérieurs à ceux de la plus ancienne, dont un niveau est cette fois souvent compris entre 1 et 3 mm/an, et les dépasse même au stade juvénile. C'est dans le Perche et le Nord-Est que le phénomène est le plus marqué. Le val de Loire vient ensuite. Cette différence de rythme paraît beaucoup plus modeste dans l'Allier, où on observe par ailleurs un ensemble d'accroissements exceptionnellement élevés dans le jeune âge pour les vieux peuplements, qui sous-tend un effet lié à leur origine. Il faut de plus remarquer que les accroissements des vieux peuplements y ont un niveau général plus élevé que dans les autres secteurs, et passent par exemple beaucoup plus rarement sous le seuil de 1 mm. Si ce fait est dû à des conditions sylvicoles historiques favorables, comme on a pu le constater pour ce secteur par l'analyse du rapport H/D, il peut avoir contribué à minimiser la différence entre générations.

Dans le Perche et en Lorraine-Alsace, on note encore sur les vieux peuplements un phénomène de reprise de la croissance aux âges les plus avancés, donc à une période récente. Cette reprise ne se manifeste pas ailleurs. Il nous semble que cette tendance, parce qu'elle intervient sur des peuplements d'âge élevé, donc éloignés de la période de leur installation, paraît difficilement interprétable en termes sylvicoles. Elle fait de plus écho au constat d'une forte augmentation récente de la croissance en hauteur dominante dans le Perche, et à l'intensité spécialement élevée de l'augmentation de vitesse de croissance constatée en Lorraine-Alsace. **Un tel comportement suggère, au moins pour le Nord-Est, que cette plus forte progression de la vitesse de croissance en hauteur dominante n'est peut-être que partiellement attribuable à un régime de trop faible concurrence entre individus des vieux peuplements.**

6.2 Relation avec l'évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante

Sur la figure 5.26, sont figurées pour chaque secteur les trajectoires de croissance de la strate dominante dans un plan rayon - hauteur, distinguées par génération. Une même démarche a été appliquée au hêtre dans le Nord-Est (figure 4.2). On rappelle que dans l'hypothèse où l'évolution

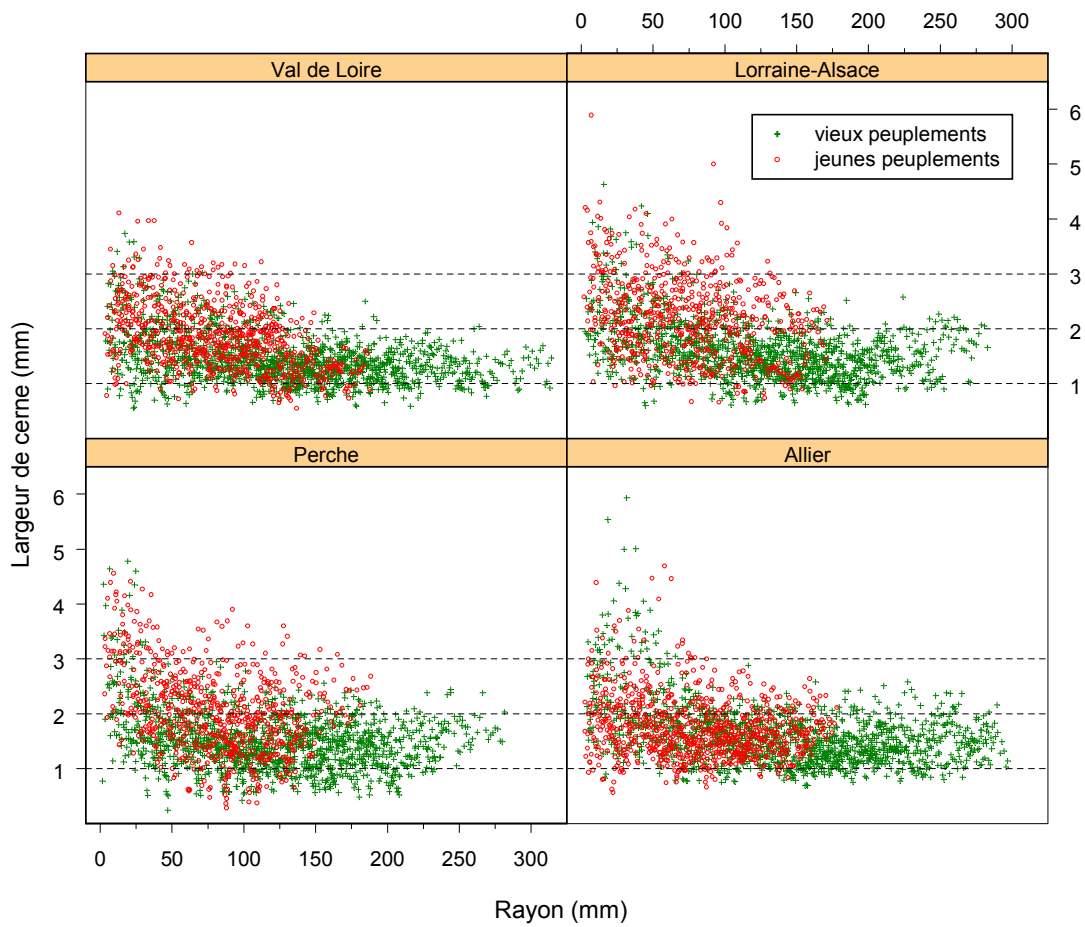


Figure 5.25 Accroissements annuels en rayon dominant à 4,30 m (largeurs de cernes) en fonction du rayon dominant.

Les accroissements sont issus de la courbe moyenne de croissance des 3 arbres de chaque placette.

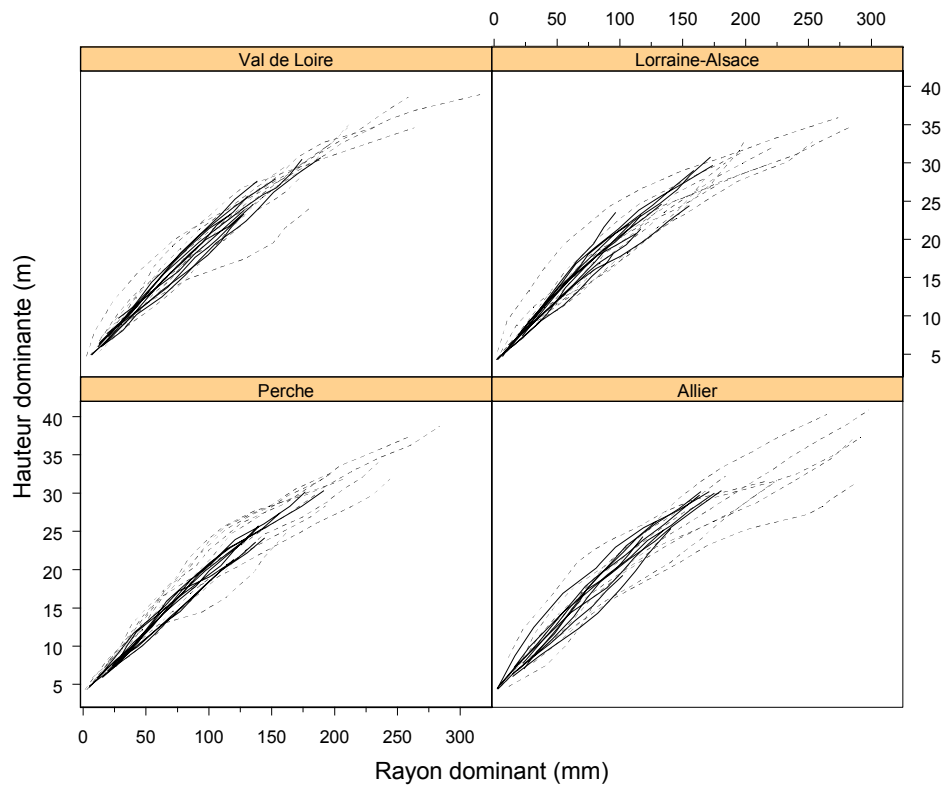


Figure 5.26 Courbes de croissance en hauteur dominante des peuplements de chêne en fonction du rayon dominant à 4,30 m. ---- vieux peuplements, — jeunes peuplements

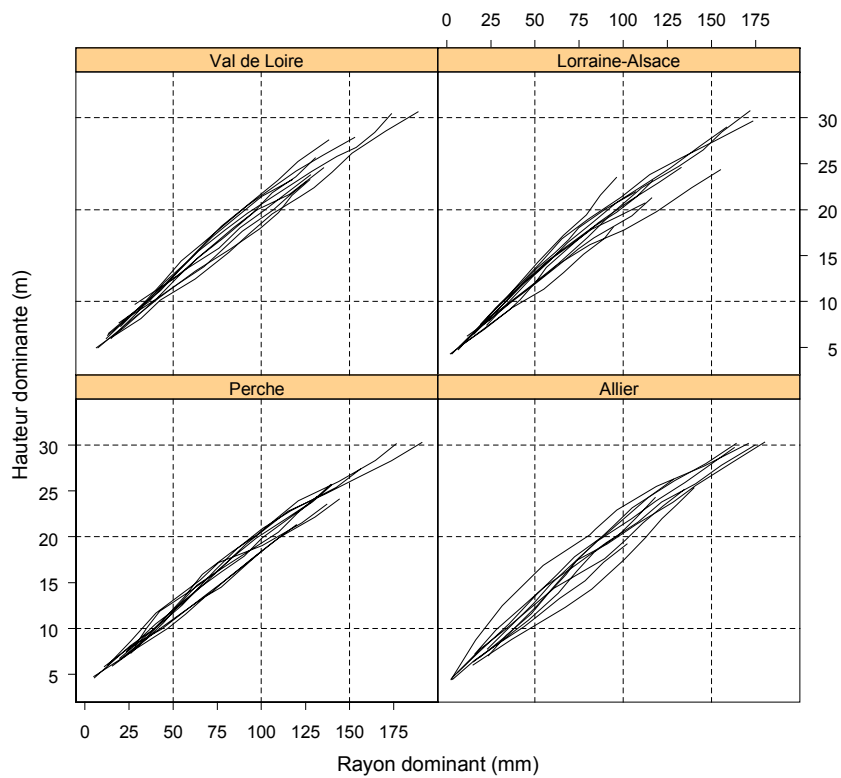


Figure 5.27 Courbes de croissance en hauteur dominante des jeunes peuplements de chêne en fonction du rayon dominant à 4,30 m.

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

de la vitesse de croissance en hauteur et en rayon dominants sont identiques, les trajectoires des deux générations doivent se superposer.

Une première observation est que les faisceaux de courbes sont dans une telle représentation très étroits, et spécialement pour la jeune génération. Ils ne se résument cependant pas à une trajectoire unique. Comme attendu, les faisceaux de la vieille génération sont plus larges, et indiquent des conditions d'origine ou de conduite des peuplements plus variables. En particulier, on remarque quelques peuplements qui s'écartent fortement du faisceau et qui correspondent aux peuplements dont les courbes présentaient les anomalies initiales de croissance les plus flagrantes. Parmi les peuplements qui s'écartent du faisceau « par le haut », on remarque ainsi le vieux peuplement du couple 38 dans le Nord-Est, du couple 25 dans le Val de Loire, des couples 13 et 16 dans l'Allier. Parmi ceux qui s'en écartent par le bas, on identifie les peuplements interprétés comme des TSF vieillies, dont la croissance radiale a pu être avantagée et la croissance en hauteur réduite : couples 22 dans le Val de Loire, 1 dans le Perche, 18 dans l'Allier, mais aussi le couple 17.

Le constat général est que la tendance est en première approximation à une superposition des faisceaux de trajectoires des deux générations, ce qui signifie que la vitesse de croissance radiale tend à augmenter d'un ordre de grandeur semblable à celui de la croissance en hauteur dominante.

On constate que le val de Loire est le secteur où ces faisceaux sont les plus proches. Or c'est dans ce secteur que la conduite en futaie des peuplements et leur régénération par voie naturelle sont certainement les plus sûres. Sachant qu'une évolution de +60% à +70% de la vitesse de croissance y a par ailleurs été détectée, on en déduit que la tendance est bien, en l'absence de perturbations sylvicoles, à une évolution semblable des rythmes de croissance dans les deux composantes de la croissance. Dès lors, on est amené à interpréter préférentiellement les écarts à une superposition exacte qui peuvent ressortir dans d'autres secteurs en termes de perturbations sylvicoles.

Partout ailleurs, on observe en effet la tendance qu'ont les trajectoires des vieux peuplements à glisser sous le faisceau des jeunes peuplements. C'est dans l'Allier que les écarts sont les plus prononcés (et c'est bien dans ce secteur que l'évolution de croissance radiale paraît la plus faible), **et en Lorraine-Alsace qu'ils sont les plus systématiques.** Ces trajectoires « anormales » traduisent des conditions plus favorables à la croissance radiale dominante, et peut-être aussi plus défavorables à la croissance en hauteur dominante, qu'en peuplements pleins de futaie. Elles rendent donc plausible l'hypothèse selon laquelle des peuplements de transition issus de TSF ou issus de recépage peuvent évoluer dans des conditions de densités assez faibles.

Il nous semble cependant que la Lorraine-Alsace est loin d'être le secteur le plus affecté par ces écarts de trajectoires. **En conséquence, si une partie de la tendance mise en évidence est imputable aux conditions de densité des vieux peuplements, ces dernières ne doivent pas expliquer à elles seules la différence d'intensité de la tendance entre Allier et Lorraine-Alsace, ni même que la tendance soit restée si modérée pendant de nombreuses décennies dans le Perche. De toute évidence, les conditions environnementales doivent aussi moduler l'évolution des rythmes de croissance à une échelle régionale.**

V. Évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile

Un dernier phénomène, plus spécifique, concerne le Perche. Dans ce secteur, un ensemble de vieux peuplements s'écarte par le haut du faisceau défini par les jeunes, et qu'il ne paraît pas évident d'expliquer.

Sur la figure 5.27 n'ont été conservées que les courbes des jeunes peuplements. **Un fait remarquable est l'étroitesse de ces faisceaux, et leur très grande similarité entre les 4 secteurs – alors même que les évolutions de vitesse de croissance en hauteur ont été contrastées – qui définissent une sorte d'invariant de croissance.** A supposer qu'une telle uniformité des trajectoires s'applique non plus seulement à la strate dominante, mais à tous les statuts sociaux du peuplement, on pourrait avancer l'hypothèse que la relation hauteur dominante – production totale en surface terrière est pour le chêne relativement constante entre régions. Cela n'est pas sans cohérence avec le fait qu'une seule table de production ait été définie pour cette essence en France (à partir des placettes permanentes des massifs de Bellême, Blois et Tronçais), et qu'elle s'applique indistinctement aux chênaies du secteur ligérien et du Centre (table de Pardé, 1964, dans Vannière, 1984).

Résumé des principaux résultats

Dans le cas du chêne sessile, la détection d'anomalies sur les courbes de croissance, étayée par une analyse bibliographique de l'origine historique des vieilles chênaies actuelles, montre de façon certaine que le modèle de la futaie régulière issue de régénération naturelle n'est pas vérifié pour tous les peuplements. Ce constat a nécessité une réduction du jeu de données et une adaptation du cadre de modélisation, pour limiter l'impact de ces anomalies sur la recherche d'une tendance à long terme.

Il est montré que le chêne sessile a connu une évolution positive de la vitesse de croissance au siècle dernier, qui s'est également capitalisée dans la seconde partie de siècle, et dont la chronique présente une grande cohérence entre secteurs. A l'image du constat opéré sur le hêtre, cette évolution présente un gradient d'intensité Ouest-Est, depuis le Perche où le signal est resté de faible intensité jusqu'à une période toute récente, jusqu'au Nord-Est où la vitesse de croissance atteignait déjà un niveau de +50% par rapport au début de siècle dans les années 1980, et culmine à +100% en fin de siècle. Les deux autres secteurs ont connu une évolution intermédiaire, qui termine à +50%.

Il apparaît également que chêne et hêtre ont réagi différemment aux crises climatiques successives. Chez le chêne, on observe une inflexion nette à la décennie 1970 qui n'apparaissait que très discrètement chez le hêtre, alors que la décennie 1990 semble au contraire lui avoir été très profitable. Ce constat explique en partie que l'évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante termine chez le chêne à un niveau bien supérieur à celle mise en évidence chez le hêtre.

L'analyse des relations entre croissance et facteurs du milieu montre que le chêne est sensible aux conditions trophiques (effet défavorable du niveau d'acidité des milieux, observé avec le rapport C/N ou le type d'humus). Au plan climatique, on retrouve à nouveau l'influence négative des conditions thermiques de la saison de repos de la végétation, déjà perçue sur le hêtre. Enfin, les températures minimales de saison de végétation semblent avoir un caractère limitant pour cette essence. Au plan historique l'effet dépressif des années aux températures maximales et minimales extrêmes est mis en évidence. L'effet limitant des températures pourrait expliquer que la dernière décennie ait été favorable au chêne, spécialement dans le Nord du pays.

Une analyse préliminaire suggère que la croissance radiale est également sujette à une augmentation au cours du temps, qui se rapproche de celle observée sur la croissance en hauteur dominante. Dans le Perche et le Nord-Est, une forte évolution à la période récente rappelle le constat effectué sur la croissance en hauteur dominante.

VI. Discussion, synthèse et perspectives

Discussion, synthèse et perspectives

Préambule	335
1 Aspects méthodologiques de l'estimation de l'évolution historique de la productivité	336
1.1 Méthode des couples	336
1.1.1 Contrôle de la fertilité	336
1.1.2 Age des peuplements	336
1.1.3 Détection d'anomalies de croissance	337
1.1.4 Tendances estimées par la méthode dendrochronologique	338
1.2 Origine et régime de traitement des peuplements	339
1.2.1 Modèle étudié	339
1.2.2 Origine des hêtraies	339
1.2.3 Evolutions de productivité : hypothèse d'une reconstitution de la fertilité	341
1.3 Modèles de croissance, hypothèses de modélisation	342
1.3.1 Equations de croissance	342
1.3.1.1 Croissance en hauteur d'espèces forestières et modèles à asymptote horizontale	343
1.3.1.2 Modèles sans asymptote	344
1.3.1.3 Origine du point d'inflexion des courbes de croissance	345
1.3.1.4 Effet de sélection d'une équation de croissance sur l'estimation de l'effet de la date	345
1.3.2 Effet de la date	346
1.3.2.1 Intervention de l'effet de la date dans le modèle de croissance	346
1.3.2.2 Effet de la date et paramètre(s) de fertilité	347
1.3.2.3 Nature et estimation de l'effet de la date	348
1.3.2.4 Comportement de la fonction spline	349
2 Comportements de croissance en hauteur dominante des essences	352
2.1 Croissance du hêtre	352
2.1.1 Allures de croissance, variabilité régionale	352
2.1.1.1 Hypothèse climatique et physiologique de la variation de forme des courbes de croissance	355
2.1.1.2 Hypothèse génétique	357
2.1.2 Relation entre croissance en hauteur dominante et facteurs du milieu	358
2.2 Croissance du chêne sessile	359
2.2.1 Allures de croissance	359

2.2.1.1	Comparaison de la croissance des jeunes peuplements à la référence établie par Duplat et Tran-Ha (1997).	361
2.2.1.2	Une variabilité inter-régionale encore incertaine et des déterminants possibles	363
2.2.1.3	Structuration génétique des populations de chêne	363
2.2.2	Relation entre croissance et facteurs du milieu	364
3	Evolution de la productivité des peuplements	366
3.1	Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante	366
3.2	Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante = évolution de la productivité du peuplement ?	371
3.2.1	Apports de l'analyse de la croissance radiale dominante	371
3.2.2	Changements de productivité dans les placettes permanentes du réseau chêne (Dhôte et Hervé, 2000)	374
3.2.2.1	Les hypothèses et résultats	374
3.2.2.2	Perspectives pour vérifier l'applicabilité des tendances à la productivité du peuplement	376
3.3	Origine des évolutions de croissance constatées	378
3.3.1	Insuffisance de l'hypothèse sylvicole chez le chêne	378
3.3.2	Origine environnementale des évolutions de croissance	378
3.3.2.1	Augmentation des températures	379
3.3.2.2	Augmentation du taux de CO ₂ atmosphérique	380
3.3.2.3	Dépôts atmosphériques azotés	381
3.3.2.4	Effets des changements de l'environnement sur la croissance : discussion	391
3.3.2.5	Bilan : proposition d'un scénario historique schématique des évolutions de productivité constatées.	398
3.4	Changements de productivité et gestion forestière	398
3.4.1	Des changements marqués, avec une variabilité spatiale	398
3.4.2	Quelques conséquences pour la sylviculture et l'aménagement	399
3.4.3	Evolution future de la productivité des peuplements	402
3.4.3.1	Evolution future des facteurs environnementaux	402
3.4.3.2	Apports de la modélisation fondée sur des processus	404

Préambule

Le principe fondamental de l'analyse réalisée dans ce travail est de séparer, dans l'évolution au cours du temps d'indicateurs de la productivité, la part qui est attribuable à des modifications des conditions exogènes dans lesquelles évoluent les peuplements, de la part endogène, propre à leur processus de développement, qui serait observable si les conditions exogènes étaient invariantes. S'agissant de ces dernières, l'objectif a été de privilégier la détection de la part environnementale de ces conditions, en essayant d'éviter la part attribuable aux pratiques sylvicoles.

Cette séparation a supposé l'élaboration de plans d'échantillonnage croisant l'âge et la date de formation des accroissements, dans un système sylvicole voulu le plus stable possible (la futaie régulière domaniale). La formulation des modèles qui leur ont été ajustés combine un terme fonction de la taille, représentant la loi d'évolution « naturelle » de l'indicateur de production considéré, et un autre dépendant de la date, avec la formulation générale suivante :

$$\Delta X = f_x(X) g(\text{date})$$

X étant l'indicateur de production auquel on s'intéresse, f_x définissant l'évolution avec le stade de développement de l'indicateur, et g une fonction descriptive de l'écart à f_x qui s'est formé historiquement.

- Pour que l'effet de la date puisse être estimé et interprété correctement, il faut s'assurer de plusieurs conditions portant sur le matériel d'étude, le plan d'échantillonnage, la méthode de modélisation. Ces aspects définissent le premier point de discussion.
- Réciproquement, la démarche d'isolement de la composante exogène de la croissance oblige à s'intéresser aux comportements de croissance des essences, et permet d'accéder à leur composante intrinsèque, dans les régimes où elles sont conduites. Comme il n'existe plus aujourd'hui d'écosystème qui ne soit affecté par des modifications environnementales d'origine anthropique (ne serait-ce que par l'évolution du taux de CO₂ atmosphérique, Vitousek *et al.*, 2000), la constitution de plans d'échantillonnages permettant de séparer les influences endogènes et exogènes est même le seul moyen d'atteindre ces comportements. Dans un second temps, on revient donc sur les comportements de croissance des essences, et leur déterminisme écologique.
- On aborde finalement les tendances mises en évidence dans les analyses. Plusieurs aspects sont discutés : leur organisation spatio-temporelle et leur intensité, leur applicabilité à l'échelle du peuplement, leur apport à la compréhension de la causalité environnementale du phénomène. On esquisse enfin quelques conséquences pour la gestion forestière. Quelques perspectives de recherche sont également développées au long de ce chapitre.

1 Aspects méthodologiques de l'estimation de l'évolution historique de la productivité

1.1 Méthode des couples

La méthode des couples de peuplements jeunes-vieux mise en œuvre permet de séparer les effets du stade de développement et de la date, et d'assurer un contrôle des conditions stationnelles, en particulier d'éviter le biais âge-fertilité auquel on est confronté en contexte forestier.

1.1.1 Contrôle de la fertilité

Une condition souvent suffisante au contrôle de la fertilité est la proximité géographique des peuplements de chaque couple : elle garantit en effet *a priori* la forte similarité sinon l'identité des conditions climatiques, topographiques et pédologiques, ainsi qu'une certaine proximité des peuplements au plan génétique. De ce seul point de vue, la situation des couples des échantillons de chêne, et du hêtre dans le Nord-Est sont très favorables. Le relevé phytécologique de terrain permet de compléter le diagnostic, et devient décisif si la distance intra-couple a tendance à augmenter, comme c'est le cas pour le hêtre dans le secteur atlantique. Ce diagnostic reste cependant empirique. La nécessité d'objectiver les critères de comparaison des conditions de milieu a conduit à réaliser des analyses de sol, dont les résultats ne sont connus qu'*a posteriori*. Les peuplements peuvent alors être comparés sur la base d'un ensemble de descripteurs trophiques. Des vérifications individuelles et systématiques ont été menées sur l'échantillon hêtre de la façade atlantique et l'échantillon chêne du Nord-Est. Sur le hêtre, plusieurs différences systématiques entre générations ont pu être mises en évidence, et sont pour la plupart attribuables à la différence de stade de développement de ces peuplements (par exemple teneurs en carbone organique et azote total plus importantes dans les vieux peuplements, tableau 3.5). Sur le chêne, aucune différence n'a été identifiée. Outre qu'ils sont plausibles, les écarts systématiques repérés sur l'échantillon hêtre mentionné nous paraissent utiles, dans la mesure où ils démontrent qu'il est possible de détecter des différences effectives par cette procédure. Cela renforce le constat qu'à l'inverse, il n'est pas apparu de différence sur des descripteurs plus fondamentaux tels que le niveau de nutrition azotée (rapport C/N) ou minérale (pH, rapport S/T).

1.1.2 Age des peuplements

Un second aspect de la méthode concerne l'âge des peuplements, dont l'objectif était d'obtenir un écart entre générations entre 50 et 80 ans, pour un âge minimal des jeunes peuplements de 50 ans (paragraphe 1.3.2, partie Méthodologie). L'âge étant apprécié par un examen visuel *in situ*, l'écart d'âge n'est vérifiable qu'*a posteriori*. L'écart d'âge moyen s'est révélé remarquablement proche pour l'ensemble des couples essence/région, à un niveau toujours compris entre 70 et 80 ans (tableaux 3.1 et 3.2, et 5.1 à 5.4). Pour quelques couples, il est inférieur à 50 ans. Il a pu être avancé que l'appréciation visuelle de l'écart d'âge entre peuplements serait de nature à introduire

un biais, tendant à sous-estimer l'intensité réelle des évolutions de croissance, parce qu'elle conduirait à ignorer ou rejeter des couples potentiels dans lesquels la croissance du jeune peuplement aurait été très élevée, ou celle du vieux peuplement très faible (Dupouey, *comm. pers.*). Il faut en premier lieu constater que les écarts d'âges entre peuplements sont relativement variables au sein de chaque échantillon au regard de l'écart objectif, signe que des situations diverses ont pu être échantillonnées. Leur écart-type varie de 14 à 32 ans pour le chêne, et atteint 20 ans environ pour le hêtre, les écarts d'âge extrêmes variant du simple au double dans chaque secteur. Supposer un tel biais implique en fait une certaine variabilité de la tendance de croissance à l'échelle locale, qui renvoie à des phénomènes de réaction différentielle des peuplements selon leur âge ou leurs conditions de fertilité, c'est à dire à une interaction âge-date ou fertilité-date. La structure du plan d'échantillonnage fait qu'une interaction âge-date, si elle existe, reste difficile à mettre en évidence (voir paragraphe 3.1.2, partie Méthodologie). Concernant l'interaction fertilité-date, le biais évoqué se traduirait par la non-prise en compte de peuplements installés sur des stations spécialement médiocres (par exemple une contrainte trophique), et qui auraient pu bénéficier davantage de l'effet de modifications environnementales, par exemple des dépôts atmosphériques fertilisants. Ce type de station se repère à l'inverse assez aisément sur le terrain, mais l'identification d'une paire de peuplements évoluant dans de telles situations reste difficile. Quelques couples de ce type ont tout de même pu être intégrés aux échantillons : le couple 1 (forêt de Bourse, C/N = 22,5, pH = 4,0), le couple 9 (forêt du Perche et de la Trappe, C/N = 33,8, pH = 4,3), le couple 22 (forêt de Loches, C/N = 31,1, pH = 4,1), le couple 37 (forêt de Mouterhouse, C/N = 20,9, pH = 3,9). Sans aller jusqu'à ces situations, les niveaux de fertilité rencontrés dans nos échantillons présentent par ailleurs une certaine variabilité, même s'il s'agit de stations de niveau très correct (voir variation du paramètre de fertilité dans les tableaux 3.11, 3.16 et 5.14). Sur le hêtre, pour lequel on a pu estimer une différence de fertilité résiduelle intra-couple, l'existence d'une interaction fertilité-date n'est d'ailleurs pas démontrée (voir figures 3.13 et 3.20).

1.1.3 Détection d'anomalies de croissance

A l'issue des analyses menées sur le chêne, il nous semble qu'un autre avantage de la méthode des couples est de rendre immédiate la détection d'anomalies qui peuvent affecter la courbe de croissance de certains peuplements, par comparaison avec leur homologue du même couple, et d'en orienter la compréhension. Dans le cas du chêne, la morphologie des courbes de croissance en hauteur dominante des peuplements sur souches s'écarte assez nettement de celle habituellement observée sur des peuplements réguliers issus de régénération naturelle (courbes des peuplements de hêtre, jeunes peuplements de chêne), et elle est repérable en soi. La variabilité de ces courbes dans leur partie initiale avait d'ailleurs été notée par Duplat et Tran-Ha (1997) à partir des seuls vieux peuplements. Cependant, c'est bien le fait : i- de pouvoir comparer directement deux peuplements appariés qui rend la différence de forme évidente, ii- que les conditions de milieu respectives sont trop semblables pour expliquer une différence de forme prononcée, qui conduit à poser la question de leur origine et de leur passé sylvicole, et à en tenir

compte dans la modélisation et l'interprétation. Cela illustre une certaine sensibilité de détection de différences, non contrôlées au départ, offerte par la méthode.

Il nous semble donc que le contrôle efficace des conditions de milieu permis par la méthode des couples, et la possibilité de détecter *a posteriori* des cas de mésappariements quand elle est complétée par des analyses de sol, ou de fournir des indices de modification des pratiques sylvicoles, contribuent à la juger opérationnelle pour la constitution de plans d'échantillonnage destinés à l'étude des changements de productivité.

1.1.4 Tendances estimées par la méthode dendrochronologique

La question du contrôle de la fertilité conduit à nouveau à s'interroger sur l'importance des chiffres issus de la méthode dendrochronologique, et qui ont été rappelés au tableau 1.1, en introduction du présent travail. Nous avons indiqué au paragraphe 3.1.3 de la partie Méthodologie que le fait de comparer des accroissements de période différente à âge constant ne conduisait pas à une interprétation dynamique de ces chiffres, et induisait aussi une estimation nécessairement plus élevée des tendances en considérant la surface plutôt que la largeur de cerne (voir l'annexe 2). Les accroissements radiaux relatifs au hêtre dans le Nord-Est ont également été analysés par la méthode dendrochronologique (Bontemps, 2002), et ont conduit à estimer la tendance séculaire à un niveau de +45% à +50%, c'est à dire très proche de celui rapporté dans la partie IV. **Ce constat incite donc à rechercher d'autres différences entre la méthode dendrochronologique et celle mise en œuvre dans ce travail que les choix de modélisation et la méthode d'estimation.** Nous pensons que la procédure d'échantillonnage des peuplements pourrait être en cause. Dans la méthode dendrochronologique, un grand nombre de placettes (couramment plusieurs dizaines) sont échantillonnées dans la région d'étude, avec l'objectif d'élargir au maximum la gamme d'âge des peuplements, et d'échantillonner la diversité des conditions stationnelles. L'effectif des placettes doit permettre d'assurer un croisement correct des facteurs âge et fertilité, nécessairement plus délicat à mesure que l'âge des peuplements échantillonnés est élevé. Dans leur discussion de la méthode dendrochronologique, Becker *et al.* (1995) expliquent qu'un tel plan d'expérience est en réalité rarement équilibré, ce qu'ils justifient par la liaison classique entre âge et fertilité des peuplements rencontrés sur le terrain (dans cette approche, des relevés phytoécologiques sont également réalisés, mais l'équilibre du plan d'échantillonnage ne peut être vérifié qu'*a posteriori*). Or cette liaison risque de conduire à une surestimation de la tendance. Ces auteurs rapportent ensuite une tentative d'estimation de la dérive séculaire à partir d'un sous-ensemble de placettes mieux équilibré dans un plan âge-fertilité, dans le cas du sapin dans le Jura. Il est troublant de constater qu'elle a justement conduit à une diminution drastique de l'intensité de la tendance (+100% à +200% au lieu de +400%, même référence, voir tableau 1.1). Au contraire, l'échantillon sur lequel nous avons appliqué la méthode dendrochronologique a été élaboré avec la méthode des couples, qui garantit de ne pas être exposé à ce biais.

1.2 Origine et régime de traitement des peuplements

1.2.1 Modèle étudié

Nous revenons maintenant sur le modèle initialement défini pour notre étude de l'évolution de la productivité des peuplements : la futaie régulière issue de régénération naturelle et conduite dans des conditions sylvicoles les plus stationnaires possibles. L'approche étant rétrospective, il est impossible d'assurer un contrôle effectif du contexte sylvicole. Pour essayer de satisfaire autant que possible à cette dernière condition, les échantillonnages ont été restreints aux seules forêts domaniales. **Néanmoins, le constat à la fois empirique et historique opéré dans le cas des chênaies est que le modèle d'étude n'est, de façon certaine, pas systématiquement vérifié pour tous les peuplements, et qu'il est même probablement invérifiable dès lors qu'on cherche à échantillonner des vieux peuplements.** L'écart au modèle vaut d'abord pour l'origine des peuplements (futaies régénérées par recépage, peuplements de transition des conversions de TSF), mais cette origine a pu avoir des conséquences sur la façon dont ils ont été conduits par la suite, et qui vont peut-être au delà de l'effet que pourrait avoir une simple variation d'intensité de la sylviculture.

1.2.2 Origine des hêtraies

Rétrospectivement, la même question de l'origine des peuplements se pose pour les hêtraies échantillonnées pour l'analyse. Comme le hêtre rejette mal de souche, l'idée de futaies sur souches, par exemple régénérées par recépage est à écarter, et cela explique probablement le caractère plutôt classique et régulier des courbes de croissance en hauteur dominante de l'échantillon, en particulier dans leur phase initiale. Le régime de taillis est de même inadapté pour cette essence, et l'extension ancienne de ce traitement est en réalité « responsable de [son] recul dans de nombreuses régions, voire de son exclusion de certaines stations où [il] est endémique » (Mormiche, 1981). Non que son tempérament d'essence d'ombre n'ait pu permettre son développement à partir de semis et son maintien dans les TSF, mais « le chêne [...] fournissant le bois d'œuvre le plus apprécié, et possédant un couvert léger sous lequel le taillis peut végéter, a toujours été considéré comme l'essence la plus précieuse à conserver » (même référence).

Les peuplements de la première génération sont respectivement âgés de 140 et 150 ans en moyenne dans les secteurs Nord-Est et atlantique, et vont de 110 ans pour les plus jeunes à 170 à 180 ans (un peuplement du secteur atlantique est âgé de 200 ans). Ces âges renvoient à la période comprise entre le premier et dernier quart du XIX^e siècle, et les peuplements sont donc contemporains de l'œuvre de conversion, dont certains peuvent être issus. Dans ce dernier cas, la régénération n'a pu être acquise qu'à partir de réserves de hêtre issues de franc pied, étant entendu qu'un balivage de rejets de hêtre est là encore impossible. L'histoire des vieilles chênaies actuelles conduit cependant à formuler plusieurs interrogations : i- les peuplements sont-ils trop anciens pour être issus d'une conversion de TSF à hêtre dominant ? ii- dans le cas contraire, la régénération a-t-elle pu être suffisante pour former les hêtraies dont on évoque souvent la tradition de conduite en peuplement dense, au moins dans le Nord-Est ?

Une première indication de la plus grande rapidité de conversion en futaie de hêtre est donnée par Hüffel (1926), qui distingue deux catégories de TSF, selon que la réserve est constituée de chêne et de hêtre : « les autres [TSF] sont ceux dont la futaie est formée principalement de hêtre [...]. Ces derniers sont relativement faciles à convertir en futaie pleine ; l'opération préconisée par Lorentz et ses premiers successeurs y a donné d'heureux résultats. La conversion des taillis composés à réserve constituée en hêtre [...] est très généralement en bonne voie, souvent déjà très avancée, et d'un succès dès à présent certain ». Mormiche (1981) explique que les mesures d'allongement des révolutions du taillis et l'enrichissement de la réserve ont permis une progression du hêtre ; « l'objectif prioritaire poursuivi par [...] les premiers officiers sortant de l'Ecole Forestière de Nancy, fût de préparer la conversion, si bien qu'en un ou deux balivages, ils constituèrent une réserve assez complète, véritable futaie claire dominant le taillis ». Hüffel écrivait en 1926 que les premières forêts mises en réserve en vue de la conversion pouvaient être considérées comme converties sur plus de la moitié de leur surface. Ainsi, au sujet des hêtraies : « nous possédons, dans plusieurs forêts du Nord-Est de la France, de beaux perchis et même des demi-futaies provenant des conversions. Je citerai les forêts de Haye, de Champenoux, de l'Avant-Garde, de Puvénelle, [...] », autant de forêts qui ont été échantillonnées lors de la campagne ONF de 1998 (peuplements appariés ou complémentaires). On trouve au sujet de l'aménagement de conversion de la forêt de Haye une indication chiffrée intéressante, puisque sont mentionnés de hauts-perchis de hêtre âgés d'une soixantaine d'année, ce qui donne à ces peuplements un âge d'environ 130 ans en 1998, tout à fait compatible avec celui des peuplements de l'échantillon, dont une majorité (10 dans le Nord-Est et 8 dans le Nord-Ouest) ont un âge inférieur ou égal à 140 ans.

En réalité, cette aisance de conversion a probablement été servie par l'aptitude du hêtre à fructifier abondamment dans les régions où on le trouve aujourd'hui. Bastien (1998) souligne « la remarquable capacité du hêtre à coloniser les vieux taillis à partir d'un nombre parfois très faible de semenciers ». Dans sa synthèse sur la régénération naturelle du hêtre, Oswald (1981) rapporte que « les années de fructifications importantes (qui surviennent en moyenne tous les 10 ans selon cet auteur) sont souvent communes à presque tous les arbres forestiers ». Contrairement au chêne sessile, la rigueur du climat apparaît être un facteur favorisant la régénération : « les chances de réussite d'une régénération naturelle sont d'autant plus faibles que les hivers sont moins rigoureux. [...] Par exemple en Europe centrale, sous climat continental (Roumanie), la régénération naturelle est, la plupart du temps, explosive. Elle est le plus souvent acquise sans la moindre intervention sous peuplement fermé. [...] En plaine, dans le nord-est de la France, la régénération est plus facile dans les Basses Vosges que sur les plateaux calcaires. Elle peut être obtenue néanmoins relativement souvent en raison de la fréquence des hivers rigoureux. Dans le Bassin parisien, où les hivers rigoureux sont rares elle devient très aléatoire ».

Les éléments précédents pourraient expliquer les rares anomalies observées sur les courbes de croissance en hauteur dominante du hêtre (figures 3.3 et 3.4). Dans le Nord-Est, on pourrait avancer que les vieux peuplements des couples 5 et 8 (respectivement 157 et 184 ans en 1998, donc trop âgés pour être issus d'une régénération de conversion), dont les courbes sont marquées

d'une forte inflexion de la croissance autour de 10 à 15 m, seraient en réalité des arbres de réserve qui auraient à un moment émergé d'une strate de taillis, et qui auraient été conservés dans le futur peuplement de futaie. De même, les départs plutôt lents des courbes des couples 10 et 14 sont peut-être la marque d'une régénération de conversion un peu claire, où un état de concurrence précoce entre sujets aurait peiné à se développer. Ces accroissements ont été écartés de l'analyse. Dans le Nord-Ouest, on ne constate pas d'anomalie aussi nette.

1.2.3 Evolutions de productivité : hypothèse d'une reconstitution de la fertilité

Que les peuplements échantillonnés soient issus de régénération naturelle (hêtre), ou qu'ils incluent des vieux peuplements de transition issus de conversion (chêne), il faut donc garder à l'esprit ce que ce contexte de la conversion des TSF signifie, à savoir que la période des 150 dernières années, couverte par la méthode rétrospective pour identifier un signal attribuable à des modifications environnementales, définit aussi une ère de transition pour l'usage des forêts, et les régimes d'aménagement qui leur ont été appliqués. En ce sens, il faut nuancer la vision selon laquelle le type de peuplement étudié constitue un système suffisamment stable dans le temps pour que toute déviation de son comportement soit attribuable aux seules causes exogènes environnementales. Il s'agit en réalité d'un système anthropisé, fortement anthropisé pourrait-on ajouter, dans la mesure où les pratiques forestières peuvent avoir une portée temporelle conséquente.

L'arrêt de pratiques appauvrissantes (prélèvements de litière et de petits bois) figure au rang des hypothèses avancées pour rendre compte d'une reconstitution progressive de la fertilité des milieux, qui pourrait justifier en partie les tendances observées sur la croissance (voir par exemple Glatzel, 1999, pour un inventaire de ces pratiques). Cette hypothèse d'une amélioration de la fertilité est encore renforcée par le fait que les actuels peuplements, dans la mesure où ils ont pu prendre la place d'anciens TSF, ont fait suite à un système dont l'intensité d'exploitation était élevée, pour faire face aux besoins en combustible de la population, mais aussi, avant la seconde moitié du XIX^e siècle, à la demande considérable en charbon de bois de l'industrie (Hüffel, 1926 ; Glatzel, 1999).

Toutefois, le régime de la futaie a pu être appliqué depuis longtemps dans les parcelles échantillonnées. S'agissant du chêne, observons tout d'abord que tous les peuplements ne présentent pas d'anomalies de croissance. Nous avons vu également que la pratique de la régénération par recépage avait été très répandue, et qu'elle peut expliquer la morphologie observée des courbes de croissance. Sauf dans quelques cas, il reste difficile au plan dendrométrique d'opérer une distinction franche entre futaies régénérées par recépage, et peuplements de conversion des taillis, donc de conclure quant à la part respective de ces deux origines dans notre échantillon. Quand il s'agit bien de recépage, l'hypothèse d'une reconstitution progressive de fertilité n'a pas spécialement de sens. Concernant le hêtre, 7 vieux peuplements dans le Nord-Ouest, et 4 vieux peuplements dans le Nord-Est, sont âgés de 150 à 170 ans. Pour ces derniers, il paraît difficile qu'ils soient issus d'une régénération de conversion (on rappelle que les conversions les plus précoces ont été ordonnées vers 1830), ce qui signifie que les

peuplements précédents étaient plus sûrement des futaies. S'ils ont été appariés à des peuplements plus jeunes issus de conversion, un effet de reconstitution de la fertilité serait dans ce cas plutôt au désavantage des jeunes. Plus généralement, les deux générations de hêtraies échantillonnées ont très probablement été conduites en futaie régulière régénérée naturellement, et quand les vieux peuplements sont jeunes (110 à 140 ans), elles peuvent être toutes deux issues de la conversion (selon qu'elle a été précoce ou plus tardive), auquel cas un phénomène de restauration de la fertilité s'appliquerait à l'identique à ces deux générations. **En conclusion, une reconstitution progressive de la fertilité reste possible pour certains peuplements, mais elle n'a pas *a priori* d'effet systématique sur l'estimation des tendances.**

Enfin, les chroniques d'évolution de vitesse de croissance en hauteur dominante reconstituées dans les analyses ont une progression plutôt irrégulière, avec une forte progression dans la seconde moitié du siècle dernier qui s'accorde mal avec l'hypothèse d'une amélioration progressive de la fertilité. Dans les chênaies du Perche, la progression observée, aussi brutale que récente, semble mettre hors de cause les pratiques forestières anciennes. Avant cette toute dernière période, le signal est d'ailleurs plutôt faible dans ce secteur. A l'inverse, le comportement récent qu'on observe suggère que l'effet d'autres causes peut être important. La tendance observée dans le val de Loire joue à cet égard un rôle de confirmation indirect, puisque le secteur est spécialement épargné par des anomalies de croissance, et que la futaie régulière y est de tradition probablement plus ancienne. Or on y détecte une tendance qui atteint le niveau de +50% sur le siècle, signe que les modifications environnementales ont pu fortement influencer les rythmes de croissance.

1.3 Modèles de croissance, hypothèses de modélisation

1.3.1 Equations de croissance

L'estimation de l'effet de la date étant conditionnelle à celle de l'effet du stade de développement, représenté dans les modèles par une équation de croissance, le choix de cette dernière réclame *a priori* une attention particulière.

Pour chaque modèle de croissance élaboré dans ce travail, on a systématiquement testé plusieurs équations de croissance pour comparer leurs performances et leurs conséquences sur l'estimation de l'effet de la date. Le parti pris initial a été de privilégier des équations à 3 paramètres, comportant un point d'inflexion et une asymptote horizontale, avec une convergence assez lente vers cette dernière. Cette propriété permet de rendre compte de la tendance qu'ont les arbres éduqués en futaie régulière à présenter une croissance demeurant soutenue même à des âges avancés, comme on a pu le voir avec les deux essences feuillues traitées dans l'analyse. De ce point de vue, il nous semble que le recours à des modèles à asymptote horizontale doit être discuté.

1.3.1.1 Croissance en hauteur d'espèces forestières et modèles à asymptote horizontale

Au strict plan biologique, l'existence d'une limite supérieure à la croissance en hauteur ne fait pas spécialement de doute. Le fait est que la croissance commence à ralentir assez tôt dans la vie de l'arbre ou du peuplement (à partir du point d'inflexion, qui intervient à un faible niveau de hauteur sur les courbes de croissance), et que ce ralentissement se poursuit par la suite. Les espèces ligneuses atteignent couramment quelques dizaines de mètres, et les arbres les plus grands qui soient connus ne dépassent que rarement la centaine de mètres (Koch *et al.*, 2004). Différents mécanismes peuvent être avancés pour expliquer l'existence d'une limitation de la croissance. Dans leur revue, Ryan et Yoder (1997) citent ainsi quatre hypothèses : i- l'augmentation de la respiration, liée au volume de tissus vivants, alors que la photosynthèse est proportionnelle à la surface foliaire, ii- le développement progressif d'une contrainte trophique avec une allocation croissante vers l'appareil racinaire, iii- de possibles phénomènes de vieillissement endogène, iv- le développement avec la taille d'une contrainte hydraulique (augmentation de la résistance hydraulique totale), qui est privilégiée, et que nous avons déjà évoquée (paragraphe 3.1.3 de la partie Méthodologie). Cette hypothèse a suscité un certain nombre de travaux au cours des dernières années (par exemple Becker *et al.*, 2000 ; Magnani *et al.*, 2000 ; McDowell *et al.*, 2002 ; Koch *et al.*, 2004).

La question est cependant de savoir dans quelle mesure les peuplements étudiés, aux âges et hauteurs maximaux auxquels on les rencontre actuellement (environ 40 m de hauteur dominante, pour des âges compris entre 150 et 200 ans), sont concernés par cet état de limitation, et à quel degré d'éloignement ils s'en trouvent. Les courbes de croissance dont on dispose suggèrent qu'il est certainement élevé, et que la notion d'asymptote n'a pas spécialement, du moins pas encore, de sens pour ces systèmes. On pourrait avancer que le paramètre dit « d'asymptote » joue avant tout un rôle mathématique dans le modèle, en contrôlant le ralentissement des courbes. Considérons l'exemple du modèle de Lundqvist-Matérn, dont on rappelle l'expression de l'équivalent de sa forme intégrée, quand le stade de développement atteint devient important :

$$H_t \sim K [1 - (C (t - t_0))^{-1/m}]$$

où H_t est la hauteur à l'instant t , t_0 est l'instant initial, K est le paramètre d'asymptote, m le paramètre de forme, et C une fonction des paramètres du modèle de croissance.

Cette forme fonctionnelle exprime le fait que la courbe de croissance générée par le modèle tend vers le comportement d'une branche d'hyperbole, dont le paramètre K contrôle la courbure. En ce sens, il faut aussi voir plus simplement les modèles à asymptote horizontale comme une classe de formes fonctionnelles qui peuvent s'avérer aptes à décrire correctement la forme des courbes de croissance, dès lors que leur convergence vers l'asymptote est lente. Ainsi le modèle de Lundqvist-Matérn se place-t-il souvent avantageusement par rapport aux autres modèles en termes de qualité d'ajustement. A l'inverse, un modèle comme celui de Chapman-Richards, dont la convergence est plus rapide, se classe moins favorablement. Cependant, si on admet que la lenteur de convergence est une propriété nécessaire à un ajustement sur des données de

croissance en hauteur, il faut donc aussi convenir que les modèles à asymptote horizontale n'ont pas dans ces situations un fort sens biologique.

1.3.1.2 Modèles sans asymptote

Pour l'étude de la croissance en hauteur dominante du chêne, dont une première analyse avait été réalisée au moyen d'un modèle à asymptote oblique (Duplat et Tran-Ha, 1997), nous avons également testé une autre classe de modèles à 4 paramètres ne comportant plus d'asymptote horizontale mais une branche parabolique, et avec un point d'inflexion (modèles BP2 et BP3). C'est également le cas de l'équation mise en œuvre pour l'analyse de la croissance radiale du hêtre dans le Nord-Est (modèle BP1). La forme fonctionnelle de leur comportement asymptotique est la suivante :

$$H_t \sim C (t - t_0)^m$$

où C et m sont fonctions des paramètres du modèle de croissance, et $m < 1$.

Ces modèles autorisent un fléchissement moins marqué des courbes de croissance, qui peut davantage les rapprocher des trajectoires observées. La figure 5.12 (paragraphe 4.2 de la partie V) où sont comparés les résidus d'ajustement des modèles de Lundqvist-Matérn, BP2 et BP3 montre clairement une courbure plus appropriée. Au plan de l'interprétation, ces modèles traduisent le fait que la croissance ralentit sans cesse sans s'annuler, ce qu'expriment également les modèles de croissance à asymptote horizontale dans les gammes de hauteur ajustées. Il nous semble cependant qu'en s'attachant à décrire directement le degré de courbure des trajectoires (terme puissance de la branche parabolique) plutôt que de le faire dépendre d'un paramètre d'asymptote dont la signification reste virtuelle, ces modèles comportent une dimension pragmatique qui n'est pas dénuée d'intérêt, sans en réduire la portée biologique.

Ces modèles comportent en outre un paramètre supplémentaire par rapport aux modèles à asymptote horizontale, ce qui permet de les paramétrer de façon à décorrélérer hauteur du point d'inflexion et courbure des trajectoires. Ce n'est pas le cas pour les modèles à asymptote horizontale à 3 paramètres (voir les expressions de la hauteur du point d'inflexion au paragraphe 2.3.2 de la partie III), où ce fait contribue à un défaut de courbure perceptible. La démarche n'est pas exempte du risque d'une surenchère paramétrique, qui en plus de poser un problème d'identification et de précision de l'estimation des paramètres au plan statistique, conduit à en perdre le sens intime. Von Bertalanffy résume bien la situation : « il existe sur le marché un grand nombre de formules qui affirment, sûres d'elles-mêmes, représenter les données de croissance observées et leurs courbes. Il s'agit en général de proposer une équation plus ou moins complexe et plus ou moins plausible. Nous avons à détruire ici une première illusion. C'est une règle mathématique empirique qui dit qu'on peut approximer presque toutes les courbes, s'il y a trois paramètres libres ou plus, c'est à dire si une équation contient trois constantes ou plus qui ne peuvent être vérifiées autrement [*ie.* par l'expérience], [...] quelle que soit la forme particulière de l'équation choisie [...]. En conséquence, l'ajustement des courbes est un sport en chambre, utile si on désire des interpolations et des extrapolations » (von Bertalanffy, 1973). Sans aller jusqu'à cette

dérive extrême, on peut considérer que les modèles de croissance à branche parabolique proposés offrent un compromis intéressant entre un comportement à la fois riche et contraint (point d'inflexion, courbure modérée, absence d'hypothèse asymptotique, décorrélation entre position du point d'inflexion et degré de courbure) sans excès de paramètres, et avec un seul paramètre libre. Le modèle développé par Duplat et Tran-Ha montre qu'un plus grand nombre de paramètres est nécessaire, si on veut associer asymptote oblique et point d'inflexion. Il est de plus possible qu'on ne perde pas beaucoup en qualité d'ajustement en fixant par exemple la valeur du paramètre de forme m_1 des modèles BP1 et BP2 (paragraphe 3.3.2) à une valeur constante bien choisie. Ces équations gagneraient à être testées sur d'autres jeux de données, et comparées aux équations classiques.

1.3.1.3 Origine du point d'inflexion des courbes de croissance

S'agissant du point d'inflexion constaté sur les courbes de croissance, il intervient généralement très tôt dans la vie du peuplement, à une hauteur voisine de 9 m pour le hêtre et 5 à 6 m pour le chêne (voir l'expression des points d'inflexion au paragraphe 2.3.2 de la partie relative au hêtre, et les tableaux 3.11 et 3.16 pour l'estimation des paramètres, et le tableau 5.14 pour le chêne). Avant cette inflexion, la croissance est faible et va en s'accéléralant. On pourrait avancer que cette faible croissance initiale traduit un coût d'installation des semis (par exemple racinaire) qui diminue progressivement, alors que l'établissement d'un état de concurrence pour la lumière entre semis vient en parallèle stimuler la croissance en hauteur. L'échantillonnage de chênaies sur souches permet ici de préciser cette hypothèse. Les courbes de ces peuplements ne montrent pas de telle inflexion (la vitesse de croissance diminue continuellement). Dans ce type de régénération, la question de l'installation des semis dans le sol ne se pose pas puisqu'ils bénéficient de l'enracinement de la souche mère. Parallèlement, la concurrence pour la lumière entre rejets est peut-être plus modérée, les densités initiales étant plus faibles que dans une régénération naturelle, et elle doit être un moindre moteur de croissance primaire. Ces éléments incitent donc à penser que c'est la nécessité pour les semis de développer un système racinaire qui pourrait expliquer leur comportement de croissance initial en hauteur.

1.3.1.4 Effet de sélection d'une équation de croissance sur l'estimation de l'effet de la date

En dépit de leurs différences de comportement, les équations de croissance testées dans chaque situation conduisent au fond à une estimation très semblable de l'effet de la date. La comparaison de ces estimations est indiquée sur la figure 3.22 pour le hêtre (comparaison des modèles de Chapman-Richards, de Hossfeld, et de Lundqvist-Matérn), et 5.21 pour le chêne (modèles de Lundqvist-Matérn et BP2). Face à un constat qui pourrait étonner, il faut rappeler que l'estimation de l'effet de la date résulte essentiellement de la comparaison de la part des courbes de croissance qui est commune aux deux générations, et qui est donc conditionnée par la plus jeune, alors que les équations de croissance diffèrent principalement par leur comportement asymptotique, que la partie finale des courbes de croissance des vieux peuplements sert à ajuster. Cette dernière partie n'étant pas connue pour les jeunes peuplements, il est impossible de détecter

une éventuelle interaction date - stade de développement, et l'effet de la date se transfère donc dans le modèle, à la partie finale des courbes des vieux peuplements, laquelle permet d'ajuster les paramètres de l'équation de croissance intervenant à ce stade, conditionnellement à l'effet de la date. **En reprenant le point de vue exposé en préambule, on pourrait dire que l'estimation de la tendance est relativement robuste vis à vis du choix de l'équation de croissance, mais que ce dernier mérite attention si on souhaite s'intéresser aux comportements intrinsèques de croissance** (par exemple pour établir des faisceaux de courbes de référence, ou étudier la liaison entre milieu et paramètres de croissance).

1.3.2 Effet de la date

1.3.2.1 Intervention de l'effet de la date dans le modèle de croissance

L'effet de la date intervient multiplicativement sur l'équation de croissance, en particulier sur le paramètre de fertilité qui est le paramètre libre de l'équation de croissance. Nous avons exposé dans la partie Méthodologie que c'est cette formulation multiplicative, associée à une comparaison à taille plutôt qu'à âge constant (dont le sens biologique a été discuté par ailleurs), qui permet de donner un sens immédiat à l'intensité de cet effet, et de faire l'analogie avec une contraction du temps. Au delà de cette nécessité, cette formulation mérite d'être interrogée.

On peut d'abord observer qu'elle n'est pas si éloignée d'une formulation additive vis à vis de l'effet du stade de développement. La non-linéarité des courbes de croissance reste faible, en particulier si on les restreint à la part qui sert de comparaison entre générations (voir les faisceaux de courbes, figure 3.5 et 5.3). Ceci est encore plus vrai avec la croissance radiale, dont les trajectoires sont presque rectilignes (figure 4.1). Dans ce cas, le modèle de croissance, qui s'écrit : $\Delta H = R f(H) g(t - t_0)$, avec $g(t - t_0) = 1 + d_1 (t - t_0) + \dots$ selon que l'effet est linéaire, quadratique, ... devient $\Delta H = R [f(H) + f(H) d_1 (t - t_0) + \dots] \approx R [f(H) + d'_1 (t - t_0) + \dots]$ puisque dans ce cas, la vitesse de croissance instantanée $f(H)$ est approximativement constante. Il n'en va pas de même vis à vis de l'effet de la fertilité, c'est à dire si on s'intéresse à des peuplements de fertilité distincte.

Une façon d'apprécier l'effet multiplicatif est de raisonner par exemple à partir de peuplements dont le niveau de fertilité est très différent. Dans les échantillons constitués, la variabilité du paramètre de fertilité est réelle, et peut varier du simple au double : pour le hêtre, le paramètre de fertilité varie entre 0,30 et 0,55 m/an dans le Nord-Ouest, et entre 0,25 et 0,50 m/an dans le Nord-Est, à la date de référence 1900 où il est estimé. Les conditions sont un peu moins variables pour le chêne (Perche : 0,35 - 0,49 m/an, val de Loire : 0,33 - 0,39 m/an, Allier : 0,26 - 0,43 m/an, Nord-Est : 0,30 - 0,50 m/an, à la date de référence 1915). Si on retient la situation de deux peuplements dont les niveaux de fertilité étaient de 0,3 et 0,4 m/an en 1900, auxquels s'applique une tendance de l'ordre de +50% sur le siècle, ils atteignent donc 0,45 et 0,6 m/an, soit une différence absolue de 0,15 m/an désormais. Avec une formulation multiplicative, l'écart de fertilité entre peuplements ne peut donc que s'accroître. Dès lors qu'on évoque l'intervention de facteurs environnementaux, sous-tendue par l'effet de la date, cette observation invite à la

prudence. Sans être catégorique sur la forme des réponses de la croissance des espèces aux facteurs du milieu, on s'attendrait à voir se manifester des phénomènes de saturation, voire de diminution de cette réponse (courbes à optimum) au delà de certaines valeurs de ces facteurs. Par exemple, on pourrait imaginer que des dépôts atmosphériques azotés profitent davantage aux peuplements de fertilité médiocre (au sens de la vitesse de minéralisation de la matière organique) qu'aux peuplements mieux pourvus. En pareil cas, l'écart de fertilité aurait plutôt tendance à se réduire. Tout dépend donc des facteurs du milieu à l'œuvre dans ces changements de croissance, et de la position qu'ont occupé ou qu'occupent les peuplements sur les gradients définis par ces facteurs. Comme on l'a déjà mentionné, l'examen des figures 3.13 et 3.20, sur lesquelles sont alignées les valeurs du paramètre de fertilité des deux générations de peuplements de hêtre (modèle de croissance en hauteur dominante comportant l'effet de la date) n'indiquent pas en première approximation que l'hypothèse multiplicative est infondée. Cependant, c'est curieusement dans le Nord-Est, où la tendance est la plus soutenue, que ce graphique est un peu moins convaincant : pour les peuplements aux meilleures fertilités au départ, le paramètre de fertilité de la jeune génération admet une valeur un peu inférieure.

1.3.2.2 Effet de la date et paramètre(s) de fertilité

Une hypothèse qui fonde par ailleurs l'analyse est de supposer que l'effet de la date intervient sur le paramètre de fertilité, considéré comme tel parce que la vitesse de croissance lui est à tout instant proportionnelle, et qu'il contrôle l'étagement des courbes de croissance, ce qui en fait *a priori* le seul paramètre libre. Or plusieurs écarts à cette situation ressortent des analyses rapportées.

Avec la croissance en hauteur dominante du hêtre, nous avons montré que la forme des courbes des vieux peuplements était suffisamment variable pour que l'introduction d'un effet aléatoire sur le paramètre d'asymptote soit significative. L'introduction d'une covariance avec le paramètre de fertilité en revanche, ne l'est pas, ce qui montre le relatif degré d'indépendance de ces deux variations. Qui plus est, la recherche de liaisons avec les descripteurs du milieu a suggéré un déterminisme climatique à cette variation (voir paragraphe 3.1.1 de la partie III). Dans cette situation, le paramètre d'asymptote est susceptible d'acquiescer le statut de second paramètre de fertilité. S'il est bien sous contrôle thermique (cet aspect sera discuté ultérieurement), la question de son évolution dans le temps, et de sa combinaison avec un nouvel effet de la date vient à se poser sur un plan théorique, puisqu'on a vu qu'il existait une tendance à une augmentation des températures. Un tel cas de figure, où on autoriserait l'existence de deux effets date distincts, serait illustratif d'un phénomène d'interaction entre âge des peuplements et fertilité. Tel qu'il est conçu, le plan d'échantillonnage est cependant incomplet, car rétrospectif, et rend cette recherche impossible (le paramètre d'asymptote ne serait pas estimable avec précision sur les seuls jeunes peuplements).

La seconde situation rencontrée est relative à la croissance radiale des hêtraies du Nord-Est. Nous avons observé que la forme des courbes d'accroissement diffère entre générations, avec une diminution plus précoce de la vitesse de croissance dans les vieux peuplements. La vitesse

maximale est atteinte à un niveau moyen de 12 cm de diamètre pour les vieux peuplements contre 16 cm dans la seconde (diamètre du point d'inflexion). Les pratiques sylvicoles sont cependant ici tout aussi susceptibles d'expliquer ce changement de forme que les modifications environnementales elles-mêmes (paragraphe 1.3.4.2 de la partie IV). Sans qu'on puisse apporter d'élément décisif, le fait qu'une bonne partie des hêtraies puissent être issues de la conversion des TSF n'est peut-être pas étranger à ce constat, et incite à ne pas écarter l'hypothèse sylvicole. L'état initial des peuplements convertis, à l'origine des deux générations actuelles, a pu être fort différent, et l'obtention d'une régénération complète de hêtre, variable. On pourrait ainsi se demander si l'écart d'âge entre les vieux et jeunes peuplements n'est pas en partie le reflet de la plus ou moins grande aisance de conversion des peuplements initiaux, et de la difficulté à obtenir des peuplements denses, pour les plus jeunes. Ce contexte historique incertain justifie en tout cas de ne pas spécialement chercher à interpréter ce changement de forme des courbes comme un effet des modifications environnementales.

1.3.2.3 Nature et estimation de l'effet de la date

Dans les différentes analyses, l'effet de la date a été successivement représenté par un effet linéaire ou quadratique, pour en tester la significativité, et par une fonction spline cubique, qui permet de rendre compte de fluctuations de plus haute fréquence. Cette dernière forme s'est toujours révélée plus efficace ; on a en effet constaté que l'évolution des rythmes de croissance n'est généralement pas monotone, mais est ponctuée de crises plus ou moins marquées et de périodes favorables.

Un fait très général est que la plus grande part des tendances mises en évidence sur la croissance semble attribuable à la seconde moitié de siècle (voir les ensembles de figures 3.21 et 5.18 sur la croissance en hauteur dominante, 4.8 pour la croissance radiale du hêtre), ce qui paraît toutefois moins flagrant pour la densité du bois chez le hêtre. Avant d'interpréter cette observation en termes de modifications de l'environnement, il faut rappeler que l'âge des jeunes peuplements définit un horizon temporel au delà duquel il ne subsiste que les accroissements de l'ancienne génération. A compter de cet horizon, la procédure permet encore de repérer des fluctuations pluriannuelles si l'effet date est représenté par une fonction spline (par écart à l'équation de croissance qui définit une trajectoire monotone), mais il paraît difficile qu'elle soit encore apte à détecter un phénomène tendanciel. L'âge moyen des jeunes peuplements s'étend de 64 ans pour le hêtre dans le Nord-Est à 98 ans pour le chêne dans l'Allier, et autour de 80 ans dans les autres secteurs. Les plus vieux d'entre eux approchent ou dépassent les 100 ans dans chaque secteur. La période couverte par les deux générations permet donc d'atteindre le premier quart du siècle, et un peu moins pour le hêtre dans le Nord-Est. Au delà, la tendance est implicitement absorbée dans l'effet du stade de développement. La contrainte paraît indépassable par l'approche rétrospective combinée à la méthode des couples, mais l'enjeu peut toutefois sembler limité, au sens où la tendance historique était sans doute moins forte à la période ancienne. Entre 1850 et 1925, le taux de CO₂ atmosphérique n'a augmenté que faiblement (285 à 305 ppm) et est allé depuis en s'accéléralant, les dépôts atmosphériques n'ont probablement augmenté qu'à partir de la

seconde moitié du siècle (on y reviendra plus loin). Du point de vue climatique enfin, une première augmentation des températures est intervenue entre 1900 et 1940 (Moisselin *et al.*, 2002 ; GIEC, 2001), et il est d'ailleurs possible qu'elle soit à l'origine de la période favorable souvent repérée sur les chroniques des tendances que nous avons mises en évidence, avant la crise du milieu de siècle. D'autre part, cet effet possible d'absorption de la tendance ancienne par le stade de développement ne remet nullement en cause le fait qu'une importante augmentation des rythmes de croissance est intervenue à une période plus récente. On peut même affirmer au contraire qu'au plan du constat, il renforce encore le caractère intense des modifications qui sont intervenues au cours du siècle.

1.3.2.4 Comportement de la fonction spline

Le comportement de la fonction spline cubique appelle également quelques commentaires. Son rôle est de permettre le repérage dans le temps des fluctuations pluriannuelles ou décennales qui peuvent affecter la croissance et se surimposer à la tendance de fond recherchée. La fonction étant polynomiale, il est important de souligner qu'elle joue un rôle de lissage, plutôt que de description fine de ces fluctuations.

En termes d'intensité, l'amplitude des fluctuations dépend directement de la largeur choisie pour l'inter-nœud de la fonction spline. Comme on peut le constater, les déviations observées sur les données transformées d'accroissement radial ou de densité excèdent souvent celles définies par la spline (voir figures 3.21, 4.8, 4.27 et 5.18). La réduction de l'inter-nœud ne peut que conduire à une augmentation de l'intensité des fluctuations modélisées ou à la mise en évidence de fluctuations plus discrètes (voir l'essai sur le hêtre représenté en figure 3.22). Il n'est toutefois pas souhaitable de trop le réduire, puisque le nombre de paramètres à estimer, déjà élevé, augmente en conséquence, et qu'une tendance à l'oscillation excessive de la fonction peut se manifester.

S'agissant de leur localisation dans le temps, les extrema définis par la fonction spline doivent être considérés avec précaution. Tout d'abord, la comparaison des données transformées et des ajustements de l'effet date montre que ces extrema ont tendance à se positionner préférentiellement sur les nœuds prédéfinis de la fonction spline. L'analyse de la croissance radiale des hêtraies du Nord-Est fournit un bon exemple pour constater ce comportement, puisque les accroissements sont de nature annuelle et permettent de repérer davantage de fluctuations historiques, par rapport à des accroissements pluriannuels de croissance en hauteur, et de les positionner finement dans le temps. Sur la figure 4.8, on observe ainsi qu'il n'y a pas de concordance parfaite entre les fluctuations décelables sur les données et l'effet date, par exemple pour la crise de la fin de décennie 1940 ou de celle de 1976. Les extrema de l'effet date se positionnent plutôt au voisinage des années 1930, 1945, 1960, 1990, ... qui correspondent à la localisation des nœuds de la forme de l'effet choisie dans ce cas (inter-nœud de 15 ans, date de référence 1900). Le constat peut encore être fait sur les représentations relatives à l'analyse de la croissance en hauteur dominante du chêne (figure 5.18, inter-nœud de 20 ans), où les extremums ont cette fois tendance à se manifester au voisinage des années 1920, 1940, 1960, ... Intuitivement, un tel comportement se comprend bien : la spline cubique est composée d'un polynôme de degré

3, défini sur toute la largeur de l'intervalle de temps couvert par les accroissements, auquel viennent s'ajouter des monômes de degré 3 à compter de chaque nœud, qui offrent tout autant de possibilités d'inverser le sens de variation de l'effet de la date.

Un comportement de type polynomial ne correspond probablement pas à la véritable nature de ces oscillations, dont l'origine climatique constatée renvoie à l'effet d'années ou de successions d'années favorables ou défavorables. Si des variations graduelles à l'échelle de quelques années sont possibles, il est probable qu'elles ont plus couramment un caractère soudain, spécialement dans le cas des années difficiles, dont l'effet sur la croissance peut être prolongé, et le retour au niveau de croissance antérieur, au contraire progressif. Dans ce cas, l'allure de l'effet des crises climatiques est probablement très asymétrique. La fonction utilisée ne permettant pas de rendre compte de tels phénomènes de sauts, la position des minima est sujette à un biais. De plus, la technique de l'analyse de tige fait que le positionnement des découpes est indépendant des fluctuations historiques. Comme leur espacement est relativement constant le long de la tige, la période de croissance couverte entre deux découpes est d'autant plus longue que les conditions sont défavorables. La précision de localisation de la crise est donc directement conditionnée par le nombre d'accroissements disponibles, et la régularité de leur répartition avec la date. De ce point de vue, il est important que le nombre de couples échantillonnés ne soit pas trop faible.

Un problème similaire peut se poser à la période la plus récente. Les derniers accroissements s'arrêtant à la date d'abattage, ils sont donc nécessairement synchrones entre peuplements, en tout cas beaucoup plus qu'à tout autre époque. La façon dont les analyses de tiges ont été réalisées (segments de longueur constante) fait que la période couverte par ces accroissements est plus élevée encore pour les vieux peuplements. Ce chevauchement limité entre les derniers accroissements rend nécessairement imprécise la localisation des crises climatiques intervenues très récemment (sur le hêtre la crise de la décennie 1990 est visible). A cet égard, le fait que les peuplements d'un secteur donné n'aient pas tous été échantillonnés à la même date (cas du chêne et du hêtre dans le Nord-Ouest) conduit à une désynchronisation partielle des accroissements qui constitue un avantage. Ce même phénomène peut aussi expliquer que la jeune génération, dont les accroissements sont plus courts, peut sembler plus affectée par la période récente (voir le cas du hêtre, figure 3.21).

Ces éléments suggèrent une amélioration possible du protocole adopté pour la réalisation des analyses de tiges, à relativement peu de frais. Etant donné le ralentissement de la croissance en hauteur avec le temps, il faudrait, au moins pour les vieux peuplements, échantillonner la tige à intervalles de hauteur plus rapprochés à partir d'un certain niveau, par exemple dans le houppier, où la taille des rondelles est beaucoup plus modérée, et n'induirait pas spécialement une forte charge supplémentaire. A la rigueur, on pourrait même imaginer que les références de croissance en hauteur déjà établies pour l'essence considérée servent de guide pour établir un protocole permettant d'échantillonner à écart de temps constant plutôt qu'à taille constante.

Enfin, il faut signaler que la fonction spline est libre à ses deux extrémités, autorisant une oscillation excessive. Si son comportement aux dates anciennes importe relativement peu en termes d'interprétation, c'est moins le cas pour la période récente. **Un tel type de fonction est**

donc utile pour formuler une description historique des comportements de croissance/densité allant au delà de la tendance monotone, mais il n'est pas souhaitable de se livrer pour autant à une interprétation trop à la lettre de ses comportements. Ils constituent autant de raisons de se doter simultanément d'une information de nature climatique, qui permet à la fois de confirmer la plausibilité des événements non tendanciels, et de fournir une datation plus précise de leur occurrence.

2 Comportements de croissance en hauteur dominante des essences

2.1 Croissance du hêtre

2.1.1 Allures de croissance, variabilité régionale

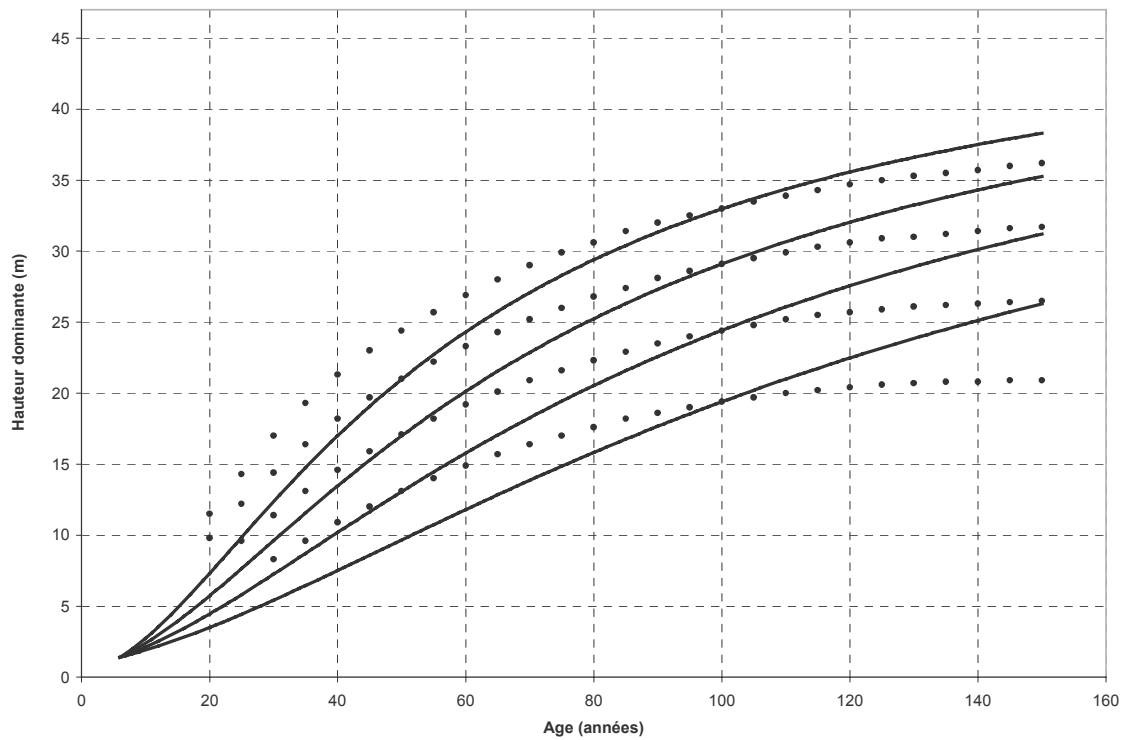
Les vieux peuplements de hêtre étudiés dans le présent travail ont été initialement échantillonnés en vue d'établir une référence pour la croissance en hauteur dominante dans le nord du pays, qui n'existait pas jusqu'alors. Auparavant, les travaux de Le Goff (1974), cité par Le Goff (1981) avaient opéré un rapprochement entre les trajectoires de croissance en hauteur dominante des placettes permanentes du réseau hêtre et les systèmes de référence allemand et anglais, selon une logique géographique. Comme préconisé dans les « Tables de production pour les forêts françaises » (Vannière, 1984), les courbes établies par Schober (1972 pour la première édition) pour le Nord-Ouest de l'Allemagne, et par Hamilton-Christie (1971), pour la Grande-Bretagne, ont depuis été respectivement utilisées dans les secteurs Nord-Est et Nord-Ouest du pays.

Le présent travail a permis de confirmer qu'il existait effectivement une différence dans la forme des courbes entre secteurs, avec une allure plus tendue dans le Nord-Est. **De plus, l'analyse de la variabilité du paramètre d'asymptote du modèle de croissance (paragraphe 3.1.1 de la partie III) suggère que le phénomène a un caractère graduel sur la zone géographique échantillonnée.**

Afin d'apprécier le degré de proximité des courbes issues des modèles que nous avons ajustés avec celles des références existantes, nous les avons superposées sur la figure 6.1. Les faisceaux proposés sont issus des modèles ajustés sur les échantillons élargis de chaque secteur et comportant par ailleurs l'effet de la date estimé pour chacun d'eux (tableau 3.17). La tendance mise en évidence est donc éliminée des courbes représentées. Tandis qu'on observe une concordance correcte entre les courbes Schober et celles du Nord-Est, la divergence entre les courbes Hamilton-Christie et les courbes du Nord-Ouest est sensible : à partir de 100 ans, la croissance en hauteur est étonnamment faible sur les courbes anglaises, alors que les peuplements peuvent encore gagner de l'ordre de 5 à 7 m jusqu'à 150 ans, malgré la déduction de la tendance à long-terme. Avant d'attribuer ces différences à une variation régionale, qui serait plausible, il faut peut-être y voir un effet de la nature des données utilisées pour la construction de ces courbes. Les tables de production Hamilton-Christie ont été élaborées à partir de 122 placettes, dont seulement 17 sont permanentes (Vannière, 1984), c'est à dire à partir de données essentiellement transversales qui peuvent être affectées par un biais de fertilité (les placettes d'âges les plus élevés sont moins fertiles), avec pour conséquence un plafonnement exagéré du faisceau de courbes. Les tables de production Schober ont quant à elles été conçues à partir d'un matériel beaucoup plus consistant, fondé sur une centaine d'années de suivi de 261 placettes d'expérience (Le Goff, 1981).

Sur la figure 6.2, on a maintenant représenté les trajectoires de la production totale en volume en fonction de la hauteur dominante issues des tables de production Schober et Hamilton-Christie, pour les différentes classes de fertilité disponibles.

a- secteur atlantique / référence anglaise (en pointillés)



b- secteur Nord-Est / référence allemande (en pointillés)

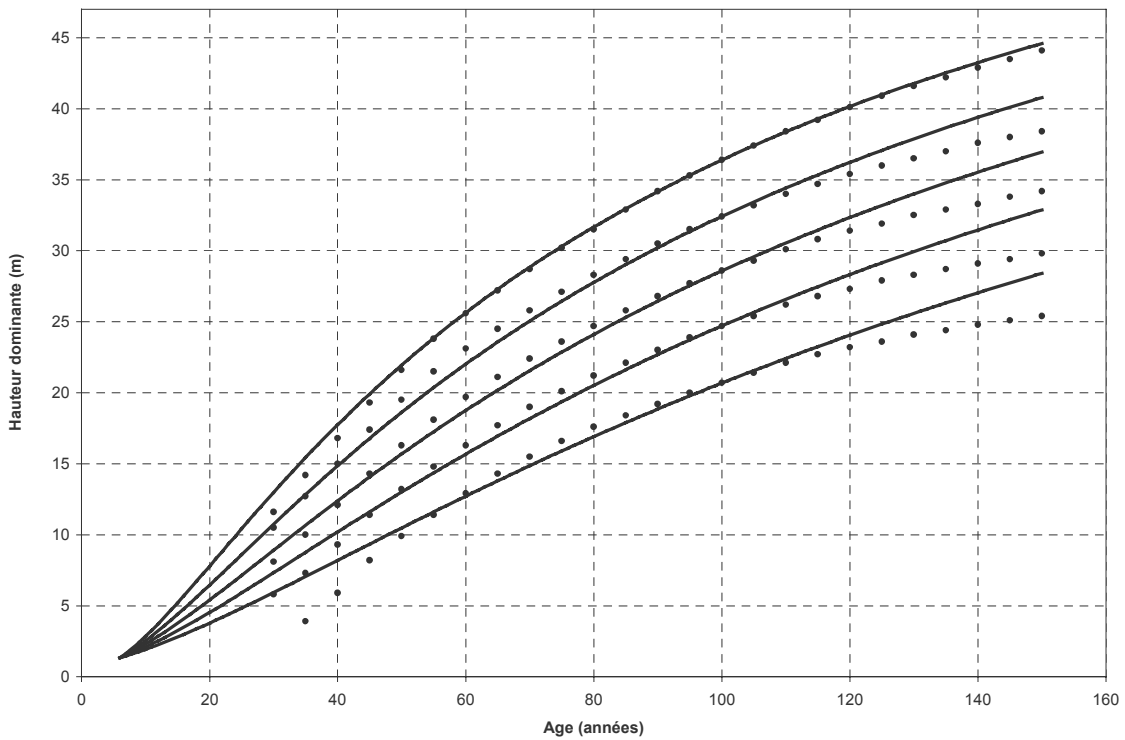


Figure 6.1 Comparaison des courbes de croissance en hauteur dominante ajustées pour le hêtre dans les secteurs atlantique et Nord-Est avec les références anglaise (Hamilton-Christie) et allemande (Schober).

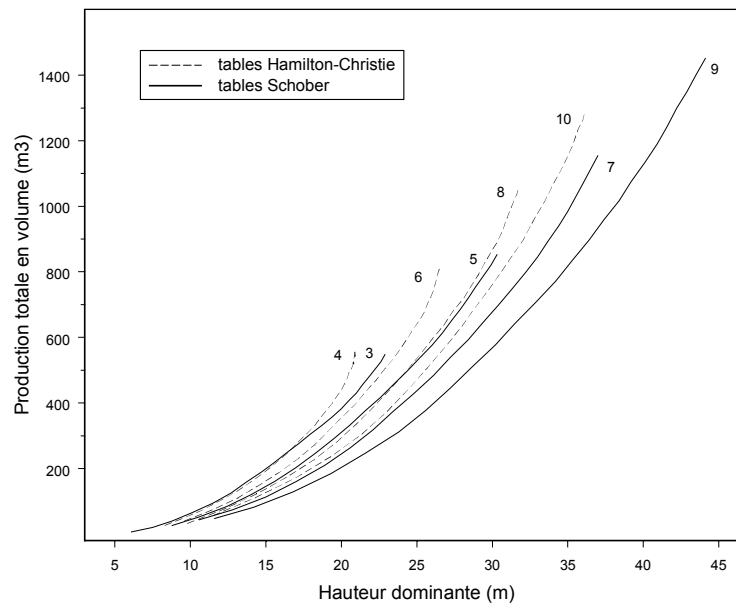


Figure 6.2 Production totale en volume en fonction de la hauteur dominante pour les différentes classes de fertilité des tables de production Schober et Hamilton-Christie (d'après Vannière, 1984).

Les chiffres indiqués correspondent à l'accroissement moyen annuel à 100 ans, en m^3/ha . Les trajectoires sont représentées pour un âge du peuplement de 150 ans.

Cette représentation permet d'observer qu'à hauteur dominante identique, les productions totales en volume prévues par la table de production Hamilton-Christie sont supérieures à celles de la table Schober. Ce constat et celui d'une différence de forme des courbes de croissance en hauteur dominante semblent donc compatibles, à condition de supposer que les causes qui sont à l'origine de la variation de croissance en hauteur sont sans trop de conséquences sur la croissance radiale, donc sur la production totale en volume.

Le phénomène de variation dans l'espace des allures de croissance en hauteur du hêtre a en réalité été observé pour d'autres essences en Europe, par exemple l'épicéa (voir Pardé et Bouchon, 1988) et d'autres essences résineuses (travaux de Christie et Lines, 1975, cités par Le Goff, 1981). Concernant le hêtre, la portée du phénomène ne semble pas se confirmer à une plus large échelle géographique. Par exemple, une comparaison des courbes de croissance en hauteur moyenne du peuplement issues des tables de production roumaines et allemandes (tables Schober) a été effectuée par Garbaye *et al.* (1976). Si elle révèle que la croissance initiale des hêtraies roumaines est supérieure dans le jeune âge, les courbes plafonnent ensuite beaucoup plus rapidement, et tout en restant dans les gammes de hauteur des courbes allemandes (à 120 ans), elles ont une allure qui rappelle plutôt celle des courbes anglaises. Les trajectoires de production totale en fonction de la hauteur dominante sont de plus au delà de celles de la table Schober. Le faisceau de référence pour la croissance en hauteur moyenne issu des tables Tchèques (Salek, 1990) indique également une tendance à un plafonnement précoce. Ces éléments sont toutefois à prendre avec prudence

dans la mesure où on ignore la nature des données, longitudinales ou issues de placettes temporaires, qui ont été utilisées pour établir ces références.

Si tant est que le climat soit en cause, l'origine précise de ces variations fait cependant question. D'après les travaux de synthèse cités par Pardé et Bouchon, la relation production totale - hauteur dominante serait structurée selon les deux gradients climatiques Ouest-Est (gradient de continentalité) et Nord-Sud. Une hypothèse citée par ces auteurs est de supposer que les climats océaniques, à saison de végétation plus longue, avantageraient la croissance radiale, qui peut avoir lieu sur toute sa durée, alors que la croissance en hauteur se produit généralement dans les premiers mois de cette période. Si cette hypothèse est plausible, elle ne peut être une explication suffisante, puisqu'on a vu que même la croissance en hauteur dominante diffère, et qu'elle est au désavantage du secteur à influence océanique (ce que ne font pas remarquer les auteurs cités).

2.1.1.1 Hypothèse climatique et physiologique de la variation de forme des courbes de croissance

Au sujet de la croissance en hauteur, Le Goff (1981) cite l'hypothèse d'un effet défavorable des vents, qui serait supérieur en milieu océanique, et qui paraît là encore plausible. Il reste difficile de tester cette hypothèse, du fait du défaut de données. Il n'existe pas par exemple de modèle spatialisé des normales du régime des vents comme c'est le cas pour les températures et les précipitations (modèle climatique AURELHY, Météo-France).

Dans l'analyse des relations entre paramètres de croissance et descripteurs du milieu, nous avons observé une liaison négative prononcée entre les températures maximales automnales et hivernales et le paramètre d'asymptote (la meilleure régression est obtenue avec la somme des températures maximales de novembre à février, voir paragraphe 3.1.1 de la partie III et figure 3.25). Une liaison positive moins intense est également apparue avec les précipitations et ETP estivales, qui sont par ailleurs corrélées aux températures hivernales. La liaison négative observée avec les températures hivernales a pu être confirmée par la suite à une plus large échelle par les travaux de Seynave *et al.* (2006), qui visaient à élaborer un modèle prédictif de l'indice de fertilité (hauteur dominante à 100 ans) des hêtraies régulières en France à partir des facteurs écologiques. L'étude s'est fondée sur plus de 800 placettes de l'Inventaire Forestier National (IFN) situées dans la zone de production de l'essence. Par une approche de régression linéaire multiple, il a pu être mis en évidence un effet négatif des températures moyennes de janvier (normales climatiques) sur l'indice de fertilité. Avec l'effet positif des températures de printemps, ces effets thermiques sont la première cause d'explication de la variation de l'indice de fertilité. Il n'a en revanche pas été observé d'effet des précipitations estivales. Un effet des températures de juillet existe, mais il est négatif. **Les influences estivales secondaires que nous avons détectées ne sont donc pas confirmées par cette étude.**

On peut alors chercher à préciser l'interprétation d'un effet négatif des températures maximales hivernales, c'est à dire des hivers doux. Un premier élément consisterait à faire observer qu'un résultat de sens contraire aurait pu être attendu (Améglío, *comm. pers.*). Une plus forte occurrence des épisodes de gel/dégel, qu'on attendrait donc dans le Nord-Est, favorise en effet le

phénomène d'embolie hivernale du système vasculaire (formation de bulles d'air au moment du gel de la sève, suivi d'un phénomène de cavitation au dégel, voir par exemple les synthèses de Hacke et Sperry, 2001 ; Cruziat *et al.*, 2002) et conduit à une diminution de sa capacité fonctionnelle au commencement de la saison de végétation précédente. Des mécanismes de restauration de la conductivité du xylème existent cependant. Chez le hêtre, il a été montré que la conductance hydraulique était restaurée de deux façons : une remise en pression de la sève qui survient avant le débourrement, et qui serait générée par un flux actif de sucre dans les vaisseaux embolisés suivi d'un ajustement hydrostatique, et un accroissement de conductivité hydraulique postérieur au débourrement, du fait de la formation de nouveaux vaisseaux (Cochard *et al.*, 2001). Il faudrait donc admettre que le phénomène d'embolie hivernale ne se pose pas spécialement pour les peuplements de notre échantillon.

Nous avons par ailleurs indiqué que l'effet observé suggérait un besoin en froid qui oriente vers des phénomènes de levée de dormance, donc de précocité du débourrement. Les expériences réalisées sur de jeunes plants de hêtre par Falussi et Calamassi (1990, 1996) montrent que le débourrement intervient plus tôt chez les plants exposés à un froid prolongé, et que la croissance totale en hauteur de l'année suivant cette exposition est de plus supérieure. Par ailleurs, l'exposition au froid favorise une croissance acrotone plutôt que basitone (croissance du rameau apical plutôt que des rameaux latéraux). Une hypothèse explicative complémentaire tient à ce que le phénomène de dormance se cantonne aux bourgeons, mais les autres compartiments (branches, tronc, racines) entretiennent une activité métabolique hivernale, qu'une privation de froid pourrait conduire à épuiser hâtivement les réserves glucidiques (Améglio, *comm. pers.*). Sur le hêtre, il a été de fait constaté que la respiration de maintenance de tiges adultes à la saison de repos pouvait représenter une part conséquente de la respiration totale annuelle (Damesin, 2003). Des expériences de privation de froid hivernal ont été réalisées sur des noyers croissant en verger (Améglio *et al.*, 2000). Elles conduisent à observer un débourrement fortement retardé et erratique. En parallèle, deux phénomènes ont été mis en évidence : un mouvement bidirectionnel de sucres, au bilan nul, entre les vaisseaux conducteurs et cellules associées, et une activité racinaire conduisant à une mise en pression de la sève sans utilité apparente. Ces deux cycles « futiles », fondés sur des transports actifs, sont coûteux en énergie. Ils entraîneraient une consommation de réserves glucidiques qui ne serait plus disponible au moment du débourrement, et se comporteraient de plus en puits compétiteurs des bourgeons pour les glucides.

Un tel effet négatif du manque de froid hivernal sur le niveau des réserves et le débourrement, s'il venait à être confirmé avec certain degré de généralité au sein des essences ligneuses, expliquerait peut-être le caractère tout aussi général de la variabilité de forme des courbes de croissance observée sur un gradient de continentalité en Europe. Par ailleurs, il serait illustratif des conséquences négatives que pourrait aussi avoir un réchauffement climatique sur la croissance, dont il est établi qu'il a jusqu'alors davantage affecté les températures minimales en France (Moisselin *et al.*, 2002). La mise en parallèle avec l'allongement de la durée de végétation, souvent avancé comme un effet favorable du réchauffement, suggère donc qu'il faut s'attendre à des conséquences antagonistes de ce phénomène sur la croissance.

2.1.1.2 Hypothèse génétique

Face à un tel phénomène, on doit également s'interroger sur la possibilité d'une différenciation génétique entre populations échantillonnées, qui se pose plus généralement dès lors qu'on considère un essence à une échelle géographique relativement large. Les analyses menées à partir de pollens fossiles ont permis d'établir que le hêtre avait occupé deux refuges principaux en Europe pendant la dernière période glaciaire, situés en Calabre et dans les Carpathes (Huntley et Burks, 1983, cités par Demesure *et al.*, 1996). La recolonisation du hêtre se serait essentiellement effectuée à partir du refuge des Carpathes, c'est à dire dans une direction telle qu'elle n'interdirait pas *a priori* un phénomène de différenciation génétique progressive des populations le long d'un gradient de continentalité (écocline), sur lequel se positionnent les peuplements de notre échantillon. L'étude de marqueurs allozymiques a cependant montré que les populations de hêtre étaient généralement peu différenciées sur le continent (par exemple Comps *et al.*, 1987 ; Comps *et al.*, 1991). Plus récemment, l'analyse de la variabilité de l'ADN chloroplastique (voir Watson et Crick, 1953, pour la structure de la molécule) a confirmé son uniformité dans les populations du Nord de l'Europe (un seul variant chloroplastique, ou haplotype, est observé sur une zone comprenant France, Belgique, Pays-bas, Allemagne et Europe centrale), tandis que des populations plus spécifiques s'individualisent en Europe du sud, sur l'ère géographique des refuges glaciaires (Demesure *et al.*, 1996). Une perte progressive de diversité allélique, typique des effets de fondation génétique qui font suite à des goulots démographiques, est également observée dans la direction de recolonisation post-glaciaire (Comps *et al.*, 2001).

Les tests de comparaison de provenances de hêtre, installés en France à partir de 1976 (Teissier du Cros, 1977) apportent également un ensemble d'éléments relatifs à la variabilité des caractères adaptatifs, en particulier à la croissance et au débourrement. Ils ont permis de vérifier le fort contrôle génétique traditionnellement observé sur la date de débourrement, mais il apparaît cependant que ce caractère est indépendant de la croissance en hauteur (Teissier du Cros et Thiébaud, 1988). Une comparaison de la hauteur totale atteinte au terme de 15 ans de croissance par des provenances françaises et européennes (Pays-Bas, Belgique et Roumanie) a été réalisée à partir des tests installés dans le Nord-Ouest du pays (massifs de Lyons et de Retz, présents dans l'échantillon). Elle a permis d'observer que les premiers rangs étaient très largement occupés par les provenances mêmes du Nord-Ouest dans les deux dispositifs, tandis que celles d'un grand quart Nord-Est du pays occupaient des positions plus secondaires (Vernier et Teissier du Cros, 1996). L'hypothèse d'un contrôle génétique des comportements de croissance observés conduirait à attendre une hiérarchie contraire. Ces observations sont cependant effectuées à un stade juvénile. De même, l'observation du comportement de ces provenances dans un test réciproque installé dans le Nord-Est fait encore défaut (un test similaire à ceux du Nord-Ouest a été installé en 1997 en forêt de Haye, Teissier du Cros, *comm. pers.*).

Bien que l'hypothèse d'une origine génétique aux variations de croissance observées ne puisse être totalement écartée, son examen n'apporte pas d'indice notable.

2.1.2 Relation entre croissance en hauteur dominante et facteurs du milieu

Dans ce type d'approche, les paramètres de fertilité (R) et d'asymptote (K) du modèle de croissance tiennent naturellement lieu de résumé de la croissance, dont le déterminisme climatique a déjà été partiellement abordé. Trois influences au total ont pu être identifiées (voir tableau de synthèse 3.38) : un effet positif de la nutrition azotée, particulièrement net sur le paramètre R dans le Nord-Ouest, et dont on détecte également l'influence sur le paramètre d'asymptote – mais dont l'intensité ou la portée ne peuvent être confirmées du fait du faible nombre d'observations disponibles – un effet négatif des températures maximales de la période de repos observé sur les deux paramètres, et un effet moins intense de la disponibilité estivale en eau, souvent décrit par les précipitations, dans le Nord-Ouest pour le paramètre R, et sur l'ensemble de l'échantillon pour le paramètre K.

Peu d'études ont examiné le déterminisme écologique de la croissance du hêtre, notamment en hauteur, mais on dispose avec celle déjà mentionnée de Seynave *et al.* (2006), d'une référence s'appliquant à l'échelle du territoire. Les effets positifs de la nutrition azotée et minérale (pH et C/N), y compris en milieu calcaire, du bilan hydrique (profondeur du sol), et négatif des températures hivernales (température moyenne de janvier) sont confirmés par cette analyse, avec cependant des nuances, puisque les précipitations ou les bilans hydriques climatiques des mois estivaux ne ressortent pas, et l'effet négatif de la chaleur hivernale n'intervient que par la température de janvier. En outre, une influence positive des températures de début de saison de végétation apparaît également (mois de mai). Ce dernier effet n'est pas apparu avec les paramètres du modèle de croissance. En revanche, un effet positif des températures minimales moyennes annuelles extrêmes a été mis en évidence avec les données climatiques longitudinales (modélisation des résidus du modèle de croissance). Un effet négatif des températures estivales (juillet) est enfin observé par Seynave *et al.*, et est une deuxième raison, avec l'effet de la douceur hivernale, d'expliquer l'effet négatif des températures maximales moyennes annuelles également perçu dans l'analyse historique de la croissance. A une échelle plus restreinte, on mentionnera également les résultats obtenus par Badeau (1995) et Duquesnay (1998) sur la croissance en hauteur dominante du hêtre (via un indice de fertilité) dans le Nord-Est du pays. Ces travaux confirment également l'influence positive de la richesse trophique et du bilan hydrique sur la croissance (indices F et N de Ellenberg). En revanche, aucun effet climatique n'est identifié, ce qui n'est pas illogique étant donné l'échelle à laquelle ils s'appliquent.

Déterminisme de la croissance du hêtre et perspectives de modélisation

Comme nous l'avions annoncé dans la partie Méthodologie, l'analyse de la relation entre croissance et facteurs du milieu s'est voulue exploratoire, et comporte de fait certaines lacunes. L'échantillon Nord-Est n'a pas fait l'objet de relevés phytoécologiques ni d'analyses de sol, ce qui empêche de préciser par exemple l'influence nutritionnelle qui se dessine dans le Nord-Ouest sur le paramètre d'asymptote, et vaut aussi pour le paramètre de fertilité. Cette absence de caractérisation écologique concerne également les vieux peuplements non appariés qui existent dans chacun de ces secteurs. Il en va de même dans un troisième secteur où ont été réalisées des

analyses de tiges dans des vieux peuplements (hêtraies de Bourgogne et Franche-Comté), qui n'a pas été étudié dans le présent travail. On dispose donc d'un matériel dendrométrique abondant, et insuffisamment valorisé du point de vue de l'analyse des relations croissance-milieu. Le fait de disposer de données longitudinales autorise la détection de comportements plus riches, en termes d'influences du milieu, que la considération d'un résumé unique de la croissance comme l'indice de fertilité. On peut en effet essayer de dissocier s'il y a lieu des effets affectant la croissance au stade juvénile (paramètre R) et adulte (paramètre K).

Une généralisation de la démarche aux trois secteurs permettrait d'une part de préciser davantage l'organisation de la variabilité des courbes de croissance, et d'autre part d'identifier des influences climatiques et trophiques suffisamment générales pour en rendre compte. Il serait alors possible d'envisager un modèle unique pour le hêtre en France, faisant intervenir l'effet des descripteurs du milieu sur les paramètres, et qui pourrait être avantageusement introduit dans les simulateurs de croissance.

2.2 Croissance du chêne sessile

2.2.1 Allures de croissance

Comme dans le cas du hêtre, les échantillons de vieux peuplements de chêne ont été constitués dans l'objectif d'établir une référence pour la croissance en hauteur dominante de cette essence en France, dans un contexte où on ne disposait que de la table de Pardé (*in* Vannière, 1984), applicable à l'Ouest et au Centre du pays, et avec une classe de fertilité unique. De plus, on pouvait faire le même constat d'une variabilité de la forme des courbes de croissance à large échelle, les courbes de référence anglaises montrant un fléchissement plus prononcé que leurs homologues allemandes, dont la courbe de Pardé se rapproche fortement. Le constat est illustré par la superposition de ces différentes références sur la figure 6.3 ci-dessous. Comme on ne disposait pas de la référence établie par Zimmerle dans le Baden-Würtemberg (1930, cité par Duplat et Tran-Ha, 1997), nous avons considéré celle établie par Jüttner pour la Prusse et la Basse-Saxe (Schober, 1975). Pour le Royaume-Uni, il s'agit de la référence élaborée par Hamilton et Christie (Forestry Commission, 1971). La régionalisation de l'échantillonnage avait donc aussi pour objectif de vérifier l'existence d'un éventuel gradient de forme entre les références citées (Duplat et Tran-Ha, 1997).

Nous avons observé qu'il existait effectivement une variabilité de la forme des courbes entre régions (voir figure 5.3 et étapes de la modélisation de la croissance), dont la structuration s'écarte cependant du schéma évoqué, et vient aussi en contradiction de l'hypothèse discutée pour interpréter l'effet thermique perçu chez le hêtre : les courbes du Nord-Est fléchissent plus que partout ailleurs, et c'est sous le climat le plus doux (val de Loire) qu'on a observé les courbes les plus tendues. L'analyse historique menée pour cette essence et l'analyse simultanée des accroissements en hauteur et en rayon (analyse du facteur d'élancement au paragraphe 2.4 de la partie V et trajectoires de croissance dans le plan rayon-hauteur au paragraphe 6.1.2), apportent des indices selon lesquels les trajectoires de croissance en hauteur dominante d'une partie des

vieux peuplements auraient pu être infléchies par des conditions de faible densité liées à leur origine historique, à l'exception sans doute du val de Loire. Dans le Nord-Est, la difficulté de la conversion des TSF à réserve de chêne, doublée d'un effet possible de la gestion menée par le service forestier allemand, pourraient peut-être expliquer le fort plafonnement des courbes. A l'inverse, c'est peut-être une tradition plus ancienne de conduite en futaie, régénérée assez aisément en raison du climat, qui fait du val de Loire le secteur aux courbes les plus tendues.

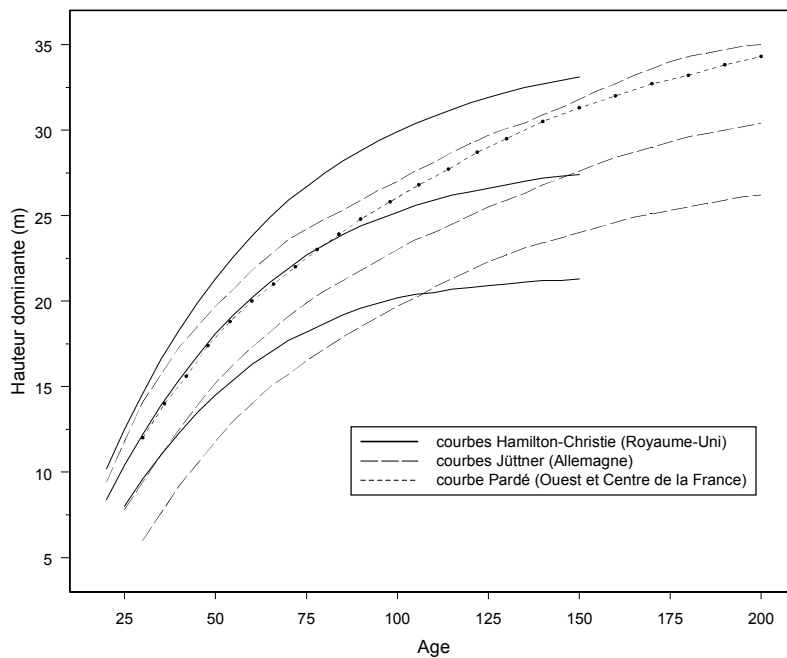


Figure 6.3 Comparaison des courbes de croissance en hauteur dominante du chêne d'après les références anglo-saxonnes, allemandes et françaises (voir texte).

Dans le cas de la référence allemande (courbes Jüttner), la hauteur dominante n'est pas définie comme celle des 100 plus gros arbres à l'hectare, mais correspond à la hauteur de Weise, définie comme la hauteur moyenne des 20% de tiges les plus hautes.

Pour autant, l'hypothèse sylvicole n'est pas entièrement satisfaisante. En France, la modélisation de la croissance en hauteur dominante du chêne a également été abordée à partir des données d'inventaires des placettes permanentes (Dhôte et Hervé, 2000). Ces placettes se situent dans 4 massifs, chacun situé dans un des secteurs échantillonnés (Bellême (Perche), Blois (val de Loire), Tronçais (Allier), Champenoux (Lorraine-Alsace)), avec une gamme d'âge allant de 30 à 230 ans. Leur installation s'est effectuée entre 1925 et 1934, si bien qu'elles offrent la garantie d'une constance des conditions sylvicoles depuis 70 ans, en plus d'avoir été très probablement choisies pour leur représentativité du modèle de la futaie régulière. L'indice de densité relative des peuplements ne descend jamais en dessous de 0,5. Or les auteurs ont détecté une différence dans la forme des courbes, et qui recoupe les observations déjà réalisées avec les données rétrospectives : par comparaison aux situations voisines de Tronçais et Champenoux, les courbes sont plus tendues à Blois, et moins à Bellême. On peut objecter que la modélisation ne tient pas

compte d'un effet de la date. Mais les tendances qui ont été mises en évidence dans le présent travail ne semblent pas tout expliquer (cas des échantillons val de Loire et Allier où la tendance est semblable en intensité).

2.2.1.1 Comparaison de la croissance des jeunes peuplements à la référence établie par Duplat et Tran-Ha (1997).

Les conditions historiques évoquées, doublées d'une évolution d'origine environnementale de la croissance, amènent à s'interroger sur la représentativité de la référence de croissance établie par Duplat et Tran-Ha (1997) à partir des seuls vieux peuplements de chêne, et à la confronter aux trajectoires des jeunes peuplements. Ces auteurs ont conclu leur étude par la proposition de deux références de croissance variant par leur degré de finesse : l'une, constituée par un faisceau de courbes unique, ayant vocation à s'appliquer à l'ensemble de la ressource, la seconde, fondée sur deux faisceaux, opérant une distinction entre le val de Loire où les courbes sont plus tendues, et les autres secteurs. Nous considérons donc le faisceau qui s'applique au val de Loire, en supposant qu'il est le plus susceptible de représenter la croissance du chêne en futaie issue de régénération. La superposition des jeunes peuplements à ce faisceau est représentée sur la figure 6.4. La gamme de valeurs du paramètre de fertilité de l'équation définissant le faisceau a été choisie de façon à couvrir l'ensemble des trajectoires des jeunes peuplements, et équivaut à un indice de fertilité à 100 ans variant entre 17 et 40 m. Il excède donc largement le seuil de 30 m à 100 ans qui permettait de couvrir les trajectoires des seuls vieux peuplements (Duplat et Tran-Ha).

L'examen de la figure permet naturellement de constater la tendance assez générale qu'ont les trajectoires à s'écarter des courbes de référence, et qui renvoie à l'augmentation constatée de la vitesse de croissance. C'est dans le Perche qu'elles en sont les plus proches, mis à part à la période récente où ces courbes ont tendance à se relever. Malgré cet écart, les trajectoires ne sont dans leur ensemble pas si éloignées du faisceau, et n'en constituent donc pas une contradiction forte. A part dans le val de Loire où le démarrage des courbes paraît peut-être un peu plus lent, cette représentation offre à nouveau l'occasion de constater qu'il ne se dessine pas, au stade atteint jusqu'à présent par les jeunes peuplements, de différence de forme des courbes entre peuplements (voir paragraphe 5.1 de la partie relative au chêne). Les trajectoires des peuplements les plus âgés sont toujours très tendues. Enfin les niveaux de fertilité rencontrés diffèrent d'un secteur à l'autre. En Lorraine-Alsace, ils apparaissent nettement supérieurs à ceux des autres régions, le Perche étant intermédiaire entre ce secteur et le val de Loire et l'Allier, qui sont de ce point de vue fort proches. Selon nous, les forts niveaux de fertilité rencontrés dans le Nord-Est sont une confirmation du fait que l'évolution de la productivité y a bien été plus marquée qu'ailleurs. On pourrait objecter que les niveaux trophiques rencontrés dans la région y sont également meilleurs (pH, rapports C/N et S/T, voir tableau 5.6) ; ce dernier constat et celui d'une évolution différentielle de la vitesse de croissance sont peut-être précisément liés, comme on le verra plus loin.

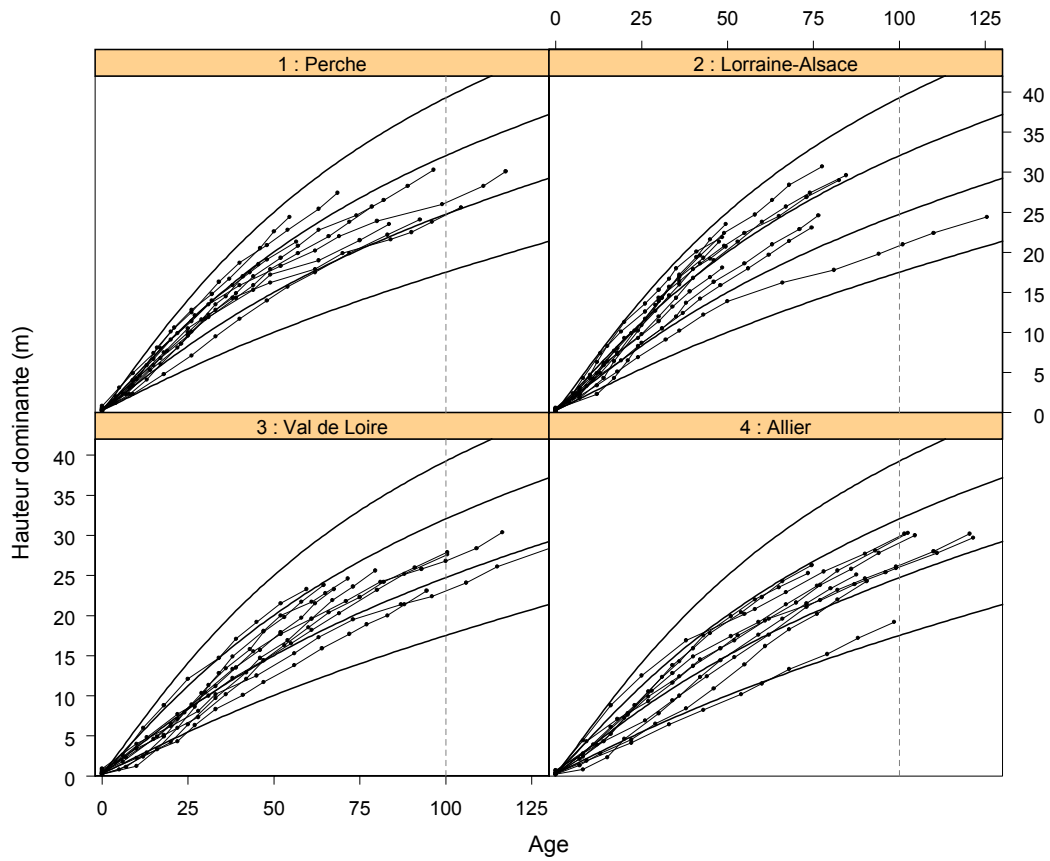


Figure 6.4 Courbes de croissance en hauteur dominante des jeunes peuplements de l'échantillon chêne superposées au faisceau de référence établi pour la région de la Loire (Duplat et Tran-Ha, 1997).

2.2.1.2 Une variabilité interrégionale encore incertaine et des déterminants possibles

Concernant cet aspect des allures de croissance, la dimension historique de l'origine des peuplements jette le trouble sur les comportements aujourd'hui observés à maturité, et les peuplements dont l'origine est plus certaine sont peut-être encore trop jeunes pour conclure à l'uniformité ou à une disparité régionale des comportements.

S'agissant du rôle possible du climat, nous avons fait remarquer l'organisation de la forme des courbes selon un gradient thermique (paragraphe 2.1 de la partie V), et proposé l'hypothèse qu'il aurait pu, au moins pour les vieux peuplements, jouer indirectement sur la facilité de régénération, et avec elle la densité des peuplements recépés ou issus de taillis (paragraphe 2.3.3). Mais un effet direct n'est pas impossible ; la construction d'un modèle explicatif des variations du paramètre de fertilité des seuls jeunes peuplements par les facteurs du milieu (paragraphe 5.1) a fait ressortir un effet positif des températures minimales, excepté dans le val de Loire où elles ne sont peut-être pas limitantes. Dans les deux secteurs les plus continentaux (Allier, Lorraine-Alsace), l'effet concerne la plupart des mois de l'année. **Ce constat, qui n'est pas apparu sur le hêtre, suggère qu'un des traits écologiques de l'essence est de préférer les climats plus doux.** C'est d'ailleurs une des raisons (parmi tant d'autres) qui pourrait expliquer la différence d'aire de répartition de ces deux essences en France (voir cartes 2.2 et 2.3, partie Méthodologie). A l'inverse, **l'hypothèse d'un besoin de froid à la saison de repos, si elle est pour le moment invalidée au strict plan de la morphologie des courbes, ressort aussi comme un des déterminants du paramètre de fertilité** (voir tableaux 5.19 et 5.20). La différence de forme entre les courbes des faisceaux Hamilton-Christie et Jüttner va aussi dans ce sens.

2.2.1.3 Structuration génétique des populations de chêne

Comme on l'a fait pour le hêtre, il faut enfin s'interroger sur une différenciation génétique possible entre populations. Concernant cet aspect, on peut s'appuyer sur les importants travaux de cartographie de la diversité génétique des chênes, réalisés récemment en Europe à partir d'analyses de la variabilité de l'ADN chloroplastique (numéro spécial de *Forest Ecology & Management*, Kremer, 2002a ; synthèse dans Kremer *et al.*, 2002c). Les 2600 massifs échantillonnés sur le continent ont permis d'identifier une quarantaine de variants chloroplastiques, caractérisés par une forte structuration géographique, indépendante de l'espèce considérée, et qui ont été regroupés selon 6 lignées phylogéographiques principales (Petit *et al.*, 2002a). L'ADN chloroplastique n'étant transmis que par hérédité maternelle, il est dispersé par la graine, et témoigne donc des voies de recolonisation post-glaciaires. Combinée à des analyses de pollens fossiles, l'organisation spatiale de sa variation a permis de confirmer les trois refuges occupés par les chênes à la période glaciaire (Balkans, péninsules Italienne et Ibérique), et de reconstituer les trajectoires de recolonisation du continent (Petit *et al.*, 2002b). Il apparaît que les chênaies occupant la moitié Nord du territoire français appartiennent à deux lignées phylogéographiques différentes : à l'ouest d'une ligne Toulouse-Strasbourg, elles sont principalement issues des refuges ibériques occidentaux, tandis que les autres populations proviennent très probablement des refuges balkanique et italien (Petit *et al.*, 2002c). Le Nord-Est

du pays est donc en partie couvert par une lignée distincte. Bien qu'étant occupé par la lignée occidentale, l'Allier est par ailleurs proche de leur ligne de séparation. **Il faut donc faire le constat que notre échantillon n'est pas indemne d'une hétérogénéité d'origine entre populations.**

Ces distinctions ne renseignent cependant pas sur une éventuelle variabilité des caractères adaptatifs, au rang desquels les caractères de croissance. Pour le chêne sessile, des liaisons entre lignées chloroplastiques et caractères adaptatifs (62 au total) ont pu être recherchées à partir de tests de comparaison de provenances de l'essence, progressivement installés en Europe depuis les années 1950, avec l'intérêt que chaque provenance a pu être rattachée à une lignée chloroplastique. Il a ainsi été montré que les différences entre provenances sont parfois fortes, mais qu'elles sont très généralement liées à la distance qui les sépare, plutôt qu'à leur lignée d'origine. Selon les auteurs, le fait pourrait être expliqué par le développement de pressions de sélection liées aux conditions environnementales locales, sans rapport avec l'origine des lignées, et par une homogénéisation pollinique (Kremer *et al.*, 2002b). Il est intéressant (et pas nécessairement rassurant) de remarquer que la majorité des liaisons significatives détectées entre caractères adaptatifs et lignées chloroplastiques concernent la croissance en hauteur. Trois d'entre elles sont d'ailleurs observées dans les tests de comparaison de provenances français. A l'inverse, il faut à nouveau souligner l'âge extrêmement précoce auquel sont appréciés ces caractères (5 à 9 ans pour la croissance en hauteur), qui ne permet que des extrapolations hasardeuses. En France, les 4 tests de provenances de chêne sessile n'ont été installés qu'en 1989.

Si les études menées sur chêne sessile donnent donc plus de raisons de douter de l'uniformité génétique des populations que pour le hêtre, les distinctions opérées reposent sur des marqueurs neutres, qui n'ont pas nécessairement de lien direct avec les caractères adaptatifs des essences et leur variabilité d'expression. Une réponse plus précise ne pourra venir qu'avec le vieillissement des tests de comparaisons de provenances.

2.2.2 Relation entre croissance et facteurs du milieu

A côté des influences climatiques qui ont été évoquées, il a été mis en évidence une faible influence des bilans climatiques et pédoclimatiques à la période estivale. En revanche, il n'est pas apparu d'effet des précipitations, dont le régime varie pourtant d'un secteur à l'autre. Au plan trophique, on a également constaté dans tous les secteurs l'effet négatif d'un niveau d'acidité croissant des milieux, représenté par le type d'humus ou le rapport C/N. L'influence de la teneur en phosphore du premier horizon, faiblement corrélée aux descripteurs d'acidité, paraît également possible.

Les travaux de Bergès *et al.* (2005) constituent la seule étude qui ait été menée à relativement large échelle sur le déterminisme écologique de l'indice de fertilité du chêne sessile, et à laquelle confronter nos résultats. Ils reposent sur une centaine de placettes réparties dans le Nord-Est et le Nord-Ouest du pays (Centre et Loire), et choisies de façon à croiser les conditions d'alimentation hydrique et minérale, et varier les conditions climatiques. Un rôle prépondérant des conditions trophiques a pu être mis en évidence, avec un effet du type d'humus ou de la teneur en bases échangeables et en magnésium, qui vont dans le sens d'un effet négatif du niveau

d'acidité. Avec le type d'humus cependant, il apparaît une réponse en cloche défavorable aux eumulls. Aucun effet du rapport C/N n'a pu être montré. Enfin, un effet négatif du rapport potassium/phosphore est mis en évidence, et pourrait correspondre à l'effet de la teneur en phosphore du premier horizon que nous avons observé. L'effet de l'alimentation hydrique est démontré à travers la réserve utile à 150 mm. Il ressort systématiquement, alors qu'il paraît plus secondaire dans notre étude. En revanche aucun effet des bilans hydriques climatiques ni des précipitations n'apparaît, ce qui rejoint nos observations. **Concernant le climat, aucun effet des températures n'est observé non plus, alors que les deux secteurs échantillonnés constituent pourtant des extrêmes au plan des conditions thermiques.** La principale différence avec nos résultats tient donc aux conditions climatiques, auxquelles la croissance en hauteur dominante paraît relativement peu sensible d'après l'étude citée. A nouveau, l'histoire des vieux peuplements de chêne incite à rester prudents quant à l'interprétation de ce type de différence : les peuplements de l'étude mentionnée sont âgés de 50 à 175 ans, et l'échantillon comporte, tout spécialement dans le Nord-Est, des vieux peuplements de hauteur assez faible qui ne sont pas sans rappeler le fléchissement observé sur nos courbes de croissance.

3 Evolution de la productivité des peuplements

3.1 Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante

Les couples essence/région constitués pour l'analyse sont à nouveau cartographiés sur la figure 6.5, avec un code de désignation qui sera repris sur les figures suivantes et dans le texte.

Les tendances estimées sur ces échantillons mettent en évidence un très net schéma général d'évolution positive de la vitesse de croissance au siècle dernier, qui s'est pour l'essentiel mis en place dans la seconde moitié de siècle (figure 6.6).

Pour autant, de forts contrastes régionaux ressortent, avec des traits communs aux deux essences (figures 6.7 et 6.8). C'est dans le Nord-Ouest du pays que le signal est le moins affirmé (Normandie/Picardie, Perche), parce qu'il est de portée temporelle réduite ou d'intensité modérée. Pour le hêtre en Normandie/Picardie (H1), l'évolution amorcée dans la décennie 1950 approche un niveau de +30% aux environs des années 1980, avant une déprise sévère, très probablement d'origine climatique (voir les séries climatiques au paragraphe 2.4.3 de la partie III). Pour le chêne dans le Perche (C1), le signal est longtemps resté faible, avec un pic demeurant en dessous de +20% dans les années 1960, avant une augmentation soudaine et intense. Même si les périodes difficiles du point de vue climatique contribuent à affaiblir ou morceler le signal, il est difficile d'être convaincu du caractère tendanciel des évolutions observées dans ces secteurs. Celles constatées dans le Nord-Est du pays sont plus soutenues, avec un niveau de +60% atteint par le hêtre à partir des années 1980 (H2), et de +50% chez le chêne à partir des années 1960, et qui a doublé à partir des années 1980 (C4, ces deux tendances sont comparées sur la figure 6.9). Les évolutions des secteurs Allier et val de Loire ont un niveau inférieur, qui les rapproche du hêtre dans le Nord-Est à la fin de siècle. Comparées à la date de référence 1915, elles paraissent relativement proches en intensité, bien que les périodes critiques soient au désavantage du val de Loire (-10% par rapport à l'Allier). **Le constat est donc loin d'être uniforme sur le territoire, et si on excepte le comportement singulier du Perche dans les dernières décennies, on est en présence d'un schéma Ouest-Est de structuration de ces tendances.**

Une comparaison des comportements observés sur les deux essences fait par ailleurs ressortir le caractère spécifique de certains traits de ces évolutions (voir figure 6.6), qui concernent les fluctuations de moyenne fréquence, et l'intensité du signal. Au plan des fluctuations, l'inflexion la plus récente des accroissements concerne la décennie 1970 pour le chêne, et la décennie 1990 pour le hêtre, chacune de ces essences semblant épargnée par la crise connue par l'autre. Les figures 3.21 et 5.18 confirment avec les accroissements qu'il ne s'agit pas d'un artéfact lié à la fonction spline. Pour le hêtre dans le Nord-Est, on décèle quelques accroissements plus modestes à la décennie 1970, qui restent cependant très discrets. L'origine climatique de ces deux dépressions a pu être confirmée par les séries climatiques à résolution annuelle, par exemple par les chronologies de l'indice de De Martonne (figures 3.27, 3.28 et 5.19) : la décennie 1970 a été marquée par la très sèche année 1976, qui avait été précédée d'années déjà défavorables, et la

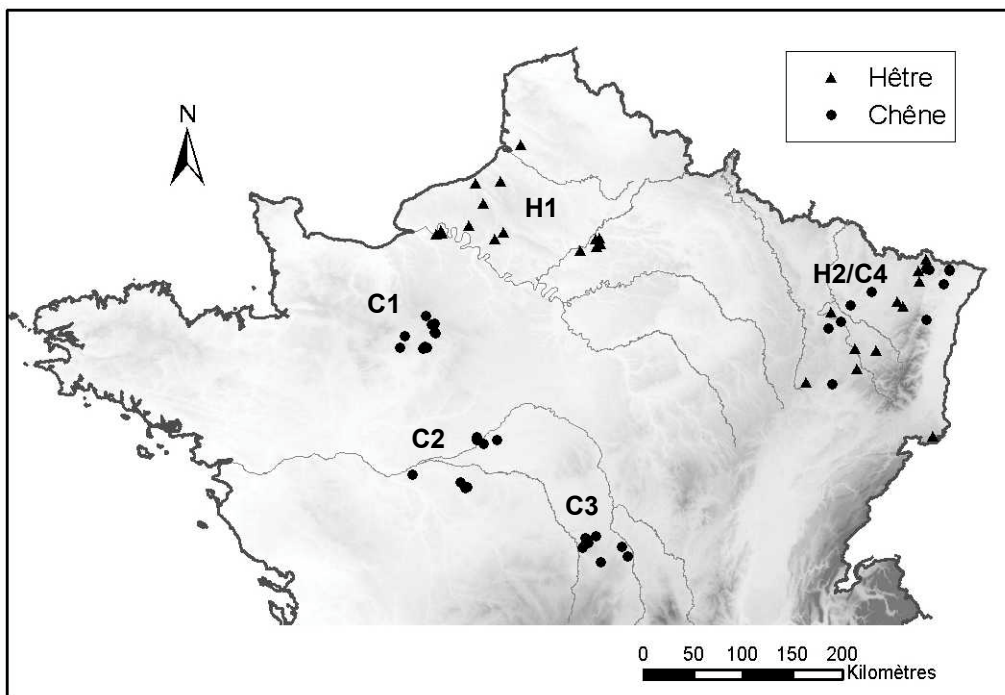


Figure 6.5 Localisation des échantillons hêtre et chêne (C = chêne, H = hêtre).

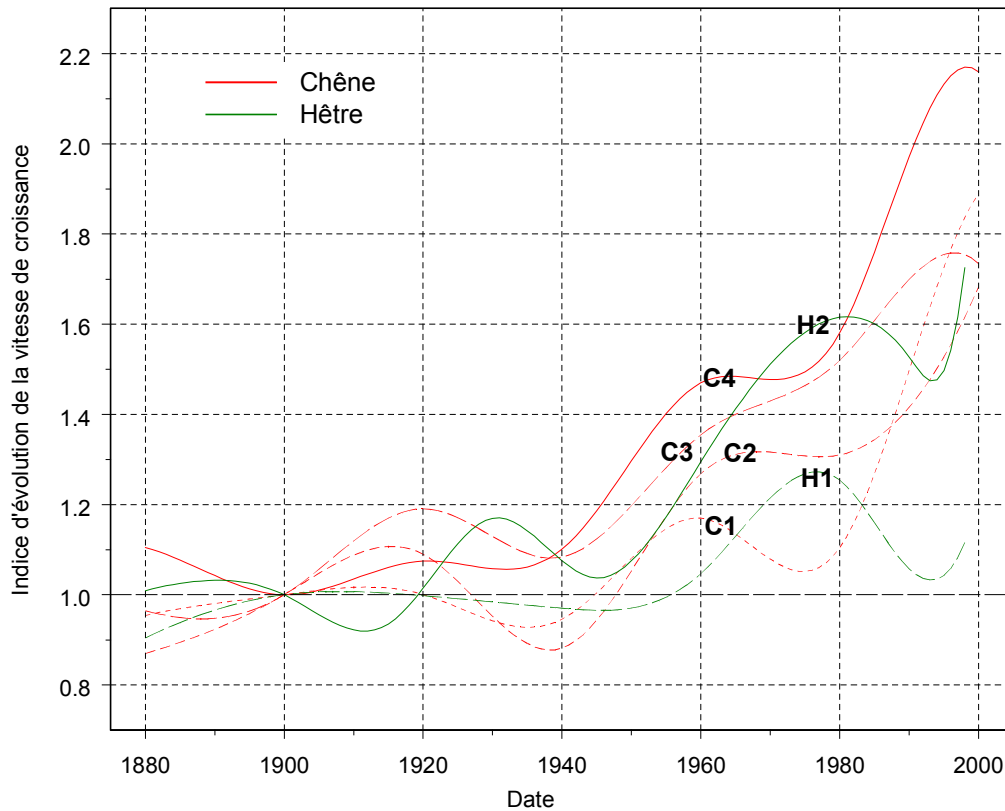


Figure 6.6 Evolutions historiques de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne et du hêtre estimées sur les différents échantillons (date de référence 1900).

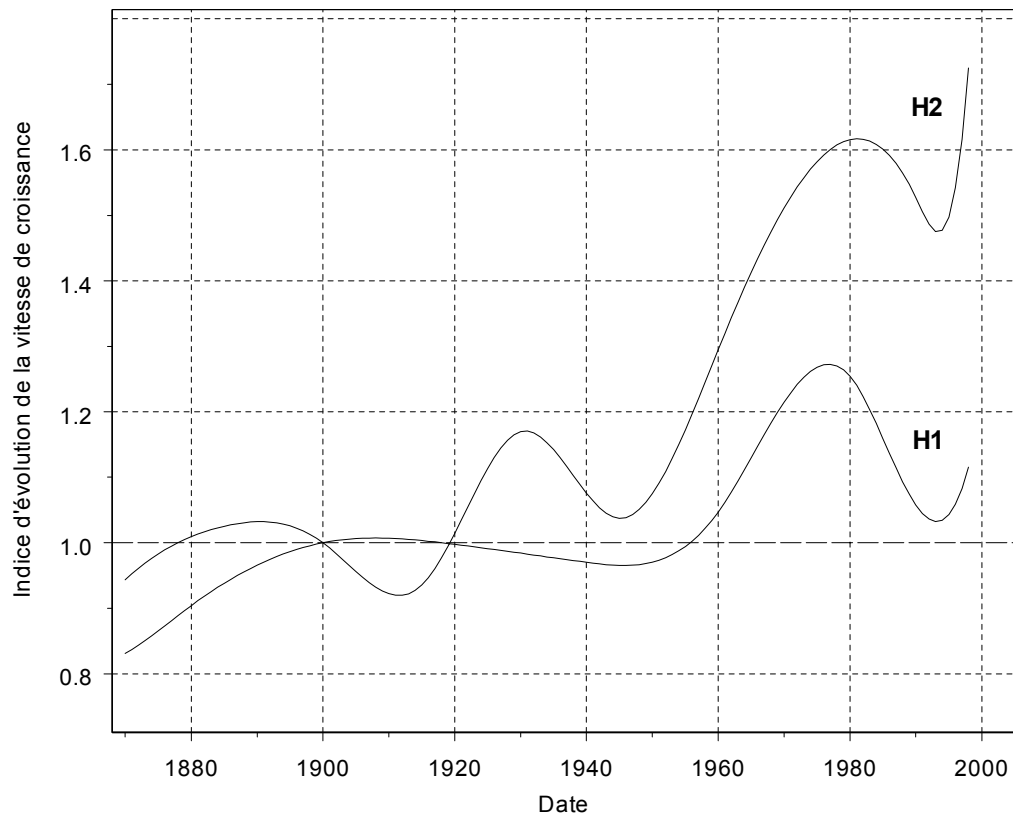


Figure 6.7 Evolution historique de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre dans les deux secteurs échantillonnés (date de référence 1900).

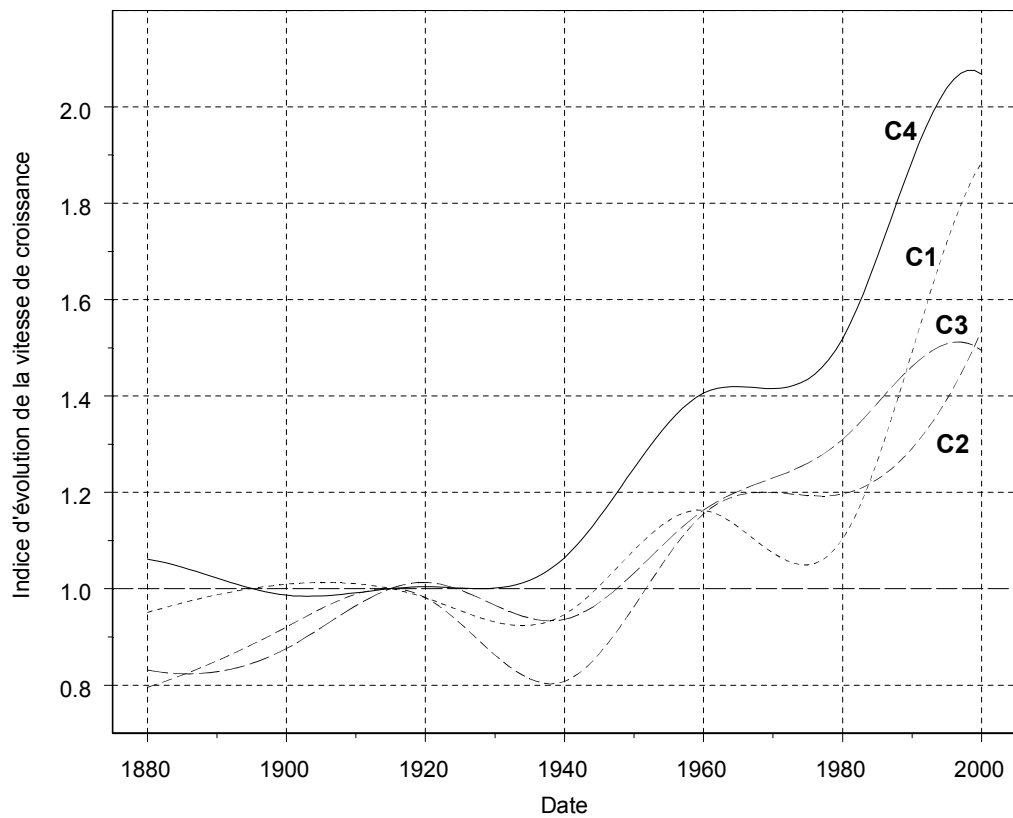


Figure 6.8 Evolution historique de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne sessile dans les quatre secteurs échantillonnés (date de référence 1915).

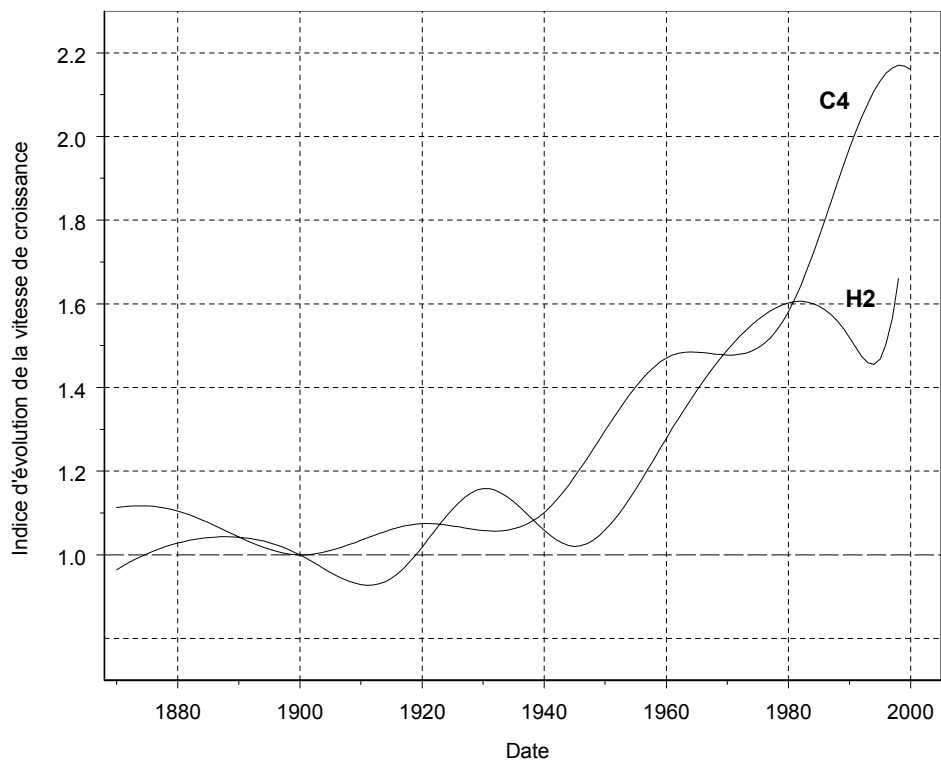


Figure 6.9 Evolution comparée de la vitesse de croissance en hauteur dominante du hêtre et du chêne sessile dans le secteur Nord-Est.

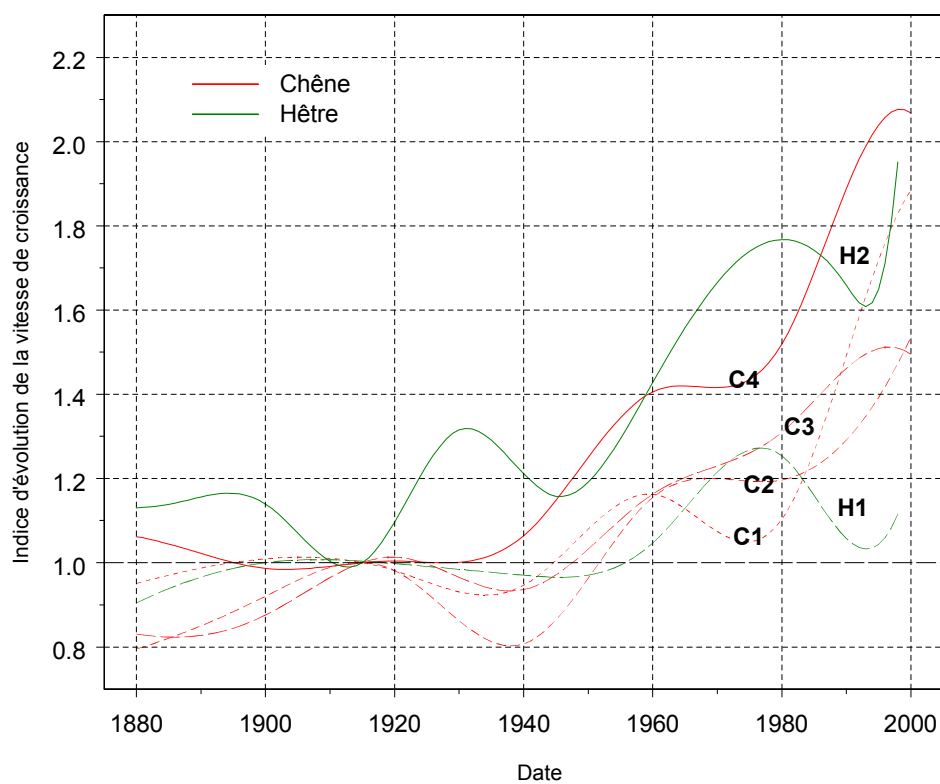


Figure 6.10 Evolutions historiques de la vitesse de croissance en hauteur dominante du chêne et du hêtre estimée sur les différents échantillons (date de référence commune fixée à 1915).

décennie 1990 inclut les années qui ont été les plus chaudes du dernier siècle. Pour autant, on ne remarque pas, sur ces seules séries, d'indices pouvant justifier que ces crises ont chacune été propres à une essence, dans les secteurs qui la représentent. Au contraire, la distinction entre secteurs de l'Ouest (H1, C1, C2), où ces deux périodes ont été plus sévères, et du Nord-Est (H2, C4) est même évidente. Elle est d'ailleurs cohérente avec la typologie du climat établie par Gilbert et Franc (1997) qu'on a plusieurs fois évoquée, selon laquelle les climats de l'Ouest sont plus secs à l'échelle annuelle et à la saison de végétation. Enfin, on ne peut avancer cette hypothèse pour les échantillons H2 et C4, géographiquement proches, où la différence de comportement se vérifie aussi. Il faut donc invoquer les traits de comportement des essences, en supposant alors que ces deux périodes de crise ont pu relever de contraintes climatiques dissemblables, au plan de leur développement inter-annuel et mensuel, ce qui justifierait une exploration climatique plus fine. Cependant on peut faire observer que la décennie 1970 a surtout été marquée par l'année 1976, qui a été exceptionnelle par le très faible niveau des précipitations, qui ne l'a pas été autant à la décennie 1990, et le niveau élevé des températures maximales. Elle a peut-être eu un effet défavorable plus prononcé chez le chêne que le hêtre, par exemple du fait que le phénomène d'embolie estivale des vaisseaux du xylème qui dépend de leur taille (Tyree et Cochard, 1996). Concernant la décennie 1990, il faut rappeler que la modélisation des résidus des modèles de croissance à partir des séries climatiques a fait ressortir un effet négatif des températures maximales extrêmes pour les deux essences (tableaux 3.37 et 5.19), mais dont l'intensité est double pour le hêtre. La représentation des prédictions de ces modèles en fonction de la date montre d'ailleurs qu'on parvient, pour le hêtre, à reproduire une dépression de croissance à la période récente (figures 3.30 et 5.24).

Concernant l'intensité des tendances, nous avons fait observer le niveau généralement supérieur qu'elles atteignent pour le chêne en fin de siècle. Il faut remarquer cependant qu'une part importante de la différence tient au comportement différentiel des essences au cours des deux dernières décennies. Pour effectuer ces comparaisons, la date de référence choisie pour l'estimation de l'effet de la date importe particulièrement. Cet aspect a été évoqué pour la comparaison inter-régionale des tendances relatives au chêne. L'analyse des séries climatiques nous avait amenés à retenir comme référence commune une période en aval de l'année 1900, avec le choix de l'année 1915. Pour le hêtre dans le Nord-Ouest, la référence choisie importe peu puisque le signal est resté stable pendant la première moitié du siècle. Pour le Nord-Est, on pourrait songer à réajuster le modèle avec cette nouvelle date de référence. Sur la figure 6.10, l'ensemble des tendances est donc à nouveau représenté avec l'année 1915 comme point de référence commun aux deux essences, à partir duquel comparer l'intensité du signal.

Par rapport à cette date, le niveau d'évolution observé en 2000 atteint +50% pour les secteurs du val de Loire et de l'Allier, après avoir approché +20% dans les années 1960 et +30% en 1980. Dans le Nord-Est, il se situe un peu au delà de +100% (doublement de la vitesse de croissance), et atteignait déjà +40% en 1960, et +50% en 1980. Les tendances observées sur le hêtre terminent à un niveau plus modeste, de +70% à +80% dans le Nord-Est, et inférieur à +20% dans le Nord-Ouest. Il faut cependant remarquer qu'avant la période récente où les deux essences

se sont comportées différemment (1970-1990), le niveau d'évolution capitalisé était en ordre de grandeur assez semblable entre elles, à condition d'effectuer des rapprochements entre secteurs. C'est le cas dans le Nord-Est, où hêtre et chêne ont connu une évolution voisine de l'ordre de +50 à +60% entre 1920 et 1980 (C4 et H2). Jusqu'à cette date, on peut également rapprocher le hêtre dans le Nord-Ouest avec le chêne dans le val de Loire et le Perche (H1, C2 et C3).

En résumé, la vitesse de croissance en hauteur dominante des hêtraies et chênaies a connu une évolution positive, comprise pour les extrêmes entre +20% et +100% entre 1920 et 2000, et jusqu'à +50-60% si on ne tient pas compte de la période très récente. Cette évolution s'est essentiellement capitalisée dans la seconde moitié du siècle, et jusqu'à très récemment pour le chêne, alors que le hêtre a simultanément marqué le pas. Son intensité est hétérogène sur le territoire, et s'organise selon un gradient Ouest-Est. C'est dans le Nord-Est qu'on observe le signal le plus marqué.

3.2 Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante = évolution de la productivité du peuplement ?

Dans ce travail, le choix de la hauteur dominante comme variable d'étude a été fait en raison de la bonne concordance généralement observée entre cette dernière et la production totale en volume ou en surface terrière du peuplement (lois de Eichhorn, voir paragraphe 1.1 de la partie Méthodologie), et sa relative insensibilité aux conditions sylvicoles, et qui justifie que la hauteur dominante du peuplement à un âge de référence soit ordinairement considérée comme un « indice » de fertilité. L'étude simultanée de la croissance radiale de la strate dominante est une première étape permettant de compléter le diagnostic.

3.2.1 Apports de l'analyse de la croissance radiale dominante

Dans le cas du hêtre dans le Nord-Est, on a pu constater la bonne concordance des chroniques d'évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante et en rayon dominant, superposées sur la figure 6.11. Cette représentation pourrait suggérer que l'évolution de la croissance radiale a été plus modérée au cours des dernières décennies que celle de la croissance en hauteur dominante, et l'inverse dans la première partie de siècle. Cependant, ces courbes ont une certaine tendance à se croiser, et l'hypothèse selon laquelle la différence de résolution des accroissements dans les deux composantes pourrait être à l'origine d'une fluctuation moins accentuée de la fonction spline avec les accroissements radiaux annuels a été discutée dans la partie IV (paragraphe 1.3.4.5). Sur un plan purement tendanciel à l'échelle du siècle, ces chroniques se suivent en réalité de près. Les trajectoires de croissance dans le plan rayon - hauteur se superposent d'ailleurs remarquablement entre générations (figure 4.2). Enfin, l'alignement entre valeurs du paramètre de fertilité du modèle de croissance en hauteur dominante et du paramètre homologue du modèle de croissance radiale suggère un déterminisme commun (figure 4.10), que l'absence de données caractérisant le milieu dans ce secteur nous empêche cependant de préciser davantage. Comme indiqué dans la partie Méthodologie, on pourrait se demander si cette

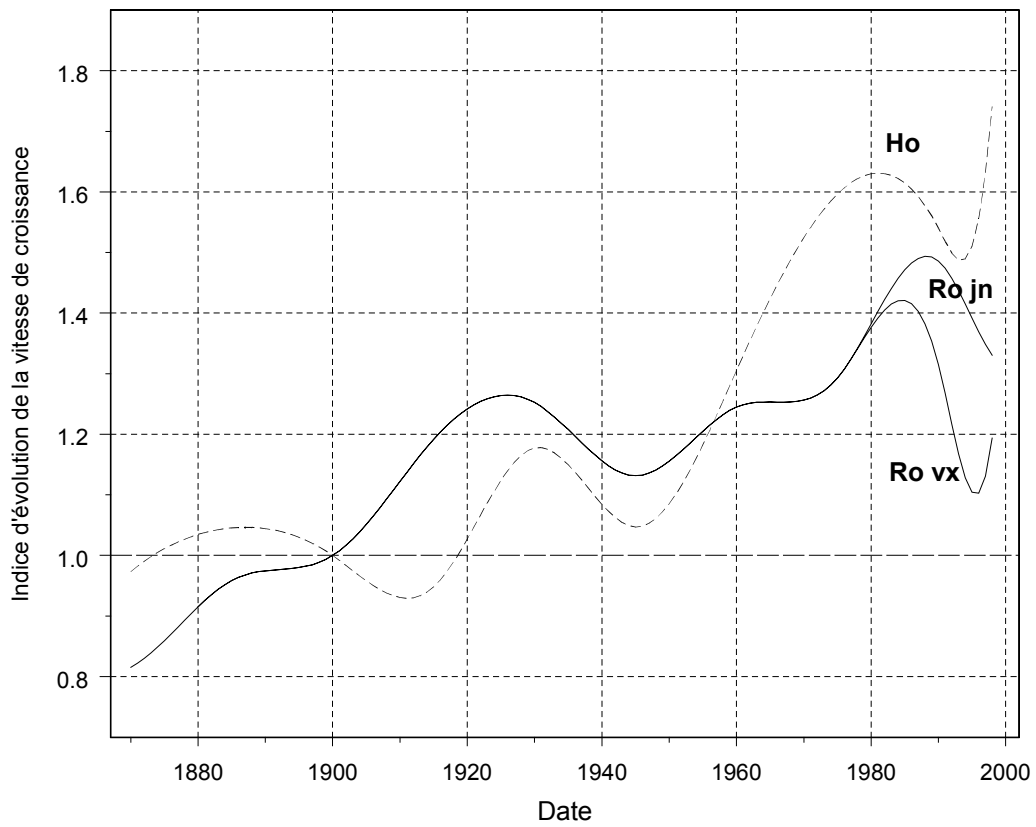


Figure 6.11 Evolution comparée de la vitesse de croissance en hauteur dominante et en rayon dominant du hêtre dans le nord-est (date de référence 1900).

correspondance n'est pas fortuite, et dans quelle mesure la croissance radiale n'a pas été influencée par une évolution des pratiques sylvicoles. Selon nous, une réponse partielle est apportée par la nécessité, rencontrée au cours de la modélisation, de séparer l'effet de la date entre générations à la période récente (à partir du nœud de la fonction spline positionné en 1975), à la faveur des jeunes peuplements. Ce surcroît d'augmentation de la vitesse de croissance pourrait être la signature d'une intensification sylvicole, d'autant plus plausible qu'elle est récente, et qu'elle a concerné la jeune génération (Bastien, *comm. pers.*). Au contraire, les hêtraies du Nord-Est étaient auparavant conduites en peuplements denses (Keller *et al.*, 1976).

L'analyse est rendue plus délicate chez le chêne, où la croissance radiale des vieux peuplements a pu être influencée par leur origine, au moins dans les premières décennies de leur existence. Ce constat nous a conduits à ne pas aborder la modélisation de ces données. Toutefois, l'analyse des faisceaux de courbes dans un plan rayon - hauteur révèle aussi une proximité des trajectoires entre générations (figure 5.26). En réalité, on note un glissement des trajectoires des vieux peuplements sous celles des jeunes, et qui constitue précisément un indice des plus faibles conditions de densité des vieux peuplements. Comme on l'a fait observer, le val de Loire est sans doute épargné par le problème d'origine des peuplements. Or la superposition des trajectoires y est aussi nette que dans le cas du hêtre dans le Nord-Est. Un second indice de la conservation des trajectoires dans le plan rayon - hauteur, à conditions d'origine et sylvicoles similaires, est fourni par la comparaison inter-régionale du comportement des jeunes peuplements dans le plan rayon - hauteur (figure 5.27). Nous avons fait observer que ces faisceaux sont étroits, et remarquablement proches entre régions. Or, l'analyse de la vitesse de croissance en hauteur dominante montre une forte différenciation régionale de son évolution, si on considère par exemple des extrêmes comme les chênaies Normandes ou du Nord-Est. Cela signifie en toute logique que l'évolution de la croissance radiale a dû se différencier de façon semblable entre secteurs, et par conséquent que **la trajectoire de croissance dans le plan rayon - hauteur a tendance à se conserver pour la strate dominante, quand les rythmes de croissance changent.**

<p>On peut donc légitimement considérer que la tendance détectée sur la croissance en hauteur vaut pour la croissance radiale de la strate dominante. Du point de vue de la gestion, le constat opéré sur la seule strate dominante est important, car cette dernière constitue la catégorie cible de la récolte finale.</p>

Pour que la tendance identifiée sur la croissance en hauteur dominante puisse se transférer à la productivité du peuplement, il faudrait qu'un même schéma puisse s'appliquer à l'ensemble des statuts sociaux. Dans la partie Méthodologie (paragraphe 1.2.1), il a été suggéré que le constat opéré sur la croissance radiale dominante pouvait s'appliquer à l'accroissement brut en surface terrière du peuplement, moyennant certaines hypothèses (accroissement inchangé à niveau donné de fertilité et de densité du peuplement, conditions de concurrence constantes). Dans le cas du chêne, une confrontation à la première analyse des changements de productivité à l'échelle du

peuplement, réalisée par Dhôte et Hervé (2000) sur les placettes permanentes, permet de formuler quelques observations et perspectives de recherches.

3.2.2 Changements de productivité dans les placettes permanentes du réseau chêne (Dhôte et Hervé, 2000)

3.2.2.1 Les hypothèses et résultats

L'étude repose sur la modélisation de l'accroissement brut en surface terrière du peuplement, avec l'objectif d'identifier un effet de la date. La séparation de cet effet et de celui du stade de développement est rendue possible par la structure en âge des placettes du réseau. L'accroissement brut en surface terrière a été modélisé comme une fonction de l'âge du peuplement, avec lequel il diminue, de sa densité (RDI), d'un effet « placette » permettant de tenir compte de la fertilité de la station, et d'un effet de la date, avec une structure multiplicative, soit :

$$\Delta G_b = f_1(\text{age}) f_2(\text{RDI}) f_3(\text{placette}) f_4(\text{date})$$

Contrairement à la pratique classique, cet accroissement n'a pas été modélisé en fonction de la hauteur dominante, du fait que cette dernière n'est pas renseignée dans le dispositif pour tout inventaire, et surtout parce qu'elle est sujette à une modification à long terme, qui risquait de faire de l'estimation de l'effet date (f_4) une composante uniquement additionnelle, par rapport à celle implicitement contenue dans la hauteur dominante. Par ailleurs, l'effet de l'âge (f_1) a été considéré comme étant commun aux 4 massifs, de même que l'effet de la densité du peuplement. L'effet de la date a par contre été distingué par massif (tendance linéaire).

Entre 1930 et 1990, il a été mis en évidence une augmentation de l'accroissement brut de +54% semblable pour Tronçais et Champenoux (C3 et C4, effet date commun), de +29% pour Blois (C2), et une tendance plus complexe, d'abord décroissante jusqu'en 1960, puis à l'augmentation, sur Bellême (C1), le niveau final étant de -16%.

Si on fait abstraction de l'époque toute récente (15 dernières années), l'ordre de grandeur de ces tendances est compatible avec les chiffres rapportés sur la croissance en hauteur dominante, au moins pour les secteurs C2 et C3. Par rapport à la période de référence 1915-1920 (figure 6.10) la tendance est en 1990 de l'ordre de +30% pour le val de Loire (C2), +50% pour l'Allier (C3), même si ces secteurs semblent ensuite se rapprocher. En revanche, la tendance observée à Champenoux, identique à celle de Tronçais, est presque deux fois inférieure à celle estimée sur la hauteur dominante (+90%). Enfin, le comportement observé à Bellême est assez suspect, bien que s'accordant avec l'idée d'un signal modéré, si on excepte à nouveau la période toute récente dans ce secteur.

Il nous semble toutefois que ces différences et similarités ne sont pas interprétables en l'état. Le modèle a été formulé avec un effet de l'âge. La comparaison a donc lieu à âge constant. Si l'âge ne constitue pas une mesure moins fondée de l'état productif du peuplement que la surface terrière, qui est soumise à un effet sylvicole, cette référence diffère de celle que nous avons utilisée. De plus, l'effet de l'âge est commun. Or, il existe désormais une forte présomption de différenciation

régionale de l'évolution de la productivité. L'évolution de croissance en hauteur dominante a été particulièrement faible dans le secteur C1, qui fait exception, et peut-être plus élevée qu'ailleurs dans le Nord-Est. Dans cette situation, un même âge peut représenter selon les secteurs une capacité productive fort différente entre peuplements. Faire l'hypothèse que l'effet de l'âge contient une partie de la tendance quand il est ajusté globalement pourrait expliquer le comportement observé à Bellême. Sur la figure 6.12 ci-après, nous avons reproduit les résidus du modèle ajusté avec un effet commun de l'âge et un effet de la densité, mais sans effet placette ni effet de la date, en fonction de la date.

Si on admet que l'effet de l'âge ajusté est surestimé (moins négatif), le profil des résidus observé à Bellême est tout à fait compatible avec le comportement des accroissements en hauteur dominante dans ce secteur depuis les années 1980 (figure 6.6). L'allure des résidus entre Blois et Tronçais semble assez proche. Enfin, il faut noter une tendance un peu supérieure à Champenoux, mais dont l'effet linéaire n'a peut-être pas permis de rendre compte. Il est par ailleurs tout à fait remarquable que ce soit dans le Perche que la décennie 1970 se singularise le plus, à l'image de ce qu'on a observé sur la hauteur dominante.

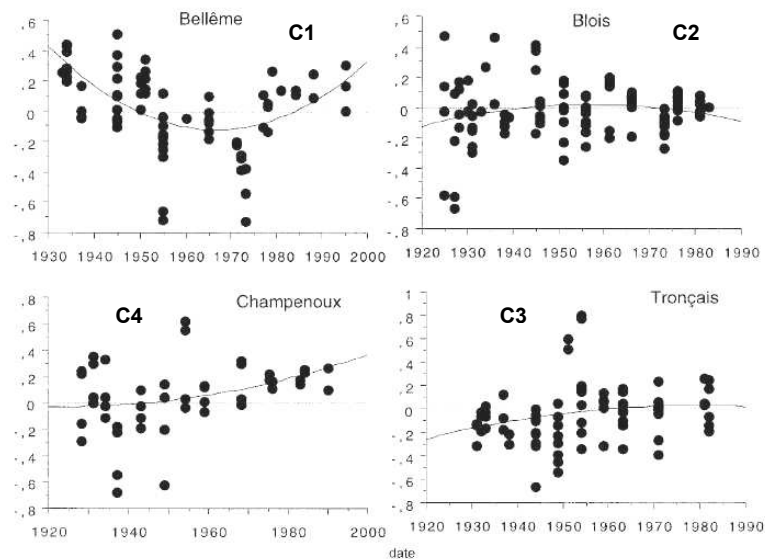


Figure 6.12 Résidus du modèle de log-accroissement brut en surface terrière en fonction de la date (tiré de Dhôte et Hervé, 2000). L'effet de l'âge est commun, le modèle ne comporte pas d'effet de la date ni de la placette.

Il nous semble donc que ces résultats obtenus à partir des placettes permanentes, organisation spatiale et amplitude du constat, n'invalident pas l'hypothèse selon laquelle, chez le chêne, la tendance détectée sur la croissance en hauteur dominante s'appliquerait à la productivité du peuplement. Plusieurs approfondissements s'imposent néanmoins.

3.2.2.2 Perspectives pour vérifier l'applicabilité des tendances à la productivité du peuplement

Les réseaux de placettes permanentes de hêtre et de chêne offrent une véritable opportunité de préciser le constat d'évolution de la productivité à l'échelle du peuplement.

En préalable à toute nouvelle étude, il serait utile de connaître la structure de ces réseaux de placettes dans un plan âge - fertilité, dont on n'a pas d'idée précise actuellement, et qui définit une limite de la première étude. Le calcul d'un indice de fertilité, auquel on pourrait songer, n'est d'aucun secours dans un contexte d'évolution avérée des rythmes de croissance. En revanche, on pourrait recourir aux modèles de croissance qui ont été ajustés dans le présent travail : leur ajustement aux accroissements en hauteur dominante, incluant l'effet de la date qui a été estimé, permettrait d'aboutir à un indice de fertilité « intrinsèque », qui aurait été observé à une date de référence donnée en environnement stationnaire. L'équilibre du dispositif pourrait alors être testé. Une caractérisation écologique des placettes constituerait un complément utile.

Le même ajustement permettrait de reconstituer les accroissements de hauteur dominante à toute date d'inventaire. Cela permettrait d'envisager un modèle dans lequel l'accroissement brut en surface terrière est fonction de l'accroissement en hauteur dominante :

$$\Delta G_b = f_1(\Delta H_0) f_2(\text{RDI})$$

Sous l'hypothèse que la tendance observée sur la hauteur dominante s'applique à la productivité du peuplement, il ne doit pas y avoir d'effet supplémentaire de la date. On testerait donc en définitive un modèle du type suivant :

$$\Delta G_b = f_1(\Delta H_0) f_2(\text{RDI}) f_3(\text{date})$$

avec l'hypothèse que l'effet date n'est pas significatif.

Certains éléments pourraient indiquer qu'un tel résultat n'est pas acquis d'avance. Sur la figure 6.13 nous avons représenté, dans un plan « hauteur dominante - production totale en volume », les trajectoires de production de peuplements de chêne, simulées jusqu'à 200 ans avec le modèle de croissance Fagacées (Dhôte, 1990 ; Dhôte et Le Moguedec, 2005), pour 4 niveaux d'indice de fertilité (20, 25, 30 et 35 m).

Cette représentation illustre le constat que, pour cette essence, la correspondance entre hauteur dominante et production totale n'est pas unique, donc que la loi de Eichhorn n'est pas vérifiée : elle dépend de la fertilité, avec laquelle elle s'aplatit (Dhôte, 1997). Ce type de comportement n'est pas isolé. Assmann (1970) cite le cas de l'épicéa en Bavière. Or, l'évolution de vitesse de croissance en hauteur dominante dans le temps peut être assimilée à un glissement du peuplement vers une classe de fertilité supérieure. Faut-il en conclure que la production totale du peuplement, en surface terrière ou en volume, ne suivra pas totalement le rythme imposé par la croissance en hauteur dominante ?

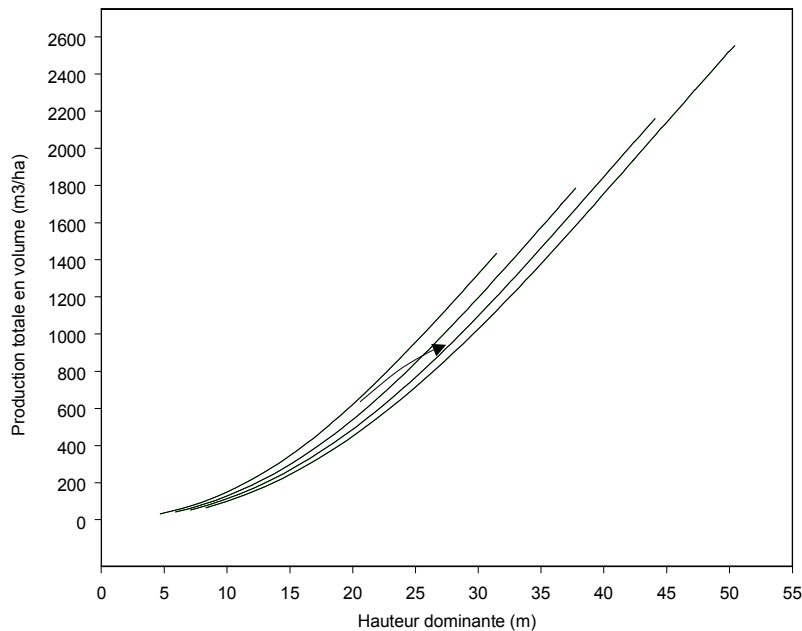


Figure 6.13 Production totale en volume de peuplements de chêne en fonction de la hauteur dominante, simulées pour 4 classes de fertilité (modèle Fagacées). La flèche représente un changement de trajectoire possible sous l'influence d'une tendance à long-terme (voir texte).

On pourrait avancer que certains déterminants de la fertilité qui varient dans l'espace ont pu également varier dans le temps, par exemple la nutrition azotée sous l'effet des dépôts atmosphériques, ou les températures sous l'effet d'un réchauffement, et qu'à une même cause doit correspondre un même effet. Mais à l'inverse, d'autres facteurs varient seulement dans le temps, à l'exemple du taux de CO₂ atmosphérique, et leurs effets sur la structure et la croissance du peuplement ne sont pas prévisibles. En attendant que soient menées ces études, nous laissons donc la question ouverte.

Pour compléter ce type d'approche, il nous semble qu'un effort de caractérisation écologique des peuplements étudiés doit être systématisé en parallèle. Il serait en effet d'une grande utilité de vérifier si le déterminisme écologique de la croissance en hauteur et radiale diffère, au moins sur les arbres dominants, et de repérer les facteurs qui pourraient sous-tendre un découplage entre croissance en hauteur dominante et production en surface terrière. Une telle approche a été menée sur le sapin dans les Vosges (Pinto, 2006), et montre par exemple qu'au contraire de la

croissance en hauteur, la croissance radiale n'est pas sous influence climatique. Dans la situation du hêtre dans le Nord-Est (H2), on a identifié une liaison forte entre croissance radiale et hauteur dominante, mais on ne dispose pas de descripteurs trophiques. La situation est inverse pour l'échantillon (H1). Sur le chêne, il serait nécessaire d'entreprendre une modélisation de la croissance radiale, et de rechercher les liens avec de tels descripteurs.

3.3 Origine des évolutions de croissance constatées

3.3.1 Insuffisance de l'hypothèse sylvicole chez le chêne

Au rang des hypothèses non liées aux changements de l'environnement, et qui pourraient expliquer le fort niveau d'évolution constaté chez le chêne sur une majeure partie du territoire, et spécialement dans le Nord-Est (+50% à +100% pour les échantillons C2, C3 et C4), on a avancé la possibilité que les peuplements (issus de la conversion des TSF ou sur souche) aient été conduits dans des conditions de concurrence suffisamment faibles pour avoir un effet dépressif sur la croissance en hauteur dominante, ce qui est plausible d'un point de vue historique, et a pu être étayé partiellement par une confrontation de la croissance radiale et en hauteur (plans rayon - hauteur, voir paragraphe 6.1.2 de la partie V). Il nous semble cependant que **l'hypothèse est impuissante à rendre compte d'un certain nombre d'observations** : i- alors que l'échantillon du val de Loire a probablement été moins contaminé que les autres secteurs par des peuplements d'origine non voulue, la tendance constatée y est très proche de celle de l'Allier où ce n'est pas le cas, ii- il existe de bonnes raisons historiques, étayées par les plans rayon - hauteur, que ce dernier secteur et le Nord-Est aient été affectés par le phénomène. Or les deux tendances rapportées diffèrent, iii- dans le Perche, où la présence de peuplements recépés est historiquement avérée dans les massifs échantillonnés, et où des comportements typiques d'un recépage au plan dendrométrique ont été vérifiés (annexe 6), le signal est resté modéré jusqu'à la dernière partie de siècle, iv- l'intensité récente de la croissance radiale dans le Nord-Est et dans le Perche, y compris sur les vieux peuplements, suggèrent une origine environnementale aux fortes évolutions de croissance observées en fin de siècle pour ces deux secteurs. Or nous avons observé que c'est essentiellement à cette période que les tendances divergent entre essences. Sans rejeter définitivement cette hypothèse, elle laisse toutefois place à une interprétation des tendances par les facteurs de l'environnement.

3.3.2 Origine environnementale des évolutions de croissance

Trois causes environnementales principales ont été envisagées pour rendre compte de l'augmentation des rythmes de croissance (Cannell *et al.*, 1999) :

- **l'augmentation des températures**, avec d'une part une conséquence sur les comportements phénologiques et un allongement de la durée de végétation, et d'autre part une augmentation de la cinétique des processus physiologiques (réactions métaboliques, processus de diffusion, minéralisation de la matière organique du sol) ;

- **l'augmentation du taux de CO₂ atmosphérique**, pour son rôle fertilisant possible, en améliorant la cinétique de la réaction de photosynthèse, et induisant une régulation stomatique limitant l'occurrence des stress hydriques (réduction de l'évapotranspiration),
- **les dépôts azotés d'origine atmosphérique**, pour leur rôle de fertilisant, dans un contexte où les sols forestiers sont caractérisés par un niveau trophique généralement modeste,
- des interactions entre ces facteurs.

Bien entendu, ne sont citées que les conséquences favorables à la croissance que pourrait avoir l'évolution de ces facteurs. Chacun d'eux est maintenant passé en revue, en le mettant en regard de l'organisation spatiale et temporelle des tendances mises en évidence, et des relations établies entre croissance et facteurs du milieu. L'effet de ces facteurs est ensuite discuté à partir de la littérature.

3.3.2.1 Augmentation des températures

Les travaux de Moisselin *et al.* (2002) ont permis de confirmer une tendance au réchauffement du climat en France, avec une augmentation de la température moyenne annuelle de l'ordre de +1°C sur le siècle, supérieure à celle évaluée à l'échelle planétaire (+0,6°C ± 0,2°C ; GIEC, 2001). Comme on l'a constaté à partir des séries homogénéisées de températures (figures 3.27, 3.28 et 5.19), ce réchauffement a davantage affecté les minimales, et de façon plus accentuée dans l'Ouest du pays (jusqu'à +1,5°C selon les régions). En comparaison, l'évolution des températures maximales est plus modeste. Dans la moitié Nord du pays, elle serait comprise entre +0,1°C et +0,3°C). Ce réchauffement n'a pas été continu, ni même accéléré sur le siècle. L'ensemble des travaux de reconstitution des températures (par exemple Jones *et al.*, 1982, 1986a ; GIEC, 2001 ; Moisselin *et al.*, 2002) permettent de constater qu'une première phase de réchauffement est intervenue à la période 1900-1940, puis une seconde plus intense à partir des années 1980, séparées par une phase de stagnation ou de légère diminution des températures en 1940-1980, qui est propre à l'hémisphère Nord (Jones *et al.*, 1986a).

L'approche longitudinale menée à partir des séries climatiques a permis de constater sur les deux essences un effet positif des températures minimales extrêmes (température minimale annuelle la plus basse sur la durée de l'accroissement en hauteur dominante), qui autorise à penser qu'elles peuvent être limitantes pour la croissance. Chez le chêne, cet effet est d'intensité double par rapport au hêtre (tableaux 3.37 et 5.24). De plus, un effet des températures minimales normales de saison de végétation entre aussi dans le modèle explicatif du paramètre de fertilité pour cette essence, alors que ce n'est pas le cas pour le hêtre. Ces éléments suggèrent que le chêne serait plus exigeant quant au niveau des températures, et qu'il aurait pu bénéficier davantage de leur augmentation. Ces températures ayant fortement évolué au cours des 15 dernières années du siècle, elles peuvent expliquer la forte augmentation de vitesse de croissance constatée à la période récente, comme l'indiquent les prédictions du modèle climatique des résidus du modèle de croissance (figure 5.24). Sur ce point, il faut encore noter que les deux secteurs aux saisons de végétation les plus fraîches, le Perche et la Lorraine-Alsace (C1 et C4) sont aussi ceux dont

l'évolution toute récente a été spectaculaire. La modélisation des résidus de croissance n'a pas permis de prédire de différences régionales de tendances à essence donnée. De fait, les progressions de températures sont assez semblables entre secteurs. Cela pourrait suggérer un effet de seuil, non pris en compte dans la modélisation ; une progression, même modérée sous un climat aux températures modestes pourrait avoir eu plus d'effet qu'une augmentation supérieure sous un climat plus doux. De ce point de vue, l'hypothèse serait également compatible avec une plus forte progression des rythmes de croissance dans le Nord-Est pour le hêtre.

Si l'influence positive d'une augmentation des températures sur la croissance en hauteur est possible, il reste néanmoins, et c'est le défaut principal de cette hypothèse, que c'est à la période où elles sont restées les plus stables (entre 1940 et 1980) qu'une part importante de l'évolution de productivité a été acquise pour les deux essences. Cela en fait donc un facteur favorisant, mais sans doute pas primordial.

On a par ailleurs constaté que le climat pouvait avoir des conséquences défavorables sur la croissance. Les modèles explicatifs des résidus de modèles de croissance font ressortir un effet négatif des extrêmes de températures maximales moyennes annuelles chez le hêtre et le chêne (tableaux 3.37 et 5.24), avec une intensité cette fois double chez le hêtre. Au plan historique, cet effet rend d'ailleurs compte de la dépression de croissance observée en milieu de siècle, de même que celle de la décennie 1990 chez le hêtre. La résolution annuelle des séries climatiques utilisées empêche de préciser le type d'influence saisonnière en jeu, mais l'examen de séries climatiques non homogénéisées confirme que ces années sont caractérisées par des étés chauds. Dans le val de Loire où le climat est le plus chaud et le plus sec de l'échantillon chêne, on met d'ailleurs en évidence une liaison positive entre bilan hydrique estival et paramètre de fertilité. C'est également le cas en Normandie/Picardie pour le hêtre, où le climat est plus sec que dans le Nord-Est.

Le climat est donc à l'origine de fluctuations négatives parfois importantes au regard de l'intensité des tendances. Elles ont certes un caractère ponctuel plutôt que tendanciel, mais la poursuite annoncée du réchauffement climatique amène à penser que ce type d'événement pourrait devenir plus fréquent.

Enfin, on a déjà évoqué l'effet négatif des normales des températures maximales hivernales ou plus largement de la saison de repos sur les paramètres de fertilité et d'asymptote chez le hêtre, et sur le paramètre de fertilité chez le chêne, avec une interprétation physiologique possible. Les températures maximales ont jusqu'alors augmenté de façon modeste au regard des minimales, mais de même, leur augmentation à venir pourrait avoir un impact négatif.

3.3.2.2 Augmentation du taux de CO₂ atmosphérique

L'évolution historique de ce facteur, parce qu'elle a été monotone et uniforme sur la surface du globe (annexe 4), est sans doute la plus aisée à confronter à des constats d'évolution de la croissance. Les sites d'enregistrement du taux de CO₂ atmosphérique sont généralement éloignés de zones à forte influence anthropique, et on ne peut écarter que localement, par la proximité de

centres industriels ou urbains, sa concentration soit plus élevée. Mais il faut remarquer dans ce cas que les chronologies existantes définissent une minoration des concentrations réelles, qui ne remettent pas en cause la réalité ni l'intensité de son évolution. En réalité, la très forte proximité sinon l'identité entre enregistrements parfois situés à plusieurs milliers de kilomètres, alors que les émissions de CO₂ ne sont pas uniformes à la surface du globe, incite à prendre dans une acception assez stricte le terme de gaz « bien mélangé » utilisé par le GIEC (2001).

Le premier constat qui vient est que la chronique du taux de CO₂, si elle est bien unique, est *a priori* impuissante à rendre compte de la modulation régionale des évolutions rapportées sur nos échantillons. Ensuite, elle ne s'accorde pas avec la progression constatée dans certains secteurs. C'est spécialement le cas pour les échantillons les plus à l'Ouest. Pour le hêtre (H1), le premier signe d'une augmentation est décelé en début de décennie 1960. A cette date, le taux de CO₂ a pourtant augmenté d'environ 30 ppm depuis son niveau préindustriel et de 20 ppm depuis 1900 (315 ppm en 1960). C'est encore plus vrai pour le chêne (C1), où la tendance se situe toujours à un niveau proche de l'unité en 1980, alors qu'il atteignait alors 340 ppm, soit une augmentation de 45 ppm depuis 1900.

A l'inverse dans les autres secteurs (H2, C2, C3 et C4), le décollage des tendances à partir de la seconde moitié du siècle est cohérent avec la forte accélération observée sur la chronique du CO₂, dont la progression a cette fois été de +55 ppm entre 1960 et 2000 (voir annexe 4). Pour ces échantillons, on pourrait faire remarquer que le signal de début de siècle reste encore bien modéré sachant l'évolution de ce facteur. Deux éléments nous incitent cependant à être moins formels : d'une part on a fait observer que l'horizon temporel défini par l'âge des jeunes peuplements ne permet pas de détecter de phénomène tendanciel plus ancien. D'autre part, l'inflexion du milieu de siècle peut encore masquer une évolution qui serait peut-être apparue plus continue sinon.

L'effet de ce facteur intervient dans les modèles explicatifs des résidus des ajustements de croissance. Comme il est impossible d'être exhaustif sur les facteurs à considérer, ni même de faire intervenir par exemple une quelconque chronique des dépôts azotés, ce constat ne prouve évidemment rien, et tout autre facteur dont le niveau est allé en s'accélération pourrait ressortir de façon identique dans ces modèles, simplement parce que le fait est que la vitesse de croissance a augmenté. **C'est plutôt une situation contraire qui doit retenir l'attention, ce qui est précisément le cas pour le secteur H1 (tableau) : l'effet du taux de CO₂ n'est pas, dans ce cas, significatif.**

En conclusion, un effet du CO₂ est plausible, mais il faut supposer que d'autres facteurs ont été suffisamment limitants dans certains secteurs pour justifier la faible capacité réactionnelle des peuplements, et pour expliquer la variabilité du phénomène sur le territoire. Comme on a vu que les températures avaient été stables à partir du milieu de siècle il faut nécessairement invoquer d'autres causes pour en rendre compte.

3.3.2.3 Dépôts atmosphériques azotés

Parce qu'ils varient à un niveau régional, et qu'il sont excessivement peu documentés sur le plan historique, les dépôts atmosphériques azotés constituent une cause plus délicate à identifier.

Nous avons cependant été amenés à la considérer de façon détaillée : i- les modèles prédictifs du paramètre de fertilité font intervenir un effet négatif du rapport C/N des sols, soit positif de la nutrition azotée ; ii- cet effet représente respectivement 43% et 22% de la variance totale du paramètre de fertilité pour le hêtre dans le Nord-Ouest et le chêne tous secteurs rassemblés ; iii- il a été également identifié sur les mêmes essences par Bergès *et al.* (2005) et Seynave *et al.* (2006) à large échelle ; iv- l'indice d'évolution de productivité individuelle défini pour les couples de l'échantillon hêtre du secteur atlantique est positivement corrélé avec les descripteurs d'acidité du milieu dans le secteur atlantique (teneur en protons, rapport C/N, et de même liaison négative avec la CEC). Si on admet que cette liaison, établie entre divers peuplements à un moment donné, s'applique aussi dans le temps à un peuplement donné (transposition espace - temps), elle fait des dépôts atmosphériques azotés un candidat possible à l'explication des tendances.

Les dépôts azotés comprennent deux composés : l'ammonium (NH_4^+) résultant des émissions d'ammoniac (NH_3), principalement issues des activités agricoles (élevages et utilisation d'engrais), et les nitrates (NO_3^-) présents dans l'atmosphère sous forme d'acide nitrique (HNO_3), provenant des réactions qui font intervenir des oxydes de type NO_x , cette fois d'origine urbaine (transports, tertiaire) et industrielle, via la combustion d'énergies fossiles (par exemple Asman *et al.*, 1998 et les synthèses de Ulrich et Williot, 1993 et Le Gall, 2004). En France, les transports représentent 70% des émissions d'oxydes d'azote. Les émissions d'ammoniac proviendraient à 80% de l'élevage (Ulrich et Williot, 1993). Selon la nature sèche ou humide du dépôt (précipitations), la forme acide ou l'ion associé sont déposés. Il se produit donc en parallèle, un apport d'azote minéral pouvant conduire à une eutrophisation, et un apport de charges acides.

L'effort de synthèse mené par Ulrich et Williot pour rassembler les éléments historiques relatifs aux dépôts atmosphériques depuis 1850 en France a montré toute la difficulté de la tâche. Jusqu'à 1910, il n'existe que quelques travaux pionniers et non coordonnés, réalisés dans les grandes villes sur des questions de pollution locale. Le thème est ensuite resté en désaffection jusqu'aux années 1960, période à partir de laquelle un regain d'intérêt est observé. **En d'autres termes, il n'existe pas de mesures suffisamment nombreuses, homogènes, et anciennes, pour reconstituer une chronique de ces dépôts.** Ce n'est que depuis les années 1980 qu'on dispose en France de réseaux nationaux de suivi des dépôts atmosphériques : le réseau CATANEAT (sous réseau de RENECOFOR créé en 1992), et le réseau MERA (créé en 1984), ce dernier définissant la contribution française au réseau européen EMEP. Sans pouvoir la reconstituer précisément, il reste néanmoins possible de se faire une idée générale de cette chronique.

Chronique des dépôts azotés

Au plan historique, l'industrialisation rapide qu'a connue l'Europe à partir de la seconde guerre mondiale définit sans doute un point de transition à partir duquel les dépôts atmosphériques de toute nature ont pu croître pendant plusieurs décennies (Ulrich et Williot, idem). L'utilisation des engrais industriels en agriculture, le développement des élevages hors sol, et l'accroissement du volume des transports sont tout autant d'éléments en faveur d'une augmentation des dépôts

azotés. Une nouvelle phase s'est ensuite amorcée avec les préoccupations grandissantes qui sont apparues sur le continent en matière de pollution, et qui ont abouti à la signature de la « Convention sur la pollution atmosphérique transfrontalière à longue distance » en 1979, qui a défini un premier engagement à réduire graduellement la pollution atmosphérique. De fait, les émissions de nombreux polluants ont d'abord stagné puis diminué. Le récent rapport du programme EMEP (Lövblad *et al.*, 2004) indique que les émissions d'oxydes d'azote et d'ammoniac ont respectivement diminué de 30 et 25% en moyenne en Europe de l'Ouest depuis 1990.

En résumé, les dépôts atmosphériques auraient fortement augmenté à partir du milieu de siècle, puis connu une inflexion à partir des années 1980, pour diminuer ensuite dans les années 1990. Un scénario très similaire a précisément été considéré pour les simulations de l'évolution de la productivité forestière réalisés à partir de modèles écophysologiques dans le cadre du projet RECOGNITION (Van Oijen *et al.*, non publié). Des travaux de modélisation des émissions et des dépôts historiques d'ammoniac et ammonium jusqu'à 1980 en Europe, fondés sur des statistiques nationales historiques, montrent une chronique en bon accord avec le précédent constat (Asman et Drukker, 1988). Des mesures de longue durée des dépôts existent également, et apportent une contribution aussi anecdotique que précieuse. La station expérimentale de Rothamstead (Royaume-Uni) a ainsi assuré un suivi des dépôts atmosphériques humides depuis 1853 (Blake *et al.*, 1999), reproduite sur la figure 6.14 ci-après, et qui suggère également leur forte augmentation dans la seconde moitié du siècle.

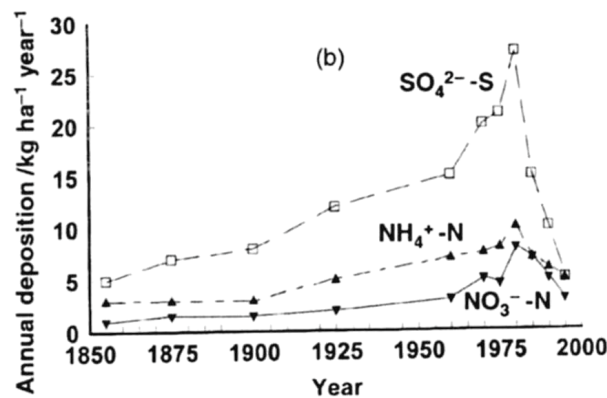


Figure 6.14 Dépôts atmosphériques humides annuels (Kg/ha/an) de $\text{SO}_4^{2-}\text{-S}$ (□), de $\text{NH}_4^+\text{-N}$ (▲) et de $\text{NO}_3^-\text{-N}$ (▼) à Rothamstead (RU) entre 1853 et 1991.

Il a également été envisagé de reconstituer la disponibilité en azote des écosystèmes de façon rétrospective, en utilisant le caractère bio-indicateur des cernes de croissance (dendrochimie) ou de la végétation herbacée, démarches qui n'ont pas encore apporté d'éléments significatifs. L'approche dendrochimique consiste à doser l'azote dans les cernes d'arbres échantillonnés rétrospectivement. De tels travaux ont été réalisés sur l'azote total du cerne pour le hêtre et le chêne pédonculé en Belgique (Penninckx *et al.*, 1999 ; Penninckx *et al.*, 2001), mais n'identifient pas de tendance particulière. L'interprétation de profils de teneur en azote est en réalité rendue

malaisée par plusieurs aspects : la mobilité entre cernes de l'azote soluble, spécialement délicate chez les essences où il n'existe pas de limite franche entre aubier et bois de cœur, des phénomènes de recyclage de l'azote dans l'arbre, et un possible effet du vieillissement sur la teneur en azote du cerne. Des travaux plus récents se sont intéressés à la composition isotopique en azote du cerne ($\delta^{15}\text{N}$; Elhani *et al.*, 2003 ; Elhani *et al.*, 2005). Ces auteurs ont montré que cet indice, bien qu'affecté par une mobilité inter-annuelle de l'azote, était sensible à un apport d'azote extérieur, et constitue un indicateur prometteur des conditions de nutrition azotée du milieu.

Une autre façon d'atteindre cet objectif de reconstitution est de tirer profit de relevés floristiques anciens et récents, et d'utiliser le caractère indicateur de la flore pour retracer l'évolution d'indices de nutrition azotée. Ce principe a déjà été mis en œuvre localement avec succès, par exemple pour montrer qu'un phénomène d'eutrophisation des sols forestiers était intervenu au cours des dernières décennies (Thimonier *et al.*, 1994, Fischer 1999). Il n'a cependant jamais été appliqué à une large échelle spatio-temporelle, avec un objectif de reconstitution historique. En France, il existe de grandes bases de données phytoécologiques, qui rassemblent des relevés nombreux et anciens. Les travaux en cours de Gégout et Lenoir sur le sujet pourront contribuer à préciser la dynamique passée du phénomène d'eutrophisation.

Les éléments précédents incitent à retenir l'hypothèse selon laquelle les dépôts atmosphériques azotés ont fortement progressé dans la seconde moitié du siècle dernier, et ont pu stagner voir diminuer dans les dernières années. Sous l'hypothèse de leur effet fertilisant, ils seraient donc compatibles avec l'augmentation de vitesse de croissance constatée dans la plupart des secteurs au milieu du siècle.

Variabilité spatiale des dépôts azotés

La cartographie des dépôts atmosphériques est évidemment récente. Elle repose sur les mesures réalisées dans les réseaux de suivi de ces dépôts. Il s'agit en France des réseaux MERA (10 postes, mesure des dépôts atmosphériques humides) et CATANEAT (27 postes, dépôts atmosphériques humides et totaux hors couvert forestier).

Sur la figure 6.15, sont représentés pour la période 1993-1998 les dépôts humides (a) et totaux (b) annuels de nitrate et d'ammonium issues de ces réseaux (Ulrich *et al.*, 2002). Leur faible variabilité inter-annuelle sur une station donnée, tout spécialement pour les nitrates, est à remarquer car elle autorise une comparaison régionale à la période récente. Le constat qui se dégage est leur hétérogénéité sur le territoire. Les dépôts totaux d'ammonium variant entre 1 et 14 kg/ha/an, et de 1,5 à 10,5 kg/ha/an pour les nitrates. Il se dessine une opposition Ouest-Est dans la moitié Nord du pays. Les dépôts azotés humides et totaux sont généralement les plus élevés dans le Nord (Nord, Ardennes) et le Nord-Est du pays (Lorraine, Alsace et nord des Vosges). Dans l'Ouest et le Nord-Ouest du pays, sous influence océanique, les dépôts sont au contraire parmi les plus modestes. On peut spécialement remarquer les stations CPS 77 (FD Fontainebleau) et PS 76 (FD Brotonne) qui encadrent l'échantillon H1, et CHS 41 (FD Blois) et PM 72 (FD Bercé) à proximité des échantillons C1 et C2. La station EPC63 (FS Manson dans le Puy-de-Dôme) est la

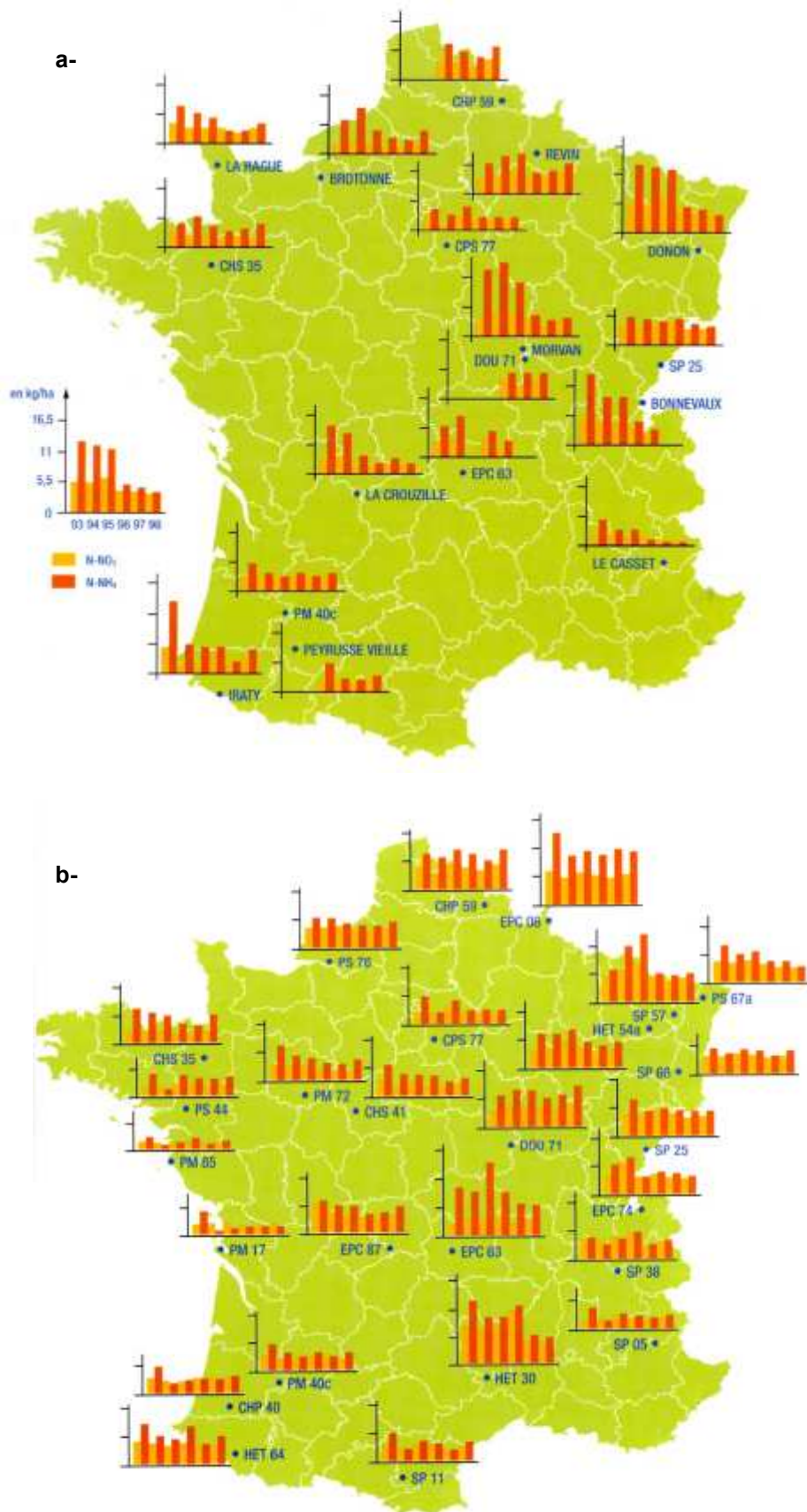


Figure 6.15 Evolution de 1993 à 1998 des dépôts annuels de nitrate (NO_3^- en orange) et d'ammonium (NH_4^+ en rouge) via les retombées humides stricto sensu (a-) et totales (b-) des réseaux MERA et CATANEAT (tiré de Ulrich et al., 2002a)

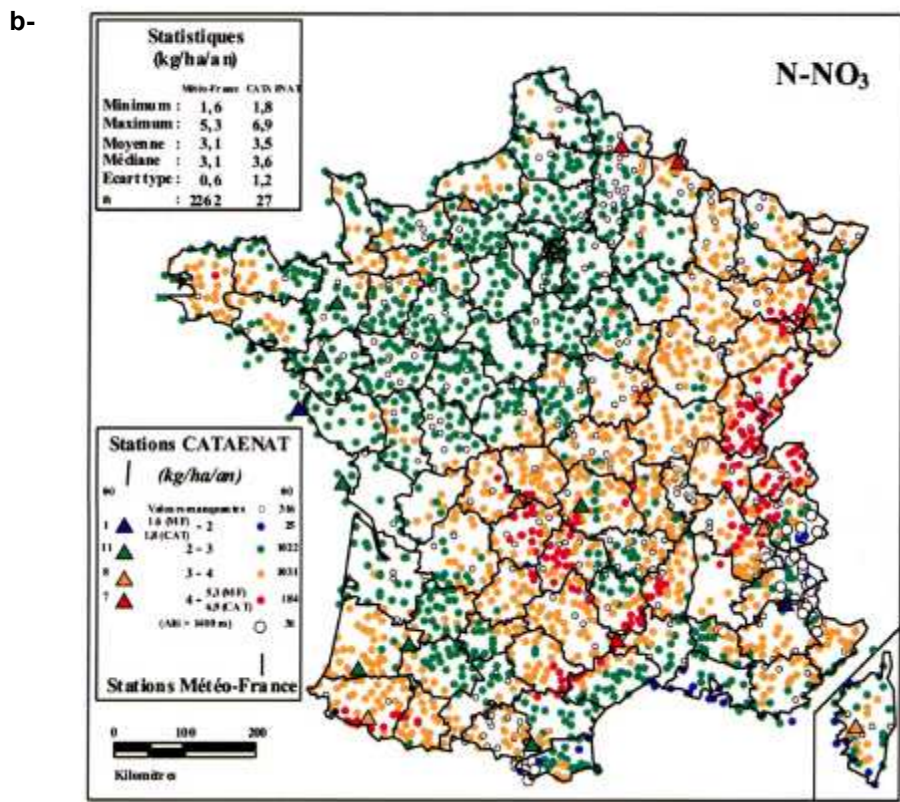
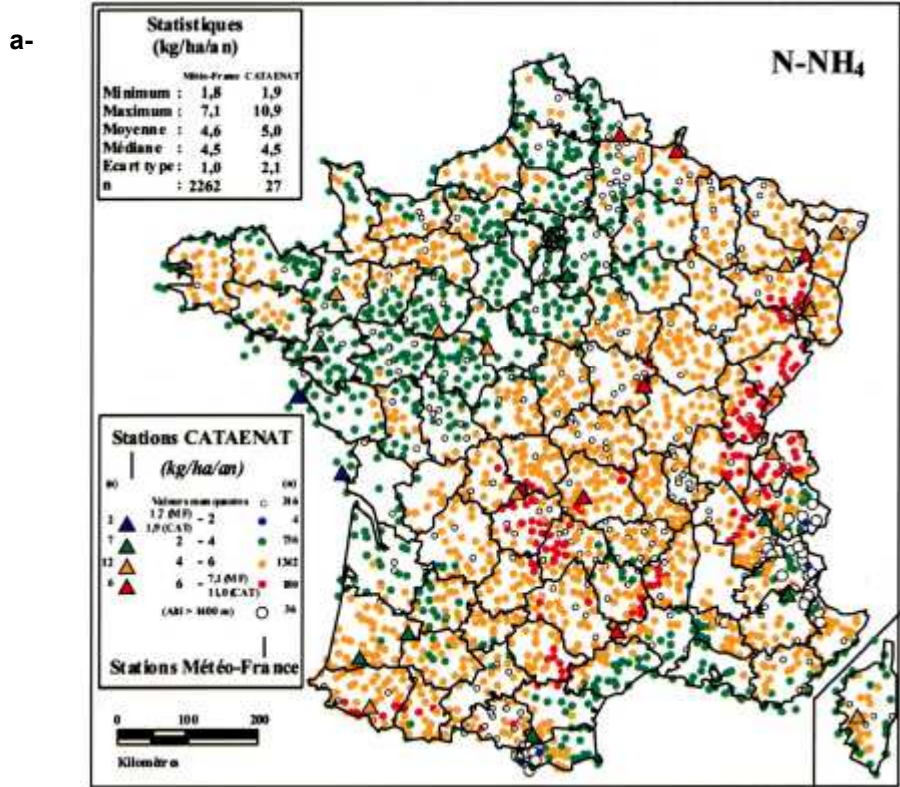


Figure 6.16 Dépôts atmosphériques totaux hors couvert forestier (Kg/ha/an) d'ammonium (a-) et de nitrate (b-) calculés sur 2262 stations Météo-France (moyenne 1993-1998). Les mesures des stations CATANEAT sont indiquées par les triangles (tiré de Croisé et al., 2002).

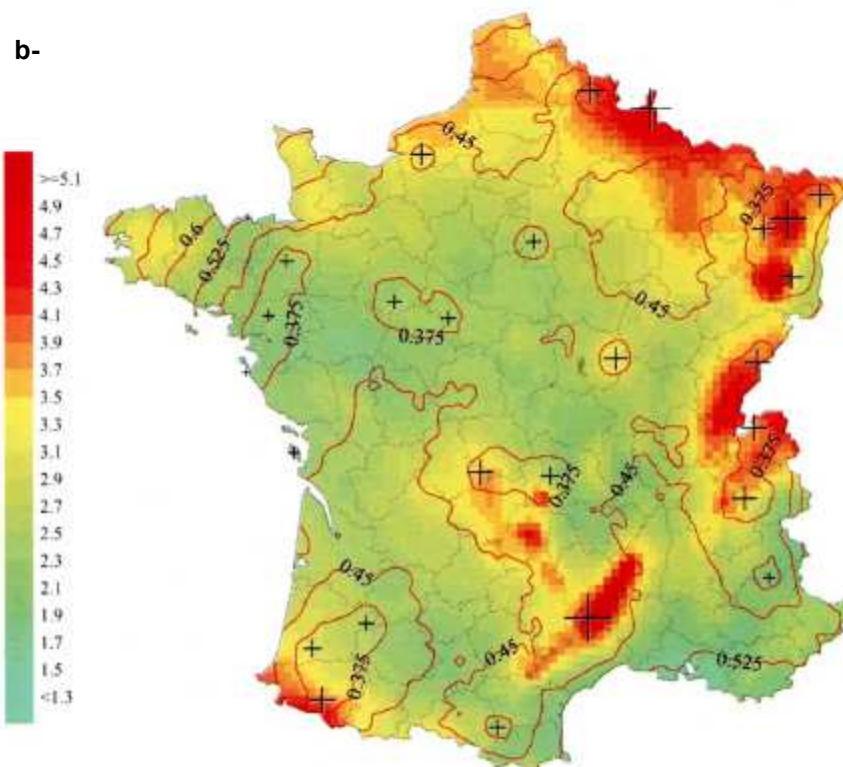
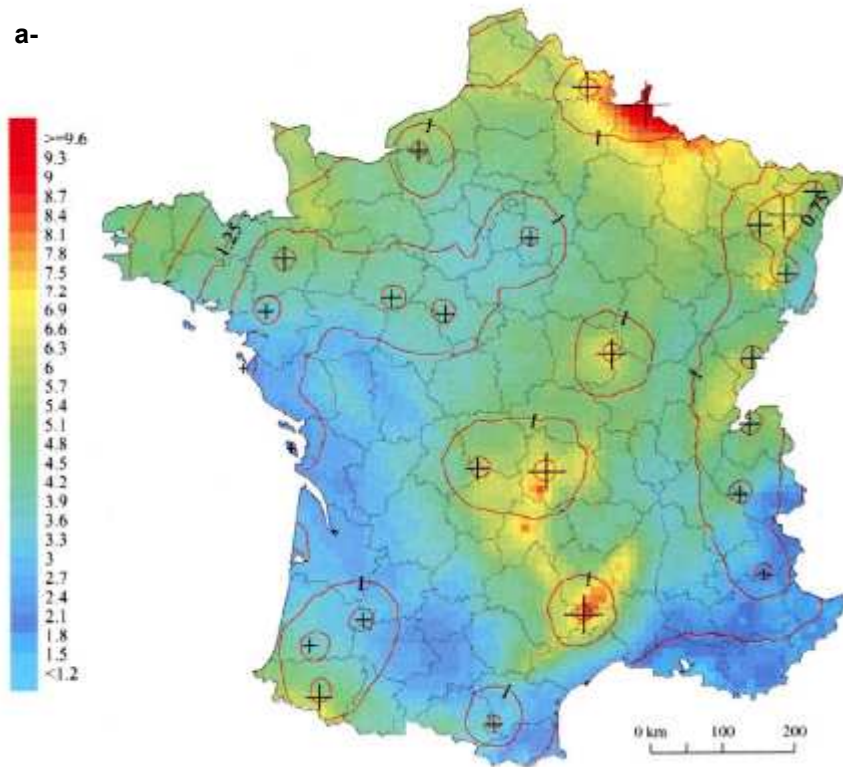


Figure 6.17 Dépôts atmosphériques totaux hors couvert forestier d'ammonium (a-) et de nitrate (b-) en Kg/ha/an interpolés par cokrigage (précipitations utilisées comme variable auxiliaire). Les croix représentent les stations CATANEAT, les lignes rouges donnent les écarts-types de krigage (tiré de Croisé et al., 2002).

plus proche de l'échantillon C3. Les dépôts de nitrates y ont un niveau qui les rapproche de l'Ouest du pays, mais ils sont en revanche plus élevés concernant l'ammonium.

Les mesures du réseau CATANEAT sur 6 ans ont ensuite servi de support à une cartographie à proprement parler des dépôts atmosphériques (Croisé *et al.*, 2002). Deux approches ont été développées : la première a consisté à construire un modèle de prédiction des dépôts à partir de variables aisées à mesurer, précipitations, altitude et période dans l'année, puis d'utiliser un maximum de postes météorologiques pour prédire les dépôts en autant de points (plus de 2600 postes Météo-France ont été mis à contribution). Les cartes résultantes sont reprises sur la figure 6.16. La seconde s'est fondée sur une approche géostatistique, faisant intervenir les précipitations comme variable auxiliaire. Ces cartes sont représentées sur la figure 6.17. La comparaison de ces deux approches a été discutée en détail par les auteurs. Elles conduisent en moyenne à des niveaux de dépôts similaires sur le territoire, et on observe également une bonne concordance entre secteurs où les dépôts sont les plus élevés. Toutefois, le Nord-Est qui est décrit comme une zone à très forts dépôts par l'approche géostatistique ressort moins avec l'autre méthode. Ces cartographies font nettement ressortir le fait que c'est dans le Nord-Est du pays que le niveau des dépôts atmosphériques azotés actuels est le plus élevé. L'Ouest et le Nord-Ouest du pays apparaissent comme des secteurs généralement moins exposés à ces dépôts. Selon les cartes, leur niveau sur le centre du pays paraît un peu supérieur. Il est difficile de dire si les hiérarchies régionales observées actuellement quant au niveau des dépôts azotés ont toujours été telles. Intuitivement, cela paraît plausible, du moins en première approximation, dans la mesure où la localisation des centres urbains et industriels et des activités agricoles doit demeurer relativement constante dans le temps. On peut penser que c'est aussi le cas des régimes climatiques (précipitations et de vents dominants) qui influencent ces dépôts.

Ce partage Ouest-Est du Nord du pays paraît être une raison supplémentaire de considérer les dépôts atmosphériques azotés pour le rôle qu'ils auraient pu jouer dans l'évolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante. L'organisation spatiale des dépôts atmosphériques actuels et celle des tendances identifiées concordent globalement.

Dépôts azotés et niveaux actuels de pH et du rapport C/N

Sur la figure 6.18, sont rappelées les valeurs moyennes de C/N et de pH du premier horizon de sol pour les différents échantillons. Il se dessine un gradient longitudinal de pH et de C/N favorable à l'Est du pays. Le même constat ressort de façon remarquable de la cartographie nationale réalisée à partir de la flore pour ces deux paramètres (base de données Ecoplant, Gégout *et al.*, 2005 ; Gégout *comm. pers.*). Il faut s'interroger sur ces différences, par exemple pour le rapport C/N. Préexistaient-elles au phénomène des dépôts atmosphériques azotés ? En sont elles la conséquence partielle ? L'examen de l'atlas européen des sols à l'échelle du pays (Commission Européenne, 2005) montre que ces différences ont un déterminisme pédologique probable : les plaines et plateaux du Nord-Est sont largement couvertes par des sols bruns (cambisols, échantillons H4 et C4), tandis qu'une large zone autour du bassin parisien, allant du

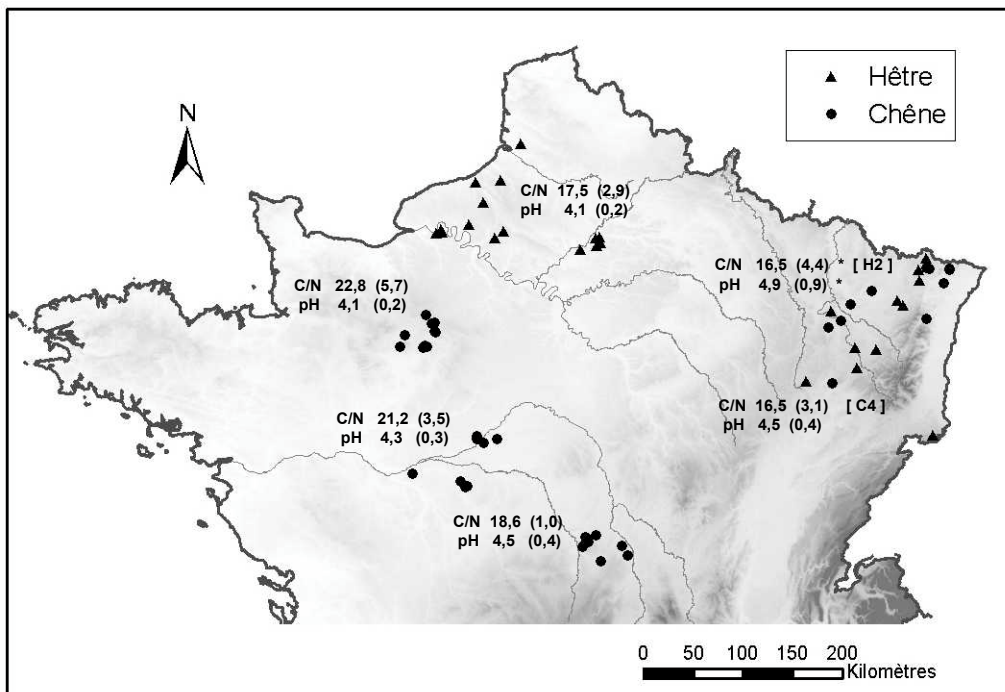


Figure 6.18 Valeurs moyennes de C/N et de pH du premier horizon par échantillon.

Les écarts-types sont indiqués entre parenthèses. * Les valeurs données pour l'échantillon H2 sont extraites d'une cartographie du pH et du C/N pour la France, construite à partir de la base de données phytoécologique Ecoplant (Gégout et Piédallu, non publié).

Nord au Centre du pays est occupée par des sols lessivés (luvisols, albéluisols) et acides (podzoluvisols). Les échantillons H1, C1, C2 et C3 se situent dans cette seconde zone. Ces observations recourent d'ailleurs les éléments de caractérisation pédologique des échantillons de hêtre et de chêne, avec des sols bruns dans le Nord-Est (avec cependant des sols acides dans les Vosges du Nord), et des sols plus lessivés, avec un faciès de podzolisation ou de micropodzolisation fréquemment noté en Normandie-Picardie, dans le Perche, le val de Loire et l'Allier.

Le déterminisme pédologique possible du gradient de C/N est dans un sens tel qu'on pourrait également avancer qu'à niveau égal, des dépôts atmosphériques de nature azotée auraient dû être plutôt profitables aux échantillons de l'Ouest. Cependant **la liaison entre rapport C/N et paramètre de fertilité est observée dans tous les secteurs pour le chêne, y compris dans le Nord-Est, même si elle y semble plus faible (tableau 5.17). Il n'est pas possible de se prononcer pour le hêtre dans ce secteur, en l'absence d'analyses de sol. Cela pourrait indiquer que les peuplements évoluent encore dans un contexte de nutrition azotée limitante.**

Quelle que soit l'hypothèse retenue, il est en tout cas important de noter que les conditions de pH observées, également favorables aux échantillons du Nord-Est, viennent en contradiction de l'effet acidifiant que peuvent avoir les dépôts atmosphériques azotés (discuté plus bas). Du moins, **il faut admettre que si ces dépôts ont entraîné un phénomène d'acidification autant que d'eutrophisation sur un gradient Ouest-Est, les conditions de milieu de nos échantillons sont telles qu'elles en ont limité l'expression. A notre sens, cela renforce l'effet positif qu'ont pu avoir les dépôts azotés sur la vitesse de croissance et le gradient qu'ils ont pu contribuer à définir.** Comme les conditions sont plus acides dans l'Ouest, on pourrait penser que les échantillons auraient pu être davantage affectés par un phénomène d'acidification. Les dépôts azotés y sont cependant faibles. Sur le hêtre (H1), l'approche menée sur l'indice d'évolution de productivité individuelle des couples (paragraphe 3.2.2) montre de plus qu'il existe une tendance à une plus forte augmentation de la vitesse de croissance dans des conditions plus acides (liaison positive avec le C/N, la teneur en protons, et négative avec la CEC ou la teneur en magnésium).

La chronique d'évolution de la vitesse de croissance observée dans le Perche (C1) attire encore l'attention : il est intéressant d'observer que ce secteur est à la fois celui où les conditions moyennes sont aujourd'hui les plus acides (C/N = 22,8 , pH = 4,1 ; par comparaison pour les 3 couples situés dans les Vosges du Nord : pH = 4,2 et C/N = 19,7), et où le signal est resté le plus longtemps plat (figure 6.6). Or les dépôts azotés y sont parmi les plus faibles. Que signifie alors l'intense réaction de croissance observée très récemment ? On a déjà observé qu'elle concordait avec une augmentation des températures minimales, et qu'un comportement semblable était observé dans le Nord-Est. Une autre cause possible serait que ce secteur, parce qu'il était au départ le moins favorisé au plan trophique, et que les dépôts azotés y ont été modérés, ne s'est peut-être affranchi que très tardivement d'une contrainte trophique qui empêchait toute forte réaction de croissance. Quoiqu'il en soit, le fait que conditions trophiques défavorables et dépôts azotés faibles coïncident sur cet échantillon nous semblent constituer un indice supplémentaire en faveur d'un effet positif des dépôts atmosphériques azotés sur la croissance.

La réactivité des essences aux conditions de nutrition azotée, l'évolution historique concordante des dépôts atmosphériques azotés et des tendances de croissance, leur répartition actuelle sur le territoire et l'organisation spatiale parallèle des tendances, font que ce facteur peut avoir joué un rôle significatif dans l'évolution de productivité. Il a pu agir de façon synergique avec d'autres facteurs, par exemple le taux de CO₂ atmosphérique dont l'évolution à compter des années 1960 a été forte. Il pourrait expliquer que les secteurs où les dépôts atmosphériques sont faibles ne semblent pas avoir réagi de façon synchrone à l'évolution du taux de CO₂.

Le rôle possible des trois facteurs considérés est synthétisé dans le tableau 6.1.

3.3.2.4 Effets des changements de l'environnement sur la croissance : discussion

Effets de l'augmentation des températures

L'augmentation des températures a potentiellement des conséquences nombreuses et antagonistes sur le fonctionnement des végétaux, qui interdisent toute conclusion univoque quant à la productivité des écosystèmes. Un premier ensemble d'effets possibles et contrastés concerne le comportement phénologique des espèces, avec en perspective un débourrement plus précoce et allongement de la durée de végétation, une perturbation des phénomènes d'entrée en dormance et d'endurcissement au froid au sortir de la période de végétation, généralement conditionnés par la durée d'éclairement autant que par un refroidissement progressif, une satisfaction plus difficile des besoins en froid nécessaires à la levée de dormance (Saxe *et al.* 2001). A la période hivernale, des épisodes doux devenus plus nombreux pourraient également favoriser des phénomènes d'embolie par des alternances de gel/dégel (Kirschbaum, 2000). Jusqu'à présent, des observations réalisées en Europe dans les réseaux phénologiques ont néanmoins permis de mettre en évidence **un allongement effectif de la durée de végétation**, pour l'essentiel dû à un débourrement plus précoce, et de montrer qu'il était lié à l'évolution récente des températures (Menzel et Fabian, 1999 ; Chmielewski et Rötzer, 2000). Au plan métabolique, les processus de photosynthèse et respiration sont tous deux susceptibles de bénéficier d'une augmentation des températures, avec des conséquences contrastées selon les études et les espèces (Saxe *et al.*, 2001). Des températures plus élevées pourraient aussi accroître l'occurrence et la durée des déficits hydriques, impliquant des stress hydriques défavorables à la croissance. Le caractère exceptionnellement chaud et sec de l'année 2003 en Europe est illustratif de la réduction de la productivité qui pourrait résulter de ce type d'événements (Ciais *et al.*, 2005). De même, les processus de décomposition et de minéralisation de la matière organique dans les sols pourraient être modifiés (Saxe *et al.*).

Face à la complexité d'un tel schéma, deux directions principales ont été exploitées pour étudier l'effet à long terme des températures sur la croissance/production de peuplements adultes : i- les approches dendrochronologiques, qui permettent de corrélérer croissance radiale annuelle et fluctuations climatiques, et de mettre en évidence des phénomènes tendanciels (elles sont d'ailleurs un outil de reconstitution des paléoclimats). ii- des approches fondées sur des modèles

Facteur	Principaux effets supposés	Chronique	Compatibilité spatiale avec les tendances	Compatibilité historique avec les évolutions de croissance	Liaison historique avec les résidus standardisés des modèles de croissance	Liaison avec le paramètre de fertilité des modèles de croissance	Comportements explicables
CO2 atmosphérique	effet fertilisant	en augmentation continue	sans objet	oui sauf augmentation tardive ou faible de la productivité dans les secteurs H1 et C1	positive	sans objet	augmentation de productivité marquée dans la seconde moitié de siècle
Températures	minimales : allongement de la période de végétation activation du métabolisme maximales : contribution au stress hydrique	essentiellement augmentation des minimales : première partie de siècle et période récente influence non tendancielle des crises climatiques	effet plus intense possible sous les climats plus frais (C1, C4, H4)	oui à la période récente pas d'évolution dans les années 1940-1980	positive avec les minimales extrêmes négative avec les maximales extrêmes	positive avec les minimales de saison de végétation (chêne) négative avec les maximales de saison de repos (hêtre et chêne)	évolution récente des tendances chez le chêne, plus marquée dans le Nord crises de croissances, décennie 1940, décennie 1970 (chêne), décennie 1990 (hêtre)
Dépôts atmosphériques azotés	effet fertilisant	forte augmentation après 1945, stagnation ou diminution à la période récente	oui	oui	sans objet	liaison négative avec le rapport C/N (hêtre et chêne) positive entre acidité du milieu et évolution de croissance (H1)	réduction d'une contrainte trophique permet l'action d'autres facteurs

Tableau 6.1 Mise en relation entre les modifications documentées de l'environnement survenues XX^e siècle et les évolutions de la vitesse de croissance en hauteur dominante.

de croissance/production à base écophysiological, qui autorisent une répercussion des scénarios climatiques introduits dans les simulations sur l'ensemble des processus représentés dans les modèles et qui en dépendent.

L'implication des températures dans les phénomènes tendanciel de croissance a pu être suggérée de deux façons par les études dendrochronologiques, soit en montrant qu'un modèle climatique suffisait à rendre compte des comportements observés (Graumlich *et al.*, 1989 ; Graumlich, 1991 ; Becker, 1989), ou que la seule évolution du taux de CO₂ n'expliquait pas ces évolutions (Kienast et Luxmoore, 1988). Dans leur synthèse des travaux dendrochronologiques, Jacoby et d'Arrigo (1997) concluent que **nombre d'études s'accordent avec un effet climatique tendanciel, et que les preuves d'un effet fertilisant du CO₂ sont au contraire limitées.**

Les simulations issues de modèles écophysiological suggèrent également l'effet bénéfique possible des températures sur la croissance. En n'autorisant que la variation des températures sur la période 1960-1990, Hasenauer *et al.* (1999) ont montré sur l'épicéa en Autriche que la chronique simulée de la productivité primaire nette (NPP) s'accordait avec celle d'indices de croissance radiale reconstitués à partir de placettes d'inventaire. D'après Cannell *et al.* (1998), l'augmentation des températures expliquerait 20% de la part environnementale des tendances constatées sur des peuplements de conifères en Ecosse. Dans le cadre de projet RECOGNITION, les simulations réalisées à partir de 4 modèles écophysiological sur la productivité du pin sylvestre et de l'épicéa en Europe montrent en revanche que la contribution des températures aux tendances, si elle est réelle, reste très modérée pour le XX^e siècle, et se manifeste essentiellement à des hautes latitudes. Une augmentation des températures pourrait encore favoriser la réponse des écosystèmes à l'augmentation du taux de CO₂ atmosphérique, en répondant à l'accroissement de la demande nutritive par une progression de la vitesse de minéralisation de l'azote dans les sols. Medlyn *et al.* (2000) ont ainsi montré par simulation que l'élévation des températures autorisait une réponse de long-terme de la productivité au taux de CO₂, non constatée dans le cas contraire, et dans des situations de modélisation contrastées (Pin radiata en Australie et Epicéa en Suède).

Effets de l'augmentation du taux de CO₂ atmosphérique

S'il est concevable que cette augmentation puisse profiter à la productivité, en favorisant essentiellement le processus de photosynthèse (augmentation du taux d'assimilation du carbone), elle peut aussi avoir de multiples conséquences sur le fonctionnement des arbres et peuplements forestiers, autorisant des réponses variées. L'effet bénéfique possible de ce facteur est cependant renforcé par le constat d'un puits de carbone manquant dans l'hémisphère Nord, impliquant la biosphère terrestre (Ciais *et al.*, 1995 ; Myneni *et al.*, 2001 ; Janssens *et al.*, 2003).

Les premières expériences sur la question ont été réalisées sur de jeunes plants forestiers croissant en conditions contrôlées, exposés pendant des durées allant de quelques mois à deux ans à des atmosphères enrichies en CO₂. La très grande majorité des études ont permis de **constater une augmentation, variable en intensité, de la biomasse formée**, ainsi qu'un développement accentué de l'appareil racinaire et une augmentation de la surface foliaire (Ceulemans et Mousseau, 1994).

Il est cependant apparu qu'un **phénomène d'acclimatation pouvait se manifester à plus long terme** (par exemple Tissue *et al.*, 1999). Plusieurs hypothèses ont été avancées pour en rendre compte : une régulation négative de la photosynthèse par l'accumulation des assimilats, le développement de carences nutritionnelles, ou encore une régulation de l'expression des gènes impliqués dans le processus de photosynthèse (Ceulemans et Mousseau, 1994 ; Ward et Strain, 1999). L'ensemble de ces effets n'a cependant pas été systématiquement confirmé. Dans une méta-analyse portant sur plus de 500 études, Curtis et Wang (1998) rapportent bien une augmentation de l'assimilation nette de carbone et de production en biomasse, ainsi que sa modulation par la richesse trophique, mais pas en revanche de phénomène d'allocation racinaire préférentielle, ni même d'acclimatation de la photosynthèse. **Les conséquences d'une augmentation de CO₂ sur la respiration ont été également étudiées, et se traduisent par une diminution assez générale de son niveau**, de l'ordre de 15 à 20% (Curtis et Wang, 1998 ; Ward et Strain, 1999). Les causes exactes n'en sont pas comprises. Au plan cellulaire, Griffin *et al.* (2001) ont ainsi montré qu'une exposition à des taux de CO₂ élevés induisait une augmentation du nombre des mitochondries, siège de la respiration, cette dernière étant pour autant réduite. Un effet du CO₂ sur le fonctionnement hydrique d'espèces herbacées ou arborées a par ailleurs été observé, avec **l'induction d'une régulation stomatique (diminution de conductance) qui permettrait de réduire les pertes en eau par évapotranspiration** (Ceulemans et Mousseau, 1994 ; Ward et Strain, 1999 ; Overdieck et Forstreuter, 1994, chez le hêtre), et d'améliorer par exemple l'état hydrique de la plante en cas d'épisodes secs. Cette réduction de la conductance stomatique a été confirmée par méta-analyse sur une quinzaine d'essences forestières en Europe (Medlyn *et al.*, 2001), avec un effet prolongé dans le temps (pas de phénomène d'acclimatation). Certains auteurs ont cependant objecté que l'amélioration de l'efficacité de l'utilisation de l'eau induite par la régulation stomatique ne renseignait pas sur les quantités absolues d'eau utilisées à l'échelle de l'arbre ou du peuplement, ni sur l'utilité de cette régulation en cas de déficit hydrique prolongé (Wullschleger *et al.*, 2002 ; Saxe *et al.*, 2001).

Plus récemment, des systèmes d'expérimentation *in situ* sous atmosphère enrichie en CO₂ ont permis d'en étudier les conséquences sur des peuplements plus âgés et évoluant dans des conditions naturelles, avec en parallèle un allongement de la durée des observations sur plusieurs années (expériences FACE : « Free Air CO₂ Enrichment », un système de diffusion de CO₂ maintenant l'atmosphère locale à une concentration fixée de CO₂). **Ces expériences n'ont pas nécessairement apporté la confirmation d'un effet fertilisant direct et systématique du CO₂ atmosphérique.** L'expérience FACE réalisée en Caroline du Nord sur des plantations de pins loblolly (Oren *et al.*, 2001) a montré que l'augmentation de biomasse induite après trois années dans des conditions trophiques modérées était transitoire ou inexistante. En revanche un accroissement prolongé de biomasse était obtenu avec un apport fertilisant, désignant le rôle possible des conditions de fertilité et des dépôts atmosphériques azotés dans la réponse des peuplements à l'augmentation de CO₂ atmosphérique. Dans une autre expérience de 6 ans menée sur des gommiers, Norby *et al.* (2005) ont rapporté une augmentation de 22% de la productivité primaire nette, essentiellement allouée à la production annuelle de racines fines, sans donc

d'accroissement de biomasse ligneuse. La synthèse de Nowak *et al.* (2004) sur les expériences FACE confirme **l'existence d'une régulation négative partielle de la photosynthèse, et le lien existant entre augmentation de productivité et disponibilité en azote**. Les tout récents résultats obtenus par Körner *et al.* (2005) sur un peuplement mixte de feuillus de 35 m de haut en Suisse sont plus troublants : ils montrent qu'aucune stimulation de la croissance n'est observée au terme de 4 ans d'enrichissement en CO₂, alors que la classe de fertilité du peuplement est très favorable, et que la région est par ailleurs exposée à des dépôts azotés de l'ordre de 30 kg/ha/an.

S'il existe donc des indices expérimentaux d'un effet favorable du CO₂ atmosphérique sur la croissance, il ne paraît pas définitivement acquis. Deux observations doivent cependant être formulées : i- les approches expérimentales reposent sur un enrichissement d'atmosphère, et il y a donc disjonction entre ces conditions et celles qu'ont connues les espèces arborées depuis 150 ans, ii- l'enrichissement en CO₂ est toujours soudain, et ne reflète pas davantage les conditions historiques d'une évolution progressive. Or, les comportements expérimentaux observés pourraient en dépendre (par exemple Klironomos *et al.*, 2005, sur un système mycorrhize-céréale).

L'effet de l'évolution du taux de CO₂ a pu être suggéré par des études de type dendrochronologique (par exemple celles où un déterminisme climatique ne suffisait pas ou était impropre à rendre compte des tendances séculaires, Lamarche *et al.*, 1984 ; Kienast et Luxmoore, 1988). De même, les simulations fondées sur des modèles à base écophysologique accordent un rôle à ce facteur dans l'augmentation de productivité (Cannell *et al.*, 1998 ; simulations issues du projet RECOGNITION, non publié). Plusieurs résultats de modélisation ont par ailleurs attiré l'attention sur le fait que la réponse de la productivité à une augmentation du taux de CO₂ pouvait être fortement contrainte par les conditions trophiques, et la vitesse de minéralisation de l'azote (Luan et Reynolds, 1999 ; Medlyn *et al.*, 2000).

Effets des dépôts atmosphériques azotés

L'absence de certitude *a priori* quant à l'effet à long terme des dépôts atmosphériques azotés sur la productivité des peuplements forestiers tient à leur rôle acidifiant tout autant qu'eutrophisant sur les sols, avec des conséquences qui peuvent être contrastées selon les conditions trophiques, les essences, et les types d'écosystèmes (Matson *et al.*, 2002). Le phénomène d'acidification est en premier lieu favorisé par l'apport de protons résultant du dépôt des composés azotés sous forme acide (NH₄⁺, HNO₃). Il en va de même quand il s'agit de dépôts soufrés (dépôt d'acide sulfurique H₂SO₄). Ce sont d'ailleurs des composants de ce type qui ont justifié le terme de pluies acides. Cependant, un second mécanisme a très tôt été avancé, et découle de l'hypothèse de « saturation en azote » des écosystèmes (Aber, 1992). Dans cette hypothèse, les apports azotés favorisent dans un premier temps la productivité des écosystèmes forestiers parce qu'ils viennent lever la contrainte azotée qui caractérise généralement ces derniers en milieu tempéré et boréal (Tamm, 1990, cité par Matson *et al.*, 2002). Toutefois, la persistance et le niveau de ces dépôts exogènes conduiraient ensuite à une phase d'excès, ou de saturation en azote, définie empiriquement par une productivité stationnaire, ou par l'identification d'un lessivage d'azote dans les eaux de

percolation. C'est spécialement le cas de l'ion nitrate dont la mobilité dans les sols est élevée. Avec lui, sont entraînés les cations basiques du complexe d'échange, déjà en partie déplacés par les protons apportés par les dépôts, ce qui conduit à un appauvrissement de la teneur en minéraux des sols (Erisman et de Vries, 2000). L'ammonium est généralement mieux retenu dans les sols (par exemple Emmett *et al.*, 1995a). Cependant, l'excès de cette forme azotée favorise la réaction de nitrification, dans laquelle l'ammonium est transformé en nitrate, pouvant alors accroître le phénomène de lessivage (Erisman et de Vries, *idem*). L'augmentation de la nitrification avec la teneur en azote des sols a été très largement observée dans les dispositifs d'observation ou expérimentaux (Aber *et al.*, 1998). Enfin, la baisse progressive du pH aggraverait encore la situation, avec pour conséquence une solubilisation de l'aluminium, toxique pour les racines (Dise et Wright, 1995).

Face à un tableau théorique assez sombre, il convient d'examiner les résultats d'expériences ou de simulations obtenus à ce jour sur l'impact des dépôts atmosphériques azotés. Une première contribution est fournie par les expériences pluriannuelles *in situ* d'apports azotés sur des peuplements forestiers. De telles expériences ont été réalisées essentiellement en Europe du Nord sur des peuplements résineux et aux Etats-Unis sur des résineux et feuillus (Wright et Rasmussen, 1998 ; Aber et Magill, 2004). Il a pu être montré à partir des expériences européennes que le phénomène de lessivage de l'azote était largement dépendant du niveau des dépôts azotés : inexistant en deçà de 10 kg/ha/an, généralisé au delà de 25 kg/ha/an, et augmentant généralement avec le pH des sols. Dans tous les cas, une rétention conséquente d'azote dans les peuplements étudiés a été observée (Dise et Wright, 1995). Une nouvelle synthèse de ces expériences a par la suite montré la relative constance des conditions de nutrition azotée malgré les apports, et une absence notable de réaction de la croissance des peuplements au terme de 6 années (Gundersen *et al.*, 1998). Les expériences de fertilisation réalisées aux Etats-Unis ont cependant suggéré qu'il fallait s'attendre à un comportement contrasté selon la classe botanique des essences. Des traitements identiques appliqués pendant 6 ans à deux peuplements voisins de feuillus et résineux, ont conduit une augmentation de +50% de la productivité en biomasse et une absence de lessivage azoté dans le premier, et une situation contraire dans le second (Magill *et al.*, 1997). Ce type d'approche reste contraint par une portée temporelle réduite, de même que par le caractère brutal de l'apport fertilisant, qui à nouveau, ne reflète pas les conditions historiques d'évolution de ces dépôts. On dispose tout de même d'un peu plus de recul avec les expériences de fertilisation azotée réalisées en Scandinavie à partir des années 1960. Elles montrent une augmentation nette et rapide de la productivité des peuplements (Mäkipää *et al.*, 1998, pour le pin sylvestre en Finlande ; Pettersson et Högbom, 2004, pour le pin sylvestre et l'épicéa en Suède).

D'autres études ont tenté de corrélérer des indices actuels de croissance ou de productivité des peuplements au niveau observé ou prédit par des modèles des dépôts azotés ; par exemple celle de Braun *et al.* (1999) sur 50 placettes permanentes de hêtre dans le nord de la Suisse, ou Solberg *et al.* (2004), sur 200 placettes permanentes de pin sylvestre et d'épicéa en Norvège. Dans ces deux situations, une liaison positive entre le niveau des dépôts azotés et l'accroissement en

diamètre quadratique moyen a été mise en évidence. Les résultats obtenus par ailleurs par Nellemann et Thomsen (2001) sur l'épicéa en Norvège retiennent toute notre attention, parce qu'ils présentent de fortes similarités avec les nôtres. L'étude porte sur l'accroissement radial de l'épicéa échantillonné dans plus de 30 000 placettes d'inventaire forestier entre 1954 et 1996. Après une correction de l'effet de l'âge et de la fertilité, une chronique de l'accroissement radial a été établie pour 3 zones nationales différant par leur niveau de dépôts azotés. L'accroissement radial, stable jusqu'aux années 1960, a ensuite connu une progression jusqu'aux années 1980 d'autant plus forte que le niveau des dépôts a été élevé. Sur les 15 dernières années en revanche, il est observé une forte diminution de cet accroissement, sauf dans les zones indemnes de dépôts, qui est reliée à un syndrome d'acidification. Sur la base d'un raisonnement historique semblable, le rôle des dépôts azotés a pu être avancé pour rendre compte de la capitalisation généralement observée dans les peuplements forestiers d'Europe dans les années 1970-80, à partir des inventaires forestiers nationaux (Kauppi *et al.*, 1992).

Il faut enfin évoquer les contributions issues de modélisation. Au niveau planétaire, le rôle favorable des dépôts azotés sur la productivité des écosystèmes été suggéré comme un facteur explicatif du puits de carbone manquant (par exemple Townsend *et al.*, 1996). De même en milieu boréal, les dépôts atmosphériques favoriseraient une séquestration accrue de carbone (Mäkipää *et al.*, 1999). D'après Cannell *et al.* (1998), ils pourraient rendre compte de 14% de l'accroissement de productivité observé pour des peuplements résineux au Royaume-Uni. Un indice indirect mais intéressant de l'effet favorable que pourraient avoir les dépôts azotés sur la productivité est suggéré par certaines contributions de modélisation, déjà citées (Luan *et al.*, 1999 ; Medlyn *et al.*, 2000), qui montrent que la réponse des écosystèmes à l'évolution du taux de CO₂ atmosphérique pourrait être transitoire, en raison de l'apparition progressive d'une contrainte trophique. Or ces simulations ne font pas intervenir de dépôts atmosphériques. L'expérience FACE réalisée par Oren *et al.* (2001) indique également qu'une réaction du peuplement à l'augmentation du taux de CO₂ peut être obtenue par un apport fertilisant simultané. On peut enfin citer les récents résultats du projet européen RECOGNITION (communiqué de presse de l'EFI, 2002, à l'adresse : www.efi.fi/news/2002/nitro, Kahle *et al.*, non publié), qui mettent en avant le rôle primordial qu'ont pu jouer les dépôts atmosphériques azotés dans les évolutions de croissance constatées en Europe au XX^e siècle, par des approches corrélatives et de modélisation.

En conclusion, s'il faut garder à l'esprit l'effet acidifiant que peuvent avoir les dépôts atmosphériques sur les écosystèmes, de nombreux travaux indiquent aussi le rôle de fertilisation qu'ils ont pu, et peuvent jouer. Il faut alors imaginer que la disponibilité en azote des écosystèmes forestiers a été essentiellement limitante à la seconde moitié du XX^e siècle, et que la phase dite de « saturation » n'a pas encore commencé (Aber *et al.*, 1998). A partir de l'étude de sites spécialement exposés aux dépôts en Europe, Wright *et al.* (2001) suggèrent d'ailleurs que le phénomène de saturation azotée des écosystèmes forestiers reste rare, et que plusieurs décennies seraient peut-être nécessaires à sa généralisation, aux niveaux de dépôts rencontrés sur le continent.

3.3.2.5 *Bilan : proposition d'un scénario historique schématique des évolutions de productivité constatées.*

L'examen précédent nous amène à proposer le schéma explicatif suivant : l'augmentation précoce du taux de CO₂ atmosphérique et des températures minimales en début de siècle ont pu avoir un effet stimulant sur la croissance en hauteur dominante dès cette époque, expliquant le léger sursaut généralement observé dans chaque secteur. A la décennie 1940, une succession singulière d'années sèches est venue affecter la croissance dans tous les secteurs, et ramène la productivité courante à un niveau proche de celui de début de siècle. A compter des années 1950, les dépôts atmosphériques augmentent fortement pendant plusieurs décennies, avec un niveau variable selon les régions (gradient Ouest-Est). Il contribuent à lever la contrainte trophique qui caractérise les peuplements forestiers. Le Perche, où les conditions trophiques sont plus difficiles, et les dépôts atmosphériques faibles, fait exception. En parallèle l'augmentation du taux de CO₂ se poursuit, et a pu contribuer à l'augmentation de productivité qui se manifeste à cette époque, les dépôts atmosphériques azotés ayant eu un effet modulateur, qui explique une différenciation régionale des comportements de croissance. A cette période, les températures sont relativement stables et ne doivent pas participer à l'évolution de productivité. La décennie 1970, et en particulier l'année 1976, affecte la croissance des chênaies. Les hêtraies semblent échapper à cet événement. A partir des années 1980, les dépôts atmosphériques ralentissent ou se stabilisent. Au cours des 15 dernières années du siècle, une nouvelle augmentation des températures profite aux chênaies, essentiellement dans le Perche et Nord-Est où le climat est plus frais. La plus grande sensibilité du hêtre aux épisodes de sécheresse explique que ces années records, en termes de températures, ont un effet défavorable sur sa productivité.

3.4 Changements de productivité et gestion forestière

3.4.1 Des changements marqués, avec une variabilité spatiale

A l'issue de ce travail, l'idée selon laquelle la ressource feuillue de la moitié Nord du pays a connu une évolution rapide et marquée de sa productivité nous paraît acquise. Mais il faut aussi compter avec le constat de comportements régionaux contrastés, plus incertains dans l'Ouest du pays, ce qui souligne tout l'intérêt d'une répétition de l'approche sur le territoire. De ce point de vue, le fait que la plupart des études consacrées à l'évolution des rythmes de croissance ait été historiquement menée dans un grand quart Nord-Est du pays, où l'évolution de productivité y est la plus soutenue pour les deux essences étudiées, et a sans doute de bonnes raisons de se généraliser à d'autres essences si on songe à la causalité du phénomène, a sans doute généré une vision un peu optimiste de ce tableau d'évolution. Il nous semble qu'un chiffre situant la productivité à un niveau actuel de l'ordre de +50% par rapport à il y a un siècle, constitue une estimation pas nécessairement rare, mais élevée, des tendances auxquelles on peut s'attendre dans la moitié Nord (secteur H2 pour le hêtre, C2, C3 et C4 pour le chêne, mais aussi dans le Nord-Est pour l'épicéa, Hervé, *comm. pers.*), et signifie que la ressource qui est actuellement en train de se constituer – les jeunes générations des échantillons – diffère assez largement de celle

qui est en cours d'exploitation sur le plan de sa production. S'agissant du chêne, les estimations sont peut-être optimistes par rapport à la productivité, et en partie liées à des aspects sylvicoles historiques. Mais ce contexte ne doit pas masquer la signification réelle de cette mesure, à savoir que la jeune génération connaît un développement en hauteur sans précédent, par rapport à une ancienne génération qui a subi une première transition sylvicole, avec la conversion des TSF, et a atteint sur le tard le seuil d'une seconde transition, de nature environnementale (liée d'ailleurs comme la première au phénomène d'industrialisation). **La ressource arrivée à maturité définit donc une référence à prendre avec circonspection, si on s'appuie dessus pour gérer la ressource à venir.**

3.4.2 Quelques conséquences pour la sylviculture et l'aménagement

On peut à nouveau discuter la signification de ce chiffre de +50%. Il signifie qu'un peuplement qui évoluerait continuellement dans les conditions actuelles produirait autant que s'il avait été maintenu dans les conditions qui prévalaient en début de siècle, sur une durée cependant réduite de 1/3 par rapport au précédent. En réalité, le niveau de productivité a évolué progressivement, comme le montrent les chroniques estimées, et la situation qu'on vient d'évoquer n'a pas spécialement de sens si on considère des peuplements auxquels elles se sont appliquées dans le temps. La moyenne de la tendance sur une période donnée permettrait de se faire une première idée du gain de productivité capitalisé, mais ce serait encore une approximation, car la capacité de production instantanée du peuplement varie avec le stade de développement. La réponse peut en définitive être apportée par une approche au moyen d'un simulateur de croissance, qui permet d'appliquer la tendance à des situations variant par la date d'origine des peuplements et leur niveau de fertilité intrinsèque. Un simulateur comme Fagacées (Dhôte et Le Moguedec, 2005) rend l'opération aisée, parce que la production est régie par la croissance en hauteur dominante. Les premières simulations ont été réalisées sur le hêtre dans le Nord-Est, en comparant par exemple deux peuplements de fertilité intrinsèque 32,5 m à 100 ans en 1950, respectivement installés en 1850 et 1950, avec un diamètre dominant objectif fixé à 60 cm et en faisant l'hypothèse que le niveau de productivité atteint en fin de siècle se maintiendrait (Bontemps *et al.*, 2005). A scénario sylvicole constant, il est montré que l'âge d'exploitabilité est diminué de 20% entre ces deux générations, l'indice de productivité moyen étant de +15% pour le peuplement de 1850, et +43% pour le second. La plus jeune génération de hêtraie serait alors exploitée à 125 ans dans le cas d'une sylviculture prudente, et à 90 ans avec une sylviculture dynamique.

On peut esquisser les conséquences sylvicoles de cette évolution à l'avenir. **Deux scénarios schématiques opposés peuvent se présenter :**

- i- les peuplements sont gérés en suivant les itinéraires sylvicoles préétablis, où l'occurrence et l'intensité de l'éclaircie sont déclenchées par la hauteur dominante atteinte ou le degré de fermeture et de densité du peuplement, auquel cas l'âge d'exploitabilité sera largement piloté par le niveau de la tendance observée sur la croissance en hauteur dominante. Ceci, à supposer que le signal d'exploitabilité soit un critère de diamètre, et que tendance en diamètre et en

hauteur soient semblables, ce qui paraît être le cas pour la strate dominante. Dans cette situation, il faut s'attendre à des réductions fortes de l'âge d'exploitabilité, d'autant plus si les tendances se maintiennent, qui ne seront pas sans conséquence sur l'aménagement : par exemple si la durée nécessaire à la phase de régénération est quant à elle maintenue, ou encore si les tendances perdurent, faisant de l'âge d'exploitabilité une cible mobile.

- ii- les interventions sylvicoles sont conditionnées par un temps de retour et un degré de prélèvement qui tend à rester constant, ce qui génère des peuplements à forte densité, où le rythme de production en surface terrière ne suit pas celui constaté sur la hauteur dominante, et le diamètre objectif peut être atteint plus tardivement. Dans ce cas, les conséquences sur la planification restent dans un premier temps modérées. Mais la croissance en hauteur se poursuivant à son rythme, on risque par exemple d'observer toute une partie de la ressource progresser dans des gammes de hauteur telles que la sensibilité des peuplements aux événements venteux en serait fortement accrue (la hauteur étant une bonne mesure de la sensibilité des peuplements à cet aléa, Bock *et al.*, 2005), et l'exposer d'autant plus longtemps que le diamètre d'exploitabilité est atteint tardivement.

Il apparaît que les deux essences feuillues étudiées, hêtre et chêne, pourraient être chacune représentative d'une de ces deux options dans l'avenir, si on s'en tient aux prescriptions sylvicoles formulées pour ces deux systèmes réguliers. Le contexte de la gestion des hêtraies est à l'intensification des itinéraires (Duplat et Roman-Amat, 1996 ; ONF, 2005), avec dans le Nord-Est un objectif de production de hêtre à diamètre élevé et à cernes larges (3 à 4 mm minimum), garantissant un matériau tendre et sans contrainte. L'âge d'exploitabilité est envisagé autour de la centaine d'années pour de bonnes fertilités. On ne dispose pas encore d'information pour les chênaies continentales. Toutefois, les préconisations pour la chênaie atlantique définissent un objectif de production de chêne à gros diamètre, mais sans cependant changer les âges d'exploitabilité (170 à 190 ans ; Jarret, 2004). Le contexte d'une production de chêne de haute qualité amène à prôner la recherche d'un matériau à « grain fin », avec des cernes de largeur relativement modérée, inférieure à 2,5 mm.

On peut maintenant essayer de confronter ces éléments à la capacité de production de ces essences. Nous considérons pour le propos les jeunes peuplements des deux essences, dans le secteur qui leur est commun (Nord-Est, H2 et C4). Sur la figure 6.19 sont comparées leurs courbes de croissance en hauteur dominante. La forme de ces trajectoires n'est pas tout à fait semblable, et on repère en particulier la tendance du chêne à une croissance plus tendue, alors que les courbes relatives au hêtre, dont le départ est peut-être plus fort, amorcent un ralentissement avant 75 ans. Toutefois, il faut remarquer que les meilleures fertilités atteignent les 20 m à 50 ans et les 30 m à 75 ans, ordre de grandeur qui est commun aux deux essences. Sur la figure 6.20, sont maintenant figurées leurs trajectoires de production respectives, simulées avec le modèle Fagacées jusqu'à 200 ans, pour 4 classes de fertilité (20, 25, 30 et 35 m). L'écart entre les deux essences est à nouveau modeste. Ces éléments suggèrent donc que d'un strict point de vue

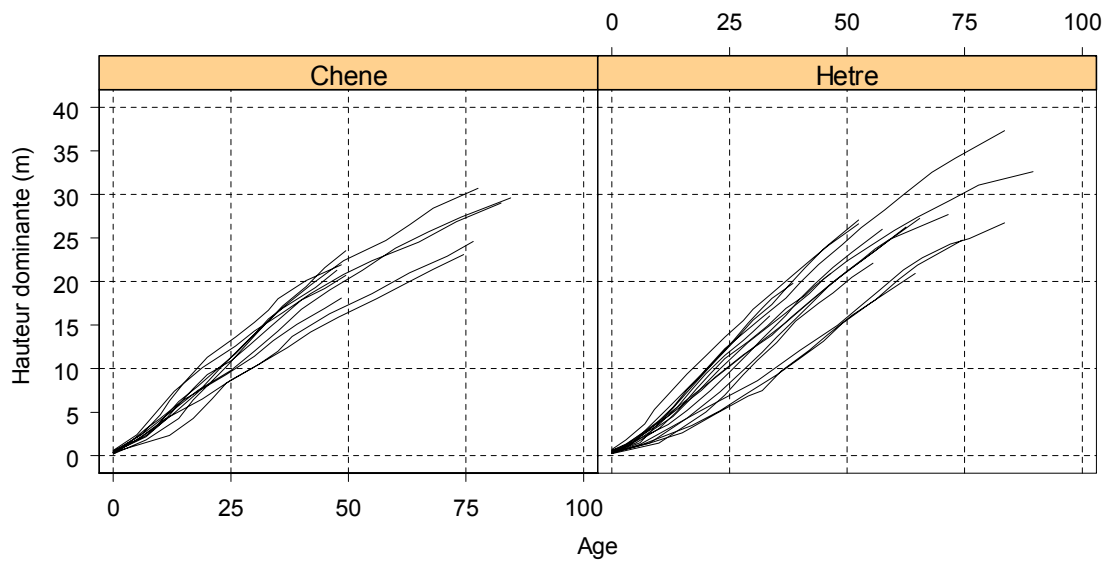


Figure 6.19 Courbes de croissance en hauteur dominante des jeunes peuplements de chêne et de hêtre du secteur Nord-Est.

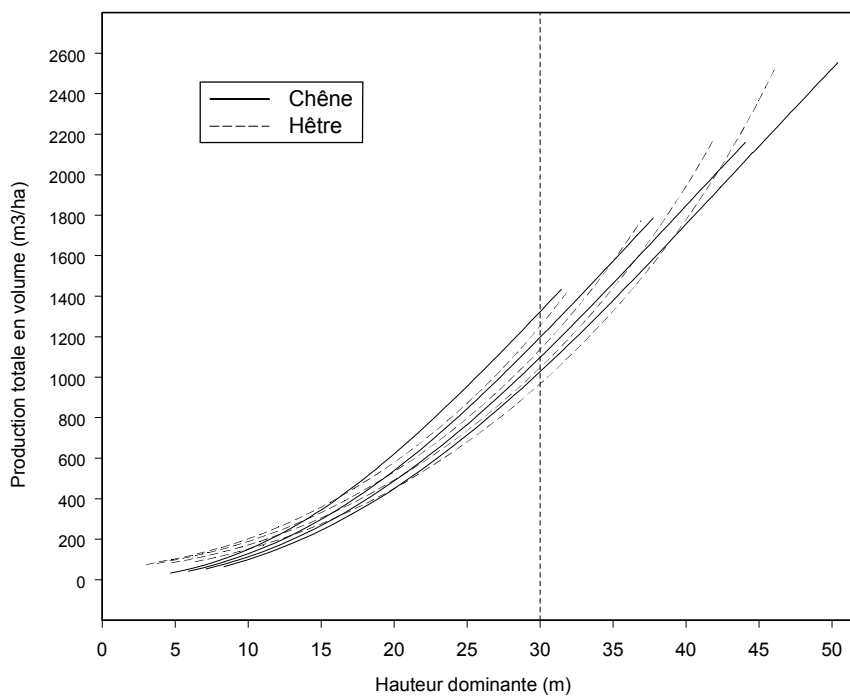


Figure 6.20 Courbes de production totale en volume de peuplements de chêne et de hêtre en fonction de la hauteur dominante, simulées jusqu'à 200 ans pour 4 classes de fertilité (modèle Fagacées).

quantitatif, les jeunes chênaies et hêtraies actuelles du Nord-Est ont une capacité productive semblable. **Etant donné le fort contraste impliqué par les recommandations sylvicoles en termes d'âge d'exploitabilité et d'intensité de sylviculture, tout porte donc à croire que les deux situations qu'on a évoquées, massifs aux peuplements denses et hauts, gérés avec une révolution relativement stable, ou au contraire des massifs gérés à courte révolution, mais avec une pression accrue sur le renouvellement des peuplements, pourraient se manifester de façon extrême.** D'autres éléments vont probablement venir se surimposer à ces contraintes, à l'image de la problématique de séquestration active de carbone dans les écosystèmes terrestres. Or plusieurs travaux semblent indiquer que la maximisation de cette fonction passe par un allongement des révolutions (par exemple Pussinen *et al.*, 2002 ; Vallet, 2005), ce qui viendrait en contradiction d'un objectif de stabilité des peuplements, et pourrait être d'autant moins facile à réaliser que les tendances se maintiendront.

3.4.3 Evolution future de la productivité des peuplements

3.4.3.1 Evolution future des facteurs environnementaux

On ne peut donc pas terminer sans s'interroger sur l'évolution future de la productivité, en lien avec les changements de l'environnement. En premier lieu, a-t-on vraiment affaire à une tendance de long terme ? Il est difficile d'être affirmatif : la majeure partie du signal est certes identifiée dans la seconde moitié du siècle dernier, mais à l'inverse la capacité de remontée dans le temps du dispositif expérimental mis en œuvre reste limitée (80 à 100 ans). De plus, on a vu à quel point les conjonctures climatiques pouvaient affecter le signal (l'événement majeur restant celui du milieu de siècle), contribuant à en masquer le caractère tendanciel. Un indice est peut-être fourni par les causes pressenties comme étant à l'origine de l'évolution des rythmes de croissance. Si l'influence de l'élévation du taux de CO₂ atmosphérique est compatible dans une grande majorité de secteurs, nous avons avancé que les dépôts atmosphériques azotés ont pu jouer un rôle substantiel, ayant consisté à lever une contrainte de nature trophique, laquelle a le cas échéant favorisé l'exploitation du facteur CO₂. Si c'est bien le cas, on peut interroger le caractère tendanciel de ces dépôts atmosphériques, dès lors qu'ils ont commencé à diminuer de façon avérée (voir figure 6.21, EMEP, Lövblad *et al.*, 2004). Il est toutefois fort possible qu'ils ne s'annulent pas totalement. A partir de scénarios de développement économique mondial, Busch *et al.* (2001) indiquent que le continent Européen restera durablement affecté par des retombées atmosphériques. A supposer que ces dépôts soient fortement réduits, il faudrait encore se demander si la quantité d'azote reçue par les écosystèmes forestiers au cours des dernières décennies sera intégrée durablement au cycle biogéochimique, ou si son effet n'est que transitoire. D'autres facteurs, dont les effets ont peut-être été discrets jusqu'à présent, à l'image de l'augmentation des températures ou du CO₂, sont appelés à progresser fortement au cours du prochain siècle (GIEC, 2001). Vont-ils assurer un relais tendanciel de productivité ? Un tel résultat a été suggéré par les résultats du projet RECOGNITION (Van Oijen *et al.*, b, non publié) : si les dépôts azotés sont avancés comme la cause principale des tendances de croissance

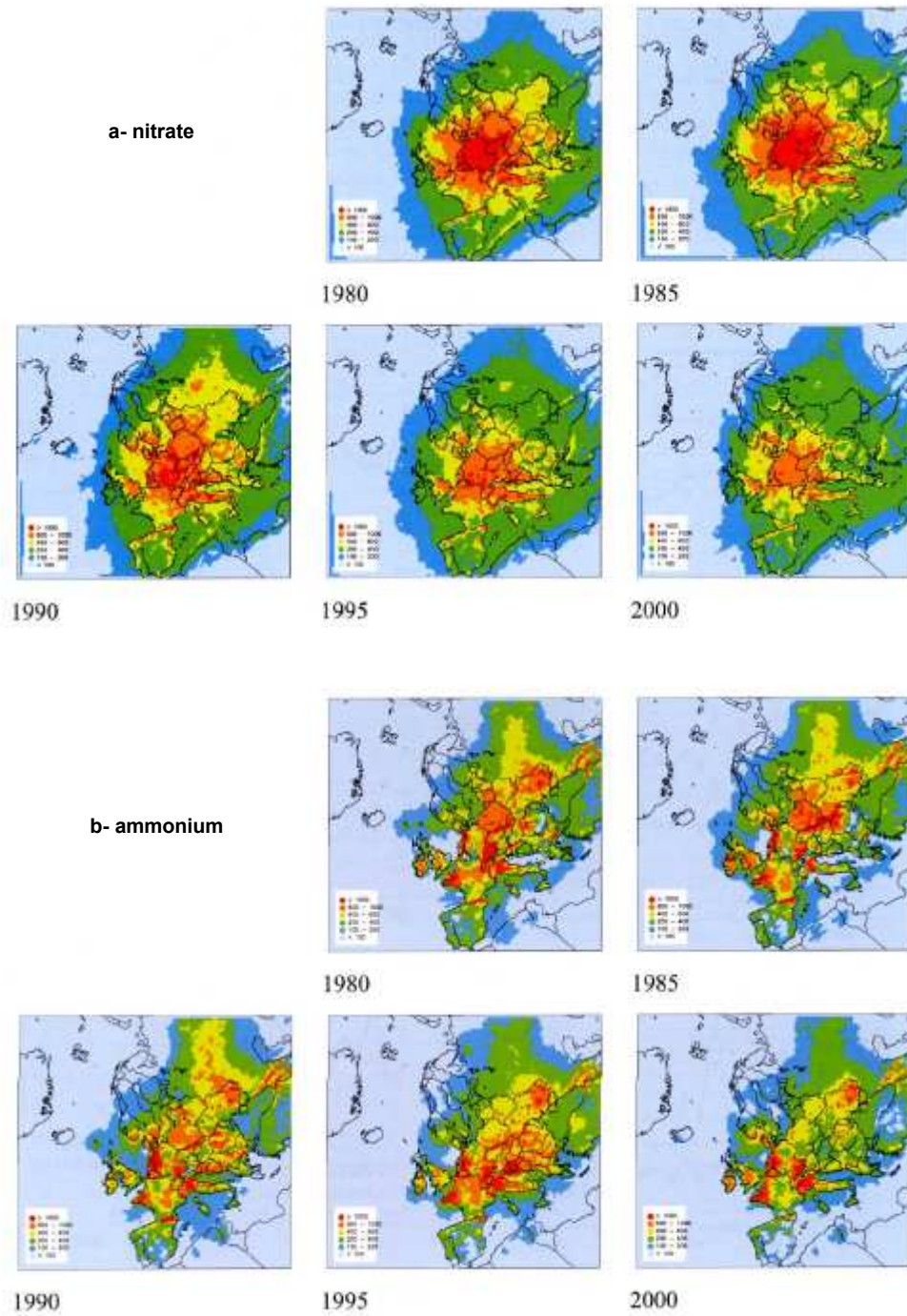


Figure 6.21 Evolution des dépôts atmosphériques azotés de nitrate et d'ammonium en Europe au cours de la période 1980-2000 (tiré de Lövblad et al., 2004).

du siècle dernier, le taux de CO₂ et les températures pourraient en revanche jouer un rôle prépondérant à l'avenir. Mais les conséquences n'en sont pas nécessairement favorables, si on songe par exemple à la plus grande occurrence d'épisodes climatiques ponctuels mais sévères. La formalisation de l'impact de ce type d'événement sur le fonctionnement des écosystèmes est jusqu'à présent très peu aboutie (Gutschick et Bassirad, 2003).

3.4.3.2 Apports de la modélisation fondée sur des processus

Pour extrapoler la tendance, une direction possible est d'aborder la production des peuplements forestiers au moyen de modèles fondés sur des processus, à partir de scénarios d'évolution des facteurs de l'environnement. En France, une telle approche a été menée récemment à l'échelle régionale par Loustau *et al.* (2005), et porte sur plusieurs essences dont le hêtre et le chêne sessile. Les simulations font intervenir des scénarios d'évolution des températures et du taux de CO₂ atmosphérique, pour la période allant de 1960 à 2100. En revanche, les dépôts atmosphériques azotés n'interviennent pas. Les simulations font ressortir que la productivité des hêtraies et chênaies pourrait continuer à augmenter jusqu'à la moitié du siècle, d'un ordre de grandeur de +20% sur la production primaire nette par rapport à 2000 pour le chêne ainsi que le hêtre dans le Nord-Ouest, et de +40% pour le hêtre dans le Nord-Est. La stagnation de la productivité au milieu de siècle est attribuée à une contrainte hydrique croissante, spécialement dans l'Ouest du pays. La moins forte progression notée pour le hêtre dans le Nord-Ouest est liée à l'évolution des températures et au développement de déficits hydriques.

Nécessité de simulations rétrospectives

Si les simulations prospectives de ce type sont utiles, il nous semble cependant qu'elles ne sont pas exemptes d'une certaine gratuité. Quel degré de certitude peut-on en effet leur accorder *a priori* ? On pourra objecter que c'est précisément un des rôles du modèle que de proposer une extrapolation, à partir de la somme des connaissances disponibles à un moment donné sur les processus physiologiques et les scénarios de changements de l'environnement existants. **Mais à notre sens, les explorations prospectives, qui sont l'objet de nombreuses d'études, sont trop souvent privilégiées par rapport à l'exploration rétrospective des changements de productivité, qui s'imposerait en premier lieu.** Les travaux réalisés dans le projet européen RECOGNITION sont à notre connaissance les seuls qui aient tenté d'expliquer la productivité passée de peuplements, en faisant intervenir simultanément les chroniques des trois facteurs principaux supposés à l'œuvre, températures, taux de CO₂ atmosphérique et dépôts azotés. Mais même dans ce cas, l'approche est biaisée par la procédure de calibration des modèles préalable aux simulations, réalisée sur un matériel dendrométrique qui est d'emblée tendancé... Le programme d'étude des changements de productivité dans lequel le présent travail s'inscrit a donné lieu à l'acquisition de données dendrométriques abondantes, collectées selon des plans d'échantillonnage destinés à rechercher un effet de la date. Il y aurait donc matière à une combinaison des deux types d'approches, descriptive et fonctionnelle : l'effet de la date ayant été

estimé, les accroissements pourraient d'abord être détendancés, pour servir de support à une calibration de modèle écophysologique en « environnement stationnaire ». On procéderait ensuite à des simulations de croissance et production faisant intervenir les chroniques passées d'évolution des différents facteurs. De la confrontation des courbes simulées avec les courbes de croissance réelles (et tendancées), on pourrait juger de l'aptitude du modèle écophysologique à aborder une étude prospective. La compréhension des causes à l'origine des changements étant encore fragmentaire, ce type d'étude mériterait d'être conduit. Pour compléter, il faudrait aussi s'interroger sur la possibilité de calibrer des fonctions de réponse de la productivité des peuplements aux facteurs de l'environnement à partir de modèles écophysologiques, et de les transférer vers des simulateurs descriptifs de la production, qui restent un outil privilégié pour tester et élaborer des scénarios sylvicoles. Les travaux de Matala *et al.* (2005) sur des résineux en Finlande montrent que cela est possible.

Des incertitudes liées aux modèles et aux scénarios environnementaux

La prudence reste toutefois de rigueur. Plusieurs études ont mis en avant la difficulté d'aborder le thème de l'effet des changements de l'environnement sur la productivité des écosystèmes par des modèles fondés sur des processus, dont le réalisme et l'exhaustivité de la représentation font question (Eamus, 1996 ; Schwalm et Ek, 2001). Les scénarios des facteurs de l'environnement sont également incertains. Pour ne prendre qu'un exemple, le déterminisme du réchauffement climatique est encore mal connu, et son caractère tendanciel au plan historique n'est pas formellement établi. Ainsi, la phase de refroidissement climatique observée dans l'hémisphère Nord à la période 1940-1980, alors que la concentration atmosphérique des gaz à effet de serre n'a fait qu'augmenter, incite à la circonspection (Jones *et al.*, 1986a). De même le rôle de l'activité solaire dans le réchauffement des deux dernières décennies est invoqué (Solanki *et al.*, 2004). Enfin, certains facteurs de l'environnement sont encore largement écartés des simulations de production sous CO₂ et changement climatique, à l'image de l'ozone troposphérique, parce que leurs effets sont encore mal connus (Samuelson et Kelly, 2001).

Ce contexte incite donc à une attitude pragmatique, consistant en parallèle à accorder une attention particulière à l'observation, rétrospective et continue, des écosystèmes forestiers. Cela désigne aussi le rôle essentiel que doivent jouer les réseaux d'observation de la production et de l'environnement à de larges échelles, et la constitution de grandes bases de données dendrométriques.

Annexes

Annexes

Annexe 1. Méthodes de calcul de quelques descripteurs du milieu.....	409
Annexe 2. Comparaison d'accroissements en largeur ou en surface de cerne à âge constant et tendance à long terme : regard sur la méthode dendrochronologique.....	413
Annexe 3. Enveloppe de confiance autour de l'effet date modélisé par une fonction spline cubique.....	419
Annexe 4. Données relatives à la concentration historique de l'atmosphère terrestre en dioxyde de carbone.....	422
Annexe 5. Courbes de croissance en rayon dominant et hauteur dominante de l'échantillon Nord-Est.....	425
Annexe 6. Interprétation de comportements de croissance observés sur le chêne sessile, relation avec les méthodes de régénération des futaies ou de conversion des TSF.....	431
Annexe 7. Calcul de séries climatiques moyennes pour les différents secteurs de l'échantillon chêne.....	439

Annexe 1. Méthodes de calcul de quelques descripteurs du milieu

1. Conversion de variables applicables à un horizon de sol donné en variables applicables à une profondeur donnée

Concentration

On note $[X]$ et Q_x la concentration et la quantité massique d'un composant x dans un horizon de sol donné, qui a fait l'objet d'une mesure, V et H le volume et la hauteur de cet horizon, d la densité de la fraction terreuse de cet horizon, et F_v la fraction volumique de sol dans cet horizon (en présence d'une charge caillouteuse). Sur un profil de sol, on note p la profondeur de référence à laquelle on calcule une concentration, et chaque horizon situé en partie ou totalité au dessus de cet horizon est indexé par i . On a :

$$[X]_p = \frac{Q_p}{m_p} = \frac{\sum_p [X]_i m_i}{\sum_p m_i} = \frac{\sum_p [X]_i V_i F_{v_i} d_i}{\sum_p V_i F_{v_i} d_i} = \frac{\sum_p [X]_i H_i F_{v_i} d_i}{\sum_p H_i F_{v_i} d_i}$$

Pour le calcul de la fraction volumique F_v , on renvoie à la section suivante de la présente annexe.

pH

On a : $\text{pH} = -\text{Log} [H^+]$ soit $[H^+] = 10^{-\text{pH}}$

où $[H^+]$ est une concentration volumique. Le pH issu des analyses de sol est un pH eau, mesuré sur une solution formée de 4 volumes d'eau pour 1 volume d'horizon. On calcule le pH à une profondeur p donnée par la relation :

$$\text{pH}_p = -\text{Log} \frac{\sum_p 10^{-\text{pH}_i} V_i F_{v_i}}{\sum_p V_i F_{v_i}} = -\text{Log} \frac{\sum_p 10^{-\text{pH}_i} H_i F_{v_i}}{\sum_p H_i F_{v_i}}$$

2. Procédure adoptée pour le calcul de la réserve utile maximale (RUM) d'un sol à une profondeur donnée.

On note e et t l'épaisseur et la texture de la fraction terreuse d'un horizon, m et m_x les masses des fractions terreuse et caillouteuse (granulométrie comprise entre 2 et 75 mm) mesurées sur l'échantillon prélevé dans cet horizon, que nous avons mesurées lors de la préparation des analyses, d et d_x leurs densités, v et v_x leurs volumes, f_x la fraction volumique de la charge en cailloux inférieurs à 75 mm, relative à l'échantillon prélevé dans l'horizon, F_x la fraction volumique de la charge en éléments grossiers de taille supérieure à 75 mm relative à l'horizon, et enfin F_v la fraction volumique de terre dans l'horizon, qu'on cherche à atteindre pour le calcul de la réserve utile.

La classe de texture de chaque horizon au sens de Jamagne (1967, reproduit dans Jabiol, 1996) a été calculée à partir de la granulométrie 5 fractions des analyses de sol quand elle était disponible, ou par l'appréciation de terrain pour les horizons plus profonds. Nous avons eu recours au programme de calcul de la texture utilisé dans l'équipe Ecologie Forestière du laboratoire (version du 18.08.2004). La fraction volumique F_x a été estimée sur le terrain à partir de la charte graphique reproduite dans Jabiol (1996).

On a donc :

$$F_V = (1 - F_x)(1 - f_x)$$

La valeur de f_x s'obtient par :

$$f_x = \frac{v_x}{v} = \frac{m_x/d_x}{m_x/d_x + m/d} = \frac{1}{1 + \frac{m}{d} \frac{d_x}{m_x}}$$

La densité d_x de la charge caillouteuse de nos échantillons (silex ou grès) a été fixée à la valeur commune de 2,5 après consultation des valeurs publiées dans diverses sources. Pour la fraction terreuse, nous avons utilisé les valeurs de densité publiées par Jamagne *et al.* (1977, cité par Jabiol, 1996) pour chaque classe texturale.

On atteint alors la réserve utile de l'échantillon par la relation :

$$RU_m = e RU(t) F_V$$

où $RU(t)$ est la réserve utile, exprimée en mm par centimètre d'épaisseur, d'un horizon de texture t . Nous avons utilisé les valeurs publiées par Jamagne *et al.* (1977).

Finalement, les valeurs de RU calculées pour chaque horizon sont additionnées jusqu'à la profondeur totale souhaitée (un horizon est donc parfois tronqué) :

$$RU_m = \sum_{\text{profondeur totale}} RU_{m_i}$$

3. Méthode modifiée du calcul du bilan hydrique sylvo-pédo-climatique

Principe

On note P_u le niveau mensuel des précipitations utiles (après interception par le couvert), et ETM le niveau d'évapotranspiration maximale mensuelle du couvert (fraction de l'ETP). L'ETR, évapotranspiration réelle du couvert est définie comme une fraction K de l'ETM, telle que :

$$K = 1, \text{ si le niveau courant } RU \text{ de la réserve utile est supérieur à } 0.4 RU_m$$

$$K = \frac{RU}{0.4 RU_m}, \text{ dans le cas contraire.}$$

Dans la méthode classique (Lebourgeois, 2002), ce coefficient est calculé en début de mois comme le rapport :

$$K = \frac{RU + Pu}{0.4 RUm}$$

où RU est le niveau de la réserve utile en début de mois

Nous proposons ici de tenir compte d'une variation progressive de K, sur la base d'un calcul en temps continu (avec le jour comme unité de temps), en faisant les hypothèses suivantes : **si n est le nombre de jours du mois courant, le niveau journalier des précipitations utiles et de l'évapotranspiration maximale est constant, soit $Pu(t) = p = Pu/n$ et $ETM(t) = etm = ETM/n$.**

Variation de la RU en fonction du temps pour des valeurs inférieures au seuil $RU_s = 0.4 RUm$

On a :

$$dRU_K(t) = (p - K(t) etm) dt$$

Soit :

$$\frac{dRU_K(t)}{\left(p - \frac{RU_K(t)}{RU_s} etm\right)} = dt$$

Soit après intégration entre sur l'intervalle $[t_0, t]$:

$$\left[\ln \left(p - \frac{RU_K(t) etm}{RU_s} \right) \right]_{t_0}^t = \frac{-etm \Delta t}{RU_s}$$

Et :

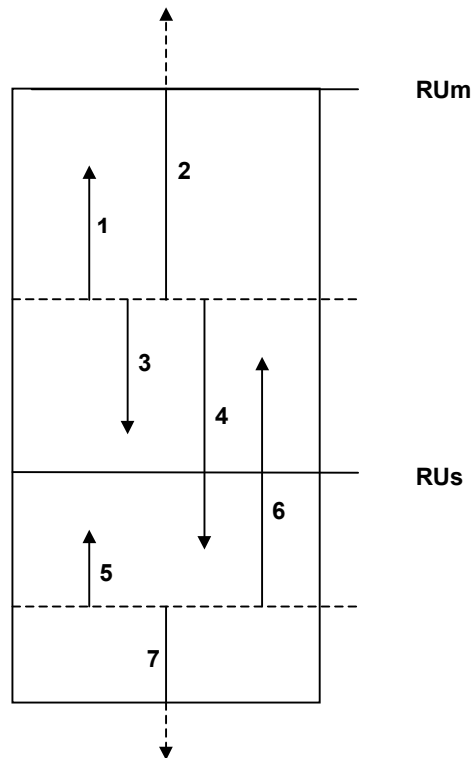
$$RU_K(t) = \frac{RU_s}{etm} \left[p - \left(p - \frac{RU_K(t_0) etm}{RU_s} \right) \exp \left[-\frac{etm \Delta t}{RU_s} \right] \right] \quad (*)$$

Finalemment :
$$K(t) = \frac{RU_K(t)}{RU_s}$$

Remarque : On a toujours $RU_K(t) \geq 0$

Algorithme de calcul du bilan hydrique

Les différentes situations qu'on peut rencontrer à un mois donné sont représentées sur le schéma ci-après.



Si : $K(0) > 1$

Si : $P_u - ETM > 0$

$$RU(n) = \min (RU(0) + P_u - ETM, RU_m) \quad [1, 2]$$

Sinon si : $P_u - ETM < 0$

Si : $RU(0) + P_u - ETM > RU_s$ $RU(n) = RU(0) + P_u - ETM$ [3]

Sinon : $RU(n) = RU_K(\Delta t)$ avec $\begin{cases} RU_K(t_0) = RU_s \\ \Delta t = n - \frac{RU(0) - RU_s}{-(p - etm)} \end{cases}$ [4]

Sinon si : $K(0) < 1$

Si : $P_u - ETM < 0$

$$RU(n) = RU_K(n) \quad \text{avec} \quad RU_K(t_0) = RU(0) \quad [7]$$

Sinon si : $P_u - ETM > 0$

Si : $RU_K(n) < RU_s$ $RU(n) = RU_K(n)$ [5]

Sinon : $RU(n) = \min (RU_m, RU_s + (p - etm) (n - \Delta t))$ [6]

avec : $\Delta t = -\frac{RU_s}{etm} \ln \left[\frac{p - etm}{p - \frac{RU(0) etm}{RU_s}} \right]$ (tel que $RU_K(t) = RU_s$ dans (*))

Annexe 2. Comparaison d'accroissements en largeur ou en surface de cerne à âge constant et tendance à long terme : regard sur la méthode dendrochronologique (Becker, 1989, et résultats cités en introduction)

1. Introduction

Pour simplifier le raisonnement, on suppose ici que l'accroissement en rayon dépend de l'âge : passé un maximum, les largeurs de cerne tendent généralement à se stabiliser, le rayon évoluant alors linéairement avec l'âge, et raisonner à âge plutôt qu'à taille fixée importe donc peu. Dans la méthode dendrochronologique, les indices de croissance sont obtenus par standardisation d'un effet âge (voir encadré et figures de l'introduction, reproduites dans cette annexe). **L'effet de la date identifié par la chronologie des indices de croissance est donc supposé intervenir de façon multiplicative** sur l'accroissement courant.

On note LC et SC la largeur ou surface de cerne, R le rayon de l'arbre. On s'intéresse à l'accroissement annuel d'un arbre ($\Delta t = 1$) au temps t , t_i étant sa date de naissance, et t_0 étant l'origine du temps pour l'expression de l'effet date (date d'apparition d'une évolution de la vitesse de croissance).

En l'absence de tendance à long-terme, on écrit alors :

$$LC_t = f(\text{age}) = f(t - t_i) \quad [1]$$

Pour l'accroissement en surface de cerne, on a donc :

$$SC_t = 2\pi R_t f(t - t_i)$$

On peut essayer d'écrire SC_t comme une fonction de l'âge, avec :

$$R_t = \int_{t_i}^t f(t - t_i) dt = F(t - t_i)$$

Soit :

$$SC_t = 2\pi F(t - t_i) f(t - t_i) = f_2(t - t_i) \quad [2]$$

Si on introduit un effet de la date, on a maintenant :

$$LC_t = f(t - t_i) g(t - t_0) \quad [3]$$

avec $g(t - t_0) > 1$ si $t > t_0$. Cette fois :

$$R_t = \int_{t_i}^t f(t - t_i) g(t - t_0) dt$$

Pour simplifier cette expression, on utilise le fait qu'il existe t_c , avec $t_i < t_c < t$, tel que :

$$R_t = g(t_c - t_0) \int_{t_i}^t f(t - t_i) dt = g(t_c - t_0) F(t - t_i)$$

Et pour l'accroissement en surface de cerne, on a donc :

$$SC_t = f_2(t - t_i) g(t_c - t_0) g(t - t_0) \quad [4]$$

Comme $g > 1$ pour $t > t_0$ en particulier t_c , on a :

$$g(t_c - t_0) g(t - t_0) > g(t - t_0)$$

En comparant [3] et [4], on constate que l'effet de la date sur la surface de cerne est nécessairement supérieur à celui qui s'applique à la largeur de cerne.

Comme $t_c < t$, on a aussi :

$$g(t_c - t_0) g(t - t_0) < g(t - t_0)^2$$

L'effet de la date sur la surface de cerne est donc inférieur au carré de celui qui s'applique sur la largeur de cerne.

2. Application à la méthode dendrochronologique

On reprend maintenant la démarche de la méthode dendrochronologique (voir figures 1 à 3) pour montrer que le résultat précédent s'applique.

2.1 Application à des largeurs de cernes

2.1.1 Calcul de la courbe « biologique » = effet de l'âge

Dans la méthode dendrochronologique, la courbe biologique de l'évolution de l'accroissement avec l'âge est obtenue en moyennant les accroissements par âge. $(t - t_i)$ est alors une constante qu'on note a . En indexant les accroissements en largeur de cerne de même âge par un indice d'année de formation k , on écrit donc :

$$LC_{t_k}(a) = f(a) g(t_k - t_0)$$

Il existe une date $t_{m(a)}$, qu'on note pour simplifier t_m (on suppose dans ce cas que le plan d'échantillonnage n'est plus triangulaire mais complet), avec $\min(t_k) < t_m < \max(t_k)$, tel que :

$$\overline{LC}(a) = f(a) g(t_m - t_0)$$

L'indice d'accroissement en largeur de cerne IC^L à la date t_k est donc :

$$IC_{t_k}^L = \frac{LC_{t_k}(a)}{\overline{LC}(a)} = \frac{g(t_k - t_0)}{g(t_m - t_0)}$$

et vaut 1 à la date de référence t_m .

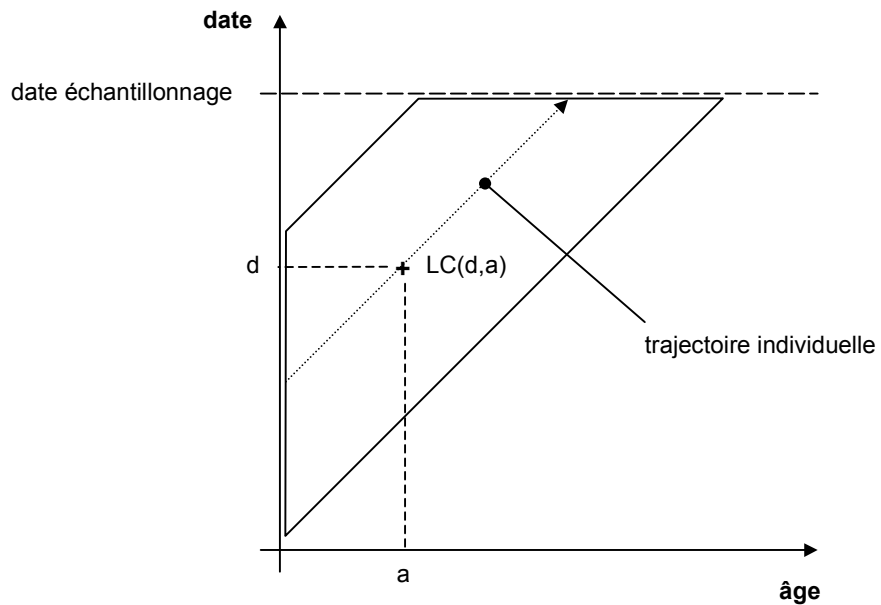


Figure 1.1 Plan d'échantillonnage



moyenne par âge (LC)

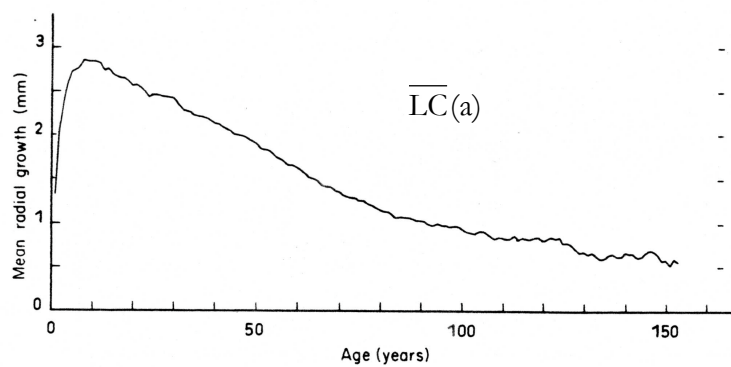


Figure 1.2 Courbe régionale de standardisation (repris de Becker, 1989)

Indice de croissance

$$IC(d,a) = \frac{LC(d,a)}{\overline{LC(a)}}$$



moyenne par date (IC)

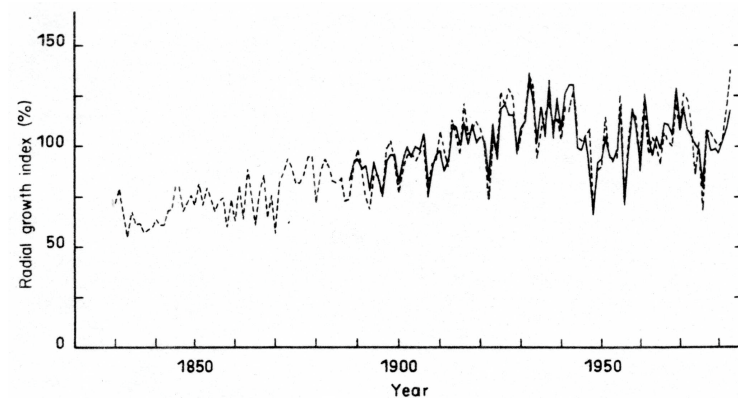
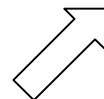


Figure 1.3 Chronologie des indices de croissance (même réf.)

2.1.2 Calcul de la chronologie

Ces indices de croissance sont moyennés par date. Ici, l'indice ne dépend que de la date, donc l'expression de l'indice moyen n'est pas modifiée.

Le pourcentage d'augmentation de la vitesse de croissance en rayon entre les dates t_1 et t_2 (x_{t_1,t_2}^L) est enfin calculé par un rapport des indices moyens aux deux dates, soit :

$$x_{t_1,t_2}^L = \frac{g(t_2 - t_0)}{g(t_1 - t_0)} \quad [5]$$

2.2 Application à des surfaces de cernes

En repartant de [4], on écrit :

$$SC_{t_k}(a) = f_2(a) g(t_k - t_0) g(t_{c(k)} - t_0)$$

Et on rappelle que : $t_i < t_{c(k)} < t_k$ or $t_k - t_i = a$ d'où $t_k - a < t_{c(k)} < t_k$

Ainsi :

$$f_2(a) g(t_k - t_0) g(t_k - t_0 - a) < SC_{t_k}(a) < f_2(a) g(t_k - t_0)^2$$

Pour donner une valeur approximative à $SC_{t_k}(a)$, on admet que l'effet de la date est par exemple linéaire, soit :

$$SC_{t_k}(a) \approx f_2(a) g(t_k - t_0) g(t_k - t_0 - a/2) \quad [6]$$

(avec un effet convexe, on aurait un terme a' tel que $a' < a/2$)

2.2.1 Calcul de l'effet de l'âge

En moyennant les accroissements à âge constant, il existe une date $t_{m2(a)}$ simplifiée en t_{m2} avec $\min(t_k) < t_{m2} < \max(t_k)$, tel que :

$$\overline{SC}(a) \approx f_2(a) g(t_{m2} - t_0) g(t_{m2} - t_0 - a/2) \quad [7]$$

Et finalement, avec [6] et [7] :

$$IC_{t_k}^S = \frac{SC_{t_k}(a)}{\overline{SC}(a)} \approx \frac{g(t_k - t_0) g(t_k - t_0 - a/2)}{g(t_{m2} - t_0) g(t_{m2} - t_0 - a/2)}$$

2.2.2 Calcul de la chronologie

Ces indices sont enfin moyennés par date. A nouveau, il existe $a_{m1(k)}$, qu'on simplifie en a_{m1} (on suppose toujours que le plan d'échantillonnage est complet, et qu'on dispose des mêmes gammes d'âge à chaque date), tel que :

$$\overline{IC}_{t_k}^S \approx \frac{g(t_k - t_0) g(t_k - t_0 - a_{m1}/2)}{g(t_{m1} - t_0) g(t_{m1} - t_0 - a_{m1}/2)}$$

Le pourcentage d'augmentation de la vitesse de croissance en rayon entre les dates t_1 et t_2 (x_{t_1, t_2}^S) est calculé par un rapport des indices moyens aux deux dates, soit :

$$x_{t_1, t_2}^S = \frac{g(t_2 - t_0) g(t_2 - t_0 - a_{m1}/2)}{g(t_1 - t_0) g(t_1 - t_0 - a_{m1}/2)} \quad [8]$$

2.3 Comparaison des tendances

Intuitivement, on voit que ce pourcentage d'augmentation n'est pas loin du carré de celui calculé sur la croissance radiale.

En réalité, g a tendance à augmenter plus vite que linéairement (voir chronologies dans Badeau *et al.*, 1996), et la période $t_2 - t_1$ étant souvent de l'ordre du siècle, on peut admettre que l'effet de la date progressait lentement aux environs de la période $[t_1 - a_{m1}/2, t_1]$ (a_{m1} correspondant grossièrement au demi-âge cambial moyen, il est couramment de l'ordre de 30 à 40 ans), et que :

$$g(t_1 - t_0 - a_{m1}/2) \approx g(t_1 - t_0) \quad [9]$$

Et puisque $g(t_2 - t_0 - a_{m1}/2) < g(t_2 - t_0)$, on peut majorer [8] en utilisant [9], soit :

$$x_{t_1, t_2}^S \leq \left[\frac{g(t_2 - t_0)}{g(t_1 - t_0)} \right]^2 = \left[x_{t_1, t_2}^L \right]^2$$

On retrouve bien le fait que la tendance estimée sur la croissance en surface de cerne est supérieure à celle estimée avec la largeur de cerne, mais reste inférieure au carré de cette dernière.

3. Confrontation aux résultats des études dendrochronologiques

Dans le tableau suivant, nous avons repris les études dendrochronologiques où des chiffres étaient disponibles à la fois sur la largeur et surface de cerne. Dans chaque cas, nous avons indiqué la valeur empirique de la puissance p à laquelle serait élevée la tendance obtenue avec les largeurs de cerne pour atteindre celle obtenue avec les surfaces, donnée par :

$$p = \frac{\ln x_{t_1, t_2}^S}{\ln x_{t_1, t_2}^L}$$

Contexte	p
Sapin / Vosges	1,21
Sapin / Jura	1,48
Hêtre / Vosges	1,21
Hêtre (futaie) / Lorraine <i>plateaux calcaires</i>	1,67
Hêtre (TSF) / Lorraine <i>plateaux calcaires</i>	1,52
Pin à crochets / Pyrénées	1,86
Chêne sessile / Lorraine – Alsace	2,14
Chêne sessile / Centre – Pays de Loire	1,91

(Voir le tableau 1.1 de l'introduction pour les références des études)

Il est intéressant d'observer que **cette puissance reste effectivement inférieure à 2**, sauf dans un cas où elle lui est légèrement supérieure (chêne sessile, Lorraine/Alsace)

Annexe 3. Enveloppe de confiance autour de l'effet date modélisé par une fonction spline cubique

On rappelle la forme de la fonction spline utilisée pour l'effet date :

$$g(t) = 1 + d_1 t + d_2 t^2 + d_3 t^3 + \sum_{k=1}^{k_1} p_k \max(t - nk, 0)^3 + \sum_{k=0}^{k_2} p_{m_k} \min(t + nk, 0)^3$$

avec $t = \text{date} - \text{date}_0$ (date de référence).

On note :

- p le nombre de paramètres de g : $p = k_1 + k_2 + 4$
- N le nombre de paramètres fixes du modèle dans lequel est ajustée g
- a_k , $1 \leq k \leq p$, les paramètres de g
- $f_{t,k}$ chaque terme associé à un paramètre a_k et faisant intervenir le temps t . Par exemple, $f_{t,1} = t$, $f_{t,4} = \max(t - n, 0)^3$.
- $g(t) = 1 + \theta_t$, avec $\theta_t = \sum_{k=1}^p a_k f_{t,k} = {}^t a f_t$, où a désigne le vecteur des paramètres a_k et f_t celui des f_k . On note Σ_a la matrice de variance-covariance de a .

L'estimateur \hat{a} de a est celui du maximum de vraisemblance (MV). Ils est asymptotiquement non biaisé et de distribution normale. $\hat{\theta}_{t,MV}$ est donc asymptotiquement non biaisé et normal, et on a :

$$\frac{\hat{\theta}_{t,MV} - \theta_t}{\sigma_t} \sim N(0,1)$$

avec $\sigma_t^2 = V[\hat{\theta}_{t,MV} - \theta_t] = V[\hat{\theta}_{t,MV}]$

Estimation de σ_t^2

A l'issue de l'ajustement, on dispose d'une estimation de la matrice de variance-covariance des effets fixes du modèle (de dimension N). De cette matrice, on extrait la sous-matrice de dimension p correspondant au vecteur a , qu'on note $\hat{\Sigma}_a$. On a ensuite :

$$\hat{\sigma}_t^2 = \hat{V}[{}^t a f_t] = {}^t f_t \hat{\Sigma}_a f_t$$

En procédant de la sorte, on obtient une estimation de la variance σ_t^2 qui n'est pas conditionnelle aux estimations des autres paramètres du modèle.

Loi de $\frac{\hat{\theta}_{t,MV} - \theta_t}{\hat{\sigma}_t}$ [1]

Soit n observations indépendantes d'un vecteur gaussien $N(0, \Sigma)$ de dimension p et X la matrice (n, p) de ces observations. $S = {}^tXX$ suit alors une loi de Wishart à n degrés de liberté (généralisation multidimensionnelle d'une loi du χ^2), et on note $S \sim W_p(n, \Sigma)$.

Dans notre cas, on a donc :

$$n_{dl} \hat{\Sigma}_a \sim W_p(n_{dl}, \Sigma_a)$$

où n_{dl} est le nombre de degrés de liberté des estimations de a .

On tire ensuite partie d'une propriété de la loi de Wishart, en reprenant les notations précédentes : si A est une matrice non aléatoire de dimension (p, q) alors ${}^tA S A \sim W_q(n, {}^tA \Sigma A)$.

En prenant pour A le vecteur f_t défini plus haut, de dimension $(p, 1)$, on a :

$$n_{dl} {}^t f_t \hat{\Sigma}_a f_t \sim W_1(n_{dl}, {}^t f_t \Sigma_a f_t) = {}^t f_t \Sigma_a f_t \chi_{n_{dl}}^2$$

Et on a finalement :

$$\frac{\hat{\theta}_{t,MV} - \theta_t}{\hat{\sigma}_t} \sim T(n_{dl})$$

Détermination du nombre de degrés de liberté n_{dl} [2]

La méthode de calcul du nombre de degrés de liberté dans un modèle à effets aléatoires à plusieurs niveaux hiérarchiques coïncide avec la décomposition des degrés de libertés dans une analyse de variance hiérarchique classique.

On suppose qu'il existe Q niveaux hiérarchiques dans le modèle. On note m_i le nombre de réalisations d'un effet aléatoire du modèle (ou groupes d'observations) au niveau i et p_i le nombre de paramètres qui varient à l'intérieur de ce niveau. Enfin, on a $m_{Q+1} = n_{obs}$.

Si n_i désigne le nombre de degrés de liberté associés aux termes estimés au niveau hiérarchique i , on a :

$$n_i = m_i - (m_{i-1} + p_i)$$

Les paramètres a_k , globaux, sont considérés comme étant estimés au niveau $Q+1$, c'est à dire à partir de l'ensemble des observations.

Par exemple, si le modèle comporte N paramètres et un niveau hiérarchique où un paramètre varie (par exemple le paramètre de fertilité d'un modèle d'accroissement, au niveau « couple » avec un nombre de couples n_c , voir paragraphe 3.5.1 de la même section), on a :

$$n_{dl} = n_{obs} - (n_c + (N - 1))$$

Finalement, un intervalle de confiance au niveau α pour $g(t)$ est donné par :

$$g(t) \in 1 + \hat{\theta}_{t,MV} \pm \sqrt{f_t \hat{\Sigma}_a f_t} t_{1-\alpha/2}(n_{dl})$$

[1] Krzanowski W. J. K., Marriott F. H. C., 1994. Multivariate analysis (Part 1). Distributions, ordination and inference. Arnold (Kendall's Library of Statistics), 280p.

[2] Pinheiro J. C., Bates, D. M., 2000. Mixed effects models in S and S-PLUS. Springer (Statistics and computing), 528p.

Annexe 4. Données relatives à la concentration historique de l'atmosphère terrestre en dioxyde de carbone

Des séries de concentration en CO₂ ont été sélectionnées dans la banque de données du CDIAC en retenant deux critères :

- extraction des séries les plus longues possibles,
- extraction des séries dispersées au maximum sur le globe, ce qui coïncide essentiellement avec un gradient de latitude au voisinage du continent Américain (du Nord du Canada au pôle Sud).

Les principales caractéristiques de ces séries sont indiquées dans le tableau suivant :

Site	Coordonnées	Période	Nature des mesures
Alert, Canada [1]	82°28' N, 62°30' O alt. 210m	1985-	continue
Barrow, Alaska, Etats-Unis [1]	71°19' N, 156°36' O alt. 11m	1974-	continue
Iles Shetland, Ecosse, Royaume-Uni [2]	60°10' N, 01°10' O alt. 30m	1993-	continue
La Jolla Pier, Californie, Etats-Unis [1]	32°9' N, 117°3' O alt. 10m	1969-	continue
Mauna Loa, Hawaii, Etats-Unis [1]	19°32' N, 155°35' O alt. 3397m	1958-	continue
Baring Head, Nouvelle-Zélande [1]	41°24' S, 174°54' E alt. 0m	1977-	continue
Law Dome, Antarctique [3]	66°44' S, 112°50' E	1840- 1832- 1006-	reconstitution historique <i>carottes de glace</i>
Siple Station, Antarctique [4]	75°55' S, 83°55' O	1734-	reconstitution historique <i>carottes de glace</i>
Pôle Sud, Antarctique [1]	89°59' S, 24°48' O alt. 2810m	1957-	continue

Sélection de sites où sont effectuées des mesures en continu du taux de CO₂ atmosphérique, auxquelles sont ajoutées les reconstitutions historiques obtenues à partir de sondages glaciaires.

Source : CDIAC (Carbon Dioxide Information Analysis Center, www.cdiac.ornl.org).

[1] Keeling C.D., Whorf T. P., 2005. Atmospheric CO₂ records from sites in the SIO air sampling network.

[2] Steele L. P., Krummel P. B., Langenfelds R. L., 2002. Atmospheric CO₂ concentrations from sites in the CSIRO Atmospheric Research GASLAB air sampling network (October 2002 version).

[3] Etheridge D. M., Steele L. P., Langenfelds R. L., Francey R. J., Barnola J.-M., Morgan, V. I., 1998. Historical CO₂ records from the Law Dome DE08, DE08-2, and DSS ice cores.

[4] Neftel A., Friedli H., Moor E., Lötscher H., Oeschger H., Siegenthaler U., Stauffer B., 1994. Historical CO₂ record from the Siple Station ice core.

[1] à [4] : *In* Trends: A Compendium of Data on Global Change. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tenn., U.S.A.

Les séries de concentration historique en CO₂ relatives à ces 9 sites sont représentées sur la figure 1. Sur la figure 2, on a uniquement représenté les séries relatives à l'hémisphère Nord.

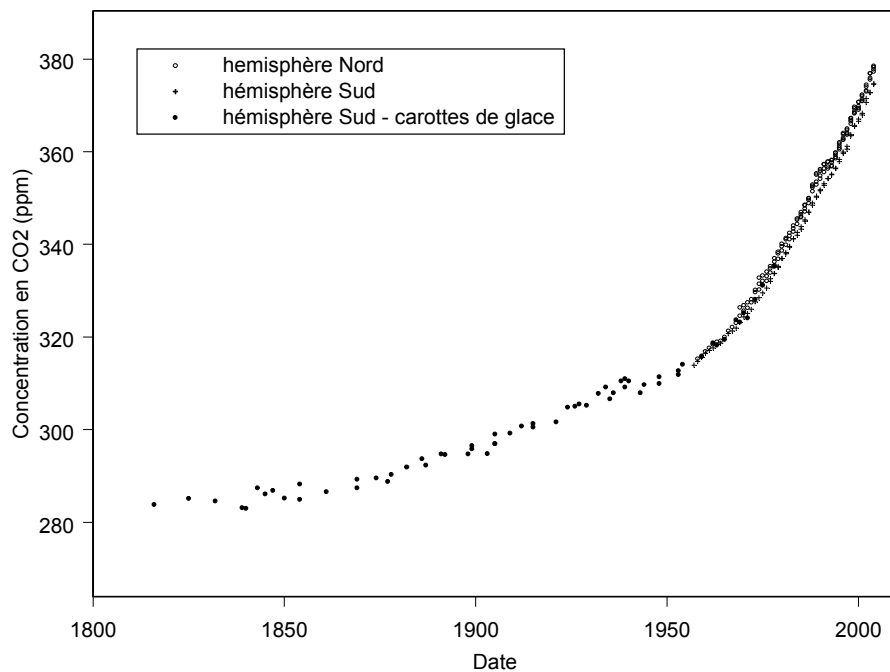


Figure 1. Superposition des 9 séries de concentration atmosphérique en CO₂ en fonction de la date.

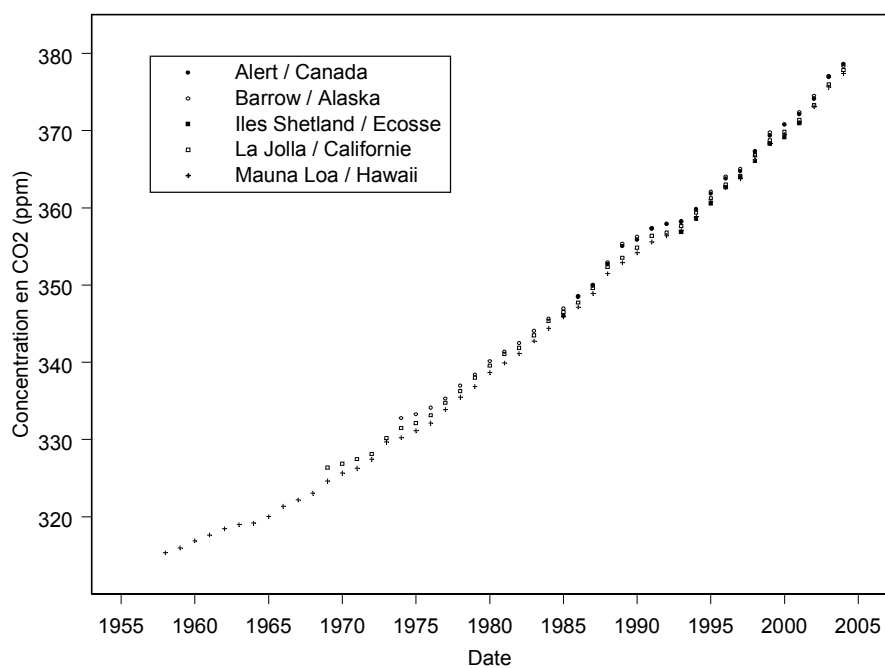


Figure 2. Superposition des 5 séries de concentration atmosphérique en CO₂ relatives à l'hémisphère Nord (mesures directes) en fonction de la date.

Sur la figure 1, on note une bonne superposition des séries sélectionnées. On remarque en réalité une légère différence entre hémisphères Nord et Sud, les concentrations en CO₂ semblant plus faible dans le second. Sur la figure 2, nous avons figuré la série relativement courte des Iles Shetland, mais qui a cependant le mérite de ne pas être « trop » éloignée de notre territoire. Cette série se confond bien avec les précédentes.

Ces observations nous autorisent donc à utiliser n'importe laquelle de ces séries avec un certain degré de confiance. Nous avons conservé celle de Mauna Loa qui est la plus longue. En pratique, il est souhaitable de disposer également d'une série plus longue, couvrant la période de nos accroissements. Pour cela, nous avons conservé l'ensemble des séries de mesures continues de l'hémisphère Nord, auxquelles nous avons ajouté les mesures établies à partir des carottes de glace de l'Antarctique à compter de 1800. Nous avons ensuite ajusté une fonction de lissage à ces données (fonction spline cubique), afin de disposer d'une série unique. Cet ajustement est représenté sur la figure 3.

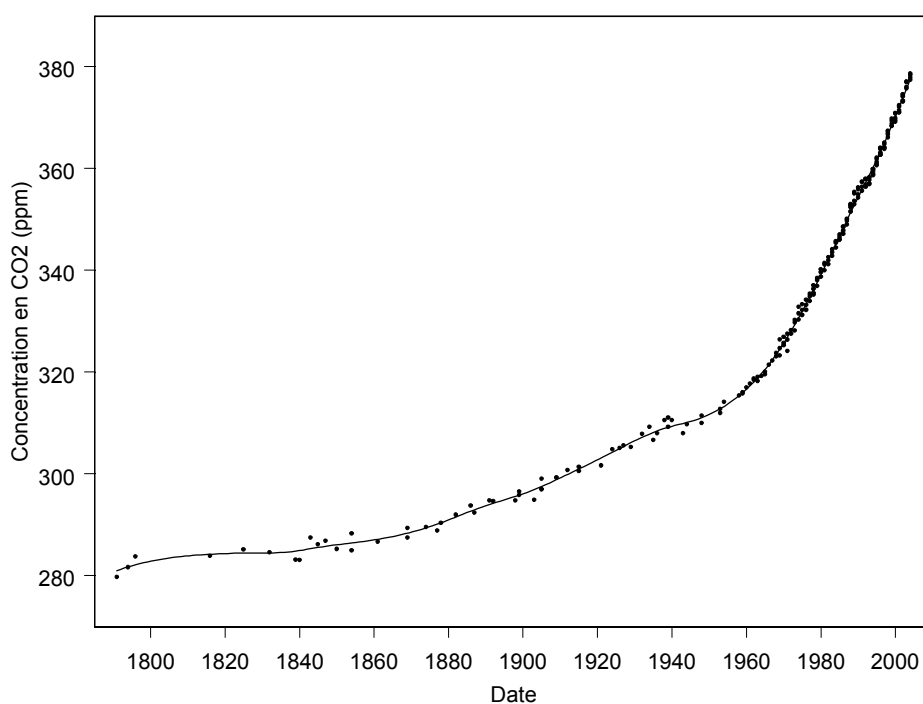


Figure 3. Interpolation de la concentration atmosphérique en CO₂ pour la période 1800-2000.

Annexe 5. Courbes de croissance en rayon dominant et hauteur dominante de l'échantillon Nord-Est.

Figure 1. Courbes d'accroissement annuel en rayon dominant à 1,30 m des peuplements du secteur Nord-Est en fonction du rayon dominant. ----- vieux peuplements, □□ jeunes peuplements.

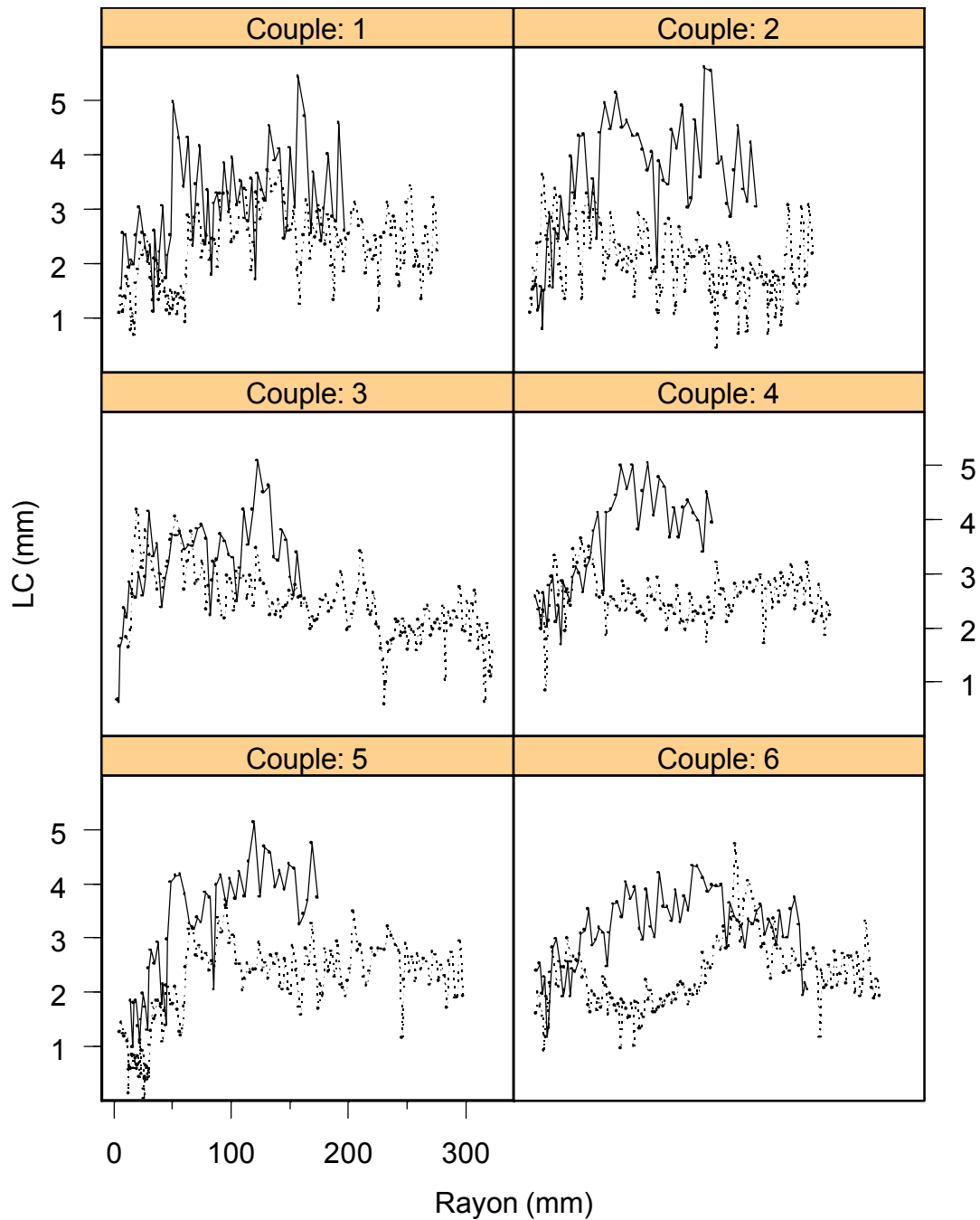


Figure 1. (suite)

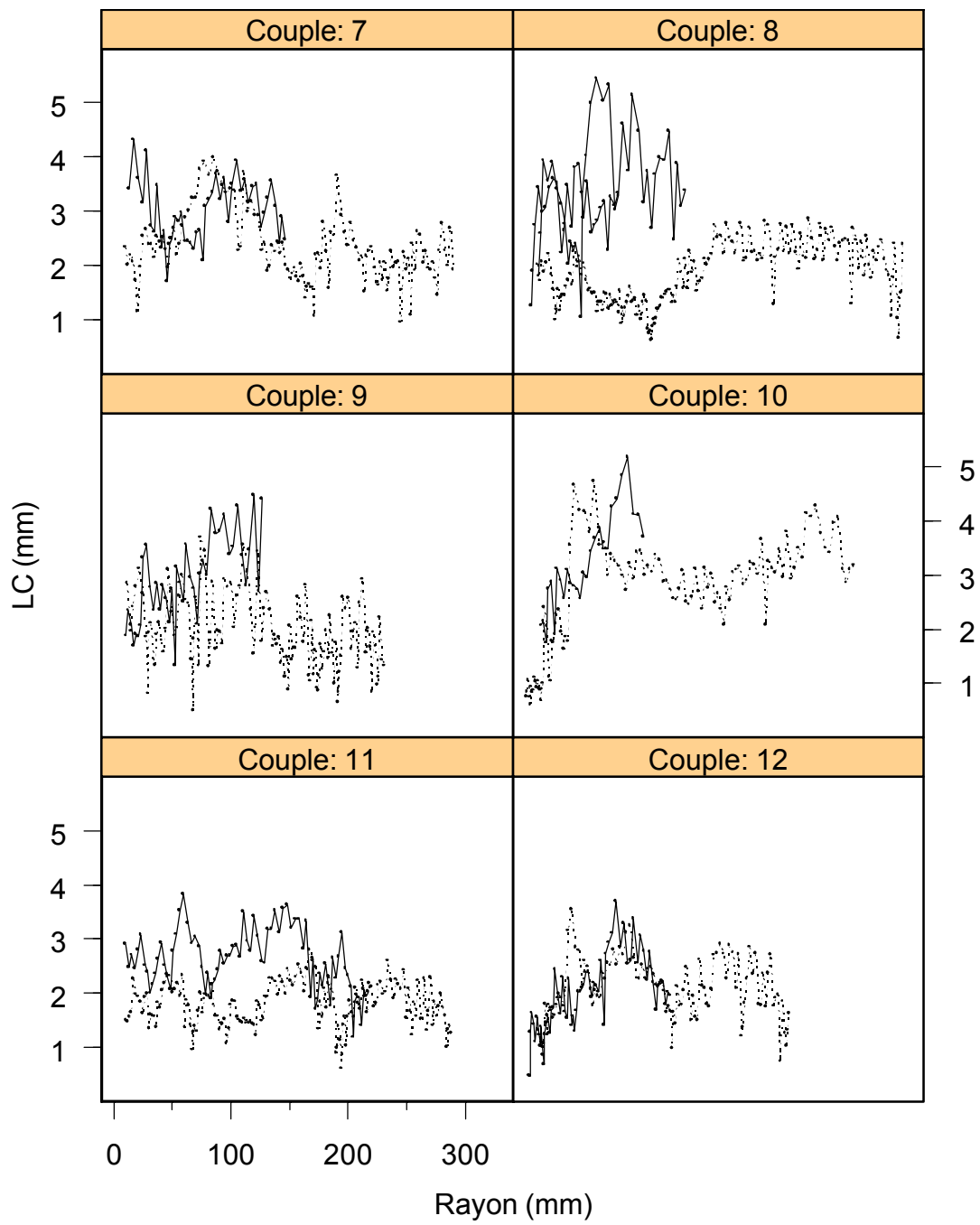


Figure 1. (fin)

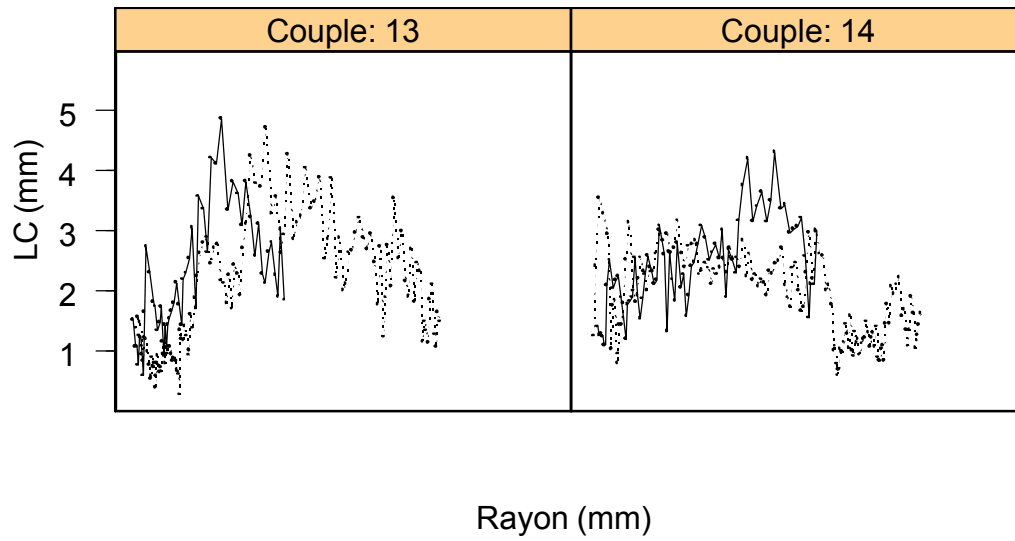


Figure 2. Courbes de croissance en hauteur dominante des peuplements du secteur Nord-Est en fonction du rayon dominant. ----- vieux peuplements, □□□ jeunes peuplements.

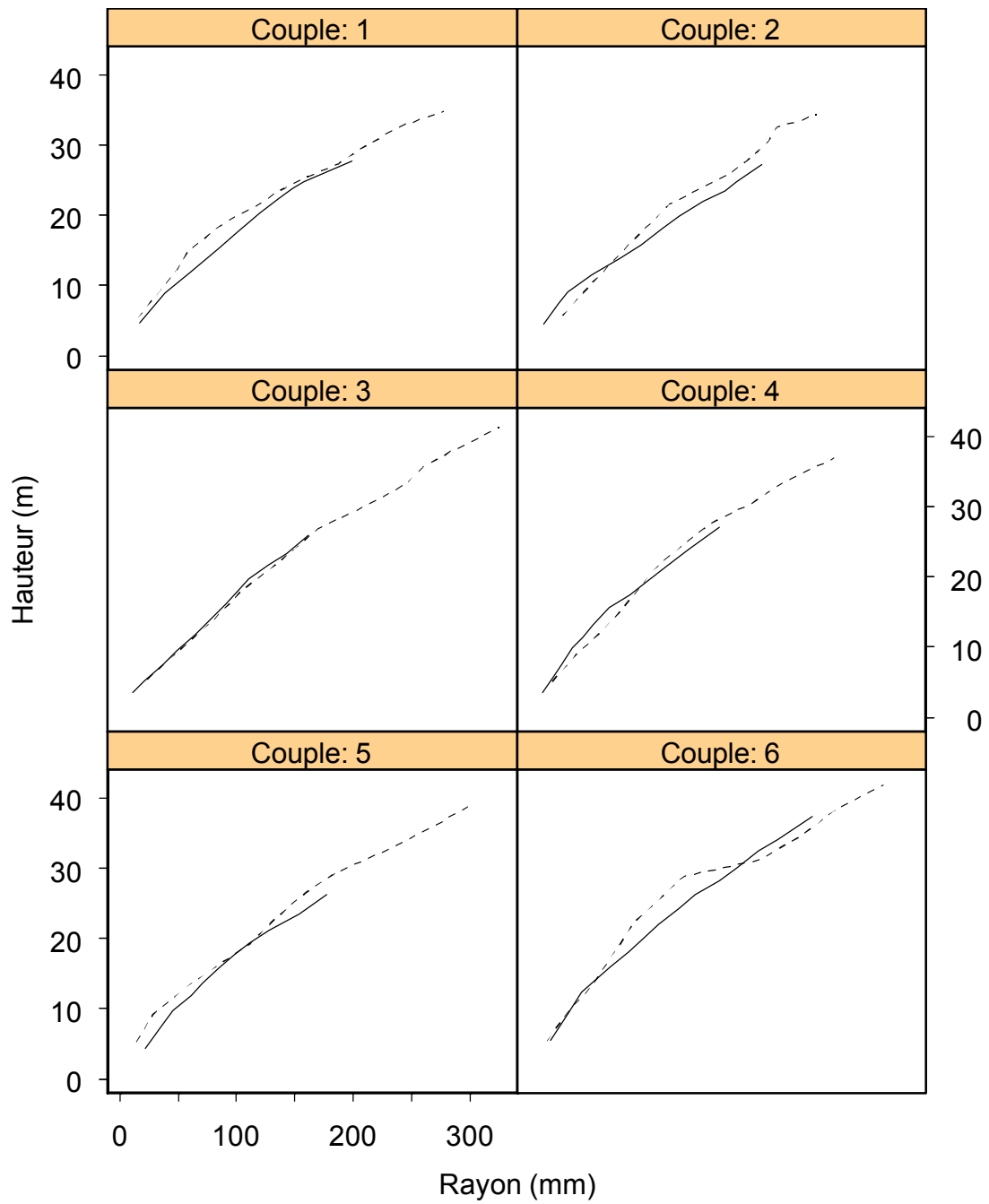


Figure 2. (suite)

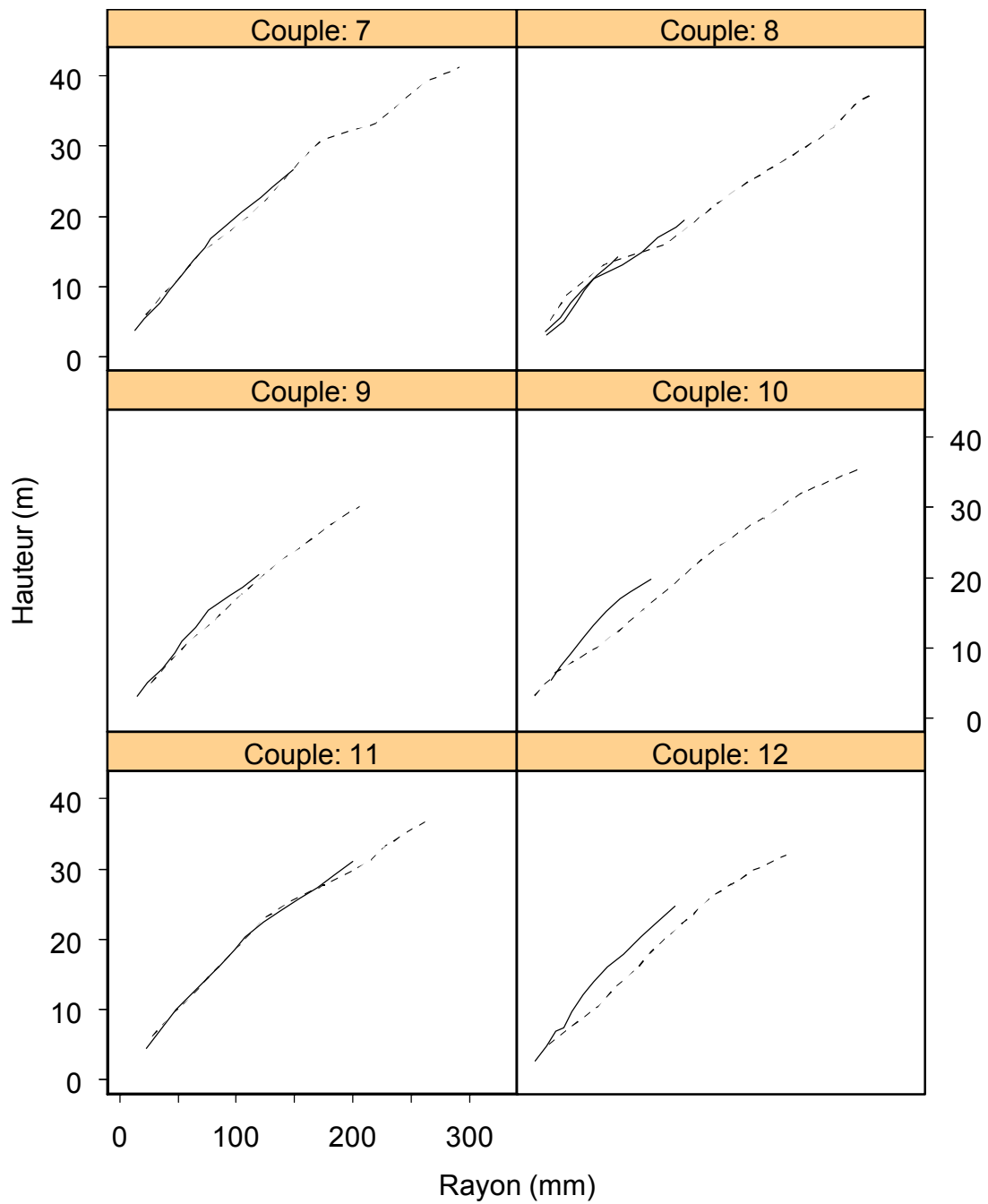
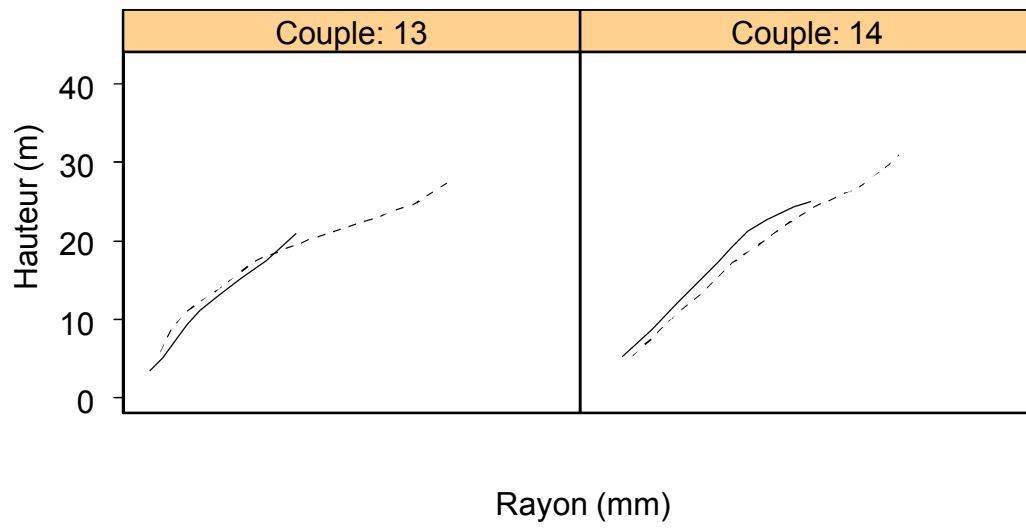


Figure 2. (fin)



Annexe 6. Interprétation de comportements de croissance observés sur le chêne sessile, relation avec les méthodes de régénération des futaies ou de conversion des TSF

Complément du paragraphe 2.3.5 de la partie V.

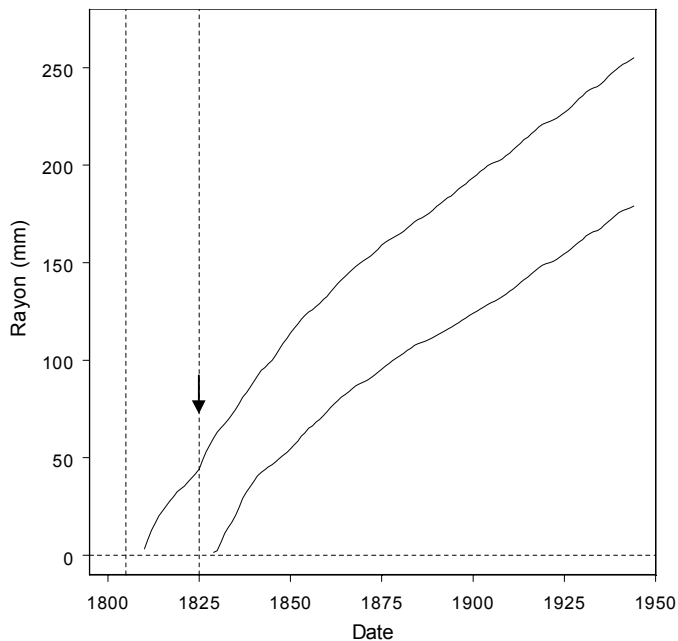
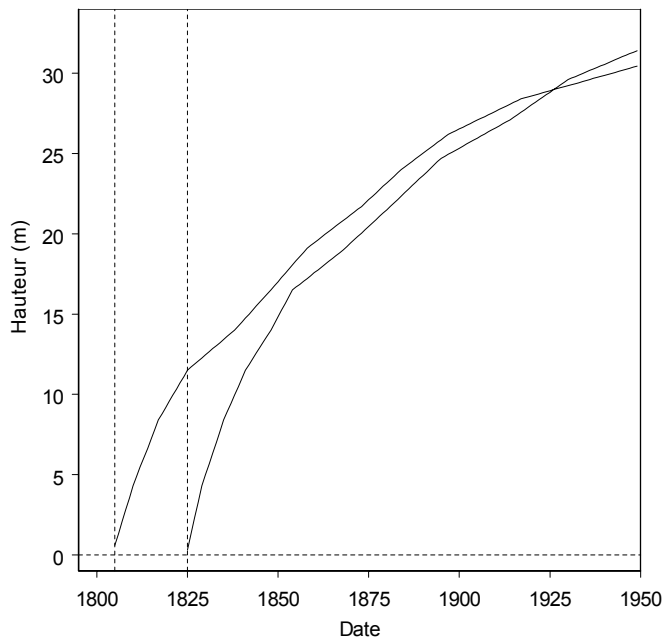
1. Exemples compatibles avec l'hypothèse de la méthode de régénération par coupes successives

Sur la figure 1, nous avons représenté les courbes de croissance en hauteur et en rayon à 4,30 m des arbres des vieux peuplements des couples 7 et 8 du Perche, où on sait que cette méthode de régénération fut appliquée.

Couple 7 (forêt de Réno-Valdieu) : seuls deux arbres avaient été échantillonnés (arbres 2 et 4). Au plan de la croissance en hauteur, 20 ans séparent les deux arbres, dont les dates de naissance (à 0,30 m) sont 1805 et 1825. Les deux arbres montrent une croissance rapide dans le très jeune âge, comme le montre la date de leur arrivée à 4,30 m, en 1810 sur le plus vieux, et en 1829 pour le second, ce qui laisse penser qu'il s'agit de rejets de souche. Sur la croissance radiale du plus ancien, on observe une forte reprise au voisinage de la naissance du second arbre, dont la résolution annuelle des accroissements nous permet de dater l'origine à 1826, soit à la saison de végétation qui a suivi l'arrivée du plus jeune arbre à 0,30 m. Cette reprise, combinée à l'inflexion simultanée qu'on observe sur la croissance en hauteur de l'arbre le plus vieux, attestent d'une réduction soudaine du niveau de compétition, qui pourrait être la conséquence d'un recépage sélectif du peuplement. L'écart d'âge de 20 ans entre les deux arbres conforte l'hypothèse d'une régénération par coupes successives.

Couple 8 (forêt du Perche et de La Trappe) : on observe cette fois deux arbres préexistants, dont la date origine est identique (1814), et séparés du troisième par 31 ans (1845). La croissance initiale est ici encore très soutenue, la durée permettant d'atteindre la hauteur de 4,30 m étant toutefois un peu supérieure (8 et 9 ans pour les premiers, 8 ans pour le dernier). On observe un même comportement de reprise de la croissance radiale, concomitante à l'apparition du troisième individu, mais non immédiate (nous datons la reprise à 1849, soit 3 ans après la naissance du plus jeune arbre). On perçoit cette fois une nette inflexion de la croissance en hauteur au cours de la période qui suit cette date, avec une reprise quand le troisième arbre atteint un niveau de hauteur semblable. Cette fois encore, l'apparition du dernier individu coïncide avec une baisse du niveau de compétition dans le peuplement. Ces observations, dates de naissance, écart d'âge, comportements de croissance radiale et en hauteur, sont ici encore compatibles avec l'hypothèse. Un même syndrome a pu être observé dans les vieux peuplements des couples 4 (placette permanente en forêt de Bellême) et 31 (forêt de Darney) avec des écarts d'âges respectifs de 26 et

a- Couple 7, forêt de Réno-Valdieu



b- couple 8, forêt du Perche et de la Trappe

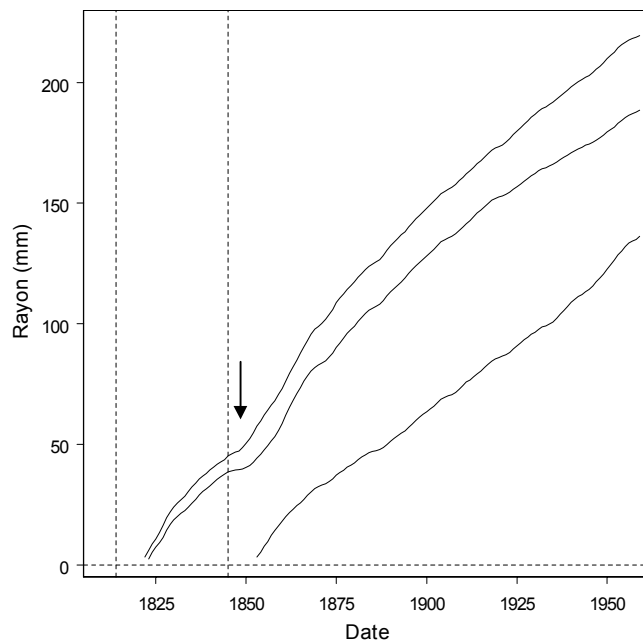
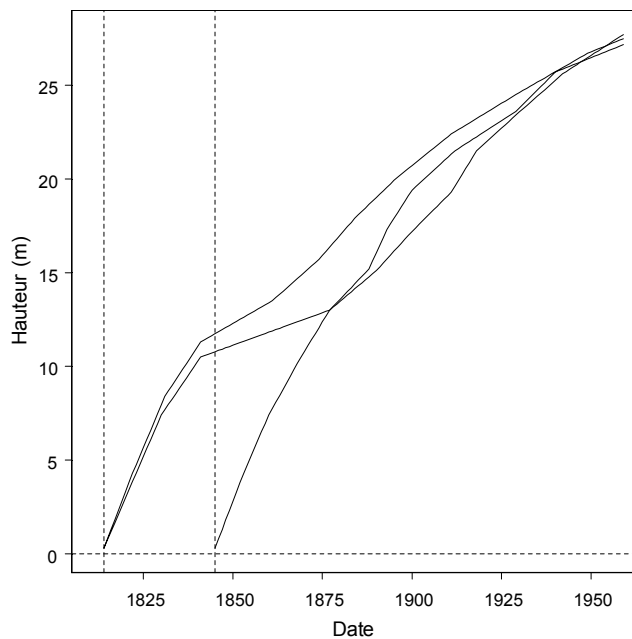


Figure 1 Courbes de croissance individuelles en hauteur et en rayon (à 4,30m) des arbres échantillonnés dans les vieux peuplements des couples 7 et 8.

Sur les deux graphiques, les droites de référence verticales correspondent aux dates d'origine des arbres (définies à 0,30m dans la reconstitution par analyse de tiges). La flèche verticale pointe la reprise de croissance radiale.

33 ans, les arbres les plus jeunes apparaissant respectivement en 1821 et 1833. C'est aussi le cas du couple 16 en forêt de Tronçais, sur lequel nous reviendrons.

Pour l'ensemble de ces situations, le ou les premiers arbres ont été considérés comme préexistant au peuplement, ce dernier étant défini à compter de la date d'origine du/des arbre(s) plus jeunes, issus de la coupe supposée de recépage. On a donc calculé la courbe de moyenne de croissance en hauteur dominante à partir de ces derniers seulement, ce qui d'une part est cohérent avec la définition, et d'autre part exclut les arbres préexistants dont le comportement de croissance initiale est doublement perturbé.

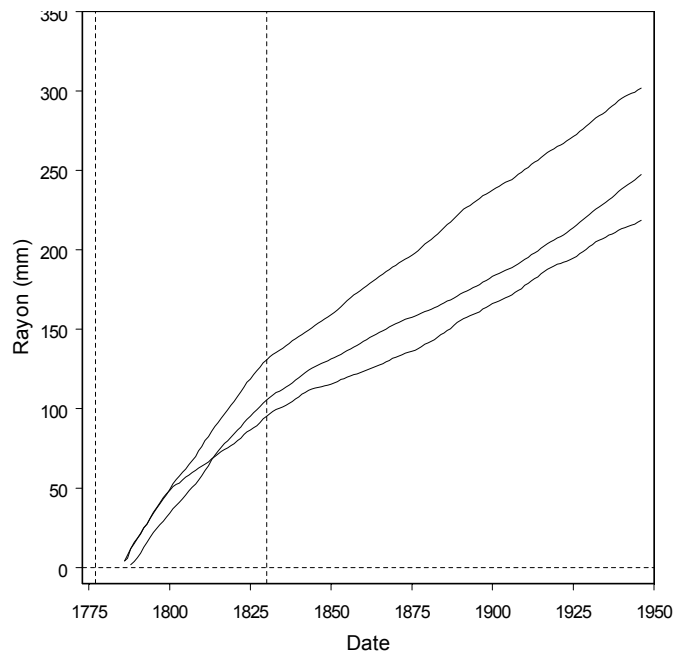
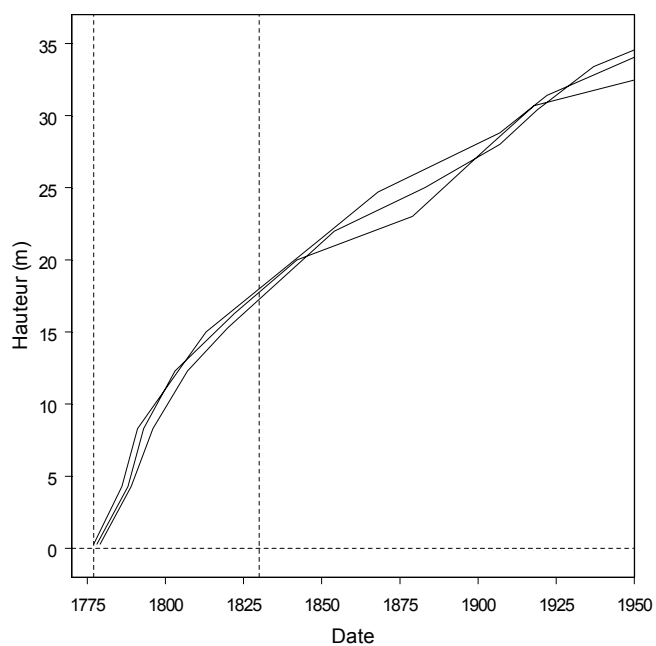
2. Autres exemples

Il est possible que d'autres peuplements encore aient été régénérés par la méthode, sans que le diagnostic soit si aisé. Sur la figure 2, sont représentées les courbes de croissance des vieux peuplements des couples 25 et 38. Pour ces couples, la croissance initiale en hauteur dominante du vieux peuplement est aussi supérieure à celle du jeune peuplement. Dans ces situations, les trois arbres échantillonnés sont contemporains. On remarque aussi la présence d'un point d'inflexion sur les courbes de croissance en hauteur dominante.

Couple 25 (forêt de Loches) : sans être identiques, les dates d'origine des arbres échantillons sont très proches (1777, -78 et -79). L'origine du peuplement renvoie à une période antérieure à celle des conversions de TSF, puisqu'il était âgé d'une cinquantaine d'années à leur commencement. Comme on n'observe pas de perturbation de la croissance radiale qui puisse correspondre à une exploitation de taillis sur les 50 premières années, il est peu probable que ces arbres soient issus d'un TSF (par exemple d'un balivage). En revanche, la croissance radiale a été particulièrement forte jusque 1830 environ, pour adopter un rythme plus modéré et remarquablement constant au cours des décennies suivantes, ce qui est peut-être le signe que le niveau de concurrence était au départ relativement faible. Il n'est donc pas impossible que ce peuplement soit ici encore issu de la coupe de recépage d'une régénération de futaie.

Couple 38 (forêt de Nonnenhardt) : les date origine des arbres sont à nouveau très proches (deux arbres apparaissent en 1838 et le troisième l'année suivante). La durée passée pour atteindre la hauteur de 4,90m est de 8 ans. Le caractère soutenu de la croissance radiale initiale, bien que visible, est cette fois beaucoup plus bref, signe que le niveau de concurrence initiale était peut-être moins favorable. Dans cette situation, il n'est pas impossible d'imaginer que ces arbres soient également issus d'un balivage de rejets en TSF lors de son exploitation, au plus tard en 1838. L'absence de perturbation postérieure ponctuelle sur la croissance radiale est peut-être le signe que le peuplement était ici engagé dans un processus de conversion.

a- couple 25, forêt de Loches



b- couple 38, forêt de Nonnenhardt

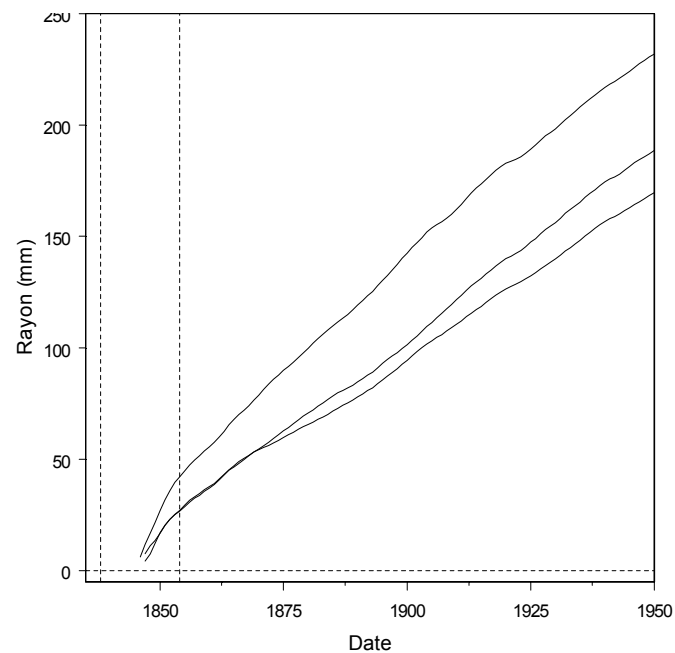
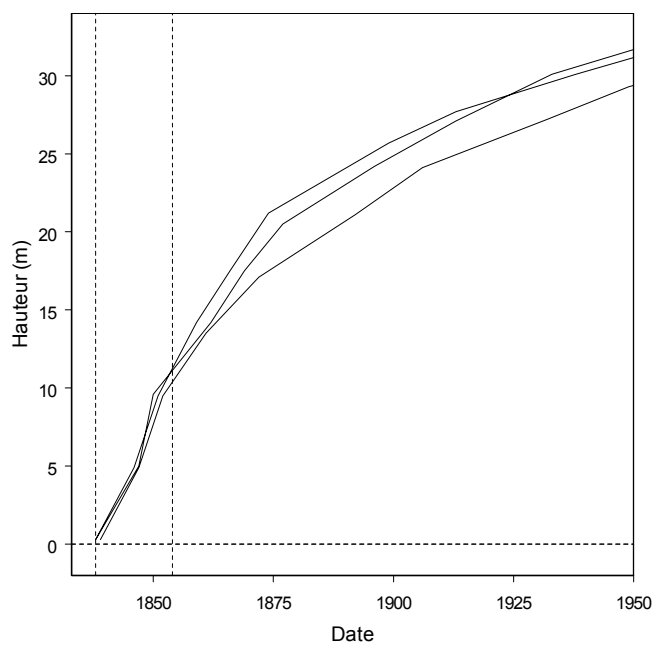


Figure 2 Courbes de croissance individuelles en hauteur et en rayon (à 4,30m) des arbres échantillonnés dans les vieux peuplements des couples 25 et 38.

Sur les deux graphiques, la première droite verticale correspond à la date d'origine des arbres (définie à 0,30m dans la reconstitution par analyse de tiges), et la seconde à l'inflexion observée sur la croissance radiale.

3. Cas du massif de Tronçais

Du fait de la renommée du massif, on dispose d'informations plus précises sur l'histoire de son aménagement dans la littérature. D'après Roy (1969), le massif était en 1670 dans un tel état de dégradation qu'il y fut prescrit un recépage sur la majorité de la surface, accompagné de travaux de repiquage et plantation, pour y établir une futaie exploitable à 200 ans, qui fut plus tard désignée sous le nom de futaie Colbert. En 1788, le massif commença à alimenter les forges du Berry en charbon de bois, et les 2/3 de sa surface retournèrent à l'état de TSF. Selon Degron (1998), 3800 ha de futaie Colbert (sur un massif qui en compte 10500 ha), alors âgée d'environ 120 ans, furent préservés par une constitution en réserve. Le massif fut aménagé en futaie pleine en 1835, avec pour corollaire le classement en conversion des TSF en futaie qui, d'après Roy (1977, cité dans Degron, 1998), portait sur 5600 ha.

Comme les peuplements théoriques de la futaie Colbert ont atteint 200 ans vers 1870, on peut penser que se sont présentées à peu près simultanément, entre 1840 et 1870, les nécessités de conversion des TSF et de régénération de la futaie.

La futaie Colbert a probablement occupé le centre du massif, comme en attestent les dimensions de ce secteur, l'emplacement actuel des reliques de la futaie Colbert, ainsi que l'homogénéité d'âge des peuplements qu'on y trouve, actuellement classés en « jeune futaie ». Les peuplements que nous y avons échantillonnés (couples 15 et 16) ont 125 et 155 ans. Il est intéressant de constater que le vieux peuplement du couple 16 dont la croissance initiale en hauteur dominante est soutenue (forêt de Tronçais, voir figure 5.2) présentent les mêmes signes que ceux évoqués au paragraphe 1, quoique plus discrètement. Deux arbres sont préexistants, mais l'écart d'âge est cette fois plus modéré (dates origine : 1843, -46 et -55). En revanche, on ne perçoit rien de particulier sur les courbes de croissance du couple 15.

D'après l'histoire du massif, il est à l'inverse possible que les vieux peuplements des couples 17 et 18 soient issus de la conversion de taillis, qui pouvaient donc avoir 25 ans lorsque commença la conversion en 1835 (les âges de actuels de ces peuplements sont de 190 ans). On ne détecte rien d'évident sur le couple 17, bien que la courbe du vieux peuplement ait tendance à plafonner aux alentours des années 1940. L'allure de la courbe de croissance en hauteur dominante du vieux peuplement du couple 18 est en revanche plus suspecte. Elle rejoint d'autres exemples de l'échantillon, que nous avons mentionnés dans le texte principal, et que nous examinons ci-après.

4. Exemples compatibles avec une conversion de TSF tardive

Les couples 1 (forêt de Bourse, Perche), 18 (forêt de Tronçais, Allier) et 22 (forêt de Loches, val de Loire) ont une allure caractéristique avec un plafonnement dans leur partie médiane, qui

survient à des hauteurs similaires de 10 à 15m, et une reprise de croissance dans les dernières décennies. Les âges des arbres échantillons sont à nouveau très serrés, et parfois identiques. La croissance initiale en hauteur n'est pas spécialement soutenue, ni même supérieure à celle des jeunes peuplements pour les couples 1 et 18, qui se trouvent cependant dans des conditions de fertilité médiocres. Les courbes de croissance radiale ne livrent pas ici d'éléments particuliers, mis à part une croissance initiale plus soutenue pour le couple 18, en tout cas pas de perturbation ponctuelle qui puisse indiquer de fortes perturbations.

La morphologie de ces courbes n'est pas sans ressemblance, au moins jusqu'au plafonnement constaté à 10-15m, avec des courbes de croissance en hauteur d'arbres de réserve de TSF tels qu'ils peuvent être reconstitués par analyse de tiges (Dhôte, communication personnelle), et dont on peut citer l'exemple de celles réalisées par Hatsch (1997). Le plafonnement correspond alors à l'émergence des arbres de réserve au dessus du couvert formé par le taillis, lequel est régulièrement recépié. A partir de ce constat, on peut proposer l'hypothèse suivante : ces peuplements sont sans doute restés assez longtemps dans une structure de type TSF. Puisqu'on observe un plafonnement, les individus échantillonnés ont dû être à un moment désignés comme baliveaux. Cela signifie aussi qu'ils sont issus d'un même recépage, donc que le balivage devait être suffisamment intense pour qu'il s'en recrute au moins 3 sur les 6 ares que comportent nos placettes. Comme de plus on n'observe pas de perturbation forte sur la croissance radiale, ces TSF ont pu être relativement épargnés par les recépages, et sont donc restés denses. Selon nous, ces situations pourraient être celles de TSF laissés en phase d'attente avec balivage intensif dans la méthode de conversion graduelle. Les âges des peuplements confortent cette idée pour les couples 1 et 18, qui n'ont pas atteint 30 ans d'âge avant 1875. A supposer que les conversions aient commencé avant dans ces massifs, il s'agit peut-être là de parcelles qui n'ont pas été considérées comme prioritaires. Il serait plausible que l'échantillonnage des arbres les plus gros nous ait conduits à échantillonner de façon privilégiée les individus d'une des premières cohortes de baliveaux, sinon la première, ce qui expliquerait l'âge groupé des arbres. Dans cette phase d'attente, il est possible que l'état de sur-densité des peuplements finisse par réduire fortement la croissance individuelle, à laquelle il est mis fin par le commencement des coupes d'amélioration (voir tableau 5.7). Un redémarrage de la croissance est ainsi observé en 1933 dans le vieux peuplement du couple 1 et 1959 dans celui du couple 22. Pour le couple 18, le caractère irrégulier de la courbe est plus discret, signe que la conversion a pu être plus rapide.

En pratique, le caractère trop particulier de ces courbes de croissance nous a obligés à les écarter des échantillons destinés à mettre en évidence une évolution de productivité (vieux peuplements

des couples 1, 18 et 22 et 14). Au contraire des vieux peuplements issus de rejets, celles-ci conduiraient à une surestimation de l'évolution de productivité.

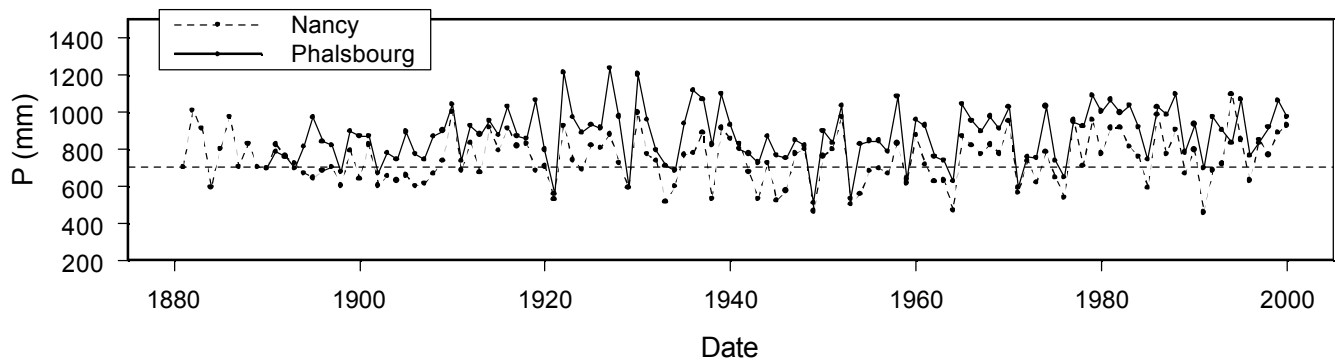
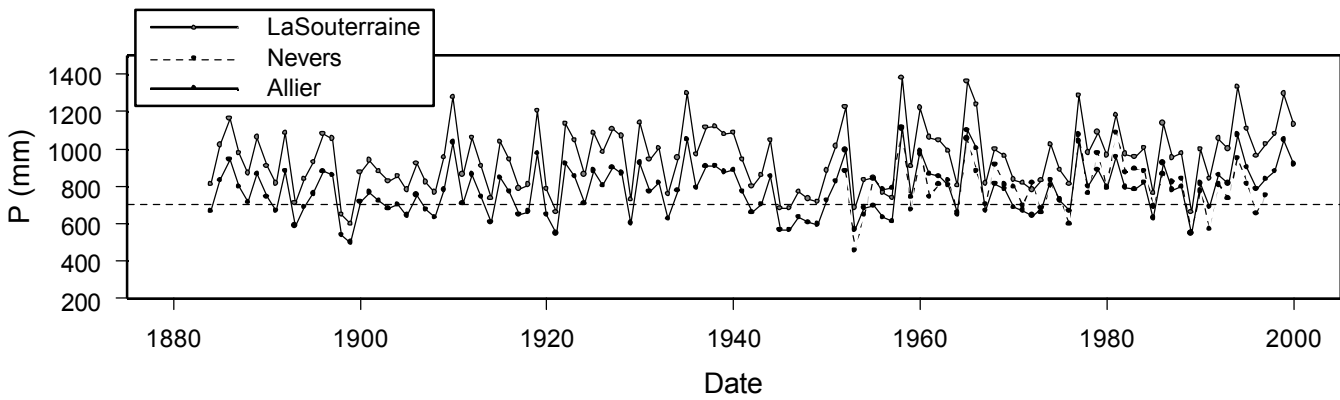
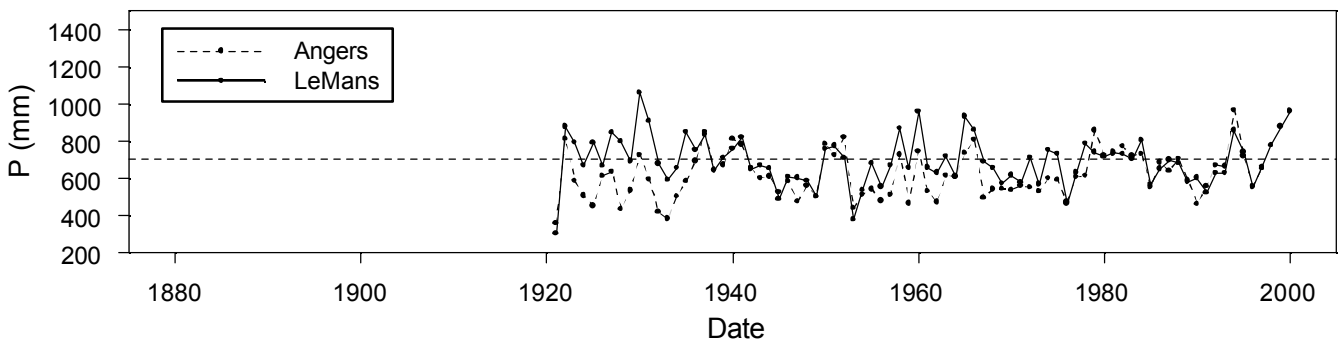
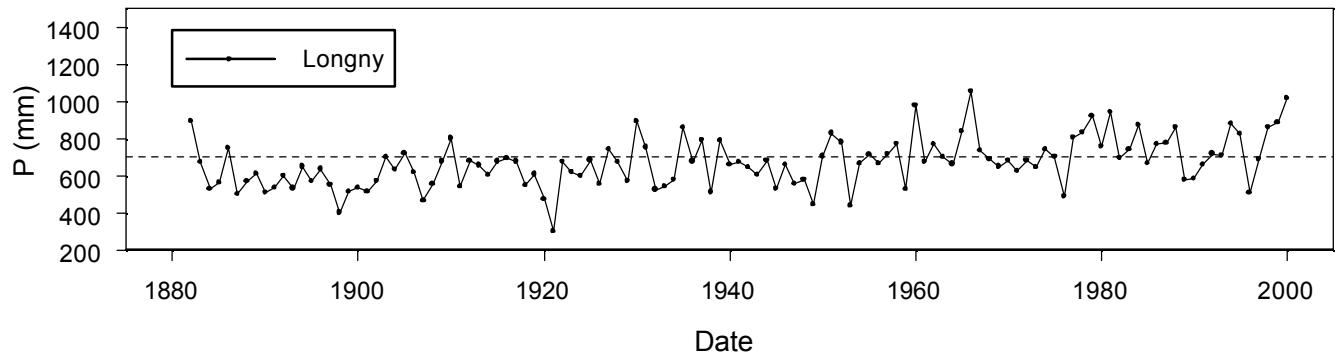


Figure 1 Séries de précipitations annuelles assurant la couverture de l'échantillon chêne, rassemblées par secteur.

Annexe 7. Calcul de séries climatiques moyennes pour les différents secteurs de l'échantillon chêne

1. Séries climatiques disponibles

Les séries climatiques acquises dans le contexte de l'échantillon chêne sont indiquées au tableau 1, et sont figurées sur la carte 2.6. Concernant le Nord-Est, les séries mentionnées sont celles qui ont été utilisées dans le cadre de la croissance du hêtre. Pour l'essentiel, ces séries climatiques sont issues de la banque de séries homogénéisées de Météo-France. Pour les précipitations, les séries disponibles sont plus rares et réparties de façon moins régulière sur le territoire, ce qui nous a contraints à recourir à quelques séries longues non homogénéisées (voir tableau).

Poste météorologique	Secteur couvert	Localisation	Altitude	Paramètres	Période couverte
Longny-au-Perche	Perche	48° 32' N – 0° 44' E	180	P	1882 – 2000
Chartres	Perche	48° 28' N – 1° 30' E	155	Tmin, Tmax	1878 – 2000
Le Mans	Perche, Val de Loire	47° 57' N – 0° 12' E	50	Tmin, Tmax P*	1878 – 2000 1921 – 2000
Angers	Val de Loire	47° 30' N – 0° 35' E	60	P*	1921 – 2000
Orléans	Val de Loire	47° 59' N – 1° 57' E	125	Tmin, Tmax	1881 – 2000
Châteauroux	Val de Loire	46° 52' N – 1° 43' E	155	Tmin, Tmax	1881 – 2000
Bourges	Allier	47° 04' N – 2° 22' E	160	Tmin, Tmax	1878 – 2000
Vichy	Allier	46° 10' N – 3° 24' E	250	Tmin, Tmax	1922 – 2000
La Souterraine	Allier	46° 15' N – 1° 28' E	405	P	1884 – 2000
Nevers	Allier	47° 00' E – 3° 06' E	175	P*	1952 – 2000
Nancy	Lorraine-Alsace	48° 41' N – 6° 13' E	375	P Tmin, Tmax	1881 – 2000 1879 – 2000
Phalsbourg	Lorraine-Alsace	48° 46' N – 7° 18' E	210	P Tmin, Tmax	1890 – 2000 1899 – 2000
Strasbourg	Lorraine-Alsace	48° 33' N – 7° 38' E	150	P*, Tmoy*	1881 – 2000

Tableau 1 Nature et localisation des séries climatiques retenues pour les secteurs de l'échantillon chêne.

* Séries climatiques non homogénéisées

2. Correspondance entre séries climatiques et secteurs échantillonnés, calcul de séries moyennes

Les séries individuelles de précipitations et de températures sont représentées sur les figures 1 et 2. Pour chaque poste où on dispose des séries de températures maximales et de minimales moyennes annuelles, la température moyenne annuelle a été définie comme la moyenne des deux paramètres. Nous détaillons maintenant les choix opérés pour chaque secteur.

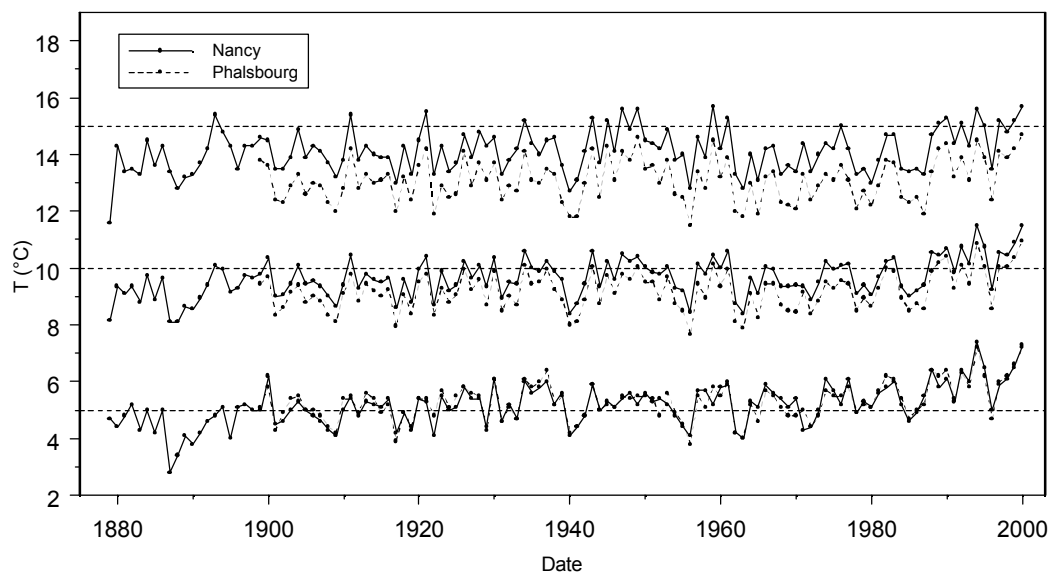
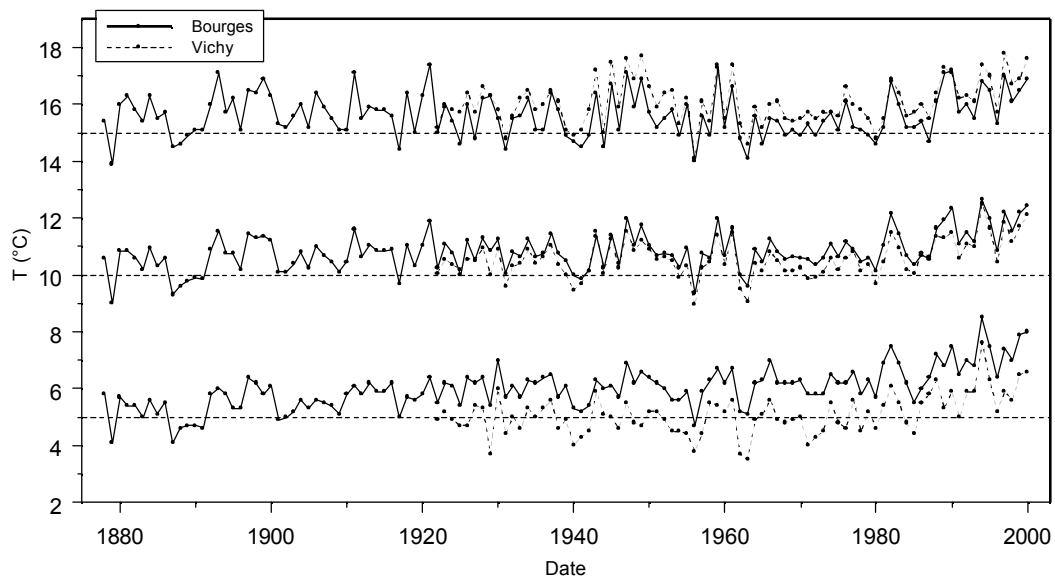
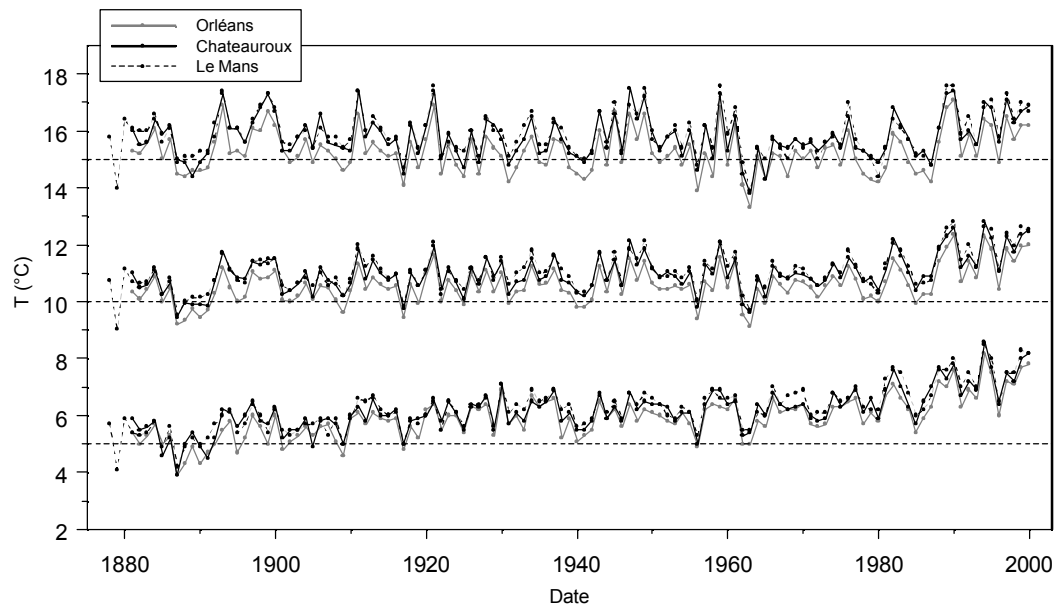
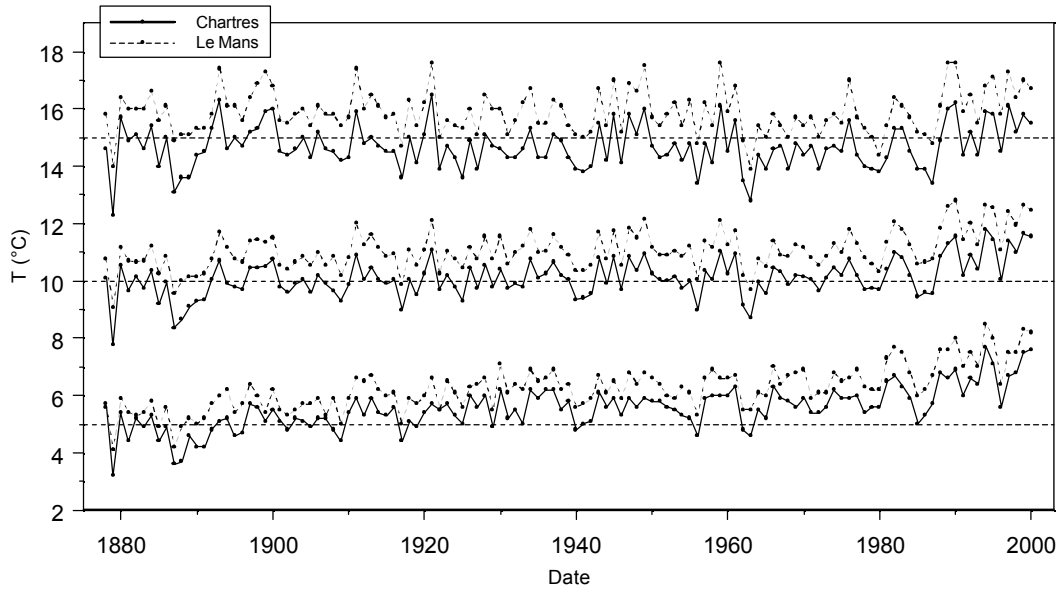


Figure 2 Séries de températures moyennes, minimales et maximales annuelles assurant la couverture de l'échantillon chêne, rassemblées par secteur.

La température moyenne annuelle a été calculée comme la moyenne des températures maximale et minimale moyennes annuelles.



2.1 Perche

Précipitations : Le poste de Longny-au-Perche étant très proche des peuplements échantillonnés, la série de précipitations correspondante a été utilisée pour ce secteur.

Températures : Les deux séries longues les plus proches sont celles de Chartres et du Mans. D'après la figure 2, il existe une différence assez nette de niveau entre ces deux séries, dont la moyenne a été calculée pour chaque paramètre.

2.2 Val de Loire

Précipitations : D'après la figure 1, les séries d'Angers et du Mans sont assez proches, quoique en légère défaveur de la première. Dans la perspective de disposer d'une série unique dans le secteur, la moyenne de ces deux séries a été calculée pour chaque paramètre. Pour l'approche historique du lien entre croissance et facteurs du milieu, l'échantillon val de Loire a en revanche été subdivisé. La série d'Angers a été attribuée aux massifs les plus à l'Ouest (Chinon et Loches), et celle du Mans aux massifs de Blois, Russy et Boulogne.

Températures : D'après la figure 2, les séries du Mans, d'Orléans et de Châteauroux sont très semblables, tant au niveau du signal inter-annuel que de leur niveau moyen. Elles indiquent cependant une tendance à des températures légèrement plus froides sur le poste d'Orléans. Pour chaque paramètre, la série moyenne de températures attribuée à ce secteur a été calculée à partir des trois séries précédentes. Pour l'approche historique, on a nouveau distingué les deux ensembles de massifs : les séries de Loches et Chinon ont été calculées à partir des postes du Mans et de Châteauroux, et la série d'Orléans a été incluse pour le calcul de la série correspondant aux trois autres massifs.

2.3 Allier

Précipitations : La série longue la plus proche est issue du poste de La Souterraine, dans la Creuse. Ce poste est cependant situé à une altitude de 400m, de 150m à 200m supérieure aux altitudes des peuplements de l'Allier. Sur la figure 1, cette série est superposée à la série de Nevers, beaucoup plus proche des peuplements, mais qui ne commence qu'en 1952, et n'est par ailleurs pas homogénéisée. Sur la période commune (1952-2000), le niveau moyen des précipitations à Nevers y est de 180mm inférieur, et présente un écart-type inter-annuel un peu inférieur (140mm/an contre 178mm/an). On a tiré parti de cette série pour corriger la série de La Souterraine, en ramenant son niveau moyen et son écart-type aux niveaux de ceux de Nevers, sur la base de la période de contrôle. La série ainsi obtenue est indiquée sur la figure 1.

Températures : Les postes de Bourges et Vichy encadrent le secteur échantillonné dont ils sont relativement proches. Sur la figure 2, on constate que les séries de températures de Vichy ont un comportement indicateur d'une influence plus continentale que le poste de Bourges, lui-même très proche de celui de Châteauroux. Pour ce secteur, les séries moyennes de température ont été calculées à partir des postes de Bourges et de Vichy pour leur partie commune. Pour la période antérieure à 1922, on a utilisé les séries de Bourges, minorées du demi-écart entre celles de Bourges et Vichy pour leur période commune.

2.4 Lorraine-Alsace

Précipitations et températures : Les séries régionales moyennes ont été calculées à partir des postes de Nancy et Phalsbourg. Pour l'étude historique, les séries de températures de Nancy et de Phalsbourg ont été respectivement attribuées aux peuplements du plateau Lorrain et des Vosges du Nord. Pour le couple situé en forêt de Haguenau, on a utilisé les séries climatiques de Strasbourg.

2.5 Bilan

Ces informations sont résumées dans les tableaux 2 et 3.

Secteur	Précipitations	Températures
<i>Perche</i>	Longny-au-Perche	Le Mans, Chartres (moyenne)
<i>Val de Loire</i>	Angers*, Le Mans* (moyenne)	Châteauroux, Angers, Orléans (moyenne)
<i>Allier</i>	La Souterraine (calibration avec le poste de Nevers*)	Bourges, Vichy (moyenne)
<i>Lorraine-Alsace</i>	Nancy, Phalsbourg (moyenne)	Nancy, Phalsbourg (moyenne)

Tableau 2 Postes météorologiques utilisés pour le calcul de séries climatiques régionales.

* Séries climatiques non homogénéisées

Secteur	Couples	Précipitations	Températures
<i>Perche</i>	1 – 10	Longny-au-Perche	Le Mans, Chartres (moyenne)
<i>Val de Loire</i>	21 – 25	Angers*	Le Mans, Châteauroux (moyenne)
	26 – 30	Le Mans*	Le Mans, Châteauroux, Orléans (moyenne)
<i>Allier</i>	11 – 19	La Souterraine (calibrée sur Nevers*)	Bourges, Vichy (moyenne)
<i>Lorraine-Alsace</i>	31 – 35	Nancy	Nancy
	36 – 38, 40	Phalsbourg	Phalsbourg
	39	Strasbourg*	Strasbourg* (Tmoy uniquement)

Tableau 3 Séries climatiques attribuées aux couples de peuplements de l'échantillon chêne.

* Séries climatiques non homogénéisées

Bibliographie

- ABER J., MAGILL A. (2004).** Chronic nitrogen additions at the Harvard Forest (USA) : the first 15 years of a nitrogen saturation experiment. *For. Ecol. Manage.*, 196(1):1-5.
- ABER J., McDOWELL W., NADELHOFFER K., MAGILL A., BERNTSON G., KAMAKEA M., MCNULTY S., CURRIE W., RUSTAD L., FERNANDEZ I. (1998).** Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 48(11):921-934.
- ABER J. D. (1992).** Nitrogen cycling and nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 7(7):220-224.
- AMÉGLIO T., ALVES G., BONHOMME M., COCHARD H., EWERS F., GUILLIOT A., JULIEN J.-L., LACOINTE A., PETEL G., RAGEAU R. et al. (2000).** Water relations in winter : effect on bud break of Walnut tree, 109-120. In Viéumont J.-D., Crabbé J. (editors). Dormancy in plants. *CAB International 2000*, 400p.
- ASMAN W., DRUKKER B. (1988).** Modelled historical concentrations and depositions of ammonia and ammonium in Europe. *Atmospheric Environment*, 22(4):725-735.
- ASMAN W., SUTTON M., SCHJØRRING J. K. (1998).** Ammonia : emission, atmospheric transport and deposition. *New phytologist*, 139(11):27-48.
- ASSMANN E. (1970).** The principles of forest yield study. *Pergamon Press*, 506p.
- BADEAU V. (1995).** Etude dendroécologique du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) sur les plateaux calcaires de Lorraine. Influence de la gestion sylvicole. *Thèse*, Université Nancy I, Nancy (France), 238p.
- BADEAU V., DUPOUEY J.-L., BECKER M., PICARD J.-F. (1995).** Long-term growth trends of *Fagus sylvatica* L. in northeastern France. A comparison between high and low density stands. *Acta Oecologica*, 16(5):571-583.
- BADEAU V., BECKER M., BERT D., DUPOUEY J.-L., LEBOURGEOIS F., PICARD J.-F. (1996).** Long-term growth trends of trees : ten years of dendrochronological studies in France, 167-181. In Spiecker H., Mielikäinen K., Köhl M., Skovsgaard J. P. (editors). Growth trends in European forests, *Springer-Verlag*, Berlin, Heidelberg, 367p.
- BAKER T. R., PHILLIPS O. L., MALHI Y., ALMEIDA S., ARROYO L., DI FIORE A., ERWIN T., HIGUCHI N., KILLEEN T. J., LAURANCE S. G. et al. (2004).** Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Philosophical Transactions : Biological Sciences*, 359(1443):353-365.
- BARTELINK H. H. (1997).** Allometric relationships for biomass and leaf area of beech (*Fagus sylvatica* L.). *Ann. For. Sci.*, 54(1):39-50.
- BASTIEN Y. (1998).** Sylviculture du hêtre. *Document d'enseignement*, ENGREF, Nancy (France), 19p.
- BECKER M. (1987).** Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Etude écologique et dendrochronologique. *Ann. For. Sci.*, 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(9):1110-1117.
- BECKER M., BRÄKER O. U., KENK G., SCHNEIDER O., SCHWEINGRUBER F. H. (1990).** Aspect des houppiers et croissance des arbres au cours des dernières décennies dans les régions frontalières d'Allemagne, de France et de Suisse. *Revue Forestière Française*, XLII(3):284-300.
- BECKER M., NIEMINEN T., GÉRÉMIA F. (1994a).** Short-term variations and long-term changes in oak productivity in northeastern France. The role of climate and atmospheric CO₂. *Ann. For. Sci.*, 51(5):477-492.
- BECKER M., BERT G. D., BOUCHON J., PICARD J.-F., ULRICH E. (1994b).** Tendances à long terme observées dans la croissance de divers feuillus et résineux du Nord-Est de la France depuis le milieu du XIXe siècle. *Revue Forestière Française*, 46(4):335-341.
-

- BECKER M., BERT G. D., BOUCHON J., DUPOUEY J.-L., PICARD J.-F., ULRICH E. (1995).** Long-term changes in forest productivity in northeastern France : the dendroecological approach, 143-153. *In* Landmann G., Bonneau M. (editors). Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains. *Springer Verlag*, Berlin, Heidelberg, New-York, 461p.
- BECKER P., MEINZER F. C., WULLSCHLEGER S. D. (2000).** Hydraulic limitation of tree height : a critique. *Functional ecology*, 14(1):4-11.
- BÉNICHOU P., LE BRETON P. (1987).** Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie*, 7(19):23-34.
- BERGÈS L., CHEVALIER R., DUMAS Y., FRANC A., GILBERT J.-M. (2005).** Sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) site index variations in relation to climate, topography and soil in even-aged high-forest stands in northern France. *Ann. For. Sci.*, 62(5):391-402.
- BERGÈS L., DUPOUEY J.-L., FRANC A. (2000).** Long-term changes in wood density and radial growth of *Quercus petraea* Liebl. in northern France since the middle of the nineteenth century. *Trees*, 14(7):398-408.
- BERT G. D., BECKER H. M. (1990).** Vitalité actuelle et passée du sapin (*Abies alba* Mill) dans le Jura Etude dendroécologique. *Ann. For. Sci.*, 47(5):395-412.
- BERT G. D. (1993).** Impact of ecological factors, climatic stresses, and pollution on growth and health of sylvan fir (*Abies alba* Mill.) in the Jura mountains: an ecological and dendrochronological study. *Acta Oecologica*, 14(2):229-246.
- BERTALANFFY (von) L. (1973).** Théorie générale des systèmes. *Dunod*, Paris, 308p.
- BLAKE L., GOULDING W. T., MOTT C. J. B., JOHNSTON A. E. (1999).** Changes in soil chemistry accompanying acidification over more than 100 years under woodland and grass at Rothamstead Experimental Station, UK. *European Journal of Soil Science*, 50(3):401-412.
- BONNEAU M., FRICKER C. (1985).** Le dépérissement des forêts dans le massif Vosgien : relations possibles avec la pollution atmosphérique. *Revue Forestière Française*, XXXVII(numéro spécial):105-126.
- BONTEMPS J.-D. (2002).** Analyse de la croissance radiale dans les hêtraies régulières du Nord-Est de la France. Evolution de la vitesse de croissance au cours du XXe siècle. *Mémoire de DEA*, ENGREF, Nancy (France), 23p.
- BONTEMPS J.-D., VALLET P., HERVÉ J.-C., RITTIÉ D., DUPOUEY J.-L., DHÔTE J.-F. (2005).** Des hêtraies qui poussent de plus en plus vite : vers une forte diminution de leur âge d'exploitabilité ? *Revue Forestière Française*, LVII(2):123-142.
- BONTEMPS J.-D., DUPLAT P., HERVÉ J.-C., DHÔTE J.-F.** Croissance en hauteur dominante du hêtre dans le Nord de la France : des courbes de référence qui intègrent la tendance à long terme. *Soumis à Rendez-Vous Techniques*, ONF.
- BOPPE L. (1889).** Traité de sylviculture. *Berger-Levrault*, Paris, Nancy, 435p.
- BOURIAUD O., BRÉDA N., LE MOGUEDEC G., NEPVEU G. (2004).** Modeling variability of wood density in beech as affected by ring age, radial growth and climate. *Trees*, 18(3):264-276.
- BRAUN S., RIHM B., SCHINDLER C., FLÜCKIGER W. (1999).** Growth of mature beech in relation to ozone and nitrogen deposition : an epidemiological approach. *Water, Air, and Soil Pollution*, 116(1-2):357-364.
- BRIFFA K. R. (2000).** Annual climate variability in the Holocene : interpreting the message of ancient trees. *Quaternary Science Reviews*, 19(1-5):87-105.
- BRIFFA K. R., SCHWEINGRUBER F. H., JONES P. D., OSBORN T. J., SHIYATOV S. G., VAGANOV E. A. (1998).** Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes. *Nature*, 391(12 Février):678-682.

- BURDEN R. L., FAIRES J. D. (2001).** Numerical analysis (7^e édition). *Brooks/Cole*, USA, 841p.
- BUSCH G., LAMMEL G., BEESE F. O., FEICHTER J., DENTENER F. J., ROELOFS G. J. (2001).** Forest ecosystems and the changing patterns of nitrogen input and acid deposition today and in the future based on a scenario. *Environmental Science and Pollution Research*, 8(2):95-102.
- CANNELL M. G. R. (1999).** Relative importance of increasing atmospheric CO₂, N deposition and temperature in promoting european forest growth, 25-41. In Karjalainen T., Spiecker H., Laroussinie O. (editors). Causes and consequences of accelerating tree growth in europe, EFI Proceeding n°27, *EFI*, Joensuu (Finlande), 285p.
- CANNELL M. G. R., THORNLEY J. H. M., MOBBS D. C., FRIEND A. D. (1998).** UK conifers may be growing faster in response to increased N deposition, atmospheric CO₂ and temperature. *Forestry*, 71(4):277-296.
- CARMEAN W. H. (1972).** Site index curves for Upland Oaks in the central states. *Forest Science*, 18(2):109-120.
- CAUSSINUS H., MESTRE O. (2004).** Detection and correction of artificial shifts in climate. *Applied Statistics*, 53(3):405-425.
- CEULEMANS R., MOUSSEAU M. (1994).** Effects of elevated atmospheric CO₂ on woody plants. *New Phytologist*, 127 (Tansley Review n°71):425-446.
- CHERUBINI P., DOBBERTIN M., INNES J. L. (1998).** Potential sampling bias in long-term forest growth trends reconstructed from tree rings : A case study from the Italian Alps. *For. Ecol. Manage.*, 109(1-3):103-118.
- CHMIELEWSKI F.-M., RÖTZER T. (2001).** Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 108(2):101-112.
- CHRISTIE J. M., LINES R. (1975).** Comparison of forest productivity in Britain and Europe in relation to climatic factors. *Forestry commission*, Wrecclsham (UK), 34p.
- CIAIS P., TANS P. P., TROLIER M., WHITE J. W. C., FRANCEY R. J. (1995).** A large northern hemisphere terrestrial CO₂ sink indicated by the ¹³C/¹²C ratio of atmospheric CO₂. *Science*, 269(5227):1098-1102.
- CIAIS P., REICHSTEIN M., VIOVY N., GRANIER A., OGÉE J., ALLARD V., AUBINET M., BUCHMANN N., et al. (2005).** Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437(22 Septembre):529-533.
- COCHARD H., LEMOINE D., AMÉGLIO T., GRANIER A. (2001).** Mechanisms of xylem recovery from winter embolism in *Fagus sylvatica*. *Tree Physiology*, 21(1):27-33.
- COINTAT M. (1956).** Etude statistique sur les taillis-sous-futaie communaux du département de la Haute-Marne. Inspection de Joinville. *Revue Forestière Française*, VIII(10):658-675.
- COMMISSION EUROPÉENNE (2005).** Soil Atlas of Europe. *European Soil Bureau Network*, Commission Européenne, Luxembourg, 128p.
- COMPS B., BARRIÈRE G., MERZEAU D., LETOUZEY J. (1987).** La variabilité alloenzymatique des hêtraies dans les sous-domaines médio- et eu-atlantiques d'Europe. *Can. J. For. Res.*, 17(9):1043-1049.
- COMPS B., GÖMÖRY D., LETOUZEY J., THIÉBAUT B., PETIT R. (2001).** Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the european beech. *Genetics*, 157(1):389-397.
- COMPS B., THIÉBAUT B., MERZEAU D. (1991).** Genetic variation in european beech stands (*Fagus sylvatica* L.), 110-124. In Müller-Stark G., Ziehe M. (editors). Genetic variation in european populations of forest trees. *J. D. Sauerländer's Verlag*, Frankfort, 271p.
- CONKEY L. E. (1988).** Decline in old-growth red spruce in western Maine : an analysis of wood density and climate. *Can. J. For. Res.*, 18(8):1063-1068.

- COOK E., BIRD T., PETERSON M., BARBETTI M., BUCKLEY B., D'ARRIGO R., FRANCEY R., TANS P. (1991a).** Climatic change in Tasmania inferred from a 1089-year tree-ring chronology of Huon pine. *Science*, 253(13 Septembre):1266-1268.
- CROISÉ L., ULRICH E., DUPLAT P., JACQUET O. (2002).** RENECOFOR - Deux approches indépendantes pour l'estimation et la cartographie des dépôts atmosphériques totaux hors couvert forestier sur le territoire français. ONF, Département R & D, 102p.
- CRUIZIAT P., COCHARD H., AMÉGLIO T. (2002).** Hydraulic architecture of trees : main concepts and results. *Ann. For. Sci.*, 59(7):723-752.
- CURTIS P. S., WANG X. (1998).** A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia*, 113(3):299-313.
- DAMESIN C. (2003).** Respiration and photosynthesis characteristics of current-year stems of *Fagus sylvatica*: from the seasonal pattern to an annual balance. *New Phytologist*, 158(3):465-475.
- D'ARRIGO R., JACOBY G. C., FUNG I. Y. (1987).** Boreal forests and atmosphere-biosphere exchange of carbon dioxide. *Nature*, 329(24 Septembre):321-323.
- DEGRON R., NEPVEU G. (1996).** Prédiction de la variabilité intra- et interarbre de la densité du bois de Chêne rouvre (*Quercus petraea* Liebl.) par modélisation des largeurs et des densités des bois initial et final en fonction de l'âge cambial, de la largeur de cerne et du niveau dans l'arbre. *Ann. For. Sci.*, 53(5):1019-1030.
- DEGRON R. (1998).** La conversion des forêts domaniales feuillues françaises (1860 - 1888) : une grande vague brisée. *Revue Forestière Française*, L(1):71-84.
- DELEUZE C. (1996).** Pour une dendrométrie fonctionnelle : Essai sur l'intégration de connaissances éco-physiologiques dans les modèles de la production ligneuse. *Thèse*, Université Lyon I, Lyon (France), 305p.
- DEMESURE B., COMPS B., PETIT R. (1996).** Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. *Evolution*, 50(6):2515-2520.
- DHÔTE J.-F. (1990).** Modèles de la dynamique des peuplements forestiers : articulation entre les niveaux de l'arbre et du peuplement. Application à la sylviculture des hêtraies. *Thèse*, Université Lyon I, 256p.
- DHÔTE J.-F., DE HERCÉ E. (1994).** Un modèle hyperbolique pour l'ajustement de faisceaux de courbes hauteur-diamètre. *Can. J. For. Res.*, 24:1782-1790.
- DHÔTE J.-F. (1997).** Relations entre le milieu, la structure des peuplements et la croissance. *Rapport final de convention*, Convention Inra-Cemagref B00766 : Relations entre le milieu, la croissance et la qualité des chênes indigènes, 37p.
- DHÔTE J.-F. (1999a).** Compétition entre classes sociales chez le Chêne sessile et le Hêtre. *Revue Forestière Française*, LI(2):309-325.
- DHÔTE J.-F. (1999b).** Modélisation de la dynamique des peuplements de grands feuillus sociaux. Applications à la sylviculture du Hêtre et du Chêne. *Mémoire de HDR*, Université Nancy I, Nancy (France), 117p.
- DHÔTE J.-F., DUPOUEY J.-L., BERGÈS L. (2000).** Modifications à long terme, déjà constatées, de la productivité des forêts françaises. *Revue Forestière Française*, LII(numéro spécial):37-48.
- DHÔTE J.-F., HERVÉ J.-C. (2000).** Changements de productivité dans quatre forêts de chênes sessiles depuis 1930 : une approche au niveau du peuplement. *Ann. For. Sci.*, 57(7):651-680.
- DHÔTE J.-F., DUPOUEY J.-L. (2000).** Impact des changements de statut social sur l'estimation des tendances à long terme de la croissance radiale. *Rapport de Convention*, convention ECOFOR/INRA 99.38, composante 4, 34-45.

- DHÔTE J.-F., LE MOGUEDEC G. (2005).** Présentation du modèle Fagacées. *Document interne*, UMR Inra-Engref 1092 LERFoB, Nancy (France). 36p.
- DISE N. B., WRIGHT R. F. (1995).** Nitrogen leaching from European forests in relation to nitrogen deposition. *For. Ecol. Manage.*, 71(1-2):153-161.
- DUPLAT P. (1982).** Estimation de la hauteur dominante. Exploitation sans approximation du modèle de Matérn. *Document interne*, ONF - section technique, 5p.
- DUPLAT P., ROMAN-AMAT B. (1996).** Sylviculture du hêtre. *Bulletin technique de l'ONF*, 31:29-33.
- DUPLAT P., TRAN-HA M. (1997).** Modélisation de la croissance en hauteur dominante du chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl) en France. Variabilité inter-régionale et effet de la période récente (1959-1993). *Ann. For. Sci.*, 54(7):611-634.
- DUPOUEY J.-L., DENIS J.-B., BECKER M. (1992).** A new method of standardization for examining long term trends in tree-ring chronologies. *Lundqua Report*, 34:85-88.
- DUQUESNAY A. (1998).** Changements de la composition foliaire et de la productivité des hêtraies dans le quart Nord-Est de la France entre 1970 et 1995. *Thèse*, Université Nancy I, Nancy (France). 222p.
- DYER M. E., BAILEY R. L. (1987).** A test of six methods for estimating true heights from stem analysis data. *Forest Science*, 33(1):3-13.
- EAMUS D. (1996).** Tree response to CO₂ enrichment: CO₂ and temperature interactions, biomass allocation and stand-scale modeling. *Tree Physiology*, 16(1-2):43-47.
- EICHHORN F. (1904).** Beziehungen zwischen Bestandshöhe und Bestandsmasse. *Allgemeine Forst- und Jagd-Zeitung*, 80:45-49.
- ELFVING B., TEGNHAMMAR L. (1996).** Trends of tree growth in Swedish forests 1953-1992 : an analysis based on sample trees from the National Forest Inventory. *Scand. J. For. Res.*, 11(1):26-37.
- ELHANI S., FERNANDEZ LEMA B., ZELLER B., BRÉCHET C., GUEHL J.-M., DUPOUEY J.-L. (2003).** Inter-annual mobility of nitrogen between beech rings : a labelling experiment. *Ann. For. Sci.*, 60(6):503-508.
- ELHANI S., GUEHL J.-M., NYS C., PICARD J.-F., DUPOUEY J.-L. (2005).** Impact of fertilization on tree-ring delta¹⁵N and delta¹³C in beech stands : a retrospective analysis. *Tree Physiology*, 25(11):1437-1446.
- ELLENBERG H., WEBER H. E., DÜLL R., WIRTH V., WERNER W., PAULISSEN D. (1991).** Zeigerwerten von pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, 18(2):1-248.
- EMMETT B. A., BRITTAIN S. A., HUGHES S., GÖRRES J., KENNEDY V., NORRIS D., RAFAREL R., REYNOLDS B., STEVENS P. A. (1995a).** Nitrogen additions (NaNO₃ and NH₄NO₃) at Aber forest, Wales : I. Response of throughfall and soil water chemistry. *For. Ecol. Manage.*, 71(1-2):45-59.
- ENQUIST B. J., WEST G. B., CHARNOV E. L., BROWN J. H. (1999).** Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature*, 401:907-911.
- ERIKSSON H., JOHANSSON U. (1993).** Yields of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two consecutive rotations in southwestern Sweden. *Plant and Soil*, 154(2):239-247.
- ERISMAN J. W., DE WRIES W. (2000).** Nitrogen deposition and effects on European forests. *Environmental Reviews*, 8(2):65-93.
- ESPER J., COOK E. R., SCHWEINGRUBER F. H. (2002).** Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability. *Science*, 295:2250-2252.

- FALUSI M., CALAMASSI R. (1996).** Geographic variation and bud dormancy in beech seedlings (*Fagus sylvatica* L.). *Ann. For. Sci.*, 53(5):967-979.
- FALUSI M., CALAMASSI R. (1990).** Bud dormancy in beech (*fagus sylvatica* L.). Effect of chilling and photoperiod on dormancy release of beech seedlings. *Tree Physiology*, 6(4):429-438.
- FAN S., GLOOR M., MAHLMAN J., PACALA S., SARMIENTO J., TAKAHASHI T., TANS P. (1998).** A large terrestrial carbon sink in North America implied by atmospheric and oceanic carbon dioxide data and models. *Science*, 282(16 Octobre):442-446.
- FISCHER A. (1999).** Floristical changes in Central European forest ecosystems during the past decades as an expression of changing site conditions, 53-64. In Karjalainen T., Spiecker H., Laroussinie O. (editors). Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe. EFI Proceedings n°27, *EFI*, Joensuu (Finlande), 285p.
- FRANC A., HOULLIER F. (1989).** Etude des relations entre milieu et production. Quelques critères pour le choix des méthodes, 13-49. In Buffet M., Girault D., éditeurs. Station forestière, production et qualité des bois : éléments méthodologiques: CEMAGREF (Nogent/Vernisson), 254p.
- FRANC A., GOURLET-FLEURY S., PICARD N. (2000).** Une introduction à la modélisation des forêts hétérogènes. *ENGREF*, Paris, 312p.
- FRITTS H. C. (1976).** Tree rings and climate. *Caldwell*, New Jersey (USA), 567p.
- GARBAYE J., LE TACON F., TIMBAL J. (1976).** Le hêtre en Roumanie. *Revue Forestière Française*, 28(4):243-260.
- GARCIA O. (1979).** A stochastic differential equation model for the height growth of forest stands. *Biometrics*, 39(4):1059-1072.
- GARDINER C. W. (1990).** Handbook of stochastic methods. *Springer-Verlag* (2^e édition), 442p.
- GASSON P. (1987).** Some implications of anatomical variations in the wood of pedunculate oak (*Quercus robur* L.), including comparisons with common beech (*Fagus sylvatica* L.). *LAWA Bulletin*, 8(2):149-165.
- GÉGOUT J.-C., JABIOL B. (2001).** Analyses de sol en forêt : les choix du phytoécologue dans le cadre des typologies de stations ou des études scientifiques. *Revue Forestière Française*, LIII(5):568-580.
- GÉGOUT J.-C., HERVÉ J.-C., HOULLIER F., PIERRAT J.-C. (2003).** Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 14(1):55-62.
- GÉGOUT J.-C., COUDUN C., BAILLY G., JABIOL B. (2005).** EcoPlant : a forest site database to link floristic data with soil resources and climatic conditions. *Journal of Vegetation Science*, 16(2):257-260.
- GIEC. (2001).** Bilan 2001 des changements climatiques : les éléments scientifiques. Contribution du groupe de travail I au 3^e rapport d'évaluation du GIEC sur l'évolution du climat. *OMM.*, 92p.
- GILBERT J.-M., CHEVALIER R. (1994).** Relations milieu - production du pin laricio. Etude de la croissance en hauteur. *Informations Techniques du CEMAGREF*, 96(2):1-8.
- GILBERT J.-M., FRANC A. (1997).** Typologie et cartographie du climat dans la moitié nord de la France. *Ingénieries*, 12(décembre):35-47.
- GLATZEL G. (1999).** Historic forest use and its possible implications to recently accelerated tree growth in Central Europe, 65-74. In Karjalainen T., Spiecker H., Laroussinie O. (editors). Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe. EFI Proceedings n°27, *EFI*, Joensuu (Finlande), 285p.
- GOVORCIN S., SINKOVIK T., TRAJKOVIC J. (1998).** Distribution of properties in use for oak, beech and fir-wood in a radial direction. *Dvorna Industrija*, 49(4):199-204.

- GRAUMLICH L. J., BRUBAKER L. B., GRIER C. C. (1989).** Long-term trends in forest net primary productivity : Cascade mountains, Washington. *Ecology*, 70(2):405-410.
- GRAUMLICH L. J. (1991).** Subalpine tree growth, climate, and increasing CO₂ : an assessment of recent growth trends. *Ecology*, 72(1):1-11.
- GRIFFIN K. L., ANDERSON O. R., GASTRICH M. D., LEWIS J. D., LIN G., SCHUSTER W., SEEMANN J. R., TISSUE D. T., TURNBULL M. H., WHITEHEAD D. (2001).** Plant growth in elevated CO₂ alters mitochondrial number and chloroplast fine structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(5):2473-2478.
- GROTE R., ERHARD M. (1999).** Simulation of tree and stand development under different environmental conditions with a physiologically based model. *For. Ecol. Manage.*, 120(1-3):59-76.
- GUILLEY E., HERVÉ J.-C., HUBER F., NEPVEU G. (1999).** Modelling variability of within-ring density components in *Quercus petraea* Liebl. with mixed-effects models and simulating the influence of contrasting silvicultures on wood density. *Ann. For. Sci.*, 56(6):449-458.
- GUILLEY E. (2000).** La densité du bois de Chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) : Elaboration d'un modèle pour l'analyse des variabilités intra- et inter- arbre ; origine et évaluation non destructive de l'effet "arbre" ; Interprétation anatomique du modèle proposé. *Thèse*, Université Nancy I, Nancy (France), 206p.
- GUNDERSEN P., BOXMAN A. W., LAMERSDORF N., MOLDAN F., ANDERSEN B. R. (1998).** Experimental manipulation of forest ecosystems : lessons from large roof experiments. *For. Ecol. Manage.*, 101(1-3):339-352.
- GUTSCHICK V. P., BASSIRIRAD H. (2003).** Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants : toward a unified definition and evaluation of their consequences. *New Phytologist (Tansley review)*, 160(1):21-42.
- HACKE U. G., SPERRY J. S. (2001).** Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 4(2):97-115.
- HALLOUINOV M., GOODWEATHER J. D., BLED O., BLED E., MENDELEÏEV D. (1978).** Empirical empirical formulas in chemistry : are Mauna Loa observatory measurements less precisely defined today or should CO₂ and CO₂ be considered equivalent ? *Proc. Roy. Acad. Antorf.*, 17(1):171-1717.
- HAMILTON G. J., CHRISTIE J. M. (1971).** Forest management tables (metric). Forestry Commission Booklet n°34. *Her Majesty's Stationery Office*, London, 201p.
- HARI P., AROVAARA H. (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(3):437-440.
- HASENAUER H., NEMANI R. R., SCHADAUER K., RUNNING S. W. (1999).** Forest growth response to changing climate between 1961 and 1990 in Austria. *For. Ecol. Manage.*, 122(3):209-219.
- HERVÉ J.-C. (1999).** Mixed-effects modelling of between-tree and within-tree variations : application to wood basic density in the Stem. FAIR CT96-1915. Product properties prediction-improved utilization in the forestry-wood chain applied on spruce sawnwood. Subtask 2.1. CPL, Newbury. 25-42.
- HERVÉ J.-C., DHÔTE J.-F., DUPOUEY J.-L. (2000).** Evolution de la vitesse de croissance en hauteur dominante au cours du XXème siècle dans les hêtraies régulières du Nord-Est. *Rapport de Convention*, convention ECOFOR/INRA 99.38, composante 4, 1-33.
- HIBON V. (1978).** Comparaison de la vitesse de croissance des rejets de taillis et de plans feuillus forestiers introduits artificiellement. Application à l'enrichissement des taillis-sous-futaie de la moitié nord de la France. *Mémoire de fin d'études*, ENGREF, Nancy (France), 34p.
- HILLIS W. E. (1987).** Heartwood and tree exudates. *Springer Verlag*, Berlin, Heidelberg, New-York, 268p.

- 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(10):1337-1340.
- HOULLIER F. (1994).** Théorie dendrométrique de la production ligneuse d'un peuplement homogène. *Support d'enseignement*, ENGREF, Nancy (France), 20p.
- HOULLIER F., PIGNARD G., SCHMITT F., BERTRAND P. (1995).** Medium-term evolution of forest productivity in the French mountains: the use of National Forest Inventory data, 157-173. In Landmann G., Bonneau M. (editors). Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains. *Springer-Verlag*, Berlin, Heidelberg, 461p.
- HÜFFEL G. (1926).** Les méthodes de l'aménagement forestier en France. *Berger-Levrault*, Nancy, Paris, Strasbourg, 225p.
- HUNTLEY B., BIRKS H. J. B. (1983).** An atlas of past and present pollen maps for Europe, 0-13,000 years ago. *Cambridge University Press*, Cambridge, 667p.
- JABIOL B., BRÊTHES A., PONGE J.-F., TOUTAIN F., BRUN J.-J. (1995).** L'humus sous toutes ses formes: *ENGREF*, Nancy (France), 63p.
- JABIOL B. (1996).** Le relevé des paramètres du sol en vue d'une estimation de ses contraintes et de ses aptitudes pour les arbres. *Document de formation*, FIF-ENGREF, Nancy (France), 16p + annexes.
- JABIOL B. (2001).** Estimation de la fertilité chimique des sols forestiers par interprétation des analyses de sol. *Document de formation*, FIF-ENGREF, Nancy (France).
- JACOBY G. C., D'ARRIGO R. D., DAVAJMAMTS T. (1996a).** Mongolian tree rings and 20th-century warming. *Science*, 273(9 Août):771-773.
- JACOBY G. C., D'ARRIGO R. D. (1997).** Tree rings, carbon dioxide, and climatic change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94 (Août 1997):8350-8353.
- JONES P. D., WIGLEY T. M. L., KELLY P. M. (1982).** Variations in surface air temperatures : Part 1. Northern hemisphere, 1881-1980. *Monthly Weather Review*, 110(2):59-70.
- JONES P. D., RAPER S. C. B., BRADLEY R. S., DIAZ H. F., KELLY P. M., WIGLEY T. M. L. (1986a).** Northern hemisphere surface air temperature variations : 1851 - 1984. *Journal of Climate and Applied Meteorology*, 25(2):161-179.
- JONES P. D., RAPER S. C. B., WIGLEY T. M. L. (1986b).** Southern hemisphere surface air temperature variations : 1851 - 1984. *Journal of Climate and Applied Meteorology*, 25(9):1213-1230.
- JARRET P. (2004).** Guide des sylvicultures - Chênaie atlantique. *ONF*, Paris, 335p.
- JOZSA L. A., POWELL J. M. (1987).** Some climatic aspects of biomass productivity of white spruce stem wood. *Can. J. For. Res.*, 17(9):1075-1079.
- KAHLE H.-P., SPIECKER H., ÁGREN G. I., CHERTOV O., KELLOMÄKI S., MELLERT K.-H., PEREZ-MARTINEZ P.-J., PRIETZEL J., STRAUSSBERGER R., REHFUESS K.-E. et al. (non publié).** Analysis of the relative importance of nutrients, climatic factors, and CO₂ as causes of observed changes in growth. Project Recognition EFI Research Report, *EFI*, Joensuu (Finlande).
- KARIUKI M. (2002).** Height estimation in complete stem analysis using annual radial growth measurements. *Forestry*, 75(1):63-74.
- KARJALAINEN T., SPIECKER H., LAROUSSINIE O. (editors). (1999).** Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe. *EFI Proceedings n°27*, *EFI*, Joensuu (Finlande), 285p.

- KAUPPI P. E., MIELIKÄINEN K., KUUSELA K. (1992).** Biomass and carbon budget of European forests, 1971 to 1990. *Science*, 256(3 Avril):70-74.
- KELLER R., LE TACON F., TIMBAL J. (1976).** La densité du bois de hêtre dans le Nord-Est de la France. Influence des caractéristiques du milieu et du type de sylviculture. *Ann. For. Sci.*, 33(1):1-17.
- KENK G., SPIECKER H. (1988).** Einige ergebnisse zum aktuellen und früheren Wachstumsverhalten von Fichte. *KjK-PEF*, 35(1):371-381.
- KENK G., ROMMEL W. D., SPIECKER H. (1989).** Weitere Ergebnisse zum aktuellen und früheren Wachstumsverhalten von Fichten. *KjK-PEF*, 50:117-126.
- KIENAST F., LUXMOORE R. (1988).** Tree-ring analysis and conifer growth responses to increased atmospheric CO₂ levels. *Oecologia*, 76(4):487-495.
- KIRSCHBAUM M. U. F. (2000).** Forest growth and species distribution in a changing climate. *Tree Physiology*, 20(5-6):309-322.
- KIVISTE A. (1999).** Site index change in the 1950s-1990s according to Estonian forest inventory data, 87-100. In Karjalainen T., Spiecker H., Laroussinie O. (editors). Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe. EFI Proceedings n°27, EFI, Joensuu (Finlande), 285p.
- KLIRONOMOS J. N., ALLEN M. F., RILLIG M. C., PIOTROWSKI J., MAKVANDI-NEJAD S., WOLFE B. E., POWELL J. R. (2005).** Abrupt rise in atmospheric CO₂ overestimates community response in a model plant-soil system. *Nature*, 433(10 Février):621-624.
- KLUMPERS J. (1994).** Le déterminisme de la couleur du bois de Chêne. Etude sur les relations entre la couleur et des propriétés physiques, chimiques et anatomiques ainsi que des caractéristiques de croissance. *Thèse*, ENGREF, Nancy (France), 195p.
- KOCH G. W., SILLETT S. C., JENNINGS G. M., DAVIS S. D. (2004).** The limits to tree height. *Nature*, 428(22 Avril):851-854.
- KÖRNER C., ASSHOFF R., O. B., HÄTTENSCHWILLER S., KEEL S. J., PELAEZ-RIEDL S., PEPIN S., SIEGWOLF R. T. W., ZOTZ G. (2005).** Carbon flux and growth in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO₂. *Nature*, 309(26 août):1360-1362.
- KREMER A. (1994).** Diversité génétique et variabilité des caractères phénotypiques chez les arbres forestiers. *Genetics, Selection, Evolution*, 26(1):105-123.
- KREMER A. (editor) (2002a).** Range wide distribution of chloroplast DNA diversity and pollen deposits in European white oaks : inferences about colonisation routes and management of oak genetic resources. *For. Ecol. Manage.*, 156(1-3), 224p.
- KREMER A., KLEINSCHMIDT J., COTTRELL J., CUNDALL E. P., et al. (2002b).** Is there a correlation between chloroplastic and nuclear divergence, or what are the roles of history and selection on genetic diversity in European oaks ? *For. Ecol. Manage.*, 156(1-3):75-87.
- KREMER A., PETIT R.-J., DUCOUSSO A. (2002c).** Biologie évolutive et diversité génétique des Chênes sessile et pédonculé. *Revue Forestière Française*, LIV(2):111-127.
- LAFOUGE R. (1964).** La taillis-sous-futaie et ses problèmes. Améliorations et transformations. *Document d'enseignement*, ENEF, Nancy (France), 51p.
- LAMARCHE V. C., GRAYBILL D. A., FRITTS H. C., ROSE M. R. (1984).** Increasing atmospheric carbon dioxide : tree ring evidence for growth enhancement in natural vegetation. *Science*, 225(7 septembre):1019-1021.

- LANDMANN G. (2002).** Les changements de productivité forestière, le dépérissement des forêts et la presse : radiosondes d'un événement médiatique. *Revue Forestière Française*, LIV(3):215-226.
- LANGSTRÖM B., HELLQVIST C. (1992).** Height growth recovery and crown development in top-damaged *Pinus sylvestris* trees. *Scan. J. For. Res.*, 7(2):237-247.
- LANNER R. M. (1985).** On the insensitivity of height growth to spacing. *For. Ecol. Manage.*, 13:143-148.
- LE GALL A.-C. (2004).** Effet des dépôts atmosphériques de soufre et d'azote sur le sol et les eaux douces en France. Rapport INERIS, 112p.
- LE GOFF N. (1974).** La croissance du Hêtre en France. Utilisation possible des tables de production étrangères pour suivre l'évolution des peuplements. *Document interne*, INRA, Nancy (France), 45p.
- LE GOFF N. (1981).** Tables de production, 326-338. In TEISSIER DU CROS E. (coordonnateur) (1981). Le Hêtre. Monographie Inra. INRA, Paris, 613p.
- LE MOGUEDEC G., DHÔTE J.-F., NEPVEU G. (2002).** Choosing simplified mixed models for simulations when data have a complex hierarchical organization. An example with some basic properties in Sessile oak wood (*Quercus petraea* Liebl.). *Ann. For. Sci.*, 59(8):847-855.
- LEARY R. A. (1979).** Design, 5-15. In A general forest growth projection system applied to the Lake states region. *Conference proceeding*, General Technical Report NC-49, *USDA Forest Service*, 98p.
- LEBOURGEOIS F., BECKER M., CHEVALIER R., DUPOUEY J.-L., GILBERT J.-M. (2000).** Height and radial growth trends of Corsican pine in western France. *Can. J. For. Res.*, 30(5):712-724.
- LEBOURGEOIS F. (2002).** Cours de bioclimatologie. Partie 1 : Les indices bioclimatiques. *Document d'enseignement*, FIF-ENGREF, Nancy (France), 95p.
- LEBOURGEOIS F., COUSSEAU G., DUCOS Y. (2004).** Climate-tree-growth relationships of *Quercus petraea* Mill. stand in the Forest of Bercé ("Futaie des Clos", Sarthe, France). *An. For. Sci.*, 61(4):361-372.
- LEBOURGEOIS F., PIEDALLU C. (2005).** Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière à partir d'indices bioclimatiques. *Revue Forestière Française*, LVII(4):331-355.
- LOUSTAU D., BOSC A., COLIN A., OGÉE J., DAVI H., FRANÇOIS C., DUFRÊNE E., DÉQUÉ M., CLOPPET E., ARROUAYS D. et al. (2005).** Modeling climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub-regional level. *Tree Physiology*, 25(7):813-823.
- LÖVBLAD G., TARRASÓN L., TØRSETH K., DUTCHAK S. (2004).** EMEP assessment Part I. European perspective. EMEP, editor. *Norwegian Meteorological Institute*, Oslo, 180p.
- LOVELOCK J. (1993).** La Terre est un être vivant. L'hypothèse Gaïa. *Flammarion* - collection Champs, Paris, 184p.
- LUAN J., LUO Y., REYNOLDS J. F. (1999).** Responses of a loblolly pine ecosystem to CO₂ enrichment : a modelling analysis. *Tree Physiology*, 19(4-5):279-287.
- LUNDQVIST B. (1957).** On the height growth in cultivated stands of pine and spruce in Northern Sweden. *Medd. fran Statens Skogforsk.*, 47(2), 64p.
- MACHTA L. (1972).** Mauna Loa and global trends in air quality. *Bulletin American Meteorological Society*, 53(5):402-420.
- MAGILL A. H., ABER J. D., HENDRICKS J. J., BOWDEN R. D., MELILLO J. M., STEUDLER P. A. (1997).** Biogeochemical response of forest ecosystems to simulated chronic nitrogen deposition. *Ecological Applications*, 7(2):402-415.
- MAGNANI F., MENCUCCINI M., GRACE J. (2000).** Age-related decline in stand productivity : the role of structural acclimation under hydraulic constraints. *Plant, Cell and Environment*, 23(3):251-263.

- MAGNUSSEN S., PENNER M. (1996).** Recovering time trends in dominant height from stem analysis. *Can. J. For. Res.*, 26(1):9-22.
- MÄKELÄ A. (1986).** Implications of the Pipe model theory on dry matter partitioning and height growth in trees. *Journal of Theoretical Biology*, 123:103-120.
- MÄKIPÄÄ R., KARJALAINEN T., PUSSINEN A., KELLOMAKI S. (1999).** Effects of climate change and nitrogen deposition on the carbon sequestration of a forest ecosystem in the boreal zone. *Can. J. For. Res.*, 29(10):1490-1501.
- MÄKIPÄÄ R., KARJALAINEN T., PUSSINEN A., KUKKOLA M., KELLOMAKI S., MALKONEN E. (1998).** Applicability of a forest simulation model for estimating effects of nitrogen deposition on a forest ecosystem : test of the validity of a gap-type model. *For. Ecol. Manage.*, 108(3):239-250.
- MATALA J., OJANSUU R., PELTOLA H., SIEVÄNEN R., KELLOMAKI S. (2005).** Introducing effects of temperature and CO₂ elevation on tree growth into a statistical growth and yield model. *Ecological Modelling*, 181(2-3):173-190.
- MATÉRN B. (1975).** On estimating the dominant height. *Royal College of Forestry*, Dept. of Forest Biometry, Stockholm, 4p.
- MATSON P., LOHSE K. A., HALL S. J. (2002).** The globalization of nitrogen deposition: consequences for terrestrial ecosystems. *Ambio*, 31(2):113-119.
- McDOWELL N. G., PHILLIPS N., LUNCH C., BOND B. J., RYAN M. G. (2002).** An investigation of hydraulic limitation and compensation in large, old Douglas-fir trees. *Tree Physiology*, 22(11):763-774.
- MEDLYN B., BARTON C. V. M., BROADMEADOW M. J. S., CEULEMANS R., DE ANGELIS P., FORSTREUTER M., FREEMAN M., JACKSON S. B., KELLOMÄKI S., LAITAT E. et al. (2001).** Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO₂ concentration : a synthesis. *New Phytologist*, 149(2):247-264.
- MEDLYN B., MCMURTRIE R. E., DEWAR R., JEFFREYS M. P. (2000).** Soil processes dominate the long-term response of forest net primary productivity to increased temperature and atmospheric CO₂ concentration. *Can. J. For. Res.*, 30(6):873-888.
- MENG F.-R., MENG C. H., TANG S., ARP P. A. (1997).** A new height growth model for dominant and codominant trees. *Forest Science*, 43(3):348-354.
- MENZEL A., FABIAN P. (1999).** Growing season extended in Europe. *Nature*, 397(25 Février):659.
- MOISSELIN J. M., SCHNEIDER M., CANELLAS C., MESTRE O. (2002).** Les changements climatiques en France au XXI^e siècle. Etude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. *La Météorologie*, 38(Août 2002):45-56.
- MÖLLER C. M., MÜLLER D. (1938).** Respiration in old tree stems. *For. Forsgovaes.*, 15:113-138.
- MORMICHE A. (1981).** Sylviculture, conduite des peuplements, 193-303. In TEISSIER DU CROS E. (coordonnateur) (1981). Le Hêtre. Monographie Inra. *INRA*, Paris, 613p.
- MOTHE F., DUCHANOIS G., ZANNIER B., LEBAN J.-M. (1998).** Analyse microdensitométrique appliquée au bois : méthode de traitement des données utilisée à l'inra-ERQB (programme Cerd). *Ann. For. Sci.*, 55(3):301-313.
- MURTY D., MCMURTRIE R. E., RYAN M. (1996).** Declining forest productivity in aging forest stands : a modeling analysis of alternative hypothesis. *Tree Physiology*, 16(1-2):187-200.
- MYNENI R. B., DONG J., TUCKER C. J., KAUFMANN R. K., KAUPPI P. E., LISKI J., ZHOU L., ALEXEYEV V., HUGHES M. K. (2001).** A large carbon sink in the woody biomass of Northern forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(26):14784-14789.

- NABUURS G.-J., PUSSINEN A., KARJALAINEN T., ERHARD M., KRAMER K. (2002).** Stemwood volume increment changes in European forests due to climate change - a simulation study with the EFISCEN model. *Global Change Biology*, 8(4):304-316.
- NECESSARY V. (1958).** Zmena vitality parenchymatických buniek jako fyziologický základ tvorby jadra buku. *Drevarský Vyskum*, 3(1):15-23.
- NELLEMANN C., THOMSEN M. G. (2001).** Long-term changes in forest growth : potential effects of nitrogen deposition and acidification. *Water, Air and Soil Pollution*, 128(3-4):197-205.
- NEPVEU G. (1981a).** Propriétés du bois de hêtre, 377-396. In TEISSIER DU CROS E. (coordonnateur) (1981). Le Hêtre. Monographie Inra. *INRA*, Paris, 613p.
- NORBY R. J., DELUCIA E. H., GIELEN B., CALFAPIERTA C., GIARDINA C. P., KING J. S., LEDFORD J., MCCARTHY H. R., MOORE D. J. P., CEULEMANS R. et al. (2005).** Forest response to elevated CO₂ is conserved across a broad range of productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(50):18052-18056.
- NOWAK R. S., ELLSWORTH D. S., SMITH S. D. (2004).** Functional responses of plants to elevated atmospheric CO₂ - do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytologist (Tansley Review)*, 162(2):253-280.
- OIJEN (VAN) M., ÅGREN G. I., CHERTOV O., KELLOMAKI S., KOMAROV A., MOBBS D., MURRAY M. (non publié).** Evaluation of past and future changes in European forest growth by means of four process-based models. Project Recognition, EFI Research Report, *EFI*.
- OIJEN (VAN) M., ÅGREN G. I., CHERTOV O., KELLOMÄKI S., KOMAROV A., MOBBS D., MURRAY M. (non publié).** Application of process-based models to explain and predict changes in European forest growth. Project Recognition, EFI Research Report, *EFI*.
- ONF (2005).** Guide des sylvicultures - Le hêtre en Lorraine, *ONF - DT Lorraine*, 88p.
- OREN R., ELLSWORTH D. S., JOHNSEN K. H., PHILLIPS N., EWERS B. E., MAIER C., SCHÄFER K. V. R., MCCARTHY H., HENDREY G., MCNULTY S. G. et al. (2001).** Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO₂-enriched atmosphere. *Nature*, 411(24 Mai):469-472.
- OSWALD H. (1981).** Régénération naturelle, 207-228. In TEISSIER DU CROS E. (coordonnateur) (1981). Le Hêtre. Monographie Inra. *INRA*, Paris, 613p.
- OVERDIECK D., FORSTREUTER M. (1994).** Evapotranspiration ob beech stands and transpiration of beech leaves subject to atmospheric CO₂ enrichment. *Tree Physiology*, 14(7-9):997-1003.
- PARDÉ J. (1981).** De 1882 à 1976/80. Les places d'expérience de sylviculture du hêtre en forêt domaniale de Haye (Meurthe-et-Moselle). *Revue Forestière Française*, XXXIII(Numéro Spécial 1981):41-64.
- PARDÉ J., BOUCHON J. (1988).** Dendrométrie (2^e édition). *ENGREF*, Nancy (France), 328p.
- PARKER D. E. (2004).** Large-scale warming is not urban. *Nature*, 432(18 Novembre):290-291.
- PARMESAN C., YOHE G. (2003).** A globally coherent fingerprint of climate change across natural systems. *Nature*, 421(2 Janvier):37-42.
- PAYETTE S., FILION L., GAUTHIER L., BOUTIN Y. (1985).** Secular climate change in old-growth tree-line vegetation of northern Quebec. *Nature*, 315(9 Mai):135-138.
- PENG S., SCALBERT A., MONTIES B. (1991).** Insoluble ellagitannins in *Castanea sativa* and *Quercus petraea* woods. *Phytochemistry*, 30(3) :775-778.

- PENNINCKX V., GLINEUR S., GRUBER W., HERBAUTS J., MEERTS P. (2001).** Radial concentrations in wood mineral element concentrations : a comparison of beech and pedunculate oak from the Belgian Ardennes. *Ann. For. Sci.*, 58(3):253-260.
- PENNINCKX V., MEERTS P., HERBAUTS J., GRUBER W. (1999).** Ring width and element concentrations in beech (*Fagus sylvatica* L.) from a periurban forest in central Belgium. *For. Ecol. Manage.*, 113(1):23-33.
- PESCHEL W. (1938).** Mathematical methods for growth studies of trees and forest stands and the results of their application [in German]. *Tharandter Forstliches Jahrbuch*, 89:169-247.
- PETIT R.-J., CSAIKL U. M., BORDACS S., AL. E. (2002a).** Chloroplast DNA variation in European white oaks. Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *For. Ecol. Manage.*, 156(1-3):5-26.
- PETIT R.-J., BREWER S., BORDACS S., AL. E. (2002b).** Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *For. Ecol. Manage.*, 156(1-3):49-74.
- PETIT R.-J., LATOUCHE-HALLÉ C., PEMONGE M.-H., KREMER A. (2002c).** Chloroplast DNA variation of oaks in France and the influence of forest fragmentation on genetic diversity. *For. Ecol. Manage.*, 156(1-3):115-129.
- PETTERSSON F., HÖGBOM L. (2004).** Long-term growth effects following forest nitrogen fertilization in *Pinus sylvestris* and *Picea abies* stands in Sweden. *Scan. J. For. Res.*, 19(4):339-347.
- PHILLIPS O. L., MALHI Y., HIGUCHI N., LAURANCE W. F., VARGAS P. N., VASQUEZ R. M., LAURANCE S. G., FERREIRA L. V., STERN M., BROWN S. et al. (1998).** Changes in the carbon balance of tropical forests : evidence from long-term plots. *Science*, 282(16 Octobre):439-442.
- PICARD J.-F. (1995).** Evolution de la croissance radiale du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans les Vosges. Premiers résultats sur le versant lorrain. *Ann. For. Sci.*, 52(1):11-21.
- PIEDALLU C. (2006).** A multiscale approach for radiation modelling. *En preparation pour Ecological modelling*.
- PIERRAT J.-C., HOULLIER F., HERVÉ J.-C., GONZALEZ R. S. (1995).** Estimation de la moyenne des valeurs les plus élevées d'une population finie : application aux inventaires forestiers. *Biometrics*, 51:679-686.
- PINHEIRO J. C., BATES D. M. (2000).** Mixed-effects models in S and S-PLUS. *Springer-Verlag*, New-York, 528p.
- PINTO P. (2006).** Ecologie et croissance de *Abies alba* Mill. en peuplements purs et mélangés dans le massif Vosgien (Nord-Est de la France). *Thèse*, ENGREF, Nancy (France), 176p.
- PODLASKI. (2002).** Radial growth trends of fir (*Abies alba* Mill.), beech (*Fagus sylvatica* L.), and pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Swietokrzyski National Park (Poland). *Journal of Forest Science*, 48(9):377-387.
- POLGE H., NICHOLLS J. W. P. (1972).** Quantitative radiography and the densitometric analysis of wood. *Wood Science*, 5(1):51-59.
- POLGE H. (1973).** Etat actuel des recherches sur la qualité du bois de hêtre. *Bulletin technique de l'ONF*, 4:13-22.
- PUSSINEN A., KARJALAINEN T., MÄKIPÄÄ R., VALSTA L., KELLOMAKI S. (2002).** Forest carbon sequestration and harvests in Scots pine stand under different climate and nitrogen deposition scenarios. *For. Ecol. Manage.*, 158(1-3):103-115.
- RATHGEBER C., GUIOT J., TESSIER L. (1999).** Augmentation de productivité du chêne pubescent en région méditerranéenne française. *Ann. For. Sci.*, 56(3):211-219.
- RAULIER F., LAMBERT M.-C., POTHIER D., UNG C.-H. (2003).** Impact of dominant tree dynamics on site index curves. *For. Ecol. Manage.*, 184(1-3):65-78.

- REINEKE L. H. (1933).** Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *Journal of Agricultural Research*, 46(7):627-638.
- RICHARDS F. J. (1959).** A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany*, 10:290-300.
- ROLLAND C., PETITCOLAS V., MICHALET R. (1998).** Changes in radial tree growth for *Picea abies*, *Larix decidua*, *Pinus cembra* and *Pinus uncinata* near the alpine timberline since 1750. *Trees*, 13(1):40-53.
- ROY F. X. (1969).** La forêt de Tronçais. *Revue Forestière Française*, XXI(2):121-128.
- ROZENBERG P., FRANC A., BASTIEN C., CAHALAN C. (2001).** Improving models of wood density by including genetic effects: A case study in Douglas-fir. *Ann. For. Sci.*, 58(4):385-394.
- RYAN M. G., YODER B. J. (1997).** Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience*, 47(4):235-242.
- SALEK L. (1990).** Tables de production tchèques. *Document interne*, 11p.
- SAMUELSON L., KELLY M. (2001).** Scaling ozone effects from seedlings to forest trees. *New Phytologist*, 149(Tansley Review n°21):21-41.
- SASS U., ECKSTEIN D. (1995).** The variability of vessel size in beech (*Fagus sylvatica* L.) and its ecophysiological interpretation. *Trees*, 9(5):247-252.
- SAXE H., CANNELL M. G. R., JOHNSEN O., RYAN M. G., VOURLITIS G. (2001).** Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist*, 149(Tansley Review n°123):369-400.
- SCHÄFER K. V. R., OREN R., TENHUNEN J. D. (2000).** The effect of tree height on crown level stomatal conductance. *Plant, Cell and Environment*, 23(4):365-375.
- SCHOBER R. (1987).** Ertragstabeln wichtiger Baumarten (3e edition). *J. D. Sauerländer's Verlag*, Frankfurt am Main, 166p.
- SCHWALM C. R., EK A. R. (2001).** Climate change and site : relevant mechanisms and modeling techniques. *For. Ecol. Manage.*, 150(3):241-257.
- SEBER G. A. F., WILD C. J. (1989).** Nonlinear regression. *John Wiley & sons*, New-York, 768p.
- SEYNAVE I., GÉGOUT J.-C., HERVÉ J.-C., DHÔTE J.-F. (2006).** Facteurs écologiques et production du hêtre en France. *Forêt Entreprise*, 167:41-45.
- SHINOZAKI K., YODA K., HOZUMI K., KIRA T. (1964).** A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory. I Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology*, 14(3):97-105.
- SHIPPEN D. E., MCKNIGHT T. D. (1998).** Telomeres, telomerase and plant development. *Trends in Plant Science*, 3(4):126-130.
- SOLANKI S. K. (2004).** Unusual activity of the sun during recent decades compared to the previous 11,000 years. *Nature*, 431(28 Octobre):1084-1087.
- SOLBERG S., ANDREASSEN K., CLARKE N., TORSETH K., TVEITO O. E., STRAND G. H., TOMTER S. (2004).** The possible influence of nitrogen and acid deposition on forest growth in Norway. *For. Ecol. Manage.*, 192(2-3):241-249.
- SPIECKER H., MIELIKÄINEN K., KÖHL M., UNTHEIM H. (1994).** Growth trends in European forests. Has site productivity changed ? EFI Working Paper n°4, *EFI*, Joensuu (Finlande), 68p.
- SPIECKER H., MIELIKÄINEN K., KÖHL M., SKOVSGAARD J. P. (editors) (1996).** Growth trends in European forests. *Springer-Verlag*, Berlin, Heidelberg, 367p.

- SPIECKER H. (1999).** Growth trends in European forests - Do we have sufficient knowledge ?, 157-169. *In* Karjalainen T., Spiecker H., Laroussinie O. (editors). Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe. EFI Proceedings n°27, *EFI*, Joensuu (Finlande), 285p.
- SZEICZ. (1997).** Growth trends and climatic sensitivity of trees in the North Patagonian rain forest of Chile. *Can. J. For. Res.*, 27(7):1003-1014.
- TAMM C. O. (1990).** Nitrogen in terrestrial ecosystems : questions of productivity, vegetational changes, and ecological suitability. *Springer Verlag*, Berlin, 116p.
- TEISSIER DU CROS E. (1977).** Etude de la variabilité du hêtre. *Revue Forestière Française*, 29(5):355-362.
- TEISSIER DU CROS E. (coordonnateur) (1981).** Le Hêtre. Monographie Inra. *INRA*, Paris, 613p.
- TEISSIER DU CROS E., THIEBAUT B. (1988).** Variability in beech : budding, height growth and tree form. *Ann. For. Sci.*, 45(4):383-398.
- THIMONIER A., DUPOUEY J.-L., BOST F., BECKER M. (1994).** Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in North-East France. *New Phytologist*, 126(3):533-539.
- THOMAS H. (2002).** Ageing in plants. *Mechanisms of Ageing and Development*, 123(7):747-753.
- TISSUE D. T., GRIFFIN K. L., BALL T. (1999).** Photosynthetic adjustment in field-grown ponderosa pine trees after six years of exposure to elevated CO₂. *Tree Physiology*, 19(4-5):221-228.
- TORELLI N. (1994).** Relationships between tree growth characteristics, wood structure and utilization of beech (*Fagus sylvatica* L.). *Holzforschung und Holzverwertung*, 45(6):112-116.
- TYREE M. T., COCHARD H. (1996).** Summer and winter embolism in oak : impact on water relations. *Ann. For. Sci.*, 53(2-3):173-180.
- ULRICH E., CODDEVILLE P., LANIER M. (2002).** Retombées atmosphériques humides en France entre 1993 et 1998. *ADEME éditions*, Paris, 123p.
- ULRICH E., WILLIOT B. (1993).** Les dépôts atmosphériques en France de 1850 à 1990. *ONF*, Paris, 154p.
- VALENTINE H. T. (1985).** Tree-growth models: derivations employing the pipe-model theory. *J. theor. Biol.*, 117:579-585.
- VALLET P. (2005).** Impact de différentes stratégies sylvicoles sur la fonction "puits de carbone" des peuplements forestiers. Modélisation et simulation à l'échelle de la parcelle. *Thèse*, ENGREF, Nancy (France), 195p.
- VANNIÈRE B. (1983).** Aménagement des taillis sous futaie en conversion. *Document d'enseignement*, ENGREF, Nancy (France), 25p.
- VANNIÈRE B. (édition présentée par) (1984).** Tables de production pour les forêts françaises (2e édition). *ENGREF*, Nancy (France), 158p.
- VEJPUSTKOVA M., ZAHRADNIK D., SRAMEK V., FADRHONSOVA V. (2004).** Growth trends of spruce in the Orlické hory Mts. *Journal of Forest Science*, 50(2):67-77.
- VERNIER M., TEISSIER DU CROS E. (1996).** Variabilité génétique du hêtre. Importance pour le reboisement en Picardie et en Normandie. *Revue Forestière Française*, XLVIII(1):7-20.
- VITOUSEK P. M., ABER J. D., GOODALE C. L., APLET G. H. (2000).** Global change and wilderness science. *USDA Forest Service Proceedings*, RMRS-P-15 (Rocky Mountains Research Station Proceeding 15 Wilderness science in a time of change conference, vol 1 : changing perspectives and future directions, 5-9.

- WARD J. K., STRAIN B. R. (1999).** Elevated CO₂ studies : past, present and future. *Tree Physiology*, 19(4-5):211-220.
- WATSON J. D., CRICK F. H. C. (1953).** Molecular structure of nucleic acids. A structure for Deoxyribose Nucleic Acid. *Nature*, 171 (25 avril):737-738.
- WEST G. B., BROWN J. H., ENQUIST B. J. (1997).** A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276:122-126.
- WEST G. B., BROWN J. H., ENQUIST B. J. (1999).** A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, 400(12 Août):664-667.
- WEST G. B., BROWN J. H., ENQUIST B. J. (2001).** A general model for ontogenetic growth. *Nature*, 413:628-631.
- WIGLEY T. M. L., JONES P. D. (1988).** Do large-area-average temperature series have an human warming bias ? *Climatic Change*, 12(3):314-318.
- WOOD F. B. (1988).** Comment : On the need for validation of the Jones et al. temperature trends with respect to urban warming. *Climatic Change*, 12(3):297-312.
- WRIGHT R. F., ALEWELL C., CULLEN J. M., EVANS C. D., MARCHETTO A., MOLDAN F., PRECHTEL A., ROGORA M. (2001).** Trends in nitrogen deposition and leaching in acid-sensitive streams in Europe. *Hydrology and Earth System Sciences*, 5(3):299-310.
- WRIGHT R. F., RASMUSSEN L. (1998).** Introduction to the NITREX and EXMAN projects. *For. Ecol. Manage.*, 101(1-3):1-7.
- WULLSCHLEGER S. D., TSCHAPLINSKI T. J., NORBY R. J. (2002).** Plant water relations at elevated CO₂ - implications for water-limited environments. *Plant, Cell and Environment*, 25(2):319-331.
- YODER B. J., RYAN M. G., WARING R. H., SCHOETTLE A. W., KAUFMANN M. R. (1994).** Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees. *Forest Science*, 40(3):513-527.
- ZEIDE B. (1993).** Analysis of growth equations. *Forest Science*, 39(3):594-616.

Logiciels :

S-PLUS, version professionnelle 2000, 3. *MathSoft éditions.*

Mathematica, version 5.2. *Wolfram Research éditions.*

Résumé

Le thème de l'évolution historique de la productivité forestière est abordé pour les deux grands feuillus sociaux du territoire, hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) et chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.), conduits en futaie régulière et pure, en forêt domaniale, avec un objectif de description et quantification du phénomène à l'échelle du peuplement. L'analyse privilégie la croissance en hauteur dominante, indicateur classique de la productivité forestière. Elle repose sur la comparaison d'accroissements reconstitués de façon rétrospective (analyses de tiges) de deux générations de peuplements, associés en couples pour assurer un contrôle efficace des conditions de fertilité. L'évolution de la vitesse de croissance est estimée par une modélisation statistique des accroissements, qui prend en compte l'effet du stade de développement des peuplements et les différences de fertilité entre couples. Le diagnostic a été régionalisé, conduisant à échantillonner les hêtraies dans 2 secteurs (Normandie/Picardie et Lorraine/Alsace) et les chênaies dans 4 secteurs (Normandie, val de Loire, plaine d'Allier, Lorraine/Alsace). Une analyse complémentaire de la croissance radiale dominante (lectures de cernes) et de la densité du bois (microdensitométrie aux rayons X) à 1,30 m a été réalisée dans les hêtraies du Nord-Est. Les conditions trophiques et climatiques des peuplements ont été caractérisées.

L'augmentation de la vitesse de croissance en hauteur dominante a un caractère général sur le territoire, structuré selon un gradient longitudinal. Pour chaque essence, elle est plus marquée dans le Nord-Est, tandis qu'elle reste faible ou récente dans le Nord-Ouest. L'essentiel de l'évolution a été acquis dans la seconde moitié du siècle. La progression est ponctuée de crises d'origine climatique, communes ou spécifiques, dont la plus marquée est celle de la décennie 1940. Défavorable au hêtre, la décennie 1990 a été bénéfique au chêne, et explique que l'évolution constatée pour cette essence culmine en fin de siècle à un niveau bien supérieur à celui du hêtre. L'augmentation séculaire est comprise pour les extrêmes entre +20% et +100%, et atteint dans le Nord-Est un niveau commun aux deux essences de +50-60% en excluant la période récente. Dans ce secteur, les évolutions de croissance radiale et en hauteur du hêtre sont similaires. La densité du bois est restée stable. En conséquence, la productivité en biomasse a pu suivre l'évolution estimée sur la hauteur dominante. L'analyse des relations croissance - facteur du milieu permet d'aborder la causalité des changements de productivité, et suggère un déterminisme multifactoriel. Le climat aurait eu jusqu'alors des conséquences essentiellement conjoncturelles. Des effets saisonniers opposés sur la croissance sont de plus possibles. Le caractère récent des évolutions constatées, leur organisation spatiale, conjugués à une sensibilité des essences aux conditions trophiques, font ressortir le rôle clé possible des dépôts atmosphériques azotés dans la réponse aux changements de l'environnement.

Mots-clés : *hêtre commun, chêne sessile, productivité, tendances de croissance, hauteur dominante, croissance radiale, densité du bois, analyse rétrospective, modélisation statistique, modèle de croissance, changements de l'environnement, changement climatique, dépôts azotés.*

Abstract

Historical evolution of forest productivity is investigated for the French main two social broadleaved species – common beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) – in pure even-aged stands from State forests, with an aim of description and quantification at stand scale. The analysis therefore focuses on dominant height growth, a classical proxy for forest productivity. Using a retrospective approach (stem analysis), increments were sampled from two generations of stands associated in couples to ensure control of site conditions. The evolution of growth rate is estimated by statistical modelling of increments, accounting for the effect of stand developmental stage and site differences between couples. Growth trends were assessed at a regional scale, leading to the constitution of 2 samples for beech (Normandie/Picardie, Lorraine/Alsace) and 4 samples for oak (Normandie, val de Loire, plaine d'Allier, Lorraine/Alsace). Complementary analysis of dominant radial growth (ring measurements) and wood density (X-ray microdensitometry) at breast height was performed for beech on the Lorraine/Alsace sample. Climatic and trophic conditions in sampled stands were also assessed.

The increase in dominant height growth rate is widespread on the territory, although its intensity varies along a longitudinal gradient. Whereas it appears to be more pronounced in the Northeastern area for both species, it remains weak or recent in the Northwestern area. Most of the evolution formed in the second half of the century and is affected by crises of climatic origin, specific or common to both species, of which the most marked took place in the 1940's. Contrary to beech, the 1990's were beneficial to oak and it is a reason why trends detected on oak stands culminate at a higher level compared to those on beech. The secular increase in dominant height growth rate varies between +20% and +100% in extreme situations and reaches an approximate +50-60% common to both species in Northeastern France when eluding the effect of recent years. In this area, radial growth increase is similar to that of height growth. Wood density remained stable, so that biomass productivity could follow the trend estimated on dominant height growth. Analysis of site - growth relationships allows to tackle the issue of the origin of productivity changes and suggests multi-causal determinism. So far, climate would have had essentially short-term consequences. Moreover, opposite seasonal effects on tree growth could be awaited. Faster growth rate evolution in recent decades, together with its organisation in space and the sensitivity of species to trophic conditions, emphasize the possible key role of atmospheric nitrogen deposition in the response to environmental changes.

Keywords : *common beech, sessile oak, productivity, growth trends, dominant height, radial growth, wood density, retrospective analysis, statistical modelling, growth equations, environmental changes, climate change, nitrogen deposition.*